Étude des règles de l'intégration multisensorielle en kinesthésie et de leur évolution liée à l'âge : approches psychophysiques & modélisation bayésienne

Marie Chancel

▶ **To cite this version:**

Marie Chancel. Étude des règles de l'intégration multisensorielle en kinesthésie et de leur évolution liée à l'âge : approches psychophysiques & modélisation bayésienne. Psychologie. Université Grenoble Alpes, 2016. Français. NNT : 2016GREAS047 . tel-01693284

HAL Id: tel-01693284
https://theses.hal.science/tel-01693284

Submitted on 26 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.

Communauté
UNIVERSITÉ Grenoble Alpes

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE LA COMMUNAUTE UNIVERSITE GRENOBLE ALPES

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

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par
Marie CHANCEL

Thèse dirigée par **Michel GUERRAZ**
Codirigée par **Anne KAVOUNOUDIAS**

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)**

Étude des règles de l'intégration multisensorielle en kinesthésie et de leur évolution liée à l'âge:
Approches Psychophysiques & Modélisation Bayésienne

Thèse soutenue publiquement le **5 décembre 2016**,
devant le jury composé de :

Monsieur Jean-Pierre BRESCIANI
Professeur à l'université de Fribourg, Suisse (Examinateur)
Monsieur Yann COELLO
Professeur à l'université Lille III, France (Rapporteur)
Monsieur, Alessandro FARNE
Directeur de recherche au centre de Recherche en Neuroscience de Lyon, France (Rapporteur)
Monsieur Vincent NOUGIER
Professeur à l'université Grenoble Alpes, France (Président de Jury)
Madame Anne KAVOUNOUDIAS
Maître de conférence à l'université Aix-Marseille, France (Directrice de thèse)
Monsieur Michel GUERRAZ
Professeur à l'université Savoie Mont Blanc, France (Directeur de thèse)

Communauté
UNIVERSITÉ Grenoble Alpes

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE LA COMMUNAUTE UNIVERSITE GRENOBLE ALPES

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

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par
Marie CHANCEL

Thèse dirigée par **Michel GUERRAZ**
Codirigée par **Anne KAVOUNOUDIAS**

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)**

Étude des règles de l'intégration multisensorielle en kinesthésie et de leur évolution liée à l'âge:
Approches Psychophysiques & Modélisation Bayésienne

Thèse soutenue publiquement le **« date de soutenance »**,
devant le jury composé de :

Monsieur, Jean-Pierre, BRESCIANI
Professeur à l'université de Fribourg, Suisse (Examinateur)
Monsieur, Yann, COELLO
Professeur à l'université Lille III, France (Rapporteur)
Monsieur, Alessandro, FARNE
Directeur de recherche au centre de Recherche en Neuroscience de Lyon, France (Rapporteur)
Monsieur, Vincent, NOUGIER
Professeur à l'université Grenoble Alpes, France (Examinateur)
Madame, Anne, KAVOUNOUDIAS
Maître de conférence à l'université Aix-Marseille, France (Directrice de thèse)
Monsieur, Michel, GUERRAZ
Professeur à l'université Savoie Mont Blanc, France (Directeur de thèse)

Résumé

Au quotidien, notre système nerveux central utilise et intègre de multiples informations sensorielles pour percevoir de façon cohérente et efficace les mouvements de notre corps et de nos membres. Une littérature abondante a décrit chacune des contributions des entrées sensorielles visuelle, proprioceptive musculaire ou encore tactile dans l'émergence de cette perception, appelée kinesthésie. Mais des questions demeurent quant aux principes régissant l'intégration de ces différents sens à des fins kinesthésiques.

Revisitant un phénomène illusoire classiquement considéré comme d'origine purement visuelle, le paradigme miroir, nous avons étudié l'influence possible de la proprioception musculaire issue d'un membre sur la perception des mouvements du membre controlatéral. Nos résultats montrent en effet que cette illusion de mouvement d'un bras caché derrière un miroir, créée par la réflexion du bras controlatéral en mouvement dans ce miroir, émerge de la prise en compte des informations visuelles mais également des afférences proprioceptives en provenance du bras mobilisé. Dans un deuxième temps, pour estimer plus précisément les contributions relatives et interactions entre différentes modalités, nous appliquons des stimulations sensorielles spécifiques des entrées visuelles, tactiles et/ou proprioceptives musculaires, induisant des sensations illusoires de mouvement de la main chez des sujets parfaitement immobiles. En combinant méthode psychophysique et modélisation bayésienne, nous démontrons que l'intégration des informations visuelles et tactiles permet d'optimiser la capacité à discriminer la vitesse des mouvements de la main ; Toutefois, la perception kinesthésique demeure biaisée en faveur des informations proprioceptives musculaires chez des sujets adultes jeunes. En revanche, testés chez des individus âgés de plus de 60 ans, ces mêmes stimulations révèlent un changement de pondération relative entre ces trois différentes entrées en faveur des afférences d'origine tactile et visuelle, probablement dû à une altération plus importante de la sensibilité proprioceptive musculaire au cours du vieillissement.

Cette thèse souligne donc la contribution majeure de la proprioception musculaire dans la construction des percepts multisensoriels kinesthésiques chez l'adulte jeune. Toutefois, des stratégies de repondération sensorielle et de préservation des mécanismes intégratifs permettraient de compenser au moins partiellement les déficits liés au déclin avéré des systèmes sensoriels chez l'adulte âgé.

Abstract

In our daily life, the central nervous system uses and integrates multiple sensory information to efficiently and accurately perceive self-body and self-limb movements. The relative contributions of each sensory modality to the emergence of this perception, called kinesthesia, have been widely studied. However, some questions remain regarding the principles of multisensory integration for kinesthesia. This work sheds new light on this issue, by emphasizing the major contribution of muscle proprioception to build multisensory kinesthetic percepts in young adults. Taking into account the pervasive decline of all sensory senses across life span, we also studied the possible changes in the rules governing the integration of vision, touch and muscle proprioception in kinesthesia.

We first investigated to what extend muscle proprioceptive inputs arising from the contralateral arm contribute to the movement estimation of the other arm in presence of visual feedback. To this end, we revisited a classical illusory phenomenon implicitly supposed from visual origin, the mirror paradigm, consisting in eliciting a movement illusion of an hidden resting arm, created by the reflection of the contralateral arm moving in this mirror. Our results show that the mirror illusion emerges from the integration of not only visual but also bilateral proprioceptive feedbacks. To further estimate the interactions between vision, muscle proprioception and also touch, we applied specific sensory stimulations to selectively activate each of these modalities to give rise to hand movement illusions in perfectly still participants. By combining psychophysical and Bayesian modeling approaches, we demonstrate that an optimal integration of visual and tactile cues leads to an increase in our ability to discriminate self-hand rotation velocity. Nevertheless, Bayesian models cannot fully account for multisensory kinesthetic percepts, as evidenced by an unpredictable over-weighting of muscle proprioceptive cues. Interestingly, we show that reliance on sensory inputs for kinesthetic purposes is profoundly reshaped as early as 60 years old in favor of touch and vision, likely due to a relative greater impairment of muscle proprioception.

Remerciements

Je suis sincèrement reconnaissante à messieurs Jean-Pierre Bresciani, Yann Coello, Alessandro Farné, et Vincent Nougier d'avoir accepté d'évaluer ce travail de thèse. Le temps est une denrée précieuse, en recherche notamment, ils ont eu la gentillesse de m'accorder le leur. C'est un privilège de vous avoir comme témoins de cette étape de ma vie professionnelle.

Merci à mes directeurs de thèse, bien évidemment, ce travail c'est aussi le leur. Parce que la thèse, c'est un apprentissage, l'apprentissage d'un métier et mais aussi d'une façon d'interagir avec les autres, ses collègues, ses collaborateurs, ses étudiants, et d'une façon de concevoir la recherche. J'ai eu la chance d'avoir ces trois dernières années deux exemples incroyables, similaires dans leur rigueur scientifique mais surtout dans leur envie de transmettre leurs connaissances, leurs savoir-faire, et dans leur disponibilité et leur écoute. Merci donc à Michel Guerraz, qui a su me pardonner ma présence pas vraiment assidue en cours pendant mes années de licence et de master et qui m'a montré qu'on pouvait à la fois être un grand sportif et un excellent chercheur. Et aussi, parce que lorsqu'on retourne au labo lessivée par une journée remplie de TD, il n'y a pas plus redynamisant que d'échanger avec son encadrant, intéressé et enthousiaste, plein de nouvelles idées. Merci aussi pour ta capacité à relire avec sérieux 10 pages d'intro du jour pour le lendemain, (je ne m'en suis toujours pas remise !) et pour tout le temps que tu m'as consacré, en direct ou au téléphone. Et merci, mille mercis, à Anne Kavounoudias. Depuis cette brève entrevue pendant un stage de M1 jusqu'au bout de ma thèse, je reste fascinée par la façon dont tu parles de tes recherches et de ton travail en général, fascinée au point d'avoir osé quitter mon confort grenoblois pour la cité phocéenne (ce que je ne regrette pas une seconde). Entre temps, j'ai pu découvrir la personne derrière l'incroyable directrice de thèse et si je remercie aujourd'hui ta capacité à écouter et à soutenir, cela ne concerne pas seulement les longues heures à écouter mes justifications alambiquées pour nos résultats toujours surprenants. Merci pour les encouragements, pour « le matelas d'articles », pour les répétitions d'oraux, pour la découverte des congrès, pour les heures de relecture, et j'en passe. Merci.

Un grand merci à Anna Montagnini, qui n'a pas compté ses heures pour m'aider à décortiquer les modèles bayésiens. Merci pour toutes tes explications, tes conseils, ta patience et ton sourire. Merci à Olivier Félician pour l'accompagnement dans les études incluant nos participants « jeunes d'autrefois ».

Une thèse, c'est aussi conditionnée par l'environnement dans lequel elle se déroule. Alors un grand merci aux membres du LPNC et du LNIA. Merci à toute l'équipe Corps et Cognition, au sein de laquelle, depuis mon stage de M2, on m'a accueillie avec gentillesse et bienveillance, merci à vous pour les échanges et les conseils. Un merci supplémentaire à Isa pour les corrections d'anglais (et la saint Patrick), à Rochelle pour tous les tips et à Jean-Marc et Edith pour nous avoir prêté leur box et pour les coups de main. Et merci à ceux « d'en haut », notamment Yves (mon coéquipier), David, Brahim et Nico pour les pauses midi et les mots fléchés toujours ponctués par les nombreux débats, statistiques ou politiques, et les blagues plus ou moins subtiles de certains… Merci aussi à Marie Montant grâce à qui j'ai découvert la fédé 3C.

Merci à tous les docs & post doc, chambériens et marseillais, que j'ai croisés. Les « grandes sœurs » Caroline et Morgane, merci pour tous vos conseils et encouragements (même si franchement c'est dur de passer

après deux doctorantes dont tous vantent les louanges !), et du coup à la « petite sœur » Caroline, pour les gros coups de pouces en manip, le soutien et tous les à-côtés. Merci à Sandie (la survivante), Manu (le serein), Arnaud (le gymnaste suédois), Julien (à jamais bob l'éponge), Pierrick (moqueur discret), Raphaëlle (la très sage), Alejandra (la joie de vivre), Philippe (le kit de survie de thèse), Gozia (la plus adorable sous-loc possible. Que dire à Diane… on a traversé tout ça ensemble… merci pour toutes les conversations, pour les confidences, les coups de gueule (et y en a eu)… Je regrette quand même qu'on n'ait pas pu faire notre soutenance à deux voix, c'est pourtant, j'en suis sûre, un concept d'avenir. Sûre que tu ne veux pas te glisser dans ma valise en Suède ? Merci aux habitants du bureau des doctorants à Chambé (et ils sont nombreux !), notamment Isa que j'ai pris grand plaisir à (re)rencontrer et à Clémentine avec qui on se sera souvent que croisées malheureusement.

Un petit mot aussi pour les gens du derby world, et en particulier mes farouches Amazones, qui m'ont apporté les temps de respiration nécessaire à mon équilibre mental (ou presque). Si on se concentre bien, cette thèse a des relents de sueur, de protect rapées, de frein qui s'use sur le goudron, de victoires arrachées, d'effusion de joie, et d'Arnica (beaucoup d'Arnica). Spécial dédicace à mon binôme « mec, on l'a fait (ça aussi) ! ».

Cette thèse est arrivée aussi après pas mal d'années d'étude, elle en est l'achèvement, la conclusion. Je la dois donc aussi à ceux qui m'ont supportée pendant toutes ces années :

A mes deux lumières, Ariane et Tiphaine, je souhaite à tout le monde d'avoir l'honneur de compter des filles aussi fabuleuses qu'elles parmi leur proches (et à leurs +1 aussi, vous les avez bien choisis, et à la noix de coco qui va arriver entre le dépôt et la soutenance de cette thèse).

Aux anciens coloc' (et plus encore) Bibi et Masc, deux docteurs dans la coloc ce n'est pas assez ! (clin d'œil à Vincent et Romain). A Golliette (oui je te compte dans les anciens coloc), quand mes pensées divaguent, je retombe quand même très souvent sur l'une de nos nombreuses aventures (et du Tord Boyau à la Bastille en passant par les 7 Laux, y en a eu !)

Aux anciens de la prépa Léo, Mandine, Briat, Puygranier, Nico, 10 ans après et toujours là. Il est loin l'internat de la Martin ! Certains ont beaucoup bougé, d'autre un peu moins et pourtant il reste cet indescriptible lien, je ne vous le dis sûrement pas assez mais merci les gars (petit plus pour Briat, mon frère de thèse, avec un peu de malchance, on va réussir à soutenir le même jour !)

Merci à Gabriel, mon ange, qui a su rester à mes côtés même si ces derniers mois j'ai plus ressemblé à un mollusque qu'à une compagne. Merci d'être là.

Et un grand merci enfin, à ma famille, celle d'origine (Chancel, Simon, Murat, Fiquet, Marion, Boutes ; une grosse pensée pour mon parrain, j'ai beaucoup pensé à toi ces 2 derniers mois) mais aussi celle ajoutée (Allié, Arnaud, Duclaux, Kélé, Brachet, Grégoire). Et surtout MERCI à mes parents, Jean-Marc et Anne-Marie, qui ont toujours tout fait pour moi, jusqu'à venir subir mes expériences, merci, pour tout.

Et puis merci à JK Rowling, JRR Tolkien, GRR Martin, George Lucas, Karim Debbache, Mathieu Sommet, JDG, French Ball, Louis CK, Pierre Emmanuel Barré, au Fossoyeur …pour le vidage/remplissage de cerveau…et à tous ceux que j'ai oublié, désolée !

Table des matières

Résumé / Abstract 3
Remerciements 5
Table des matières 7
Préambule 11

CADRE THEORIQUE & REVUE DE LITTERATURE

A - LA KINESTHESIE 15

La kinesthésie, définition et cadre d'investigation 17

Sources sensorielles de la kinesthésie 21

I. Modalité proprioceptive musculaire (P) 21

1. Les fuseaux neuromusculaires (FNM) 22
2. Méthodes d'investigation de la proprioception musculaire et principaux résultats 25

II. Modalité tactile (T) 34

1. Les mécanorécepteurs du derme 34
2. Le tact, sa fonction kinesthésique et les méthodes d'exploration 37

III. Modalité Visuelle (V) 42

1. Le système visuel, de la rétine au cortex 42
2. Exploration kinesthésique et illusions visuelles 44

Corrélats cérébraux de la kinesthésie 47

I. Réseau cérébral associé à une illusion de mouvement d'origine proprioceptive musculaire 49

II. Réseau cérébral associé à une illusion de mouvement d'origine cutanée 51

III. Réseau cérébral associé à une illusion de mouvement d'origine visuelle 52

1. Aires impliquées dans le traitement de l'information de mouvement 52
2. Cas particulier de la perception kinesthésique d'origine visuelle 53

B - L'INTEGRATION MULTISENSORIELLE 56

Grands principes de l'intégration multisensorielle 57

I. Critères requis pour l'intégration multisensorielle 57

II. Conséquences perceptives 58

III. Bases neurales du traitement intégratif multisensoriel 62

Intégration d'informations multisensorielles relatives au corps propre 65

I. Vision & touché 67

II. Proprioception musculaire & vision 68

III. Proprioception musculaire & touché 69

IV. Corrélats cérébraux de l'intégration multisensorielle d'informations issues du corps propre 70

OBJECTIFS EXPERIMENTAUX 73

PARTIE EXPERIMENTALE

PARTIE EXPERIMENTALE I : Rôle des afférences sensorielles du membre controlatéral dans la perception du mouvement d'un bras : approche par le paradigme miroir 79

Cadre théorique 81

I. Influence d'un membre sur la kinesthésie du membre controlatéral 81

II. Illusion miroir : phénomène visuel ou construit multisensoriel ? 84

Partie expérimentale 87

I. Etude 1 : illusion miroir, masquage visuel et bruitage proprioceptif controlatéral 87

II. Etude 2 : illusion miroir et occlusion visuelle 91

Discussion de la partie expérimentale I 96

Article 1 : The kinaesthetic mirror illusion: How much does the mirror matter? *100*

Article 2 : What's left of the mirror illusion when the mirror is gone? Bilatéral integration of proprioceptive afférents *111*

PARTIE EXPERIMENTALE II : KINESTHESIE ET MULTISENSORIALITE : UNE INTEGRATION OPTIMALE ? MODELISATION BAYESIENNE 129

Cadre théorique 131

I. Vers une logique de modélisation : questionnement et premiers constats 131

II. L'approche bayésienne 133

III. Pertinence de l'approche bayésienne appliquée à l'intégration multi sensorielle 134

IV. Théorie bayésienne à l'échelle neurale 142

V. Quid de la kinesthésie ? 147

Partie expérimentale 152

I. Méthode 153

II. Principaux résultats 158

Discussion de la partie expérimentale II.....165

Article 3 : Optimal visuo-tactile integration for perception of self-hand movement 168

PARTIE EXPERIMENTALE III : Intégration multisensorielle et vieillissement 183

Dysfonctionnements sensoriels liés à l'âge.....187

I. Proprioceptive musculaire 187

II. Tact 192

III. Vision 195

Une intégration multisensorielle renforcée comme stratégie compensatrice ?.....198

Partie expérimentale 203

I. Méthode.....203

II. Principaux résultats 204

Discussion de la partie expérimentale III 209

Article 4: Change in sensory reliance and preservation of multisensory integration with age for hand movement perception 214

DISCUSSION GENERALE

SYNTHESE 247

PERSPECTIVES 250

Références.....259

Annexes.....307

Préambule

En vous apprêtant à lire ce manuscrit de thèse, tout du moins sa version imprimée, vous avez dû l'attraper et le placer face à vous, confortablement je l'espère. Ce faisant, vous avez implicitement sollicité plusieurs de vos sens afin de situer votre bras par rapport à l'objet, de percevoir et d'ajuster votre geste, et de vérifier le bon déroulement de l'ensemble. La vision vous aura servi à viser le manuscrit mais également à vérifier et maintenir l'alignement de votre bras avec cet objet, le tact vous aura renseigné quant à votre mouvement lorsque votre main a glissé sur votre bureau ou dans votre sac, et bien sûr la proprioception musculaire aura fourni à votre cerveau un retour constant sur l'état d'étirement ou de contraction des muscles de votre épaule, de votre bras, de votre main. Cette capacité à utiliser et intégrer plusieurs informations sensorielles pour percevoir le plus efficacement possible les mouvements de notre corps et de nos membres est au cœur de ce travail de thèse : quelles sont les règles régissant l'interaction entre nos sens dans leur fonction kinesthésique ? Peut-on affilier ces règles à un modèle statistique classiquement utilisé pour décrire la perception d'objets extérieurs au corps propre ? Et enfin, qu'advient-il de ces règles d'intégration multisensorielle lorsque nous vieillissons et que nos sens se dégradent peu à peu ?

Dans ce manuscrit, je commencerai par préciser le cadre théorique dans lequel se situe cette thèse, pour ensuite expliciter notre questionnement sur l'intégration multisensorielle en kinesthésie. Je tenterai de répondre ensuite aux questions soulevées dans trois parties expérimentales distinctes, fondées sur une ou plusieurs des études que nous avons réalisées, chacune s'adressant à un versant précis de notre questionnement. Enfin, je conclurai en discutant des apports de nos travaux au regard de nos hypothèses de travail et des connaissances actuelles dans notre domaine scientifique.

Cette thèse a été réalisée sous la direction du Dr. Anne Kavounoudias et du Pr. Michel Guerraz au sein des laboratoires de Neurosciences Intégratives et Adaptatives de l'université Aix-Marseille et de Psychologie et NeuroCognition de l'université Savoie Mont Blanc. C'est de cette collaboration, ainsi que du concours de membres des instituts des Neurosciences de la Timone et des Neurosciences des Systèmes (Marseille), qu'est né l'ensemble des travaux sur lesquels s'appuie ce manuscrit.

CADRE THEORIQUE

&

REVUE DE LITTERATURE

A - LA KINESTHESIE

La kinesthésie, définition et cadre d'investigation

Beaucoup de notions différentes se mélangent dans ce terme de kinesthésie et ses définitions dans le langage courant sont loin de faire consensus. Il m'apparait donc essentiel pour commencer cette thèse de définir ce que nous entendons ici par kinesthésie. Très succinctement, il s'agit de la perception consciente des mouvements de notre corps et de nos membres. Les informations kinesthésiques servent à déterminer les caractéristiques cinématiques des mouvements relatifs de nos membres telles que leur vitesse, leur direction et leur amplitude, qui sont déterminantes dans la réussite de nos actions ainsi que dans l'apprentissage de nouvelles capacités motrices.

- *Distinction entre sens de la position et sens du mouvement.*

Dans le cadre de ce travail de thèse nous distinguons la perception du mouvement (« kinesthésie ») de la perception de la position (« *statesthésie* ») de notre corps et de nos membres, ce qui n'est pas toujours le cas dans la littérature. Par exemple, Bastian (1887) inclut dans sa définition de la kinesthésie les percepts liés à la position autant que ceux liés au mouvement du corps propre. Position et mouvement sont évidemment intimement liés dans notre fonctionnement quotidien, mais cette distinction demeure néanmoins pertinente d'un point de vue physiologique et fonctionnel. En effet, un effort ou un exercice physique antérieur ont des conséquences perceptives différentes sur ces deux dimensions que sont la position et le mouvement (Allen & Proske, 2006; McCloskey, 1973). Cette distinction est également appuyée par les travaux de Brown et collaborateurs (2003). En demandant à des participants de produire des mouvements de pointage répétés, ces auteurs constatent un décalage dans la position initiale de la main qui n'affecte cependant pas la trajectoire exécutée. Les auteurs en concluent que la position initiale de la main, définissant pourtant le point de départ d'un mouvement de pointage avec cette main, et la trajectoire de ce mouvement, sont contrôlés par des mécanismes neuronaux différents. De plus, des enregistrements unitaires de neurones du cortex moteur primaire chez le singe révèlent la présence de neurones répondant spécifiquement à une charge portée par le singe pendant une

tâche statique de posture, distincts de ceux préférentiellement activés par le port de la même charge, mais pendant une tâche dynamique, c'est-à-dire quand le singe est en mouvement de mouvement (Kurtzer, Herter, & Scott, 2005). Enfin, les propriétés mécaniques de certains récepteurs périphériques diffèrent. Ainsi par exemple, les terminaisons primaires des fuseaux neuromusculaires sont très sensibles aux changements de longueur du muscle dans lequel elles sont insérées (propriété dite « phasique) et seront donc plus impliquées dans le codage des mouvements du segment concerné; à l'inverse, les terminaisons secondaires codent davantage les états de longueur du muscle (propriété dite « tonique ») les impliquant plus directement dans le codage des positions segmentaires (voir paragraphe 2.1). Sur la base de ces observations comportementales et physiologiques, il convient donc de séparer l'étude de ces deux composantes - position et mouvement - dans le cadre de la perception du corps propre.

Les paradigmes expérimentaux utilisés pour étudier ces deux aspects de la perception de notre corps propre ne sont pas non plus identiques. En clinique, les notions de *sens de la position* et *sens du mouvement* sont dissociées et estimées par des protocoles distincts.

Les contributions des sens plus directement impliqués dans la kinesthésie, leurs voies de transmission et les structures centrales du traitement de l'information sensorielle qui nous intéressent ici seront donc explicitées dans la prochaine partie de ce manuscrit.

- *La kinesthésie est une perception, la proprioception musculaire un des sens qui la nourrit.*

Dans la littérature, la distinction entre proprioception et kinesthésie est parfois floue. Pour Sherrington (1906), la proprioception est la perception du mouvement et de la position des articulations et du corps dans l'espace

« [proprioception is] the perception of joint and body movement as well as position of the body in space »

Cette vision des choses se justifie par le fait que la modalité proprioceptive musculo-articulaire est justement dédiée à la perception de notre corps, elle renseigne sur l'état des différentes parties du corps. Cependant, elle véhicule des informations relatives à la position aussi bien qu'au mouvement de nos membres. Par ailleurs, d'autres modalités sensorielles

peuvent revêtir un rôle kinesthésique, en transmettant des informations relatives aux mouvements de notre corps propre. C'est le cas du tact et de la vision entre autres. Dans le cadre des études présentées dans ce manuscrit, nous parlerons donc de kinesthésie (en tant que perception consciente des mouvements du corps propre) et de proprioception musculaire (modalité sensorielle source d'un ensemble d'informations kinesthésiques parvenant au système nerveux central et issues de terminaisons nerveuses spécifiques incluses dans les fuseaux neuromusculaires)

- *Intrication des aspects sensoriels et moteurs du mouvement.*

Il est quasiment impossible de se chatouiller soi-même (Claxton, 1975; Weiskrantz, Elliott, & Darlington, 1971). C'est certainement l'un des exemples les plus parlants de l'influence centrale sur les processus perceptifs. Différents modèles de la programmation d'un acte moteur chez l'Homme postulent que lors de l'exécution volontaire d'un mouvement, la commande motrice s'accompagne d'une « copie d'efférence » (Holst & Mittelstaedt, 1950). Il s'agit d'un message d'origine centrale sur la base duquel est anticipé le retour sensoriel qui devrait être produit par le mouvement commandé. Le retour sensoriel ainsi prédit, appelé décharge corollaire (Sperry, 1950), est comparé aux retours sensoriels périphériques réellement générés par le mouvement (« réafférence », Fig. 1). Cela permet alors de corriger les erreurs dans l'exécution du mouvement mais également de dissocier les retours sensoriels générés par l'environnement de ceux générés par soi, et donc de s'y adapter, y compris via une nouvelle commande motrice si besoin. En cas de cohérence entre les retours sensoriels prédits et effectivement perçus, on observe une atténuation de la transmission sensorielle. La réalisation d'un mouvement volontaire peut ainsi moduler la sensibilité périphérique des individus.

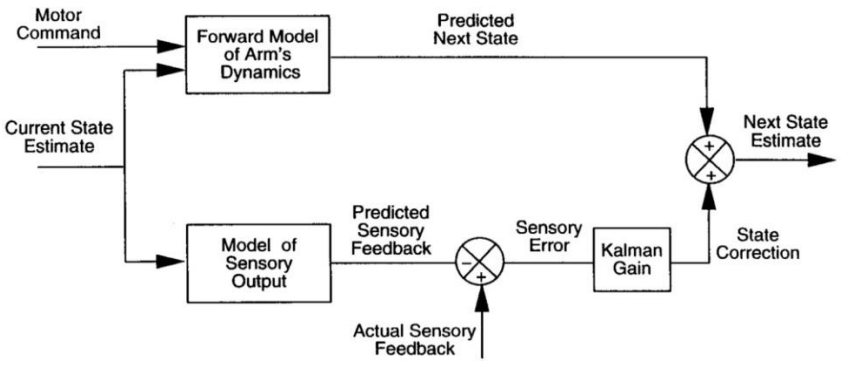


Figure 1 : Modèle récursif pour l'estimation de l'état d'un segment corporel, le bras, durant l'exécution volontaire d'un mouvement (d'après Miall & Wolpert, 1996)

Systèmes moteurs et sensoriels fonctionnent donc en boucle sensori-motrice, l'un et l'autre s'influençant mutuellement (Wolpert & Ghahramani, 2000). Par conséquent, les retours sensoriels périphériques sont primordiaux dans le contrôle du mouvement volontaire mais sont également inextricablement liés aux informations centrales concomitantes. C'est pourquoi, mouvements passifs et illusions de mouvement sont généralement privilégiés lorsqu'il s'agit d'étudier le rôle des afférences sensorielles liées au mouvement du corps propre indépendamment de la commande centrale.

Ces deux approches sont complémentaires : l'utilisation de mouvements passifs permet d'étudier la perception globale que les individus ont du mouvement de l'un de leurs membres mais il est alors difficile de manipuler séparément les différentes entrées sensorielles (e.g. informations tactiles et proprioceptives coexistent alors sans que l'on puisse les dissocier). Or, si l'on veut répondre à la question de la contribution relative des différents sens, il est important de pouvoir découpler les entrées sensorielles. Pour ce faire, de nombreux paradigmes basés sur les illusions de mouvements ont été et sont encore développés. Ces illusions sont des phénomènes perceptifs durant lesquels la perception qu'un individu a de son corps (ou de ses membres) dévie de façon importante de l'état physique réel de celui-ci. Ainsi, les individus participant à des études utilisant de tels paradigmes vont percevoir leur corps (ou leurs membres) en mouvement alors qu'il est en réalité immobile. Plusieurs de ces illusions seront présentées dans ce manuscrit.

- *De quelles informations sensorielles émerge la perception kinesthésique ?*

Des nombreux messages sensoriels vont converger pour faire naître les percepts kinesthésiques et une multitude de capteurs vont contribuer à cette perception du mouvement. Les travaux qui vont être présentés dans ce manuscrit se focalisent sur trois modalités sensorielles en particulier : la proprioception musculaire, le tact et la vision. Nous allons donc maintenant présenter la structure et le fonctionnement des capteurs périphériques associés à ces sens ainsi que les méthodes classiquement utilisées pour examiner leur fonction kinesthésique.

Sources sensorielle de la kinesthésique

I. Modalité proprioceptive musculaire (P)

Il existe plusieurs types de mécanorécepteurs contribuant à l'information proprioceptive (pour revue récente, voir Prochazka, 2015). Parmi eux se trouvent les organes tendineux de Golgi, les mécanorécepteurs articulaires et les fuseaux neuromusculaires.

Les organes tendineux de Golgi se situent dans les tendons, au niveau des jonctions myo-tendineuses, ainsi que dans les insertions des tendons au niveau des fascias et des aponévroses. Au repos, ils présentent une activation de base qui augmente avec la tension musculaire. Ils sont donc sensibles aux variations de cette tension.

Les mécanorécepteurs articulaires quant à eux se trouvent au niveau des tendons (liaisons myo-tendineuses, liaisons squeletto-tendineuses), des ligaments (donc généralement à l'extérieur de la capsule articulaire, sauf pour le genou) et des capsules articulaires. Ils sont sensibles à l'angle dans lequel se trouve l'articulation. Historiquement, on a longtemps attribué une grande importance à ces récepteurs concernant la perception du mouvement, avant de démontrer plus tardivement la contribution primordiale des capteurs proprioceptifs musculaires (Goodwin, McCloske.Di, & Matthews, 1972). En effet, il est aujourd'hui reconnu que les fuseaux neuromusculaires sont les récepteurs fondamentaux de l'information de mouvement, alors que les récepteurs articulaires ont plutôt un rôle d'alarme dans les situations extrêmes, dangereuses pour l'intégrité des articulations (Grigg, Hoffman, & Fogarty, 1982). Un argument simple et puissant pour désigner les fuseaux neuromusculaires comme principaux récepteurs du sens du mouvement est apporté par les patients ayant subi un remplacement total de leur hanche. Alors qu'on leur a ôté toute composante ligamentaire et capsulaire, leur performance pour percevoir les mouvements de leur jambe demeure intacte (Grigg, Finerman, & Riley, 1973). C'est pourquoi, nous parlerons ici principalement de proprioception musculaire, et c'est à l'activité des fuseaux neuromusculaires que nous ferons référence.

1. Les fuseaux neuromusculaires(FNM)

- *Organisation générale (Fig. 2)*

On appelle fuseaux neuromusculaires (FNM) les mécanorécepteurs situés dans le corps des muscles striés. Leur disposition dans l'axe du muscle va assurer un suivi de la longueur et des changements de la longueur de ce muscle. Leur organisation si particulière va leur permettre d'être les capteurs privilégiés des mouvements que nos membres exécutent. Isolés du reste du muscle par une capsule de tissu conjonctif, les FNM se composent de trois à dix fibres dites « intrafusales », disposées en parallèle des fibres musculaires dites « extrafusales » ; des terminaisons nerveuses (primaires et secondaires) vont venir s'enrouler autour de la partie équatoriale de ces fibres intrafusales. Enfin, des fibres nerveuses efférentes viennent innerver les fibres musculaires intrafusales au niveau de leurs parties polaires (Matthews, 1972).

La partie centrale des fibres intrafusales est non contractile ; on y trouve les noyaux cellulaires, amassés en sac (fibres à sac nucléaire) ou alignés en chaine (fibres à chaine nucléaire). Les extrémités des fibres intrafusales sont en revanche contractiles et sont innervées par des terminaisons nerveuses efférentes susceptibles de les stimuler. Il est important de comprendre que les fibres intrafusales ne sont pas directement impliquées dans la contraction du muscle, mais ont uniquement un rôle sensitif, la composante motrice de ces fibres ne servant qu'à moduler la sensibilité du FNM (cette activité fusimotrice sera détaillée dans les parties suivantes).

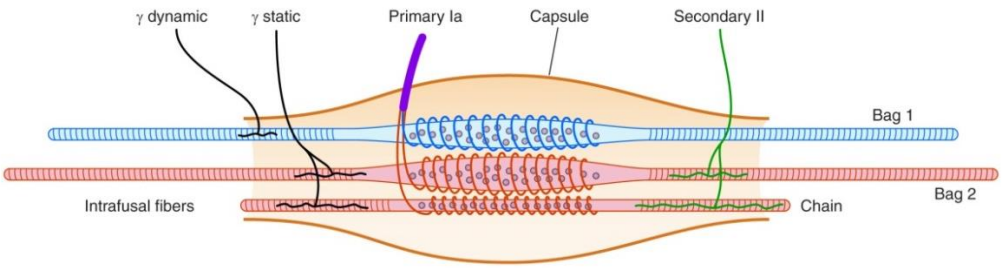


Figure 2 : Représentation schématique d'un fuseau neuromusculaire.
Sont représentées des fibres musculaires intrafusales à sac (Bag 1 & 2) et à chaine nucléaire (Chain). Les terminaisons primaires (Ia) s'enroulent autour de la partie équatoriale des fibres intrafusales (forme annulo-spiralée). Les terminaisons secondaires (II), plus petites, se connectent elles à la partie juxta-équatoriale des fibres intrafusales. Les efférences γ viennent innerver les fibres intrafusales aux extrémités de la capsule conjonctive (d'après Proske & Gandevia, 2012).

- *Innervation afférente, état et changement d'état du muscle*

Il existe deux types de fibres afférentes : les **afférences primaires** (**Ia**), dont les terminaisons sont enroulées autour de la partie équatoriale des fibres intrafusales, et les **afférences secondaires** (**II**), connectées sous forme d'arborisation à la partie juxta-équatoriale des fibres intrafusales (Jones, Wessberg, & Vallbo, 2001; Matthews, 1972; Proske & Gandevia, 2012). Les informations recueillies sur les propriétés spécifiques de ces deux types d'afférences proviennent principalement des études réalisées en microneurographie. Cette technique électrophysiologique permet l'enregistrement unitaire des afférences sensorielles (en particulier tactiles ou fusoriales) chez l'animal et l'Homme éveillé au moyen d'une micro-électrode insérée dans un nerf superficiel (Fig. 3).

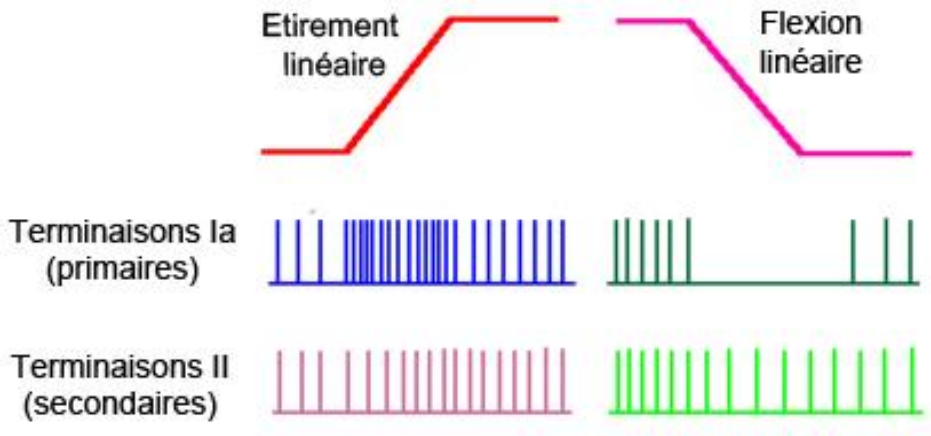


Figure 3 : Réponses des terminaisons primaires (Ia) et secondaires (II) des fuseaux neuromusculaires enregistrées chez l'Homme, en microneurographie, lors de l'étirement puis de la flexion passifs d'un muscle (d'après Taylor, 2013).

Les fibres Ia, myélinisées, de gros diamètre (10-12 µm) et à conduction rapide (jusqu'à 120 m/s) répondent préférentiellement à l'étirement du muscle. Ces fibres vont ainsi voir leur fréquence de décharges augmenter principalement pendant l'étirement musculaire (Fig. 3), et ce de façon proportionnelle à la vitesse de cet étirement, ou bien devenir soudainement silencieuses au relâchement de celui-ci (Collins & Prochazka, 1996; Roll & Vedel, 1982). Les caractéristiques cinématiques du mouvement semblent donc encodées, au moins en partie, par l'activité de ces fibres. Ainsi, on associe les fibres Ia à l'information dynamique. Il a par exemple pu être mis en évidence, que chaque afférence issue des FNM répond de façon préférentielle à une direction de mouvement. Si l'on interprète ces réponses en termes de

vecteurs directionnels (modèle de sommation vectorielle), il est alors possible de montrer que la somme des vecteurs calculés pour toute une population de fuseaux issus de différents muscles impliqués dans un mouvement en deux dimensions, que l'on nomme vecteur de population, encode la direction de ce mouvement (Bergenheim, Ribot-Ciscar, & Roll, 2000).

Les fibres II, également myélinisées mais de plus petit diamètre (5-6 µm) et à conduction moins rapide (entre 20 et 60 m/s), sont plutôt sensibles à l'état d'étirement du muscle. Leur activité électrique est plus soutenue dans un muscle maintenu dans un état plus étiré (Fig. 3). On les associe donc à l'information statique (muscle étiré ou non), renseignant ainsi plutôt la position des membres.

L'influx nerveux provenant des fuseaux neuromusculaires transite par la corne dorsale de la moelle épinière puis réalise un deuxième relais dans le bulbe rachidien où les projections décussent (traversent la ligne médiane) pour emprunter la voie lemniscale et rejoindre le thalamus controlatéral. Du thalamus, des projections partent ensuite en direction du cortex somesthésique primaire (S1).

- *Innervation efférente et activité fusimotrice*

Pour maintenir ou augmenter leur sensibilité, les FNM ont besoin d'ajuster leur longueur relativement à celle des fibres musculaires. En effet, si les fibres intrafusales se relâchent, ce qui arrive lors d'un raccourcissement passif d'un muscle par exemple, les terminaisons primaires et secondaires ne seront plus à même d'être excitées puisqu'elles sont sensibles à l'étirement de la zone équatoriale des fibres intrafusales (FNM silencieux). Il est donc nécessaire qu'un mécanisme d'ajustement de l'état de tension du FNM existe permettant de lui restituer une sensibilité adéquate. Ce mécanisme correspond à l'activité fusimotrice, impulsée par les motoneurones γ (MNγ). L'influx nerveux issu de ces motoneurones va déclencher la contraction des parties polaires des fibres intrafusales, et ainsi restaurer ou augmenter la sensibilité des FNM. Cette commande fusimotrice se produit notamment lors de l'exécution d'un mouvement volontaire. Plus récemment, des chercheurs de l'équipe marseillaise ont montré que la sensibilité des fuseaux pouvait être également modulée selon l'état attentionnel de l'individu (Hospod, Aimonetti, Roll, & Ribot-Ciscar, 2007; Ribot-Ciscar, Hospod, Roll, & Aimonetti, 2009). Plus généralement, ce système efférent permet donc au SNC d'ajuster la sensibilité des fuseaux neuromusculaires, les rendant plus sensibles

au mouvement ou au maintien de postures déterminées selon l'état attentionnel ou l'intention comportementale à un instant donné.

Les MNγ sont de petits motoneurones issus de la corne ventrale de la moelle épinière qui se connectent sur les extrémités polaires des fibres intrafusales. Il en existe deux types :

- MNγ dynamiques, augmentant la sensibilité du FNM pendant un mouvement (sensibilité augmentée pour des mouvements fins).
- MNγ statiques, ajustant l'état du FNM pendant le maintien d'une position (contrôle du tonus musculaire).

Il existe plusieurs modèles de l'activité fusimotrice et de la co-activation des motoneurones α et γ (Prochazka, 2016). Cependant, dans le cadre de ce travail de thèse, nous ne développerons pas plus avant cette thématique. Nous nous contenterons de garder à l'esprit que cette activité fusimotrice est une commande centrale permettant de moduler la sensibilité des capteurs périphériques.

2. Méthodes d'investigation de la proprioception musculaire et principaux résultats

- *Mouvements passifs et seuils perceptifs*

L'une des premières préoccupations des chercheurs a été de quantifier l'acuité de la sensibilité proprioceptive. Une multitude de protocoles psychophysiques basés sur l'utilisation de mouvements passifs ont donc été développés (pour revue, voir Han, Waddington, Adams, Anson, & Liu, 2016 dont est issue la figure 4). Les méthodes psychophysiques permettent en effet d'estimer les seuils de perception absolus (à partir de quelle intensité un stimulus est-il perçu ?) et différentiels (à partir de quelle intensité un stimulus est-il perçu comme différent d'un stimulus de référence ?) d'un type de stimulus (pour plus de détails sur la psychophysique, voir pages 155-156). Ainsi, on trouve dans la littérature énormément de données quantitatives concernant notre capacité à détecter un mouvement imposé (TTDPM, Table 1), à reproduire une position, de mémoire avec le bras mobilisé précédemment ou avec le membre controlatéral (JPR, Table 1), à discriminer la vitesse, l'intensité ou la direction d'un mouvement sans information sensorielle supplémentaire (ni vision, ni audition etc…) (AMEDA, Table 1).

Figure 4 :

Compilation de différents protocoles psychophysiques mesurant l'acuité proprioceptive

(d'après Han et al., 2016).

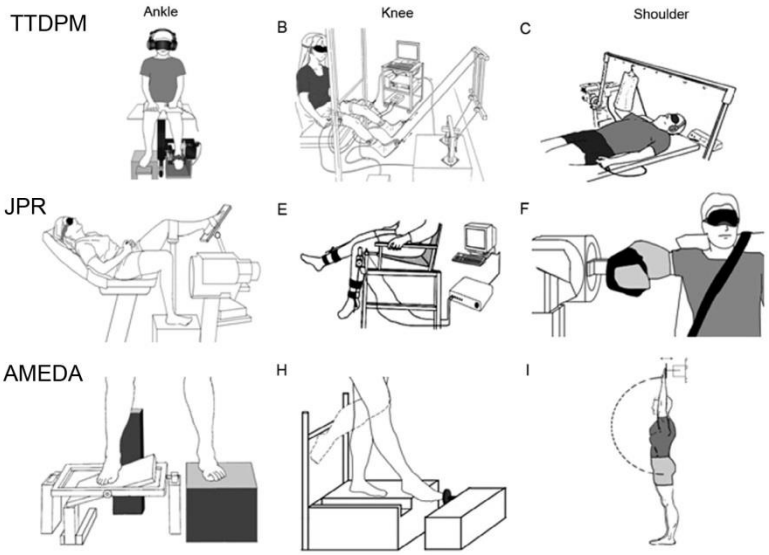


Tableau 1 : Comparaison des protocoles utilisés pour déterminer les seuils de détection de mouvements passifs (TTDPM), de reproduction de position d'une articulation (JPR) et de discrimination de l'étendue de mouvements actifs via des appareils adaptés (AMEDA), d'après Han et al., 2016.

Variable	TTDPM	JPR	AMEDA
Movement type	Passive	Passive/active	Active
Movement velocity	Very slow	Slow/normal	Normal
Practice/familiarization trial number	Unfixed	Unfixed	Fixed, 15 trials
Testing trial number	3–5 correct answers	Usually 3–5, up to 10 trials	50
Movement difference between familiarization and testing	No	Depends on the types of movement used in target joint position establishment and reproduction	No
Proprioceptive information	Largely movement information	Depends on whether a physical stop is used during target joint position establishment	Both movement and position information
General vision	Blocked	Blocked	Available
Audio	Blocked	Available	Available
Posture	Usually lying or sitting	Usually lying or sitting	Standing
Constrain	Usually constrained	Usually constrained	No constrains
Weight-bearing	Usually none or partial weight-bearing	None, partial or normal weight-bearing	Normal weight-bearing
Attention requirement	Very high	High	Medium-high
Memory requirement	Very low	High	Low (recall)
Measurement	Difference between the start position and responded position	Error between the target position and performed position	AUC score
Unit	Degree	Degree	AUC score
Testing duration	Up to 6 h	Depends on the number of trials used	10 min

Abbreviations: TTDPM = threshold to detection of passive motion; JPR = joint position reproduction; AMEDA = active movement extent discrimination apparatus; AUC = area under the curve.

Il apparait que la sensibilité proprioceptive varie en fonction, entre autres, des différentes parties du corps, de la vitesse des mouvements, et des positions finales et initiales des membres impliqués. Ces données revêtent un intérêt particulier au niveau clinique, cela permet en effet d'estimer si un individu présente un déficit proprioceptif pathologique plus ou moins sévère et éventuellement d'assurer le suivi d'un entraînement dans le cadre d'un protocole rééducatif. En recherche, ces seuils sont souvent utilisés comme mesures objectives pour démontrer l'influence d'un facteur (entrainement, fatigue, effort, posture, intervention chirurgicale, âge, sexe, …) sur les performances proprioceptives d'un individu.

- *La méthode vibratoire, une stimulation spécifique des FNM*

Principe clef

La méthode vibratoire-tendineuse désigne une technique de stimulation mécanique généralement appliquée au niveau des tendons pour activer spécifiquement les FNM et créer ainsi une illusion de mouvement du membre dans le sens de l'étirement du muscle stimulé alors que celui-ci ne subit en réalité aucun changement d'état (Eklund, 1972; Goodwin et al., 1972).

Lorsqu'une vibration mécanique est appliquée sur le tendon d'un muscle, cela va créer des micro-étirements de ce tendon. Ce faisant, les afférences Ia, sensibles à l'étirement du muscle comme nous l'avons vu précédemment, vont être recrutées suivant un taux de décharge directement proportionnel à la fréquence de vibration. En effet, la sensibilité des terminaisons Ia aux vibrations mécaniques de faible amplitude constante (0.2-0.5 mm) administrées à différentes fréquences a fait l'objet d'étude en microneurographie chez l'Homme (Roll & Vedel, 1982; Roll, Vedel, & Ribot, 1989). Roll et collaborateurs (1989) ont montré qu'entre 10 et 100 Hz, les afférences Ia répondent avec un ratio 1 : 1, donc de façon proportionnelle, à une augmentation de fréquence (Fig. 5). Au-delà de 100 Hz, la réponse des fibres stimulées ne suit plus cette proportionnalité et devient sub-harmonique ou déphasée par rapport à la fréquence vibratoire.

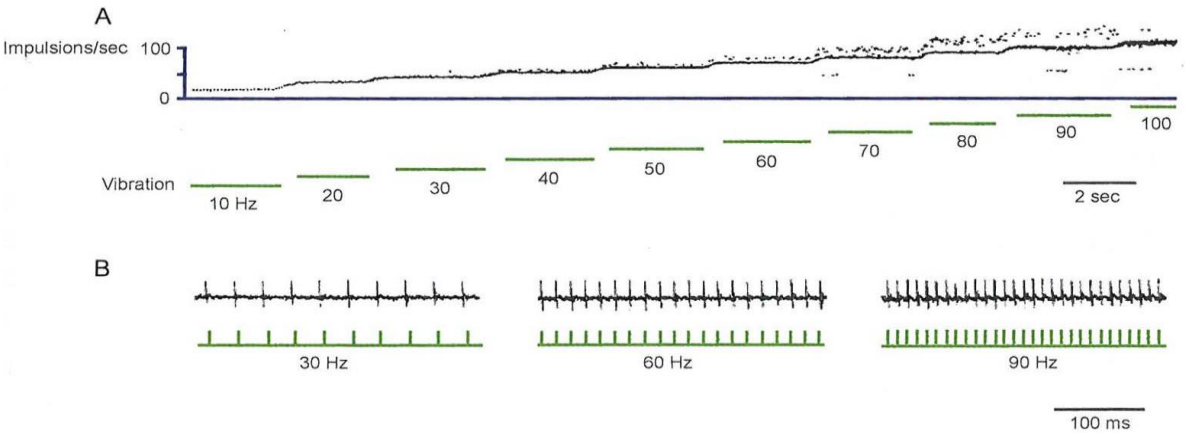


Figure 5 : Réponse d'une terminaison Ia à une vibration appliquée sur le tendon du muscle Tibialis antérieur (d'après Roll & Vedel, 1982).

A. Fréquence instantanée de décharges de la terminaison Ia pour des fréquences de vibration de 10 à 100 Hz.
B. Mise en évidence de la réponse 1:1 de la terminaison Ia pour des fréquences de vibrations de 30, 60, et 90 Hz.

Utilisant cette approche non invasive, simple d'utilisation et peu onéreuse qui permet de s'adresser de manière privilégiée à la sensibilité proprioceptive musculaire, de nombreuses études ont testé les effets de ces stimulations physiologiques sur la perception kinesthésique résultante.

Conséquences perceptives de la stimulation vibratoire d'un muscle

Chez un sujet privé de vision, l'application d'une vibration sur le tendon d'un muscle va mimer l'étirement passif de ce muscle. L'individu a donc l'illusion que l'articulation à laquelle le muscle appartient est mise en mouvement (toujours dans le sens de l'étirement du muscle vibré). Mais comment cette illusion évolue lorsque l'intensité de la vibration appliquée varie ? Perceptivement, lorsque la fréquence de vibration augmente entre 20 et 80 Hz, et donc que le taux de décharge des terminaisons Ia s'accroît d'autant, la vitesse du déplacement illusoire perçue augmente également de manière proportionnelle (Fig. 6).

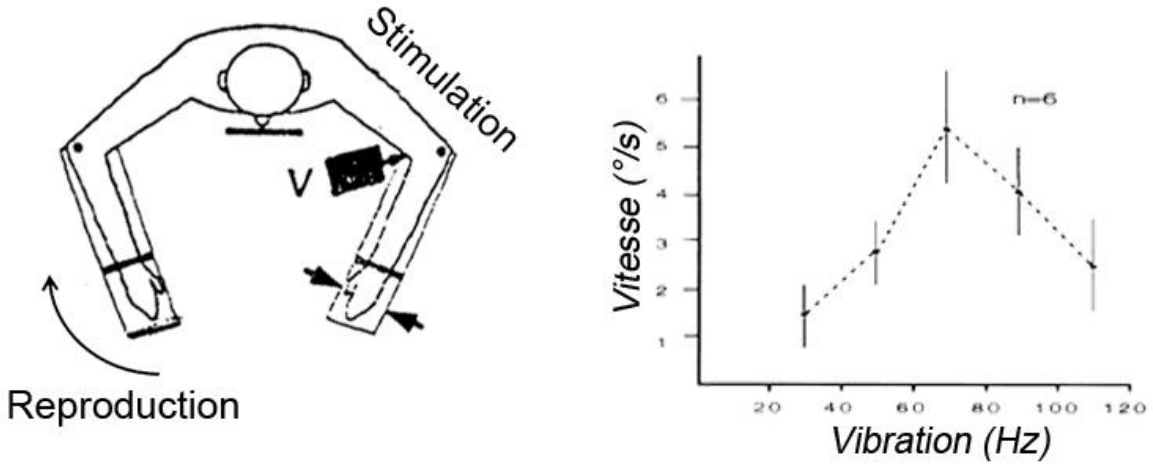
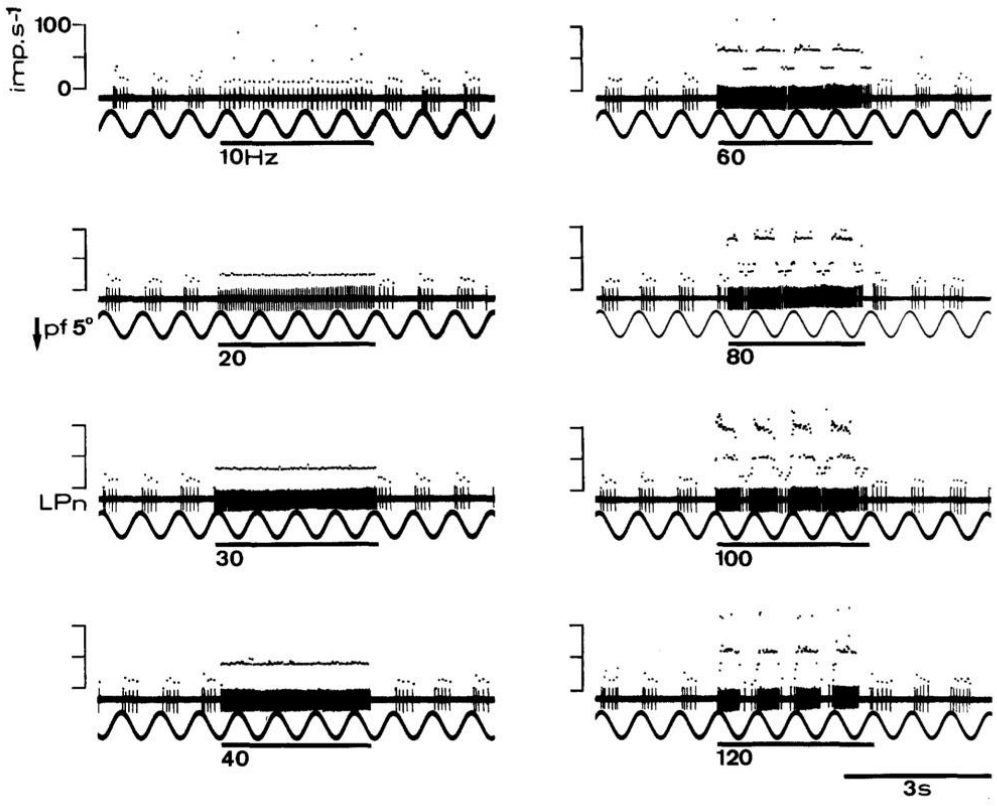


Figure 6 : Vitesse perçue de l'illusion d'extension de l'avant-bras en fonction de la fréquence de vibration du muscle biceps (d'après Roll & Vedel, 1982).

Notons que nous pouvons exclure une contribution tactile et/ou tendineuse à ces phénomènes perceptifs puisque l'illusion ainsi induite perdure même en cas d'anesthésie cutanée locale (Goodwin et al, 1972). Par ailleurs, utiliser de petites amplitudes permet de limiter fortement le recrutement des fibres II (Gilhodes, Roll, & Tardy-Gervet, 1986), ce qui tend à prouver à nouveau que les fibres Ia véhiculent bien des informations cinématiques, notamment la vitesse du mouvement.

Parmi les facteurs pouvant influencer cette conséquence perceptive de la stimulation vibratoire, il est bon de mentionner l'état du muscle : une forte contraction du muscle stimulé peut supprimer l'illusion (Goodwin et al., 1972) alors que son étirement va favoriser son occurrence. Cet élément est bien évidement à prendre soigneusement en compte dans tout protocole expérimental utilisant la méthode vibratoire.

Par ailleurs, il est intéressant de constater que lorsqu'une vibration est appliquée sur un muscle passivement mobilisé, les enregistrements microneurographiques révèlent que l'activité des afférences primaires correspond principalement à celle imposée par la vibration. Autrement dit, la modulation de fréquence de décharge normalement associée au mouvement passif est totalement ou partiellement masquée par la stimulation vibratoire, selon la fréquence utilisée (Fig. 7 ; Roll, Vedel, & Ribot, 1989). L'amplitude et la vitesse des mouvements perçus sont alors biaisées en faveur de la stimulation vibratoire.



<u>Figure 7</u> : Modification de la réponse des terminaisons Ia à un mouvement sinusoïdal par l'application d'une vibration mécanique (enregistrements microneurographiques au niveau du muscle Tibialis antérieur).

De 10 à 40 Hz, la réponse des terminaisons au mouvement réel est entièrement masquée par l'ajout de la vibration. Au-delà, on voit apparaitre des modifications harmoniques et sub-harmoniques de la réponse au mouvement sinusoïdal (d'après Roll et al., 1989).

Conséquences perceptives de la stimulation vibratoire d'un groupe de muscles

Plusieurs études ont montré que l'on pouvait induire des illusions de mouvements complexes (figures géométriques, symboles graphiques, …) en utilisant des patterns de stimulations vibratoires distribuées qui modulent la fréquence, la durée et la relative synchronicité de ces stimulations entre les différents muscles d'une même articulation (Albert, Bergenheim, Ribot-Ciscar, & Roll, 2006 dont est issue la figure 8; Roll et al., 2009). En particulier, l'équipe de Roll et collaborateurs a tout d'abord enregistré les modulations de décharges des afférences fusoriales issues de six groupes musculaires de la cheville lors de l'exécution réelle d'un mouvement passif d'écriture imposé au pied de participants, par exemple la lettre « a » (Fig. 8 A-C) (Bergenheim et al., 2000). En mimant ces patterns de décharges fusoriales via six vibrateurs appliqués sur les muscles du poignet, Albert et al. (2006) ont montré qu'il était alors possible d'induire une sensation illusoire d'écriture correspondant à la lettre attendue, un « a » par exemple (Fig. 8 D-G).

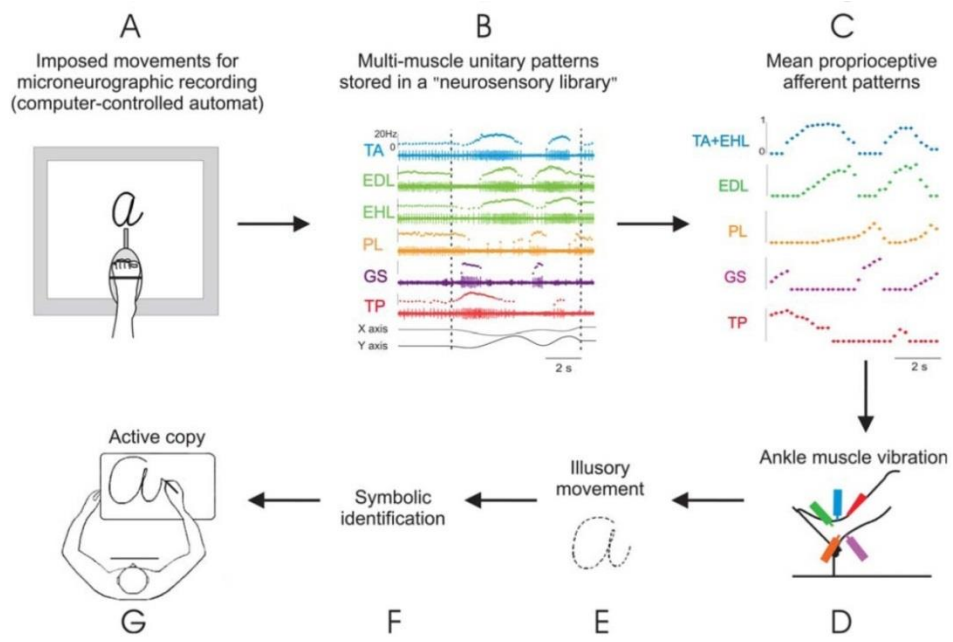


Figure 8 : Schéma résumant le design expérimental utilisé dans Albert et al. (2006) sur l'induction de percepts kinesthésiques illusoires complexes grâce à des patterns de vibration spécifiques.

A : des mouvements d'écriture (ici la lettre a) sont passivement imposés à la cheville. Parallèlement, l'activité des FNM des muscles de la cheville est enregistrée. **B** : exemples d'enregistrements unitaires des réponses des afférences proprioceptives musculaires issues de plusieurs muscles de la cheville. **C** : les patterns d'afférences proprioceptives musculaires moyennes sont déduits des enregistrements unitaires. **D** : des vibrateurs mécaniques vont venir stimuler les muscles de la cheville pour reproduire le pattern d'activation proprioceptive musculaire correspondant au mouvement précédemment imposé. **E-F-G** : reproduction avec la main du mouvement perçu et identification du symbole. Les résultats de cette étude montrent, entre autre, la contribution des afférences proprioceptives à la spécification symbolique dans l'écriture. TA : tibialis anterior, EDL : extensor digitorum longus, EHL : extensor hallucis longus, PL : Peroneus lateralis, GS : gastrocnemus soleus, TP : tibialis posterior

Cas particulier, la co-vibration (vibration simultanée, de même amplitude et de même fréquence) de deux muscles antagonistes ne va faire naître aucune illusion de mouvement (Calvin-Figuière, Romaiguère, Gilhodes, & Roll, 1999; Gilhodes et al., 1986) mais va perturber la kinesthésie et le sens de la position (Bock, Pipereit, & Mierau, 2007). Ainsi, coordination visuo-motrice (Gilhodes et al. 1986) et couplage bimanuel (Swinnen et al., 2003) peuvent être affectés par l'utilisation de la co-vibration antagoniste. Cependant, si une différence de fréquence de vibration est introduite entre les stimulations appliquées aux deux muscles, l'illusion de déplacement va réapparaître, allant dans le sens de l'étirement du muscle le plus fortement stimulé, et sa vitesse sera conditionnée par le différentiel de fréquence entre les deux stimulations. Ce dernier résultat témoigne d'un principe clef du fonctionnement du système proprioceptif musculaire déjà souligné par les modèles de sommation vectorielle de Bergenheim et collaborateurs (2000) : nos perceptions ne résultent pas uniquement de l'information issue des FNM d'un seul muscle, mais du traitement conjoint des messages provenant de différents muscles voire de différentes articulations.

Nos connaissances des limites des éléments pris en compte dans la construction du message proprioceptif musculaire restent d'ailleurs à affiner : si l'on connaît bien aujourd'hui le rôle des FNM dans la kinesthésie du membre homonyme, on connaît moins l'impact de la stimuation de ces afférences pour le bénéfice d'autres segments, et les influences réciproques des afférences proprioceptives de diverses zones corporelles restent à ce jour peu explorées. C'est un des aspects qui sera abordé dans ce travail de thèse, puisque nous nous sommes intéressés à l'influence du message proprioceptif issu d'un bras sur la kinesthésie du membre controlatéral.

Conséquences motrices de la vibration d'un muscle

La stimulation vibratoire peut s'accompagner, selon le contexte expérimental, de deux phénomènes moteurs : la réponse tonique vibratoire (RTV) et la réponse vibratoire antagoniste (RVA).

La RTV apparait dans le muscle stimulé, c'est une activité réflexe en réponse à la stimulation vibratoire qui tend à s'opposer au message d'étirement induit par la stimulation (Hagbarth & Eklund, 1966). Elle apparaît dès le début de la stimulation, atteint ensuite une tension plateau et cesse dès la fin de la stimulation. Sa force va dépendre du muscle stimulé, de l'état de contraction initiale de celui-ci, du niveau d'excitabilité du SNC et des paramètres (amplitude, fréquence) de la vibration utilisée (Martin & Park, 1997; Matthews, 1966; Zaidell, Mileva, Sumners, & Bowtell, 2013). Ce type de réponses vient d'une activation à haute fréquence du circuit spinal myotatique et s'apparente au reflexe d'étirement tendant à maintenir une position donnée (*stretch reflex*, Roll, Gilhodes, & Tardy-Gervet, 1980a).

La RVA peut se définir de la façon suivante : c'est une réponse motrice de faible amplitude se produisant dans le muscle antagoniste au muscle vibré (Fig. 9). Il s'agit ainsi d'une réponse motrice congruente du mouvement illusoire évoqué par la stimulation vibratoire (Calvin-Figuière et al., 1999; Calvin-Figuiere, Romaiguere, & Roll, 2000; Feldman & Latash, 1982; Roll, Gilhodes, & Tardy-Gervet, 1980b). La RVA ne se produit qu'en présence de la perception d'une illusion kinesthésique, mais l'illusion est parfois perçue sans qu'une RVA ne soit observable (la RVA accompagne l'illusion dans 80% des essais dans l'étude de Roll et al. 1980). Pour être observée, la RVA comme l'illusion kinesthésique requiert un niveau de décontraction initial, le muscle stimulé devant être plutôt légèrement étiré que contracté.

Concernant les mécanismes à la base de cette RVA, plusieurs arguments tendent à appuyer l'hypothèse d'une origine centrale de haut niveau. Tout d'abord, l'ordre de grandeur des latences observées pour la RVA (de 300 à 1000 ms selon les études, Roll et al., 1980b ; Calvin-Figuière et al. 1999 ; Blanchard et al., 2013) semble trop important pour postuler que l'origine soit strictement de nature spinale. De plus, appliquer une stimulation magnétique transcrânienne (TMS) sur le cortex sensori-moteur pendant une stimulation vibratoire des muscles du poignet va moduler l'illusion de mouvement perçue mais également la RVA associée (Romaiguere, Calvin, & Roll, 2005). Enfin, d'autres études en TMS montrent que les illusions kinesthésiques induites par vibrations s'accompagnent d'une modification de l'excitabilité du cortex moteur associé au muscle antagoniste au muscle vibré (Kito, Hashimoto, Yoneda, Katamoto, & Naito, 2006) et d'une réorganisation de la représentation de la musculature du membre vibré dans le cortex moteur primaire (Forner-Cordero, Steyvers,

Levin, Alaerts, & Swinnen, 2008). Il semble donc bien y avoir un couplage perceptivo-moteur au niveau central durant une stimulation vibratoire.

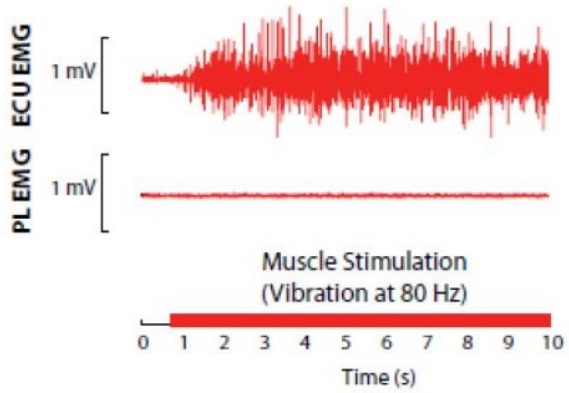


Figure 9 : Enregistrements EMG individuels des réponses motrices à une stimulation vibratoire (80 Hz) appliquée sur le tendon du Pollicis Longus (PL) du poignet

Une réponse motrice antagoniste (RVA) apparait au niveau de l'Extensor Carpi Ulnaris (ECU)

(d'après Blanchard et al., 2013)

II. Modalité tactile (T)

Ce que l'on appelle communément le sens du toucher comporte plusieurs aspects : une sensibilité mécanique et une sensibilité à la douleur et à la température (pour revue voir Ackerley & Kavounoudias, 2015 et McGlone & Reilly, 2010). Seule la première sera détaillée ici.

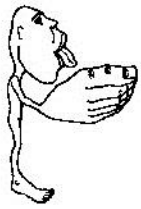
1. Les mécanorécepteurs du derme

La peau est notre interface directe avec le monde qui nous entoure. Ce constat est certes trivial, mais il est fondamental pour comprendre l'importance de la fonction sensorielle de cet organe. La coexistence de plusieurs types de mécanorécepteurs différents assure la grande variété des informations transmises au SNC. Parmi ces différents récepteurs, nous parlerons peu des terminaisons libres, sensibles aux mouvements des poils, mais détaillerons quatre autres catégories. Si tous les secteurs de la peau n'ont pas les mêmes seuils de sensibilité, c'est que la densité de ces récepteurs n'est pas la même dans toutes les régions corporelles (densité maximale dans la pulpe des doigts, mais bien plus basse dans le milieu du dos par exemple).

- *Quatre catégories de mécanorécepteurs et leur sensibilité spécifique*

Depuis les travaux princeps de Mouncastle chez le singe (1972) et étendu à l'Homme par Johansson, Vallbo et leurs collaborateurs (Johansson, Landstrom, & Lundstrom, 1982a, 1982b; Johansson, 1978; Johansson & Vallbo, 1983), on distingue parmi les récepteurs du derme ceux à adaptation lente (1) de ceux à adaptation rapide (2). Les premiers (1) répondent de façon spécifique à une intensité donnée de stimulation pendant toute la durée de cette stimulation. Les seconds (2) véhiculent une information dynamique et sont donc sensibles aux variations dans l'intensité d'une stimulation. Dans chacune de ces catégories, il existe des mécanorécepteurs dont le champ récepteur est petit et bien délimité (Type I) et d'autres dont le champ est plus large et ses limites plus floues (Type II). Les proportions relatives de ces récepteurs sont de plus variables selon les zones du corps reflétées par une acuité tactile variable elle aussi. La paume de la main, région qui va nous intéresser par la suite dans les études que nous avons réalisées, est particulièrement riche en mécanorécepteurs tactiles, ce

qui en fait une des zones corporelles les plus sensibles chez l'Homme (Fig. 10). Les différents types de récepteurs que l'on y trouve sont détaillés ci-dessous.



Homonculus sensitif

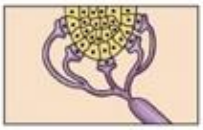
Nom	Localisation	Champ récepteur	
Corpuscule de **Meissner**	**Couches superficielles** (jonction derme-épiderme)		**Etroit à limites nettes**
Disque de **Merkel**			
Corpuscule de **Pacini**	**Couches profondes + tissu sous-cutané**		**Etendu à limites floues**
Corpuscule de **Ruffini**			

<u>Figure 10</u> : Localisation et champs récepteurs des différents types de mécanorécepteurs cutanés de la peau glabre de la main chez l'Homme (d'après Johansson & Vallbo, 1983)

Mécanorécepteurs à adaptation lente (SAI, SAII)

Ces récepteurs sont sensibles à la pression exercée sur leur champ récepteur, et vont répondre par une décharge de potentiels d'action dont la fréquence va dépendre de l'intensité de la pression, et ce, jusqu'à ce que la pression cesse. La durée et l'intensité d'une pression cutanée sont donc précisément codées par ce type de mécanorécepteur.

- <u>Disque de Merkel (SAI)</u> :



Superficiels, principalement dans les zones glabres, ces formations particulières sont composées par les ramifications d'une fibre myélinisée dont chaque terminaison se termine par un disque. Chaque disque est au contact d'une cellule particulière dite cellule de Merkel. Ces récepteurs, ou disques de Merkel, sont des récepteurs superficiels, répondant à des pressions localisées ou indentations de la peau.

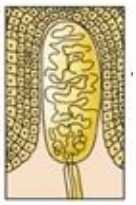
- <u>Corpuscules de Ruffini (SAII)</u> :

Plus profond, on trouve les <u>Corpuscules de Ruffini</u> majoritairement dans les articulations, ancrés aux ligaments. Ils sont formés par une terminaison axonale entourée d'une capsule fibroblastique, qui perd sa myéline et se ramifie abondamment. L'ensemble du corpuscule, d'allure fuselée, est ancré mécaniquement au derme par des fibres de collagène qui traversent

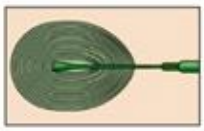
la capsule. Ces récepteurs sont sensibles aux étirements persistants de la peau notamment produits lors des mouvements des doigts et des membres.

Mécanorécepteurs à adaptation rapide (FAI, FAII)

Les récepteurs à adaptation rapide sont réduits au silence lorsque la peau est déformée de façon durable, cependant, ils sont pleinement efficaces pour détecter les vibrations et petits mouvements de la peau.

- Les corpuscules de Meissner (FAI): 

Situés immédiatement sous l'épiderme dans les papilles dermiques, les corpuscules de Meissner sont couplés mécaniquement au tissu environnant par de fins filaments de tissu conjonctif. Ce sont des récepteurs à adaptation rapide, sensibles aux contacts légers, et la fréquence de leur potentiel d'action va être proportionnelle à la vitesse de déplacement du stimulus traversant leur champ récepteur (petit et bien défini).

- Corpuscules de Pacini (FAII) : 

Ces corpuscules complètement "clos" sont présents dans le derme et les tissus conjonctifs sous-cutanés. Il s'agit d'une terminaison nerveuse myélinisée, isolée, et enveloppée par un grand nombre de lamelles conjonctives concentriques séparant des espaces emplis de liquide. Ces récepteurs profonds de type phasique ne vont répondre ni à la durée ni à la vitesse mais aux variations rapides de la déformation de la peau, i. e. à l'accélération de la déformation cutanée.

Chaque catégorie de récepteurs ne donne pas naissance à une sensation qui lui est spécifique mais chaque sensation tactile va émerger d'un pattern spécifique d'activation de l'ensemble ou d'une partie de ces récepteurs.

Tout comme l'influx proprioceptif musculaire, l'information tactile emprunte la colonne dorsale de la moelle épinière jusqu'au bulbe rachidien puis la voie lemniscale pour rejoindre

le thalamus controlatéral d'où des projections partent en direction du cortex somesthésique primaire (S1). Dans S1, la représentation est somatotopique, c'est-à-dire que chaque partie du corps est représentée dans le cortex par une zone bien précise dont l'étendue est proportionnelle à la densité des récépteurs de cette partie du coprs (cf l'homonculus sensitif fig. 10).

2. Le tact, sa fonction kinesthésique et les méthodes d'exploration

- *Participation du tact à la kinesthésie*

Le tact a bien évidemment une fonction extéroceptive telle que définie par Sherrington (1906), c'est-à-dire qu'il permet de percevoir la forme, la texture et/ou la position d'objets de notre environnement. Mais, parallèlement, les informations tactiles peuvent assurer des fonctions proprioceptives en contribuant à la perception kinesthésique, et notamment les afférences issues des très nombreux récepteurs contenus dans la peau glabre de la main. Deux illustrations de ce principe vont être détaillées : le cas du balayage, et le cas de l'étirement de la peau.

Le cas du balayage

Pour explorer un objet, en saisir la texture, les contours, les reliefs, il nous suffit d'utiliser notre main pour le parcourir, le balayer, à une vitesse plus ou moins grande. Or, les récepteurs cutanés sont sensibles à des pressions orientées (Birznieks, Macefield, Westling, & Johansson, 2009; Johansson & Vallbo, 1979) et à des forces de frottement (Breugnot et al., 2006; Essick & Edin, 1995) appliquées sur la peau. Profitant d'une étude en microneurographie visant à tester l'impact de différents niveaux d'émerisage (adoucissement du tissu) sur les sensations tactiles, Breugnot et collaborateurs (2006) ont montré que la fréquence de décharges des récepteurs de types SA et FA augmente linéairement avec la vitesse de balayage (dans une gamme de vitesse entre 10 et 60 mm/s ; Fig. 11). Les récepteurs cutanés, à adaptation lente comme rapide, ont donc bien la capacité de coder la vitesse d'un mouvement de défilement appliqué sur leur champ récepteur.

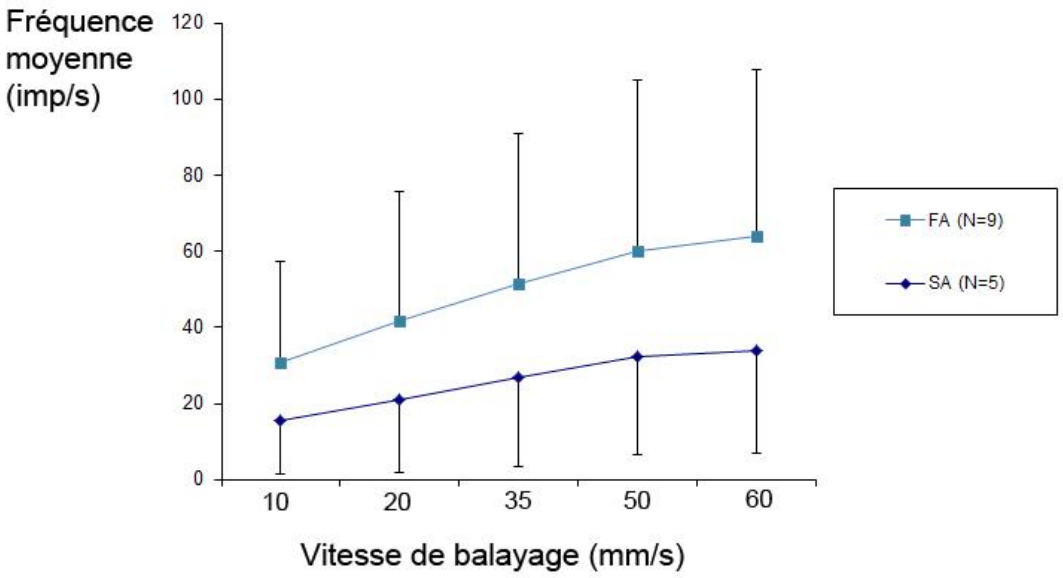
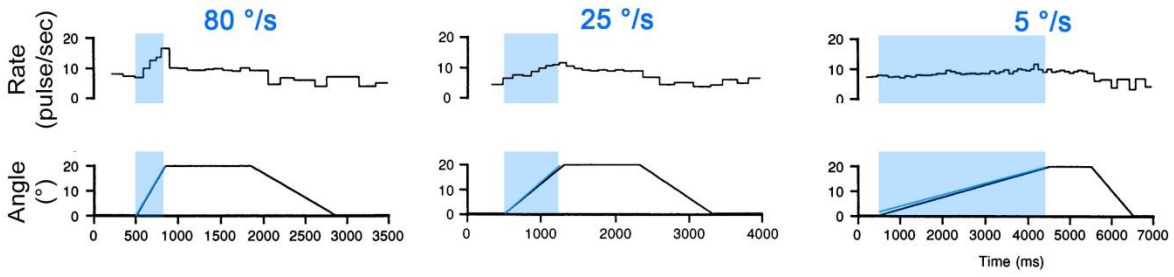


Figure 11 : Codage de la vitesse d'un balayage de la peau par les récepteurs tactiles à adaptation rapide (FA) ou lente (SA) (d'après Breugnot et al., 2006)

Le cas de l'étirement de la peau

Chaque mouvement que nous faisons entraine des replis et des tensions de notre peau, notamment au niveau des articulations. Quels types d'informations les mécanorécepteurs cutanés situés au niveau de ces articulations véhiculent-ils ?



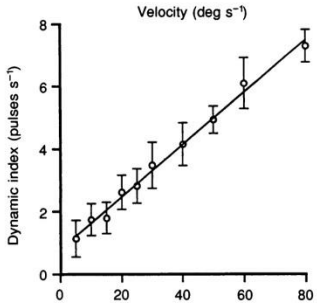


Figure 12 : Trois réponses d'un mécanorécepteur cutané à adaptation lente de type II lors d'un mouvement en rampe

En haut : Fréquence instantanée de décharge du récepteur SAII en réponse à trois rampes de vitesses différentes

A gauche : Pente de sensibilité à la position dynamique en fonction de la vitesse du mouvement

(D'après Grill & Hallet 1995)

En enregistrant les fibres du nerf radial lors de mouvements imposés d'extension de l'articulation métacarpo-phalangienne, il apparait clairement que les récepteurs à adaptation lente de type II sont capables, comme les fuseaux neuromusculaires, d'encoder la vitesse du mouvement réalisé (Grill & Hallett, 1995; Fig. 12). De plus, les afférences cutanées peuvent également renseigner le SNC sur la direction des mouvements exécutés. Ainsi, toujours en utilisant la technique microneurographique mais cette fois pendant des mouvements plus ou moins complexes de la cheville, des chercheurs de l'équipe ont montré que les mécanorécepteurs SAII répondent suivant un pattern d'activation spécifique à chaque trajectoire, prouvant une nouvelle fois que les récepteurs cutanés ont des propriétés d'encodage des mouvements en deux-directions similaires à ce qui a été observé au niveau des récepteurs musculaires proprioceptifs (Aimonetti, Roll, Hospod, & Ribot-Ciscar, 2012; Aimonetti, Hospod, Roll, & Ribot-Ciscar, 2007).

Sur la base de l'ensemble de ces observations, l'importance des informations cutanées dans la perception kinesthésique semble indéniable. Toutefois, pour mesurer l'impact des messages tactiles sur la perception et ainsi réellement estimer la contribution spécifique de cette entrée sensorielle à la perception de nos mouvements propres, il faut pouvoir décorréler la stimulation tactile de la stimulation proprioceptive musculaire. En effet, ces deux modalités sensorielles sont conjointement mises en jeu lors d'un mouvement passivement imposé. Or, s'il est possible d'anesthésier localement la peau pour bloquer les retours tactiles tout en continuant à générer des informations proprioceptives musculaires, l'inverse n'est pas possible. Plusieurs équipes de recherche ont donc mis en œuvre des protocoles expérimentaux capables d'induire des illusions de mouvement du corps propre et/ou d'un membre spécifique par la seule manipulation de l'entrée tactile.

- *Induction d'illusions de mouvement par le canal sensoriel tactile*

Dès lors qu'il existe un glissement entre un élément de l'environnement et une partie de notre peau, le cerveau va devoir déterminer si cela est dû à un mouvement de l'environnement et/ou de notre corps propre. En jouant sur cette ambiguïté des messages d'origine purement tactile, il est alors possible de donner naissance à des illusions de mouvement.

Deux catégories d'illusions peuvent être distinguées : celles concernant le corps dans son ensemble, et celles rapportées à un segment corporel donné.

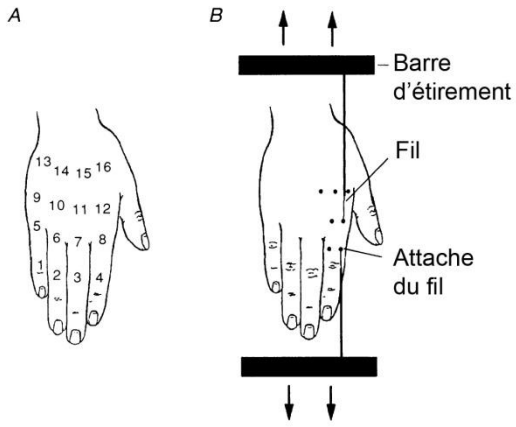
Illusions de mouvement du corps entier

Parmi les illusions de mouvement d'origine cutanée intéressant le corps dans sa globalité, on peut rapporter celle décrite par Lackner et DiZio (1984) : des individus sont assis, les pieds nus en contact avec une plateforme rotative. Ce défilement du support sous les pieds induit chez les participants une illusion de rotation de l'ensemble du corps en direction opposée, illusion renforcée si les participants tiennent de surcroit une rambarde solidaire de la plateforme, exerçant donc la même stimulation rotatoire dans leurs mains.

Une illusion de basculement du corps peut être également provoquée lors de l'application de pattern de stimulations tactiles spécifiques sous la plante des pieds lorsque les participants n'ont aucune information visuelle et doivent se maintenir debout et immobiles. Ainsi par exemple, en simulant une élévation de pression sous la partie antérieure métatarsienne des deux soles plantaires chez un participant maintenu immobile, une sensation illusoire d'inclinaison de l'ensemble du corps vers l'avant est rapportée (Roll, Kavounoudias, & Roll, 2002). Ce type d'illusions a notamment permis d'étudier l'implication des capteurs tactiles plantaires dans le contrôle et le maintien de la posture érigée, comportement mêlant perception du corps propre et ajustement moteur. En effet, si les sujets ne sont plus maintenus, le message tactile va alors provoquer une réponse motrice compensatoire dans le sens opposé de l'illusion pour ajuster la position en réponse au message tactile de basculement artificiellement généré par la stimulation (Kavounoudias, Roll, & Roll, 1998, 1999).

Illusions de mouvement d'un seul membre

Des illusions de mouvement de la main peuvent être induites par stimulation électrique ou par étirement de la peau du dos de la main (Collins & Prochazka, 1996; Fig. 13). L'étirement de la peau située au niveau du coude, du genou ou des phalanges provoque dans tous les cas une illusion de flexion de cette articulation (Cordo et al., 2011; Edin & Johansson, 1995).



<u>Figure 13</u> : Méthodes d'investigation de la fonction kinesthésique du tact (d'après Gill & Prochazka, 1996)

A : Placement des électrodes pour la stimulation électrique

B : Méthode d'étirement de la peau

Enfin, des illusions de rotation de la main peuvent être évoquées par le défilement d'un tissu texturé sous la paume (Blanchard, Roll, Roll, & Kavounoudias, 2011; Kavounoudias et al., 2008). Ce type de stimulation a été utilisée dans les expériences réalisées dans le cadre de ce travail de thèse et seront donc détaillées plus avant dans la suite de ce manuscrit.

III. Modalité visuelle (V)

Tout comme le tact, la vision possède cette double possibilité d'à la fois nous informer sur l'environnement, sa composition, ses mouvements, et d'autre part, de nous fournir des informations sur nos propres mouvements. C'est évidemment ce second aspect qui va nous intéresser ici. Nous allons donc présenter succinctement le fonctionnement du système visuel avant de nous pencher sur le rôle kinesthésique de celui-ci.

1. Le système visuel, de la rétine au cortex

Il serait illusoire d'espérer rassembler ici toutes les connaissances acquises sur le système visuel, le nombre de travaux s'y intéressant est colossal, et plusieurs questions restent débattues, ne serait-ce que concernant la transposition à l'Homme des conclusions obtenues grâce au modèle animal. L'objectif de cette partie sera donc simplement de résumer les mécanismes neuronaux basiques de la vision nécessaires à la compréhension du traitement d'informations visuelles relatives au mouvement et, a fortiori, des mouvements du corps propre.

- *L'anatomie*

C'est dans la rétine que se trouvent les récepteurs de la vision, les cônes et les bâtonnets. Chaque type de récepteurs a sa sensibilité propre (les cônes sont sensibles aux couleurs par exemple, ce qui n'est pas le cas des bâtonnets). Ils sont connectés à tout un réseau de cellules comprenant les cellules bipolaires, horizontales, amacrines, et ganglionnaires. Ce sont les axones de ces dernières qui vont converger et former le nerf optique.

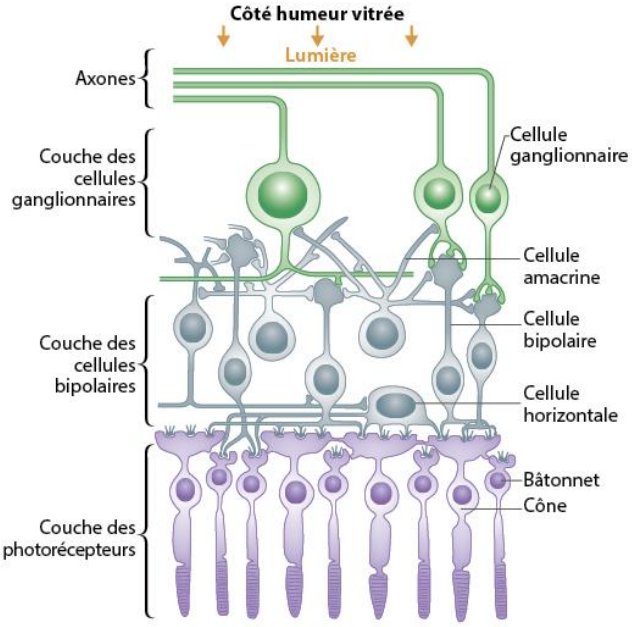


Figure 14: Réseau cellulaire de la rétine

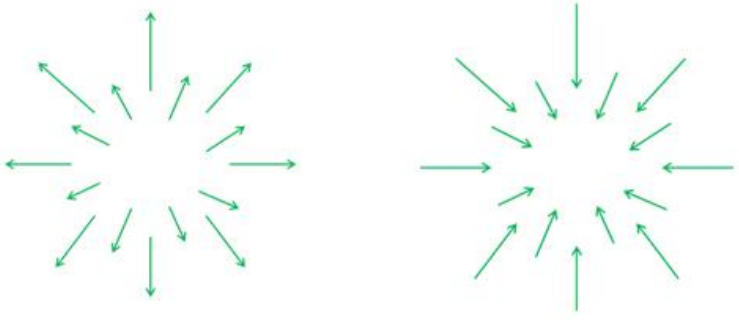
Les nerfs optiques bilatéraux se rejoignent au niveau du chiasma optique. De là, des bandelettes optiques divergent chacune en direction d'un corps genouillé latéral (gauche ou droit). Enfin, de ces deux corps genouillés latéraux partent des radiations optiques, en direction du cortex occipital. Il faut noter que certaines fibres quittent la voie visuelle primaire après le chiasma optique pour se projeter vers les structures sous-corticales et notamment le colliculus supérieur. Ces fibres seraient impliquées notamment dans les mouvements du regard ou encore dans la poursuite de cible.

- *Flux optique et perception du mouvement*

Le flux optique correspond au pattern de défilement visuel projeté sur la rétine d'un individu pendant que celui-ci se déplace. Il s'ajoute bien évidement au flux rétinien, c'est-à-dire à l'ensemble des informations visuelles reçues grâce aux mouvements des yeux (mouvements que nous faisons lorsque nous explorons une scène, un objet, un individu par le regard). Les changements du flux optique vont aider à caractériser le déplacement de notre corps propre dans l'espace (Lappe, Bremmer, & van den Berg, 1999). Pour s'en rendre compte, il suffit de s'imaginer successivement marcher et conduire une voiture sur une route : si l'on regarde vers l'avant, l'expansion de la scène visuelle (Fig. 15.A) va être bien plus rapide si l'on roule à 90 km/h que si l'on marche. La vitesse de notre déplacement peut donc être déduite de l'analyse et du traitement du flux optique et de ses variations. Le même raisonnement pourrait se tenir si le déplacement se faisait en marche arrière : la vitesse de variation du flux optique dépendrait toujours de la vitesse de déplacement mais cette fois suivant un pattern en contraction (Fig. 15.B). Les variations du flux optique renseignent donc aussi sur la direction du mouvement.

Figure 15 : Schéma représentant les variations de flux optique lors d'un déplacement du corps

A. Vers l'avant (expansion) **B. Vers l'arrière (contraction)**



L'importance du flux optique dans la perception des déplacements de l'ensemble de notre corps n'est qu'une illustration du rôle de la vision dans la kinesthésie. Comme pour les modalités proprioceptives musculaires et tactiles, cette fonction kinesthésique visuelle a été confirmée et est toujours étudiée au travers de stimulations donnant lieu à des illusions de mouvement du corps propre.

2. Exploration kinesthésique et illusions visuelles

- *Les vections : des illusions « corps entier »*

La vection est le phénomène illusoire le plus connu s'appuyant justement sur l'utilisation du flux optique. Utilisée dans un cadre expérimental pour la première fois par Ernst Mach (1875), la vection est une sensation illusoire de mouvement propre appariée à un flux optique donné. En imposant un flux optique particulier (Fig. 16), on crée une incohérence pour le SNC (si nous étions immobiles comme nous le signale d'autres sources sensorielles notamment vestibulaire et proprioceptive, la scène visuelle devant nos yeux devrait être stable). Le SNC va alors être leurré, et supposer que ce flux optique vient d'un mouvement de notre corps propre et non de l'environnement, c'est de là que nait l'illusion de déplacement (pour une revue, voir Palmisano, Allison, Schira, & Barry, 2015).

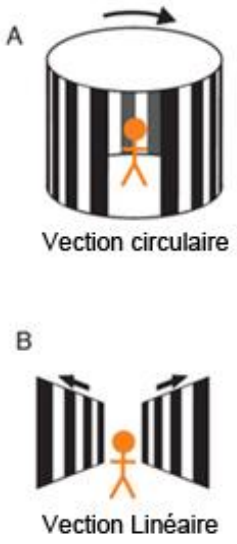


Figure 16 : Schéma de stimuli types utilisés pour induire des vections

A. «Tambour» optokinétique, pièce dans laquelle les murs tournent autour d'un observateur statique, causant une illusion de rotation en sens opposé.

B. Projection d'un pattern en translation vers l'arrière (d'après Berthoz et al. 1975), causant une sensation de déplacement vers l'avant.

D'après Trommershauser et al., 2011

Les paramètres du stimulus (tels que la fréquence spatiale du pattern visuel, sa vitesse, de défilement, l'étendue du champ visuel du sujet..) influençant la puissance et l'occurrence du phénomène de vection ont été largement étudiés (Brandt, Dichgans, & Koenig, 1972; Degraaf, Wertheim, Bles, & Kremers, 1990; Held, Dichigans, & Bauer, 1975; S. Palmisano & Gillam, 1998). Il est possible d'induire des illusions de rotation du corps propre, en utilisant un « tambour » optokinétique (Brandt et al., 1972, Fig. 16.A) ou un disque placé devant le participant (Wolsley, Buckwell, Sakellari, & Bronstein, 1996), mais également des illusions de translation par un défilement linéaire d'une scène visuelle à la périphérie du champ visuel du sujet (Fig. 16.B) (Berthoz, Pavard, & Young, 1975; Guerraz & Bronstein, 2008).

Parmi les facteurs pouvant favoriser ou inhiber l'émergence de vections, deux éléments méritent d'être mentionnés. Tout d'abord, lors d'un mouvement réel, le SNC devrait recevoir des informations vestibulaires. Cependant, si la vitesse du déplacement est constante, les capteurs vestibulaires, sensibles aux accélérations, deviennent rapidement silencieux, n'étant plus alors en conflit avec l'information visuelle ; la sensation de mouvement illusoire induite par le stimulus visuel est alors permise. Par ailleurs, l'Homme vit dans un environnement aux règles généralement immuables (certains éléments ne bougent pas, montagnes, routes,… et notre corps est contraint par ses limites physiologiques et anatomiques). Il existe ainsi un contrôle cognitif (influence descendante, *Top-Down*) pouvant tout aussi bien accentuer que réduire les phénomènes illusoires tels que la vection (Kitazaki & Sato, 2003; Mast, Berthoz, & Kosslyn, 2001; Riecke, 2009).

Les dispositifs expérimentaux utilisant la vection ainsi que d'autres basés sur des stimuli plus complexes (e. g. une pièce dont les murs sont mobiles et le sol fixe) ont contribué à démontrer l'importance de la fonction kinesthésique de la vision, notamment en observant l'impact de ce type de manipulations visuelles sur la régulation posturale des individus : comme pour les modalités précédemment présentées, les illusions de mouvement induites au travers de ces stimulations visuelles sont suffisamment valides écologiquement pour s'accompagner de réponses posturales compensatrices chez un participant devant garder sa position érigée stable (Guerraz & Bronstein, 2008; Lee & Lishman, 1977; Wei, Stevenson, & Körding, 2010).

- *Illusions de déplacement d'un membre*

Le phénomène de vection a pu être transposé à l'échelle d'un segment corporel : en projetant une scène visuelle fortement contrastée, en mouvement, en dessous d'un membre immobile, il est possible d'induire une illusion de mouvement dans la direction opposée à celle de cette scène visuelle (Blanchard, Roll, Roll, & Kavounoudias, 2013; Tardy-Gervet, Gilhodes, & Roll, 1984). Ce type de stimulation a été utilisé dans les travaux menés dans le cadre de ce projet de thèse, et sera donc plus longuement décrit dans la suite de ce manuscrit.

Une autre façon d'induire des illusions kinesthésiques via le canal visuel repose sur l'utilisation du paradigme miroir. Ce paradigme permet de manipuler l'information visuelle de mouvement d'un membre au travers d'un miroir. Les membres du sujet (bras ou jambe) sont disposés de chaque côté du miroir (placer dans le plan sagittal), l'un visible, l'autre caché. Le reflet du membre visible dans le miroir va venir « prendre la place » du membre controlatéral (caché) aux yeux du sujet. Tout mouvement du bras visible va alors être vu par le sujet, dans le miroir, comme un mouvement de son bras caché. L'illusion ainsi créée est appelée illusion miroir. Mise au point par Ramachadran et son équipe dans les années 90, dans un but thérapeutique pour soulager les douleurs et sensations fantômes chez les personnes amputées ou paralysées d'un membre (pour review voir Ramachandran & Altschuler, 2009), cette technique est aujourd'hui utilisée pour étudier la contribution de la vision au sens de la position (Holmes, Crozier, & Spence, 2004; Holmes, Snijders, & Spence, 2006; Holmes & Spence, 2005; Tsuge, Izumizaki, Kigawa, Atsumi, & Homma, 2012) et à la kinesthésie (Guerraz et al., 2012).

Cependant, il est interessant de noter que les études utilisant ce paradigme expérimental négligent le plus souvent les afférences proprioceptives musculaires, issues du bras déplacé et du bras immobile. Nous avons utilisé ce design expérimental dans certaines études de ce travail de thèse, pour estimer dans quelle mesure ces informations proprioceptives contribuent également à l'émergence de l'illusion miroir, mettant en évidence une origine proprio-visuelle et non seulement visuelle de ce phénomène.

Corrélats cérébraux de la kinesthésie

Les études réalisées dans le cadre de ce travail de thèse ne concernent pas directement la question du réseau cérébral associé au traitement des informations sensorielles dans le cadre de la kinesthésie. Cependant, les techniques de neuroimagerie ont permis récemment d'améliorer la compréhension des processus neuraux qui sous-tendent l'émergence de cette perception. L'étroite imbrication entre perception et action nous pousse à nous interroger sur les structures cérébrales plus spécifiquement impliquées dans la kinesthésie parmi le vaste réseau d'aires sensorimotrices associées à l'exécution active ou passive d'un mouvement (Encart *Rappel sur le réseau cérébral sensori-moteur*). En effet, parmi celles-ci, les aires somesthésiques primaires et secondaires ainsi que le cortex pariétal postérieur sont généralement considérés comme des aires sensorielles, tandis que les cortex moteur primaire, prémoteur, cingulaire ainsi que les ganglions de la base et le cervelet sont plutôt rangés dans la catégorie des aires motrices. On peut dès lors se demander dans quelle mesure i) la perception d'un mouvement repose uniquement sur ces aires sensorielles ou associe-t-elle également les aires motrices ? ii) la perception d'un mouvement fait-elle appel à des régions cérébrales différentes selon la nature de la modalité sensorielle qui lui a donné naissance ?

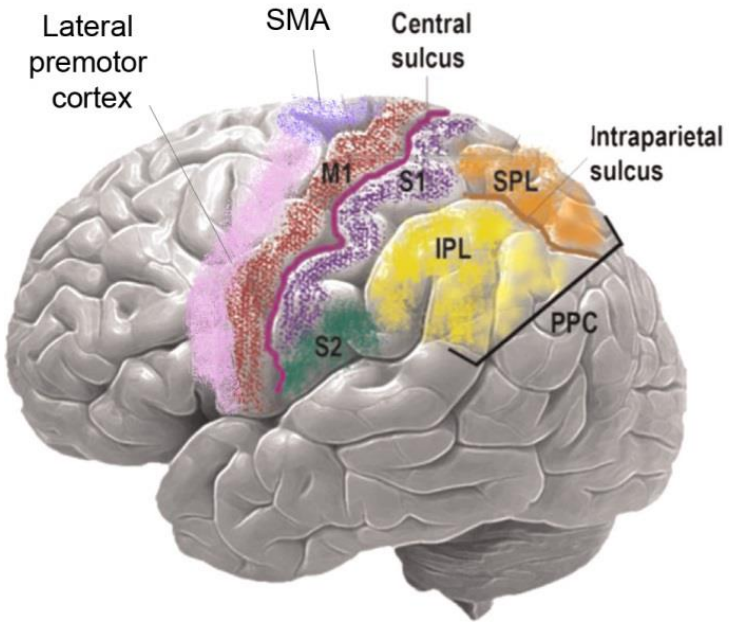


Figure 17 : Topographie des principales aires sensori-motrices de cerveau humain

SMA : supplementray motor area, M1 : primary motor cortex, S1: primary somatosensory cortex, S2: secondary somatosensory cortex, PPC: posterior parietal cortex, SPL: superior parietal lobule, IPL: inferior parietal lobule

Rappel sur le réseau cérébral sensori-moteur

Il existe un vaste répertoire de données acquises en utilisant les techniques d'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) qui ont permis d'identifier les structures corticales et sous corticales impliquées dans l'exécution d'un mouvement donné :

Le cortex moteur primaire (M1) reçoit les informations de commandes motrices issues du cortex pré-moteur et un ensemble d'informations sensorielles périphériques via le cortex pariétal. Cette structure est connectée grâce aux cellules pyramidales aux motoneurones, ultime relais de la commande motrice avant l'effecteur final qu'est le muscle. L'existence de cette structure chez l'Homme et son organisation somatotopique ont été mises en évidence dès les années 1940-1950 par les travaux de Penfield.

Au cortex prémoteur latéral (Aire 6 latérale), on attribue généralement un rôle dans la sélection des programmes moteurs et dans l'apprentissage moteur (Moran & Schwartz, 1999) ; il serait également impliqué dans les transformations visuo-motrices.

Le rôle de l'aire motrice supplémentaire (AMS ou aire 6 médiane) reste plus incertain. Il semblerait qu'elle intervienne dans l'organisation du programme moteur (durée, puissance, chronologie des mouvements) et l'adaptation de ce programme aux retours sensoriels et aux nouvelles situations.

Le cortex cingulaire bénéficie d'une organisation particulière en trois parties (division « affective », « cognitive », et « motrice » ; Bush et al, 2000) et semble servir d'interface pour la combinaison des aspects émotionnels, cognitifs et moteurs.

Le cortex pariétal postérieur, ou cortex somesthésique associatif, est considéré comme une région cérébrale multimodale, synthétisant les informations proprioceptives et tactiles, mais également visuelles, pour les prendre en compte dans l'exécution et la planification des mouvements. On considère généralement que ce cortex participe à la construction du schéma corporel (représentation interne, fiable, et non consciente des segments corporels et de la posture) et élabore ainsi les modèles internes du mouvement à effectuer en fonction de la situation dans laquelle l'individu se trouve (Kalaska, 1988).

Le cortex somesthésique primaire (S1), occupant le gyrus post-central, possède une organisation somatotopique précise et va rassembler les informations sensorielles proprioceptives et tactiles controlatérales grâce aux projections qu'il reçoit en provenance du thalamus. De nombreuses projections partent de SI vers d'autres aires corticales et notamment vers le cortex somesthésique secondaire (S2). Ce cortex, situé au niveau de l'operculum pariétal, est également connecté au thalamus, mais son activation est généralement plus diffuse (moins latéralisée et avec une somatotopie moins stricte). SII reçoit de surcroît des informations motrices, et semble un candidat pertinent pour supporter les modèles internes des interactions sensori-motrices (Ackerley & Kavounoudias, 2015).

Les structures sous-corticales que sont les ganglions de la base contribuent également au circuit moteur, probablement en exerçant une fonction facilitatrice sur le mouvement et un rôle de filtre en bloquant la réalisation de mouvements inadaptés.

Enfin, le cervelet est connu pour son rôle de détecteur de l' « erreur motrice » entre mouvement voulu et mouvement exécuté et va permettre de régler avec précision l'enchaînement et la durée des mouvements de chaque segment. Son implication dans les apprentissages moteurs est également largement reconnue.

Rappel sur le réseau cérébral sensori-moteur (suite)

Les travaux en IRMf étudiant les réseaux cérébraux activés durant un mouvement passif permettent, par comparaison aux études précédemment citées, de préciser les activations plus spécifiques aux retours sensoriels de celles liées aux commandes et efférences motrices. Ainsi les activations de l'AMS (plus intense et plus ventrale pour le mouvement actif) et du cortex pariétal (plus postérieure au sillon central pour le mouvement actif) diffèrent entre mouvement passif et actif. De plus, les ganglions de la base et le cortex cingulaire ne sont pas actifs pendant un mouvement passif.

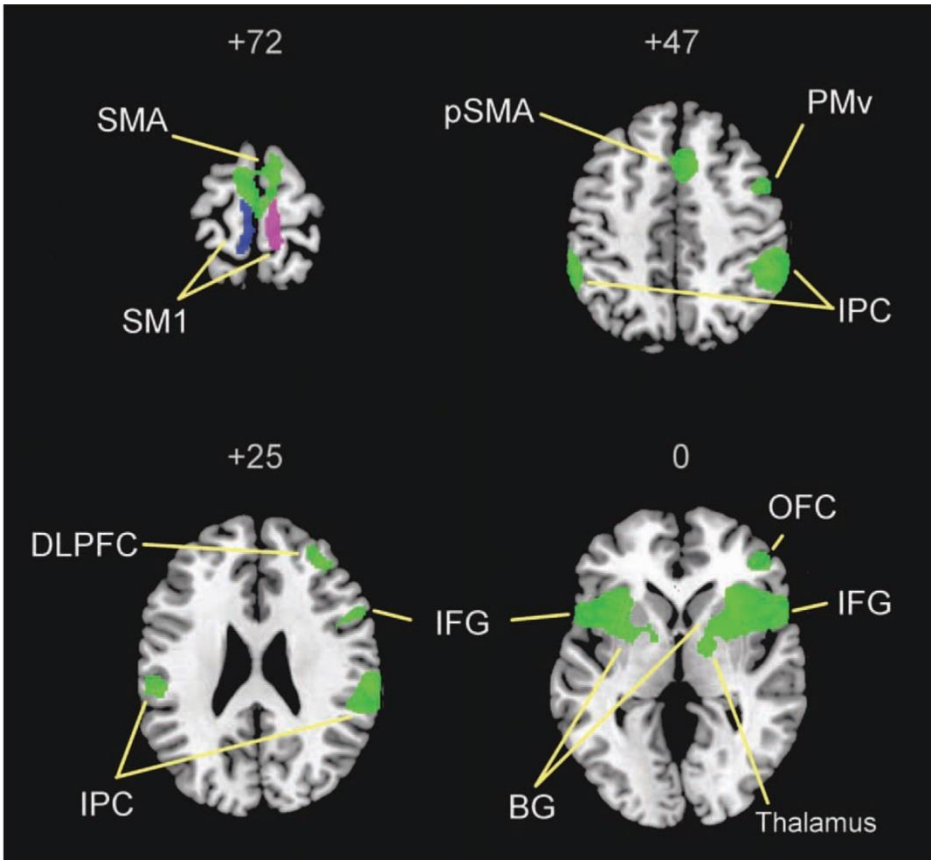
Notons enfin que les études utilisant l'imagerie motrice (les sujets imaginent réaliser une action motrice) ont permis de mettre en exergue au sein du réseau sensori-moteur des aires plus spécifiquement engagées dans l'exécution du mouvement, telles que les cortex moteur primaire (Lotze & Halsband, 2006), l'aire motrice supplémentaire (Grafton et al ; 1996) et les ganglions de la base (Gérardin et al ; 2000).

I. Réseau cérébral associé à une illusion de mouvement d'origine proprioceptive musculaire

Plusieurs études ont intégré des stimulations vibratoires dans des protocoles expérimentaux utilisant l'imagerie fonctionnelle. Toutes ont mis en évidence que ce type de stimulation des afférences Ia, qui donne naissance à des illusions de mouvements, sollicite un réseau très similaire à celui observé lors d'un mouvement passif ou actif. Ainsi, la perception d'un mouvement corporel illusoire d'origine proprioceptive s'accompagne d'une activation de régions cérébrales sensorielles mais aussi motrices incluant principalement: les cortex somesthésiques et moteurs primaires controlatéraux, l'aire motrice supplémentaire, le cortex pariétal postérieur bilatéralement (essentiellement le lobule pariétal inférieur, gyrus supramarginal), les cortex prémoteur (dorsal) et cingulaire surtout controlatéralement, l'insula et le cervelet ipsilatéral. (Casini et al., 2006; Duclos, Roll, Kavounoudias, & Roll, 2007; Goble et al., 2011; Kavounoudias et al., 2008; Naito, 2002; Romaiguere, Anton, Roth, Casini, & Roll, 2003).

Casini et collaborateurs (2006) ont par ailleurs comparé les activations cérébrales induites par co-vibration de musculatures antagonistes du poignet, à des fréquences différentes (condition illusion), ou à la même fréquence (condition sans illusion) en utilisant la technique de MagnétoEncéphaloGraphie (MEG). Si S1 et le gyrus supramarginal sont activés de façon similaire dans les deux conditions (Illusion- Sans Illusion), M1 et l'AMS ne

sont spécifiquement activés que dans la condition illusion. Les auteurs interprètent ces résultats comme un argument confirmant le rôle des aires motrices en plus des aires pariétales postérieures dans l'émergence de perceptions kinesthésiques, y compris illusoires, S1 et le lobule pariétal inférieur (gyrus supramarginal) servant plus généralement au traitement des afférences somesthésiques.



<u>Figure 18</u> : Aires corticales activées durant la stimulation par vibration des fuseaux neuromusculaires (FNM) des muscles de la cheville droite (bleu), gauche (rose) ou des deux (vert). (D'après Goble et al., 2011)

SMA : Aire motrice supplémentaire ; SM : Cortex sensori-moteur ; PM : Cortex pré-moteur ; IPC : Cortex inféro-pariétal ; DLPFC : Cortex pré-frontal dorso-latéral ; OFC : Cortex fronto-orbital ; IFG : Gyrus frontal inférieur ; BG : Ganglions de la base.

II. Réseau cérébral associé à une illusion de mouvement d'origine cutanée

La majeure partie des données recueillies sur le traitement des informations tactiles concernent la détection ou l'exploration de stimulus, d'objets extérieurs. Très peu d'études s'intéressent directement au réseau cérébral de la perception kinesthésique d'origine tactile, sans doute du fait, entre autres, de la difficulté d'étudier la contribution spécifique du tact à la kinesthésie indépendamment de la proprioception musculaire.

En 2008, Kavounoudias et collaborateurs adaptent leur paradigme d'illusion tactile et enregistrent les activations cérébrales associées au moyen de l'IRMf. Le réseau ainsi identifié est quasiment superposable à celui observé dans le cas d'illusions kinesthésiques induites par stimulation proprioceptive musculaire. Ce réseau comprend le cortex somesthésique primaire controlatéral (S1), l'aire motrice supplémentaire (AMS, bilatéralement), le lobule pariétal inférieur et l'insula, et ipsilatéralement, le cortex cingulaire ainsi que le cervelet.

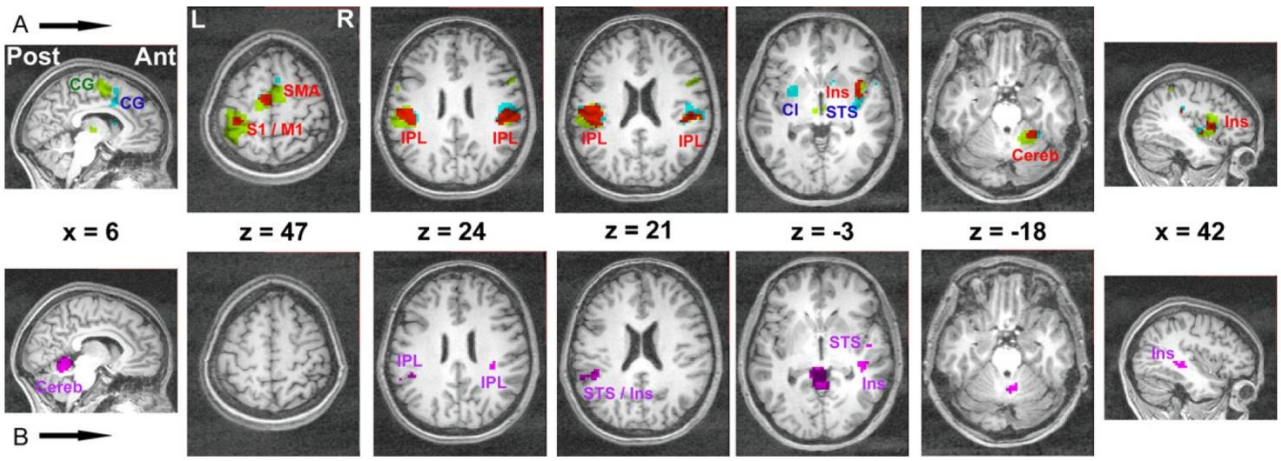


Figure 19 : (A) Activations cérébrales spécifiques (bleu et vert) ou communes (rouge) associées à l'induction d'illusions kinesthésiques par stimulation unisensorielle tactile (bleu) ou proprioceptive (vert). (B) Aires cérébrales spécifiquement activées en situation de stimulation bisensorielle par rapport aux stimulations unisensorielles. (d'après Kavounoudias et al., 2008).

L: left, R: Right; CG: cingulate cortex; SMA : supplementary motor area; S1M1: primary sensorimotor cortex ; IPL : inferior parietal lobule ; Ins : insula ; Cl : claustrum ; STS : superior temporal sulcus ; Cereb : cerebellum.

III. Réseau cérébral associé à une illusion de mouvement d'origine visuelle

1. Aires cérébrales visuelles impliquées dans le traitement de l'information de mouvement

De nombreuses études conduites en imagerie fonctionnelle ont contribué à préciser les aires cérébrales actives dans le traitement de l'information de mouvement perçue au niveau visuel. Bien évidemment, l'aire visuelle primaire (V1) est impliquée dans la détection du mouvement (notamment en termes de direction et de vitesse) mais son activité n'est pas directement corrélée à la perception consciente du mouvement. D'autres aires interviennent donc dans la perception fine des mouvements. Parmi elles, l'aire médio-temporale (V5+/-hMT) est certainement l'aire la plus généralement reconnue dans le codage du mouvement visuel. Les études chez l'Homme et chez le singe ont permis de mettre en évidence une activation importante de cette région par des stimulations visuelles dynamiques (Braddick et al., 2001). De plus, l'augmentation de la taille des champs récepteurs des neurones de MT par rapport à ceux notamment de V1, rend cette zone corticale peu efficace pour localiser les stimuli visuels, mais puissante pour des analyses plus complexes et globales. Cette aire envoie des projections entre autres sur deux aires généralement considérées de plus haut niveau : l'aire temporale médiale supérieure (MST) et l'aire intrapariétale ventrale (VIP) ou sillon intrapariétal. MST en particulier dans sa partie dorsale contribuerait au traitement de haut niveau de l'information visuelle relative à des mouvements complexes tels que ceux du corps propre. VIP quant à elle, est une aire vers laquelle convergent de nombreuses afférences sensorielles, notamment tactiles et visuelles et est considérée comme une aire d'intégration multisensorielle. D'autres aires semblent également impliquées telles que l'aire hV3A *human motion-related area*, l'aire V3 « accessoire » jouerait un rôle dans l'analyse dynamique des formes grâce à sa grande sensibilité aux faibles contrastes (Sunaert, Hecke, Marchal, & Orban, 1997; Tootell et al., 1997).

2. Cas particulier de la perception kinesthésique d'origine visuelle

Concernant les informations visuelles kinesthésiques à proprement parler, des études électrophysiologiques réalisées chez le primate non humain montrent que les neurones de l'aire temporale médiale supérieure dorsale (MSTd) ont une sensibilité particulière à l'information véhiculée par le flux optique (Duffy & Wurtz, 1991; Gu, Watkins, Angelaki, & DeAngelis, 2006) confirmant le rôle de cette région pour gérer les messages de déplacement du corps propre. Plusieurs travaux convergent ainsi pour désigner cette aire MST comme un candidat idéal pour l'élaboration de la perception des mouvements du corps propre (Andersen, 2000).

Les études cherchant à identifier une région homologue chez l'Homme n'ont cependant pas atteint de consensus. Plusieurs travaux ont tenté d'utiliser la vection (perception illusoire de mouvement du corps entier sous l'effet d'un stimulus visuel en mouvement, voir page 44-45) pour repérer spécifiquement ces aires impliquées dans le traitement des informations kinesthésiques visuelles. Ces études ont comparé les activations cérébrales pendant le visionnage d'un pattern de points en mouvement mais sans direction cohérente à celles liées au mouvement d'un pattern de points cohérent donnant lieu dans ce dernier cas à une vection. Les résultats obtenus sont loin d'être homogènes. Par exemple, l'activation de l'aire MT+/V5 dans la condition de vection (mouvement cohérent) est parfois :

- plus importante que lors de la présentation du pattern sans cohérence (Deutschlander et al., 2004; Kleinschmidt et al., 2002; Previc, Liotti, Blakemore, Beer, & Fox, 2000)
- moins importante que lors de la présentation du pattern sans cohérence (Dejong, Shipp, Skidmore, Frackowiak, & Zeki, 1994)
- similaire à celle observée lors de la présentation du pattern sans cohérence (Beer, Blakemore, Previc, & Liotti, 2002; Kleinschmidt et al., 2002)

Ces résultats apparemment contradictoires pourraient venir du fait que la vection est un phénomène instable: l'illusion de mouvement apparait et disparait alternativement (bistabilité) sur une longue période de stimulation comme celle utilisée pour les expériences menées en IRMf. Kovacs et collaborateurs (2008) ont donc contrôlé la présence de l'illusion en demandant aux sujets après chaque stimulation visuelle s'ils avaient perçu un mouvement de leur corps ou le déplacement de petites sphères dans l'espace. Lors des patterns de flux

optique cohérent, l'activation de l'aire MT+ était bien significativement plus importante dans les essais où les sujets percevaient une illusion kinesthésique plutôt que lorsqu'ils percevaient un mouvement de l'environnement.

En plus de l'aire MT+, les aires MSTd et dorso-médiale V6, le cortex cingulaire (Kovács, Raabe, & Greenlee, 2008; Smith & Wall, 2008), ont été régulièrement cités comme faisant partie de ce réseau kinesthésique visuel, ainsi que le sillon interpariétal (homologue de l'aire polysensorielle VIP chez le singe dont les neurones sont sensibles à des stimuli vestibulaires et somatosensoriels indicateurs de mouvement ; Bremmer, Klam, Duhamel, Ben Hamed, & Graf, 2002; Duhamel, Colby, & Goldberg, 1998), et le cortex pariéto-insulaire vestibulaire (pour une revue sur le réseau vestibulaire, voir Lopez, Blanke, & Mast, 2012). Ces résultats ne font cependant pas l'unanimité, notamment à cause des grandes différences méthodologiques d'une étude à l'autre (désaccord sur le choix des conditions contrôles) et à la difficulté à établir des critères précis pour s'assurer de l'émergence et de la durée du phénomène de vection (Palmisano et al., 2015).

Quoi qu'il en soit, il semblerait que dans le cas d'une illusion kinesthésique d'origine visuelle intéressant le corps dans son entier, l'activation des aires motrices ne soit pas nécessaire à l'émergence de cette perception, contrairement aux illusions évoquées par des stimulations proprioceptives musculaires ou tactiles. Dans le même esprit, Kaneko et al. (2015) ont récemment comparé les activations cérébrales liées à une illusion se rapportant à un segment corporel, induite en demandant à des participants de regarder une vidéo de leur main droite bougeant, à celles consécutives au visionnage d'une vidéo présentant un même mouvement mais de la main d'une autre personne (donc sans illusion kinesthésique). S'ils observent, en condition « soi » versus « autrui », une activation du cortex prémoteur dorsal et ventral gauche, des lobules pariétaux inférieurs et supérieurs gauches, de la jonction occipito-temporale droite, ainsi que de l'insula et du putamen bilatéraux, aucune activation différentielle n'a été relevée ni dans le cortex moteur primaire, ni dans les cortex somesthésiques.

Toutefois, les études mêlant illusions miroir et techniques d'imagerie tendent à montrer que dans certaines circonstances, une illusion de mouvement d'un segment corporel s'accompagne d'une activation motrice : des enregistrements électro-encéphalographiques réalisés alors que les participants regardaient le reflet de leur main gauche, leurs doigts passant de la flexion à l'extension et vice-et-versa, dans un miroir ont mis en évidence une

activation du cortex moteur primaire gauche, donc ipsilatéral au mouvement réel et controlatéral au mouvement illusoire (Debnath & Franz, 2016). La méta-analyse réalisée par Deconinck et collaborateurs (2014) semble confirmer cette implication des aires motrices dans l'illusion de mouvement générée par le paradigme miroir. Ces résultats nous poussent à nous interroger sur l'origine sensorielle de l'illusion miroir, présumée de nature exclusivement visuelle. Une partie de notre travail de thèse visera précisément à mettre en évidence la contribution des afférences proprioceptives musculaires dans l'émergence de cette illusion miroir.

La kinesthésie est la perception consciente des mouvements de notre corps propre et de nos différents membres. La littérature a largement démontré la contribution de différents sens à la construction de cette perception, notamment la proprioception musculaire, le tact et la vision. Les récentes études de neuroimagerie ont de plus mis en évidence les réseaux sensorimoteurs spécifiquement associés à la perception kinesthésique basée sur chacun de ces sens, soulignant les similitudes et les différences de recouvrement des aires impliquées selon les modalités considérées.

Dès lors, il est légitime de se demander dans quelle mesure la redondance des informations sensorielles permet-elle une amélioration de nos performances perceptives ? Est-ce que toutes les modalités sensorielles interagissent dans la kinesthésie ? Certaines modalités sensorielles ont-elles plus de poids dans la construction des percepts kinesthésiques multisensoriels ? Quelles sont les bases neurales de ces processus intégratifs ?

Nous exposerons les travaux de la littérature qui ont abordé ces questionnements dans la prochaine partie de ce document et concluerons sur ce qui demeure aujourd'hui encore à étudier, motivant les objectifs du travail expérimental que nous avons réalisé.

B - L'INTEGRATION MULTISENSORIELLE

Grands principes de l'intégration multisensorielle

Notre environnement est fondamentalement multimodal et aucune de nos actions ne peut être perçue par le biais d'un unique canal sensoriel. Notre expérience quotidienne se nourrit d'une multitude d'informations sensorielles diverses nous parvenant en même temps. Il est donc pertinent de s'interroger sur la façon dont notre SNC va identifier les messages sensoriels se rapportant à un même évènement pour les combiner en un percept unique et cohérent, et ce notamment lorsque cet évènement est un mouvement de notre corps ou d'un segment de celui-ci.

I. Critères requis pour l'intégration multisensorielle

Lorsque plusieurs signaux sensoriels de natures différentes parviennent au SNC, celui-ci doit, pour réagir de façon appropriée, d'abord décider s'ils proviennent d'un même évènement ou d'évènements différents. Si les évènements sont différents, le SNC devra traiter les messages sensoriels indépendamment, on parle alors de ségrégation sensorielle. C'est ce qui se passe lorsque, assis dans le salon, vous entendez la porte d'entrée s'ouvrir (information auditive) et que vous sentez votre téléphone vibrer (information tactile), les deux évènements ne sont pas liés, vous n'allez pas traiter les informations auditives et tactiles comme si elles relevaient de la même cause. A l'inverse, si deux informations sensorielles proviennent d'un même évènement, le SNC va chercher à tirer parti de cette convergence des informations et va les traiter conjointement.

Il existe certains critères dont le SNC va tenir compte pour choisir entre ségrégation et intégration sensorielle. L'exemple précédent illustre l'un d'entre eux : la notion d'unicité spatiale. Pour que deux signaux soient intégrés, il faut qu'ils proviennent du même endroit de l'espace. C'est également vrai pour l'unicité temporelle : les signaux sensoriels vont être considérés comme issus d'un même évènement seulement s'ils sont perçus dans une même fenêtre temporelle, relativement restreinte. La congruence spatio-temporelle des signaux renforce ainsi leur probabilité de venir d'un même évènement, d'un même objet et donc leur chance d'être intégrés.

Avant de développer les conséquences perceptives de l'intégration multisensorielle, il convient de mentionner qu'il n'y a pas qu'un seul mode d'interaction entre les sens. Les signaux sensoriels provenant d'une même source peuvent véhiculer des informations complémentaires ou bien redondantes et leur prise en compte par le SNC est alors différente (Ernst & Bülthoff, 2004):

- Combinaison sensorielle : si les informations sensorielles sont complémentaires, en les combinant, alors, la quantité d'information relative à l'évènement ou à l'objet perçu va augmenter. Par exemple, lorsque pour estimer la forme d'un objet, on le saisit par en dessous et on le regarde en même temps, on obtient les informations sur la forme de dessus par la vision et sur la forme du dessous par le tact, l'estimation que l'on va faire de la forme globale de l'objet sera alors plus robuste (Newell, Ernst, Tjan, & Bulthoff, 2001).

- Intégration sensorielle : les informations peuvent être redondantes, par exemple lorsqu'on entend quelqu'un parler et que l'on voit ses lèvres bouger en même temps. Dans ce cas, voir et entendre ne rajoute pas d'informations supplémentaires sur le discours tenu, mais l'intégration de ces signaux va améliorer notre perception, la rendre plus fiable et/ou plus précise. C'est à ce mécanisme que nous nous intéressons dans ce travail de thèse.

II. Conséquences perceptives

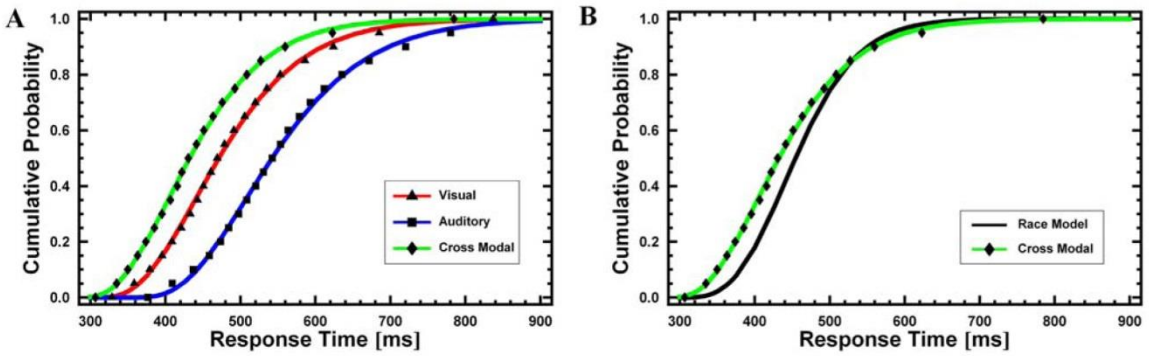
- *Bénéfices perceptifs dans des situations sensorielles congruentes*

La littérature s'accorde sur le fait que, pour percevoir un évènement, avoir deux sources différentes d'informations sensorielles est plus efficace qu'en avoir une seule, même si les deux types de messages véhiculent la même information et non des informations complémentaires (nous parlons donc bien d'intégration multisensorielle et non de combinaison multisensorielle). L'amélioration de la perception par l'intégration multisensorielle peut se faire au travers de deux dimensions : l'exactitude et la fiabilité. Augmenter l'exactitude d'une perception, c'est rapprocher le percept de la réalité, si l'objet que je veux atteindre est à 50 cm, je serai plus exact en estimant la distance à 49 qu'à 45 cm. Augmenter la fiabilité d'une perception c'est diminuer la variabilité de nos percepts. Pour reprendre l'exemple précédent, l'estimation que je fais d'une distance n'est pas parfaite et elle

va varier d'un essai à l'autre dans un intervalle donné. Plus cet intervalle sera réduit, plus ma perception sera fiable et constante d'un essai à l'autre. Le bénéfice perceptif que l'on retire d'une situation multisensorielle peut porter sur l'une ou l'autre de ces dimensions ou sur les deux. Ce bénéfice a été largement mis en évidence en comparant les performances multimodales aux performances unimodales des individus dans des tâches variées (pour revue voir Ernst & Bülthoff, 2004).

Pour exemple, intégrer les informations visuelles et haptiques lors d'une tâche d'estimation de la taille d'un objet permet de réduire l'incertitude inhérente à notre perception, d'avoir un percept plus fiable, moins bruité (Ernst & Banks, 2002). En effet, la transduction sensorielle, qui consiste à transformer un stimulus détecté en train de potentiels d'action via les récepteurs sensoriels, est imparfaite et s'accompagne d'un parasitage lié au bruit intrinsèque des systèmes physiologiques, d'une part, auquel se surajoute du bruit extrinsèque issu du contexte dans lequel s'effectue l'estimation perceptive. L'intégration de plusieurs messages sensoriels permet de réduire le bruit, et donc d'aboutir à une perception plus fiable que celle obtenue à partir d'informations unisensorielles. De nombreuses études se sont intéressées aux principes mathématiques menant à cette réduction du bruit, ce sujet sera abordé dans la partie expérimentale II de ce manuscrit où nous présenterons les avancés apportées, dans le champ de l'intégration multisensorielle, par les approches bayésiennes (page 129).

De façon similaire, lorsque des messages auditifs et visuels congruents sont délivrés de manière synchrone, le temps nécessaire à la catégorisation sémantique d'un item est significativement réduit (Laurienti, Kraft, Maldjian, Burdette, & Wallace, 2004). Les réponses aux signaux redondants sont plus rapides que celles à un signal isolé. On distingue deux phénomènes expliquant ce résultat : d'abord une facilitation statistique due à la stimulation conjointe de deux canaux sensoriels. Si l'on considère que les signaux sont traités en parallèle (sans intégration) alors le temps de réponse sera déterminé par le signal le plus rapidement traité, et sera donc égal au temps de réaction unisensoriel le plus court (Raab, 1962) Cependant, il arrive que l'amélioration observée soit encore plus importante (*race model* Miller, 1982, fig. 20). Dans ce cas-là, on considère qu'il existe une véritable intégration de signaux sensoriels, apportant un réel bénéfice perceptif.



<u>Figure 20</u> : Comparaison des fonctions de distribution cumulative des temps de réaction nécessaires pour la catégorisation sémantique de stimuli visuels, auditifs, ou audio-visuels

A. En condition bisensorielle (vert), les réponses sont plus rapides qu'en conditions unisensorielles (rouge/ bleu).

B. Les prédictions du *race model* sont en deçà des observations, l'amélioration perceptive observée dépasse donc la simple sommation statistique des fonctions unisensorielles, on peut alors véritablement parler d'intégration multisensorielle.

- *Situations de conflits sensoriels et poids relatifs*

Les conflits entre messages sensoriels existent en situation écologique. Certains vont émerger quand deux modalités sensorielles vont être affectées par des biais différents, des bruits intrinsèques différents, créant ainsi deux signaux ne véhiculant pas la même information. Ils peuvent également résulter de changements affectant notre corps (vieillissement, pathologie, handicap,…). Il est donc également important d'étudier le conflit pour qui veut réellement comprendre comment le SNC utilise l'ensemble de ces afférences sensorielles, que leurs messages soient congruents ou non.

En recherche, introduire un conflit intersensoriel permet d'étudier par ailleurs la contribution relative des différents sens impliqués dans un même phénomène perceptif : quel sera le poids de chacun des sens impliqués dans la perception finale? Comment cette perception sera-t-elle affectée par l'ajout ou le retrait d'informations provenant de l'un ou l'autre de nos sens ?

L'un des conflits les plus utilisés est le conflit spatio-temporel entre vision et audition donnant naissance par exemple à l'effet ventriloque : lors de la perception d'un discours, lorsqu'un stimulus visuel et un stimulus auditif sont envoyés conjointement à un sujet, celui-ci va les percevoir comme provenant d'une même source et synchronisés, et ce même s'ils sont légèrement décalés dans le temps (effet ventriloque temporel) ou dans l'espace (effet ventriloque spatial). La perception des individus va alors être biaisée en faveur de la vision ou

bien de l'audition. En 2013, Chen & Vroomen ont publié une revue rassemblant un grand nombre des études ayant testé les limites et les modalités de cette intégration audio-visuelle, à la fois au niveau spatial et au niveau temporal.

La vision semble biaiser l'audition dans les tâches de localisation (Paul Bertelson & Radeau, 1981), quelle que soit l'orientation de la tête (Bertelson, 1994) tant que l'écart entre les deux types de stimuli n'excède pas 15° et que le stimulus visuel n'est pas présenté plus de 100 ms avant ou 300 ms après le stimulus auditif (Slutsky & Recanzone, 2001). Lorsque l'information visuelle est dégradée (perte de cohérence), son influence sur la perception audio-visuelle des individus va proportionnellement diminuer (Alais & Burr, 2004).

A l'inverse, l'ajout d'un stimulus auditif à une stimulation visuelle semble biaiser la perception temporelle que l'on va avoir de cette dernière (Chen, Yue, & Gao, 2011; E. Freeman & Driver, 2008; Vroomen & Stekelenburg, 2011). Une partie des principaux résultats est résumée dans la table 2 ci-dessous.

Tableau 2 : Résumé des caractéristiques principales de l'intégration audio-visuelle dans l'espace et dans le temps (d'après Chen & Vroomen, 2013).

	Space	Time
Relative strength	–Vision usually dominates audition, but mutual attraction can be demonstrated	–Audition captures vision
Temporal window	–Audiovisual stimuli need to be presented within ~−100 ms (sound-first) to ~+300 ms (sound-late)	–Somewhat narrower than for space
Spatial window	~±15° of horizontal separation, but with large variation	–Unconstraint by spatial disparity
Stimulus features	–Greater effect when sounds are difficult to localize	–Sounds with sharp transition
	–Visual stimuli can be presented in focus or periphery	–Visual stimuli preferably in periphery
		–Audiovisual rate <6 Hz
Aftereffect	–Space- and eye-specific (greater at adapted position)	–Modality-specific change in processing speed
	–Greater at adapted frequency, but with mixed evidence about transfer to other frequencies	–Smaller at adapted delay
	–Fast (after single exposure)	–Frequency specific
		–Space specific (simultaneous adaptation to sound-lead and sound-lag possible)
		–Probably fast (possibly after a few exposures)
Role of attention	–Direction of endogenous/exogenous shift of attention and shift in sound location can be dissociated	–Sounds preferably segregated with sharp onsets
	–But arrows and gaze can induce shift sound location as well	–Attention to the audiovisual timing relation increases aftereffect
	–Dual task with focused attention does not decrease the aftereffect	
Audiovisual congruence	–Phonetic congruency in speech: no effect	–Gender-matched speech: more fusion
	–Face orientation: no effect–	–Pitch/size congruence: more fusion for congruent pairs
	–Speech/nonspeech mode with sine wave speech: no effect	–Nonspeech like musical instruments: no effect of audiovisual congruency
	–Pitch/size congruence: greater effect for congruent pairs	

Ces résultats illustrent certains grands principes du fonctionnement multisensoriel : le poids relatif des différents sens va dépendre du type de perception en jeu, du contexte dans lequel se déroule l'évènement perçu, de l'état cognitif des individus, et de la fiabilité relative de ces sens à coder l'évènement. De plus, les phénomènes intégratifs n'apparaissent que dans une certaine limite de temps et d'espace. Si l'écart spatial ou temporel entre deux informations sensorielles devient trop important, le SNC les considérera alors comme issues d'évènements différents.

III. Bases neurales du traitement intégratif multisensoriel

Une part importante des recherches portant sur l'intégration multisensorielle s'est par ailleurs intéressée aux mécanismes neuronaux sous-jacents sous tendant les comportements que nous venons de présenter et aux critères applicables aux réponses neuronales qui vont permettre d'identifier les acteurs de l'intégration des messages multisensoriels.

L'existence de neurones multimodaux, c'est-à-dire répondant à des stimuli issus de différents sens, a été mise en évidence par des approches électrophysiologiques pratiquées chez l'animal. Stein et Meredith (1993) ont notamment réalisé des études pionnières en enregistrant l'activité unitaire de neurones dans les couches profondes du colliculus supérieur chez le chat. Ils ont identifié des cellules qualifiées d'hétéromodales, qui répondent à la fois à des stimuli visuels, auditifs, ou somatosensoriels et dont la réponse à un stimulus sensoriel donné est modifiée par la présence d'un autre type de stimulus. Il est cependant rapidement apparu que répondre à différents types de stimuli n'était pas un critère suffisant pour réellement parler de neurones intégratifs, c'est-à-dire pouvant sous-tendre un phénomène intégratif, statistiquement différent de ce qui est observé quand la plus efficiente des modalités sensorielles est sollicitée seule (Stein, Stanford, Ramachandran, Perrault, & Rowland, 2009 ; Fig. 21). Néanmoins, des neurones montrant justement une amélioration multimodale (taux de décharge de potentiels d'action plus important en condition bisensorielle que dans les deux conditions unisensorielles), ou une dépression multisensorielle (taux de décharge moins important en condition bisensorielle que dans les deux conditions unisensorielles) ont été observés (Burnett, Stein, Chaponis, & Wallace, 2004; Burnett, Stein, Perrault, & Wallace, 2006; Stein, Huneycutt, & Meredith, 1988; Wilkinson, Meredith, & Stein, 1996). Ces réponses enregistrées dans les colliculi supérieurs du chat, s'accompagnent au niveau comportemental de modifications de la performance des animaux testés dans des

tâches d'orientation et de localisation, témoignant d'une réelle intégration multisensorielle dès les premiers niveaux du traitement central des messages sensoriels. Au niveau cérébral, des neurones multimodaux présentant des propriétés similaires à celles décrites dans les colliculi ont également été observés dans les aires prémotrices et pariétales chez le primate non humain (Graziano & Gross, 1998 ; Grefkes & Fink, 2005).

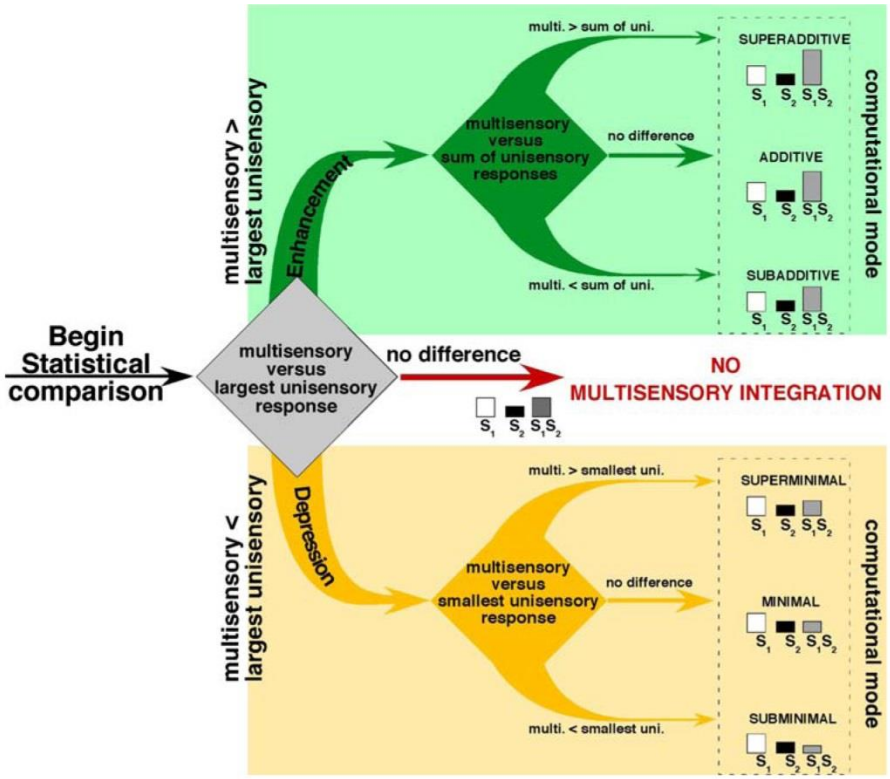


Figure 21 : Représentation schématique de la catégorisation des réponses neuronales à une stimulation multisensorielle (d'après Stein et al., 2009).

Une autre composante de l'intégration multisensorielle serait sous-tendue par la modulation subliminale de la réponse d'un neurone ou d'une population neuronale. Dans ce cas, la cellule ou la population neuronale vont répondre à un seul type de stimulation sensorielle. Cependant, l'activité de cette cellule ou de cette population va être changée lors de la combinaison de cette entrée sensorielle avec un autre sens qui, isolé, ne déclenche pas de réponse du neurone ou de la population considérée (Allman, Keniston, & Meredith, 2009; Allman & Meredith, 2007). Un neurone peut donc être spécifiquement sensible à une entrée sensorielle donnée mais voir son seuil d'excitabilité modifié par la co-occurrence d'un autre

message sensoriel de nature différente. Ce dernier type d'interaction entre entrées sensorielles semble observable principalement au niveau des potentiels de champs locaux (Mitzdorf, 1985, 1987), et donc mesurable par certaines techniques d'imagerie (dont l'IRMf dont le signal semble fortement corrélé aux potentiels de champ locaux ; Logothetis & Wandell, 2004).

De manière complémentaire, les techniques telles que la MEG et l'EEG permettent d'identifier des cohérences de phase d'oscillation entre différentes populations de neurones (Engel & Singer, 2001). Ce phénomène permettrait également d'expliquer la potentialisation des réponses à des stimuli multisensoriels: lors de la présentation synchronisée de deux stimuli sensoriels différents, si deux zones cérébrales se mettent à osciller à la même phase, et véhiculent des informations sensorielles de nature différente mais convergentes vers une même zone, la dépolarisation de cette zone va augmenter entraînant donc une activation plus importante des régions impliquées dans les étapes de traitements supérieurs en réponse aux stimuli multisensoriels par rapport aux stimuli unisensoriels (Lakatos, Chen, O'Connell, Mills, & Schroeder, 2007).

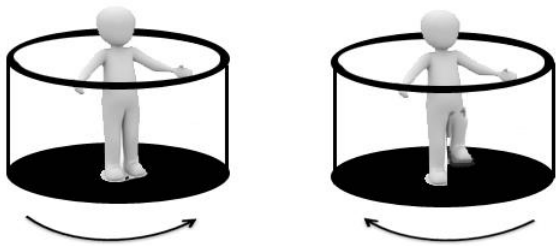
Il n'existe donc pas un seul comportement intégratif à l'échelle d'un neurone ni d'une population de neurones, et toutes les techniques d'investigation neurale que nous possédons aujourd'hui pour étudier le fonctionnement cérébral chez l'Homme ne sont pas toujours adaptées pour rechercher les processus intégratifs. Aujourd'hui, les méthodologies utilisées pour atteindre cet objectif continuent sans cesse d'être affinées mais la combinaison de ces différentes approches permet de s'assurer de la fiabilité des observations (pour revue voir Klemen & Chambers, 2012).

Intégration d'informations multisensorielles relatives au corps propre

Certains principes de l'intégration multisensorielle viennent d'être décrits dans le cas de la perception d'évènements et d'objets de l'environnement, extérieurs au corps propre. Qu'en est-il lorsque la perception concerne notre corps, et, bien sûr, des mouvements de celui-ci ?

A ce jour, un grand nombre d'études ont porté sur les interactions multisensorielles dans le cadre de la perception des déplacements du corps propre dans son ensemble. Dès lors, elles concernaient principalement l'intégration des informations vestibulaires avec les autres sources d'informations kinesthésiques (vision et proprioception musculaire notamment). En effet, les canaux semi-circulaires d'une part, et les organes otolithiques, d'autre part, qui composent le système vestibulaire sont extrêmement sensibles aux rotations de la tête dans les trois dimensions de l'espace pour les premiers, et aux accélérations linéaires et à la gravité pour les seconds. Lorsque l'on s'intéresse au déplacement du corps dans son ensemble, il est donc essentiel de considérer le système vestibulaire comme source d'informations kinesthésiques.

L'équipe de Jürgens et Becker a mis au point une plateforme mobile permettant de combiner les informations vestibulaires (par rotation passive de la plateforme ou par déplacement réel) avec des informations podokinétiques, mêlant informations proprio-tactiles et motrices (piétinement des participants, fig. 22). Suite à chacune de ces stimulations, séparées ou combinées, les participants doivent estimer le déplacement relatif qu'ils ont effectué. L'intégration de ces différentes catégories d'informations sensorielles entre elles (Becker, Nasios, Raab, & Jurgens, 2002) et avec la vision (Jurgens & Becker, 2006) permet la diminution de l'incertitude (= la variabilité de la réponse) et l'amélioration de l'exactitude (= erreur moyenne) de la perception que les participants ont de la rotation de leur corps par rapport à celle qu'ils ont lorsqu'un seul type de retour sensoriel est disponible.



Les participants doivent estimer la rotation de leur corps à partir

i) d'informations vestibulaire seules (A, déplacement passif via la plateforme),

ii) d'informations podokinétiques seules (B, en tenant la rambarde comme référence, ils piétinent pour contrer le déplacement de la plateforme),

iii) de la combinaison des deux (la rambarde se déplace à la vitesse voulue, ils la suivent en piétinant, sollicitant ainsi à la fois leurs systèmes vestibulaires, proprioceptifs et moteur

Figure 22 : Représentation schématique du dispositif expérimental utilisé par Jürgens et collaborateurs (2002).

Plus récemment, Vidal et Bültoff (2010) ont confirmé cette amélioration de la perception kinesthésique en situation multisensorielle, en montrant une amélioration de la reproduction a posteriori d'une rotation du corps propre quand les informations visuelles et vestibulaires sont disponibles en comparaison des situations unisensorielles.

Cette observation d'un bénéfice multimodal quand plusieurs sources sensorielles congruentes convergent a été également très largement rapportée dans la littérature dans des tâches motrices, par exemple lorsqu'il s'agit de contrôler sa posture et son équilibre (Adamcova & Hlavacka, 2007; Hlavacka, Mergner, & Krizkova, 1996; Hwang, Agada, Kiemel, & Jeka, 2014; Kavounoudias et al., 2008).

Toutefois, la question demeure de savoir si l'on peut élargir ces résultats à toutes les modalités sensorielles dans le cadre de la kinesthésie. Pour répondre à cette question, nous allons maintenant présenter quelques exemples des études portant sur l'intégration de trois sens au centre de cette thèse, à savoir la proprioception musculaire, le tact, et la vision.

I. Vision & tact

Comme présenté plus tôt, vision et tact ont cette particularité d'être à la fois sources d'informations sur l'environnement dans lequel nous évoluons mais également sur notre propre corps, ses limites, ses formes et ses mouvements.

Lors de la perception d'éléments extérieurs, il a été démontré que l'intégration visuo-tactile permet une amélioration de nos performances pour juger de la taille d'un objet (Ernst & Banks, 2002) ou de la vitesse de défilement d'une surface (Bensmaia, Killebrew, & Craig, 2006; Gori, Mazzilli, Sandini, & Burr, 2011). L'utilisation conjointe de ces sens a également été étudiée dans la régulation posturale (Oie, Kiemel, & Jeka, 2002), soulignant au passage le co-traitement des informations tactiles et visuelles dans le contrôle du maintien de l'équilibre et la capacité des individus à moduler la prise en compte relative de ces deux sources sensorielles en fonction des perturbations affectant l'un ou l'autre de ces sens. Ainsi une information visuelle diminuée entraînera une augmentation du poids relatif de l'entrée tactile et inversement.

Mais l'argument le plus frappant pour démontrer l'importance de l'intégration visuo-tactile dans la construction de représentations conscientes de notre corps est apporté par la possibilité d'induire des appropriations erronées d'une main artificielle par co-stimulation visuo-tactile, phénomène appelé Rubber Hand Illusion.

- *La « Rubber Hand Illusion » (RHI), illustration de la puissance de l'intégration visuo-tactile dans la perception du corps et des segments corporels*

La « Rubber Hand Illusion » est un phénomène illusoire au cours duquel un individu va s'attribuer une main en plastique comme étant sa propre main (Botvinick & Cohen, 1998; Ehrsson, Spence, & Passingham, 2004). Pour induire cette illusion, on applique de façon synchrone une stimulation tactile (e. g. une caresse par un pinceau) sur la main cachée du participant et sur celle visible en plastique, précisément alignée au-dessus de la main cachée du participant. Il est à noter tout de même que le participant à ce type d'expérimentation est pleinement conscient que cette main en plastique n'est pas la sienne alors même que le ressenti est bien présent et prégnant, ce qui montre la force d'une telle intégration.

Depuis la découverte de cette illusion, de nombreuses études ont cherché les limites de ce phénomène en jouant, entre autres, sur la synchronisation des stimulations des deux mains, la similarité entre la main véritable et celle en plastique, ou bien encore en transposant cette illusion au corps dans son ensemble, et en observant son impact sur le sens de la position et le schéma corporel. Certains facteurs vont ainsi réduire, voire faire disparaître l'attribution erronée (e. g. des différences morphologiques trop importantes entre la main du participant et l'objet que l'on souhaite qu'il s'approprie, Haans, IJsselsteijn, & de Kort, 2008). Il n'en reste pas moins que nous sommes capables de considérer une forme en plastique comme une partie intégrante de notre corps simplement en voyant cet élément être caressé et en ressentant cette stimulation tactile en même temps. L'intégration visuo-tactile semble donc être une composante puissante dans l'élaboration de la représentation et le sentiment d'appartenance (ownership) de notre propre corps.

- *Intégration visuo-tactile et kinesthésie*

A notre connaissance, peu d'études ont réellement étudié l'intégration visuo-tactile dans la perception du mouvement d'un membre isolé, notamment à cause de la grande difficulté qu'il y a à décorréler les informations tactiles des messages proprioceptifs (voir page 39). En 2013, Blanchard et collaborateurs parviennent à mesurer un bénéfice perceptif en condition multisensorielle dans une tâche de reproduction d'une illusion de rotation de la main perçue: en comparaison des stimulations unisensorielles, la latence de reproduction des illusions est raccourcie lorsque vision et tact sont co-stimulés (en même temps et de façon congruente), les participants accèdent donc à leurs percepts et les reproduisent plus rapidement en situation bisensorielle, suggérant qu'il y a bien intégration des informations visuo-tactiles dans la perception des mouvements de la main.

II. Proprioception musculaire & vision

Les interactions visuo-proprioceptives ont été plus largement étudiées au travers de tâches de pointage et de saisie d'objets (Coello, Milleville-Pennel, & Orliaguet, 2004; Dadarlat, O'Doherty, & Sabes, 2015; Holmes et al., 2006; Ladwig, Sutter, & Müsseler, 2013; Mon-Williams & Bingham, 2011; van Beers, Wolpert, & Haggard, 2002). Ces travaux

témoignent généralement d'une influence réciproque de la vision et de la proprioception, et d'une amélioration des performances lorsque ces deux canaux sensoriels sont co-stimulés et véhiculent des informations congruentes.

Mais il est également possible de considérer cette intégration visuo-proprioceptive indépendamment des aspects moteurs. En combinant stimulation vibratoire de l'articulation du coude ou du poignet et scène visuelle en mouvement défilant sous l'avant-bras ou la main, une illusion de mouvement est créée, plus rapide et plus prégnante que lorsqu'une seule de ces stimulations est appliquée (Tardy-Gervet et al., 1986 ; Blanchard et al., 2013). De façon similaire, il est possible d'augmenter la vitesse d'une illusion de mouvement de l'avant-bras induite grâce au paradigme miroir en ajoutant sur le bras caché par le miroir (celui dont les participants vont percevoir un mouvement illusoire) une stimulation vibratoire congruente (Guerraz et al., 2012). Enfin, lorsqu'il s'agit d'estimer la trajectoire imposée passivement à notre avant-bras, notre perception semble plus précise et moins variable lorsque les informations proprioceptives et visuelles sont disponibles en comparaison de ce que nous percevons quand seule l'une ou l'autre de ces modalités nous renseigne (Reuschel, Drewing, Henriques, Rösler, & Fiehler, 2009).

III. Proprioception musculaire & tact

Les informations kinesthésiques tactiles étant souvent assimilées à une sous-partie des informations somesthésiques, très peu d'études se sont intéressées à ce que la combinaison de ces deux entrées apporte de plus à la perception kinesthésique par rapport notamment à une information proprioceptive musculaire isolée. Pourtant, en combinant vibration des muscles extenseurs des doigts et étirement de la peau au-dessus des articulations métacarpo-phalangiennes, Collins et collaborateurs (2000) ont réussi à induire chez leurs participants des illusions de mouvements des doigts plus amples et perçues plus nettement que lorsque la seule vibration était appliquée. Cette potentialisation des illusions de mouvement par l'utilisation conjointe de stimulations proprioceptives et tactiles a depuis été confirmée par d'autres travaux (Kavounoudias et al., 2008 ; Blanchard et al., 2011, 2013).

Par ailleurs, nous avons déjà mentionné les travaux d'Aimonetti et collaborateurs (2012) qui ont montré, en enregistrant l'activité d'afférences cutanées de type II au niveau du nerf

fibulaire, que ces afférences tactiles ont une capacité similaire à celle des afférences proprioceptives musculaires à encoder aussi bien la vitesse que la direction d'un mouvement de la cheville, que ce mouvement soit simple (flexion/extension) ou plus complexe (symboles d'écriture). Les auteurs vont plus loin et émettent l'hypothèse que des mécanismes d'origine centrale permettraient au SNC de s'appuyer sur ces deux sources d'informations kinesthésiques, l'une et l'autre étant plus ou moins appropriées pour détecter les mouvements de certains membres (Cordo et al., 2011) et l'information tactile pouvant prendre le relais de l'information proprioceptive musculaire en cas de dysfonctionnement de l'activité fusimotrice pendant une activité motrice (Dimitriou & Edin, 2010).

L'ensemble de ces résultats tend à démontrer que les informations proprioceptives musculaires et tactiles sont co-traitées et intégrées en permanence pour affiner la perception que nous avons des mouvements de notre corps.

IV. Corrélats cérébraux des interactions multisensorielles relatives au corps propre

Plusieurs études en neuroimagerie mettent en évidence qu'il existe des régions cérébrales hétéromodales, étant spécifiquement activées en présence de différentes stimulations sensorielles appliquées sur le corps propre (Calvert, 2001; Downar, Crawley, Mikulis, & Davis, 2000; Gentile, Petkova, & Ehrsson, 2011; Kavounoudias et al., 2008; Macaluso & Driver, 2001).

Concernant l'intégration visuo-tactile, le cortex prémoteur et le sillon intrapariétal montrent une activation spécifique lorsque des stimuli visuels et tactiles sont appliqués de façon conjointe sur la main des individus (Gentile et al., 2011). Le cortex pariétal a également été identifié comme sous tendant l'intégration visuo-tactile dans le traitement des mouvements d'objet dans l'espace péri-personnel (Bremmer et al., 2001; Grefkes & Fink, 2005) ainsi que de la conscience du corps propre (Kammers et al., 2009; Tsakiris, 2010).

Si l'on s'intéresse maintenant à l'intégration visuo-proprioceptive, différentes régions cérébrales semblent être impliquées : le cortex pré-moteur coderait la position visuelle et proprioceptive de la position du membre supérieur (Ehrsson et al., 2004), le cortex pariétal

postérieur et le cervelet, en interaction, seraient également nécessaires à cette intégration (Hagura et al., 2007, 2009) et notamment pour la mise à jour du schéma corporel au cours d'un mouvement. Le cervelet aurait également un rôle particulier dans le cas de tâches de coordination visuo-motrice (Beppu, Suda, & Tanaka, 1984; Imamizu et al., 2000; Liu, Robertson, & Miall, 2003).

Enfin, lors de l'induction d'illusion de mouvement de la main par le canal tactile ou proprioceptif, les cortex moteur et prémoteur, l'aire motrice supplémentaire, le lobule pariétal inférieur, les aires motrices cingulaires, et le cervelet sont activés de façon similaire pour l'une ou l'autre des catégories de stimulation (Kavounoudias et al., 2008). En situation bisensorielle cependant, les auteurs ont observé une activité spécifique au niveau du lobule pariétal inférieur, du sillon temporal supérieur, de la région claustrum insula et du cervelet (aires multisensorielles) (voir Fig. 19, page 51).

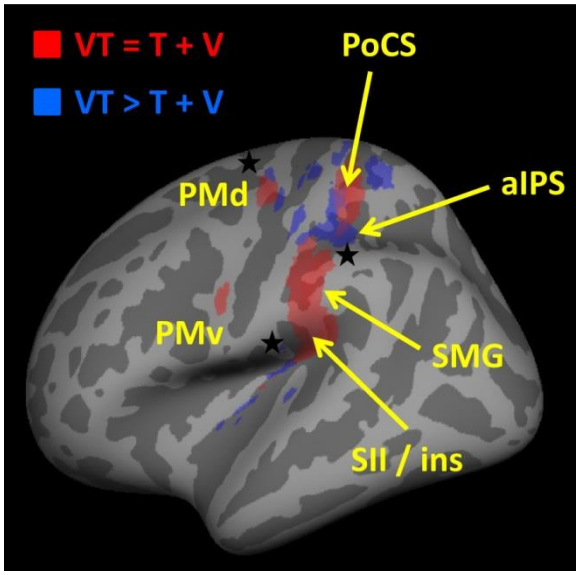


Figure 23 : Activations corticales additives (rouge) et superadditives (bleu) en réponse à des stimulations visuo-tactiles appliquées à la main des participants testés en IRMf (d'après Gentile et al., 2011).

PoCS = sillon post-central ; PMd = cortex pré-moteur dorsal ; PMv = cortex pré-moteur ventral ; aIPS = sillon intra-pariétal antérieur ; SMG = gyrus supramarginal ; SII/ ins = cortex somesthésique secondaire / insula

Au total, les nombreuses études comportementales consistant à mobiliser le plus souvent deux entrées sensorielles à la fois (plus rarement trois) attestent toutes du bénéfice multisensoriel dans l'estimation d'un évènement extra-corporel comme dans l'estimation d'un mouvement du corps propre. L'étude des bases neurales de l'intégration multisensorielle, à l'échelle cellulaire neuronale comme à l'échelle cérébrale macroscopique, apporte les preuves de l'existence de substrats neurobiologiques responsables de tels processus intégratifs.

Toutefois, la question se pose du poids relatif de chacune de ces entrées dans l'élaboration du percept final. Autrement dit, peut-on identifier les règles qui régissent cette intégration multisensorielle et ainsi prédire ses conséquences sur l'estimation des mouvements d'un segment corporel en particulier ? Ces règles sont-elles identiques lorsque l'objet de la perception est extracorporel et lorsque cet objet est le corps lui-même ? Enfin, ces règles sous-tendant les processus intégratifs sont-elles figées ou bien évoluent-elles au cours de notre vie alors que la qualité et l'efficacité de nos systèmes sensoriels sont altérées ?

Ce travail de thèse vise précisément à apporter quelques éléments de réponse à ces questionnements qui demeurent à ce jour encore irrésolus.

OBJECTIFS EXPERIMENTAUX

Ce travail de thèse s'inscrit dans la continuité des études qui viennent d'être citées sur le fonctionnement multisensoriel de la perception chez l'Homme en lien avec la kinesthésie.

Dans un premier temps, partant du constat que les mouvements que nous réalisons nécessitent souvent une synergie entre les membres, il nous est apparu pertinent de nous interroger sur l'influence que pouvait avoir les retours sensoriels issus d'un segment corporel sur la perception du mouvement d'un autre. Nous nous sommes plus précisément focalisés sur la contribution des informations proprioceptives musculaires controlatérales à la perception du mouvement de l'un de nos bras. Dans la première partie expérimentale, à la suite d'une remise en contexte théorique, deux études seront donc présentées, l'une publiée, l'autre en voie de soumission, grâce auxquelles nous mettons en évidence cette prise en compte du retour proprioceptif musculaire controlatéral dans la construction du percept kinesthésique relatif à un bras. Nos travaux revisitent un phénomène illusoire très étudié ces vingt dernières années, l'illusion miroir, et nuance cette idée d'une origine uniquement visuelle en soulignant le rôle de la proprioception dans cette illusion de mouvement d'un membre. Les résultats obtenus attestent en effet d'une prise en compte des informations proprioceptives musculaires bilatérales dans la construction d'un percept kinesthésique unilatéral évoqué par une stimulation visuelle.

Toujours dans l'objectif de déterminer les principes régissant l'intégration multisensorielle dans la kinesthésie, mais cette fois-ci dans une dimension quantitative en plus des aspects qualitatifs, nous discuterons ensuite de la pertinence d'utiliser un modèle bayésien pour décrire et prédire cette intégration. Ce type de modèle d'inférence statistique a déjà fait ses preuves pour décrire des phénomènes intégratifs dans la perception d'objets extérieurs au corps propre. Après avoir présenté quelques exemples, nous montrerons, dans cette deuxième partie expérimentale, dans quelles mesures le modèle bayésien est applicable à l'intégration visuo-tactile dans l'estimation de la vitesse des mouvements de la main. Nous soulignerons également quelles sont les limites de ce modèle, insistant encore une fois sur la particularité de la modalité proprioceptive musculaire lorsqu'il s'agit de construire un percept kinesthésique cohérent. L'étude publiée sur laquelle nous appuierons cette partie met ainsi en exergue les phénomènes de pondération des entrées sensorielles en fonction de leurs fiabilités relatives mais suggère également l'intervention de mécanismes complémentaires pour aboutir au percept kinesthésique final.

Enfin, nous nous sommes demandés ce qu'il advenait de ces principes lorsque les individus avancent en âge. Le déclin progressif de tous les systèmes sensoriels avec l'âge est bien établi par des études physiologiques et comportementales chez l'Homme et chez l'animal. Les atteintes sensorielles périphériques et centrales seraient responsables des déficits fonctionnels décrits chez l'individu vieillissant. Dans quelle mesure ces atteintes sensorielles unimodales avérées chez le sujet âgé s'accompagnent-elles d'un déficit du traitement intégratif central de ces informations multisensorielles ? Peut-on mettre en évidence un ou plusieurs phénomènes de compensation centraux tendant à optimiser la prise en compte des différentes informations sensorielles se mettant progressivement en place au cours du vieillissement pour pallier, au moins partiellement, les déficits sensoriels ? Pour répondre à ces questions, nous avons recherché les éventuelles altérations perceptives kinesthésiques chez des personnes de plus de 60 ans en réponse à des stimulations sensorielles uni ou multimodales. Nous verrons ainsi dans la troisième et dernière partie expérimentale de ce travail de thèse que, malgré une atteinte généralisée de tous les systèmes sensoriels, leur contribution relative à la perception kinesthésique n'est pas affectée de façon équivalente. En outre, la capacité d'intégration des multiples signaux sensoriels des individus âgés ne semble pas affectée par rapport à celle observée chez des adultes jeunes. Ces résultats seront discutés en termes de repondération sensorielle et de stratégie de compensation.

PARTIE EXPERIMENTALE

PARTIE EXPERIMENTALE I

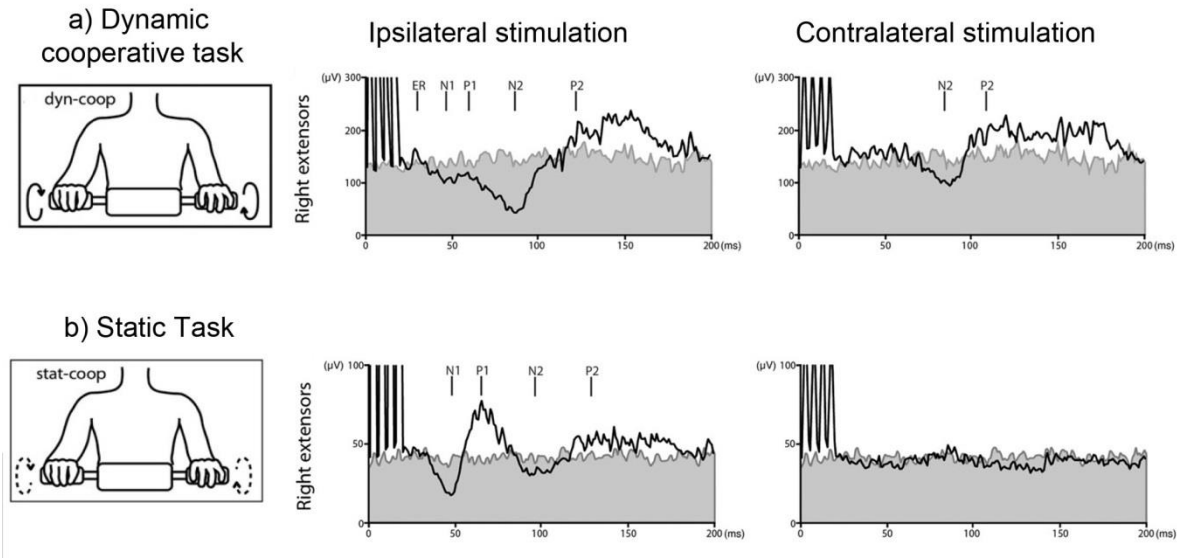
Rôle des afférences sensorielles du membre controlatéral dans la perception du mouvement d'un bras

Approche par le paradigme miroir

Cadre théorique

I. Influence d'un membre sur la kinesthésie du membre controlatéral

La question de l'intégration multisensorielle dans la kinesthésie a souvent été abordée par des études s'intéressant à un seul membre, i.e. sans prise en considération de l'état ou position du membre controlatéral. Dans ce travail de thèse, nous allons nous intéresser aux mouvements de la main, et à la façon dont les informations sensorielles concernant cette main sont utilisées pour construire un percept kinesthésique. Or, au quotidien, une part importante des gestes que nous faisons sont bimanuels (Kilbreath & Heard, 2005). Chaque fois que nous soulevons un objet à deux mains, que nous poussons un chariot, une poussette ou une brouette, ou même pour enfiler un pantalon, nous utilisons nos deux mains, nos deux bras de façon coordonnée. Il a déjà été mis en évidence que lors d'un couplage bimanuel au niveau moteur, c'est-à-dire lorsqu'un mouvement est effectué à deux mains, les mouvements de chacun des membres vont se coordonner et s'influencer respectivement, ce qui se traduit, notamment, par la synchronisation temporelle et spatiale des séquences d'activation motrice des muscles homologues (pour revue, voir Hauert, Deiber, & Thut, 2002). Cette interférence est attestée par des données électrophysiologiques : Dietz et collaborateurs (2015) ont enregistré les réponses électromyographiques à une stimulation unilatérale du nerf ulnaire pendant l'exécution d'un mouvement bimanuel de coopération (les deux mains réalisent une action commune, Fig. 24). Ces auteurs observent une réponse musculaire ipsilatérale et controlatérale à la stimulation quelle que soit la latéralité du nerf stimulé (Fig. 24a). Si les mains exécutent un geste non coopératif ou restent statiques, la réponse musculaire n'est présente que du côté du nerf stimulé (Fig. 24b). Les auteurs complètent ces observations par une étude en IRMf, montrant une sur-activation bilatérale du cortex somatosensoriel secondaire (S2) à nouveau uniquement dans la condition d'un mouvement coopératif.

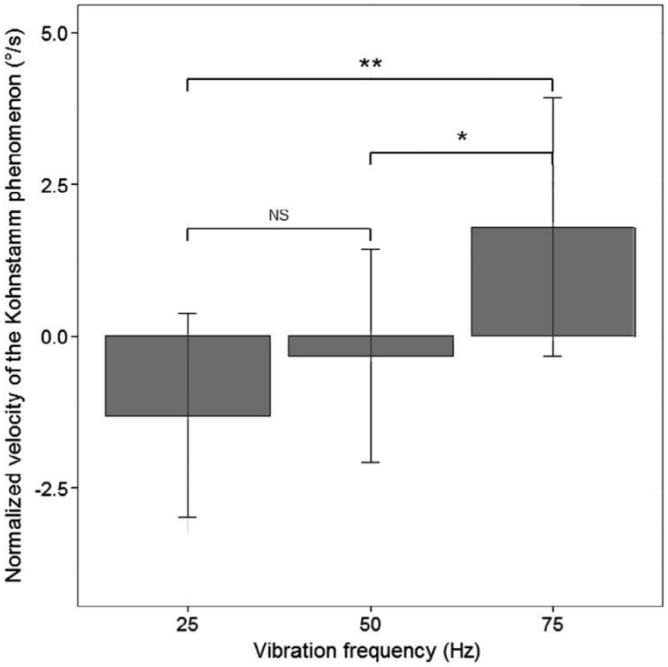


<u>Figure 24</u> : Réponses électromyographiques moyennes (n = 12 sujets) des muscles de l'avant-bras droit et gauche à la stimulation du nerf ulnaire pendant la réalisation d'une tâche bimanuelle a) dynamique et coopérative ou b) statique coopérative (d'après Dietz et al., 2015)

D'autres études ont par ailleurs relevé une activation ipsilatérale (en plus de l'activation controlatérale) des cortex moteurs primaires pendant une action motrice unimanuelle volontaire, et ce d'autant plus chez les droitiers lorsque l'action est réalisée de la main gauche (Beaule, Tremblay, & Theoret, 2012; van den Berg, Swinnen, & Wenderoth, 2011; Ziemann & Hallett, 2001). Parallèlement, Formaggio et collaborateurs (2013) ont mis en évidence, au niveau cérébral, que le déplacement passif d'un bras déclenche spontanément une activation bilatérale des loci moteurs. Au niveau cérébral, il semble donc bien y avoir une interaction entre les cortex moteurs des deux hémisphères, même en dehors de toute action motrice coordonnée et volontaire.

Certains travaux vont plus loin en montrant que les informations proprioceptives à elles seules (et non plus l'ensemble des informations émanant d'un mouvement réel) issues d'un bras sont susceptibles de biaiser le comportement moteur involontaire de l'autre bras (Brun et al., 2015; Brun & Guerraz, 2015). Dans l'étude de Brun et collaborateurs (2015), nous nous sommes intéressés à la vitesse du phénomène Kohnstamm, mouvement involontaire pouvant survenir lors du relâchement musculaire suivant une contraction isométrique intense relativement longue. Il s'avère que la vitesse de ce déplacement involontaire de l'avant-bras va être modulée par les informations proprioceptives musculaires issues du membre controlatéral : lorsqu'une une vibration mécanique est appliquée sur le triceps du bras gauche,

de façon à simuler une flexion de l'avant-bras gauche, la vitesse de Kohnstamm survenant au niveau du bras droit va être d'autant plus rapide que la fréquence de vibration est importante (Fig. 25).



<u>Figure 25</u> : Modulation de la vitesse de déplacement involontaire (effet Kohnstamm) du bras droit par l'application d'une vibration mécanique, à différentes fréquences, sur le triceps du bras gauche

(d'après Brun et al., 2015)

Ce couplage bimanuel existe également au niveau perceptif. Par exemple, manipuler les informations proprioceptives issues d'un bras par utilisation de stimulations vibratoires peut modifier la position perçue de l'autre bras (Hakuta et al., 2014; Izumizaki, Tsuge, Akai, Proske, & Homma, 2010).

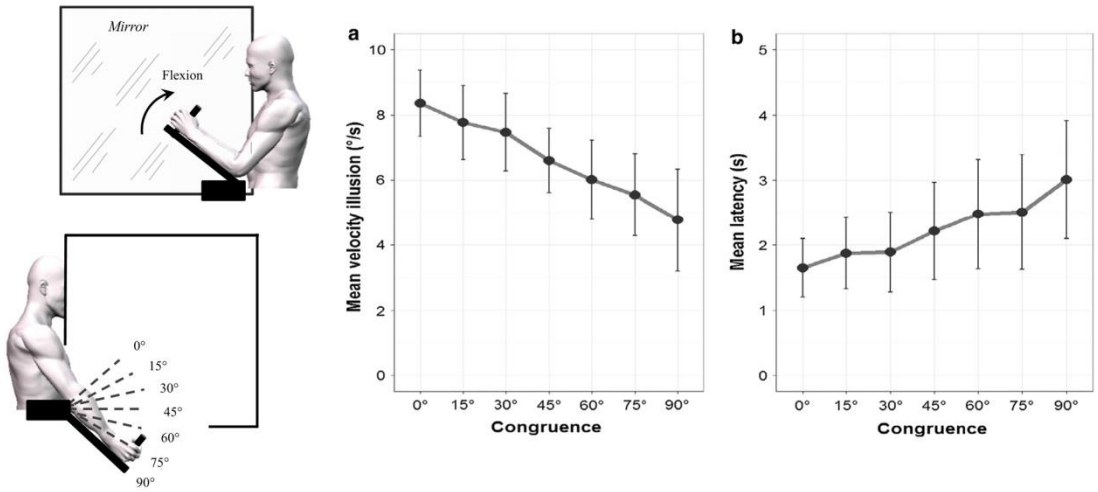
L'activation des afférences proprioceptives musculaires d'un membre pourrait ainsi faciliter la perception et le contrôle moteur d'un mouvement relatif au membre controlatéral. C'est cette possible intégration des afférences controlatérales dans la construction de perceptions kinesthésiques à partir d'informations visuelles et somesthésiques que nous avons voulu étudier à l'aide du paradigme miroir.

II. Illusion miroir : phénomène visuel ou construit multisensoriel ?

Présenté précédemment (page 46), le paradigme miroir permet une manipulation de la perception qu'un individu a de l'un de ses membres, en termes de position aussi bien que de mouvement. Par illusion miroir, nous entendrons dans cette partie une illusion de mouvement d'un membre créée par la réflexion dans un miroir du membre controlatéral passivement mobilisé. Aux yeux des participants à ce type d'expérience, le reflet du bras en mouvement va venir prendre la place de leur bras immobile et caché par le miroir. Ils vont alors percevoir un mouvement de ce dernier pourtant toujours statique. Comme mentionné précédemment, cette illusion a été utilisée dans certains cas pour soulager la douleur issue d'un membre fantôme (membre perdu qui est pourtant source de douleur pour la personne amputée) ou pour faciliter la rééducation de personnes hémiplégiques (Dohle et al., 2008; Ramachandran & Altschuler, 2009; Rosen & Lundborg, 2005). L'efficacité clinique de ce phénomène, qui a le mérite d'être facilement mis en place, est néanmoins aujourd'hui débattue (Barbin, Seetha, Casillas, Paysant, & Pérennou, 2016) et les mécanismes sous-tendant ce phénomène illusoire ne sont pas pleinement compris à ce jour (Guerraz, 2015).

Ce type de phénomène illusoire témoigne évidemment du rôle kinesthésique de la vision. L'illusion miroir émerge malgré un conflit visuo-proprioceptif (retour visuel de mouvement versus retour proprioceptif d'immobilité). Il existe d'ailleurs une partie de la population qui semble insensible, ou très peu sensible, à cette illusion (moins de 20% selon les données recueillies au sein de notre équipe au travers des différentes études ayant exploité cette illusion). Pour ces individus-là, l'information visuelle de mouvement pourrait ne pas être à même de surpasser l'information proprioceptive d'immobilité. Plusieurs études ont d'ailleurs confirmé cette idée en montrant qu'en diminuant le conflit visuo-proprioceptif, on pouvait favoriser l'illusion miroir : si l'information proprioceptive issue du bras droit, caché, est dégradée par co-vibration, l'illusion miroir va être évoquée plus rapidement et sa vitesse sera plus grande (Guerraz et al., 2012). La vibration peut également être utilisée pour induire une illusion de mouvement du bras droit (toujours caché par le miroir) congruente à l'illusion miroir (de même direction). L'application simultanée des deux types de stimulation (miroir et vibration) conduit à l'émergence d'une illusion plus puissante chez les participants (en termes de vitesse et d'amplitude du mouvement perçu) par rapport aux illusions induites par le miroir ou la vibration séparément (Guerraz et al., 2012 ; Tsuge et al., 2012).

Si l'illusion miroir peut être potentialisée en ajoutant une information proprioceptive congruente, un conflit visuo-proprioceptif augmenté va avoir l'effet inverse. Une de nos études (disponible en annexe) souligne ce résultat en manipulant la position initiale relative des bras de chaque côté du miroir (Metral et al., 2015). En amont de l'induction de l'illusion miroir, le bras caché et statique (droit) peut être soit aligné sur le bras mobile, soit en extension, décalé de 15° à 90° par rapport au bras mobile. Les résultats de cette étude montrent que l'illusion d'un mouvement du bras droit par réflexion d'un mouvement du bras gauche en mouvement dans un miroir, peut être induite même avec un décalage de 90° entre les positions initiales des deux bras. Cependant, la fréquence d'émergence des illusions diminue significativement lorsque les bras sont décalés de plus de 75°. En outre, plus le décalage initial entre les bras augmente, plus lente (Fig. 26a) et plus tardive (Fig. 26b) sera l'illusion. Le fait que l'on observe un ralentissement de l'illusion, et non pas une disparition totale de celle-ci dans les conditions d'incongruence les plus extrêmes parmi celles testées, démontre que les informations visuelles et proprioceptives continuent d'être intégrées ; cependant le poids attribué à l'information proprioceptive (bras immobile) va augmenter alors que celui attribué à l'information visuelle (bras en mouvement) diminue, résultant en une illusion plus lente.



<u>Figure 26</u> : Effet d'un décalage entre la position initiale du bras droit (caché par le miroir) et celle du bras gauche (passivement mobilisé) sur l'induction de l'illusion miroir (d'après Metral et al., 2015)

a. Diminution de la vitesse perçue de l'illusion avec l'augmentation du décalage
b. Augmentation de la latence de l'illusion avec l'augmentation du décalage

Au total, l'ensemble de ces résultats démontrent que l'illusion miroir n'est pas de nature strictement visuelle mais relève bien d'un construit multisensoriel, tenant compte des afférences visuo-proprioceptives relatives au membre immobilisé. Se pourrait-il alors que d'autres informations sensorielles contribuent à l'émergence de ce phénomène ?

Puisque que les participants perçoivent un mouvement coordonné bilatéral lors de l'expérience miroir, et compte tenu de l'influence relative d'un membre sur l'autre dans des tâches de coordination bimanuelle, nous nous sommes demandés dans quelle mesure les afférences proprioceptives musculaires issues du membre passivement mobilisé étaient susceptibles d'influer sur la perception illusoire de mouvement du membre caché derrière le miroir.

Pour répondre à ce questionnement, nous avons mené deux études complémentaires qui vont être résumées dans la partie suivante et correspondent aux articles ci-dessous :

- Etude 1:

Chancel M, Brun C, Kavounoudias A, Guerraz M (2016) The kinaesthetic mirror illusion: How much does the mirror matter? Exp Brain Res. 234(6):1459-68 doi: 10.1007/s00221-015-4549-5

- Etude 2:

Chancel M, Kavounoudias A, Guerraz M, What's left of the mirror illusion when the mirror is gone? Bilateral integration of proprioceptive afferents (*unpublished*)

Partie expérimentale

Les deux études expérimentales que nous avons réalisées s'appuient sur un paradigme commun, le paradigme miroir. Les participants sont installés de façon à ce que leur bras droit soit dissimulé par un miroir (65 x 65 cm) placé dans le plan sagittal (photo ci-contre). Leur bras gauche, par contre, reste visible et se reflète dans le miroir. Il repose sur un bras robotique qui peut lui imposer une flexion ou une extension à une vitesse constante de 3,8 °/s. A l'inverse, le bras droit s'appuie sur un support fixe. C'est sur ce bras droit caché et immobile que les participants sont appelés à se concentrer pour percevoir, ou non, l'illusion miroir. Une croix de fixation est présente sur le miroir pour indiquer aux participants où placer leur regard durant les différentes stimulations.

I. Etude 1 : illusion miroir, masquage visuel et bruitage proprioceptif controlatéral

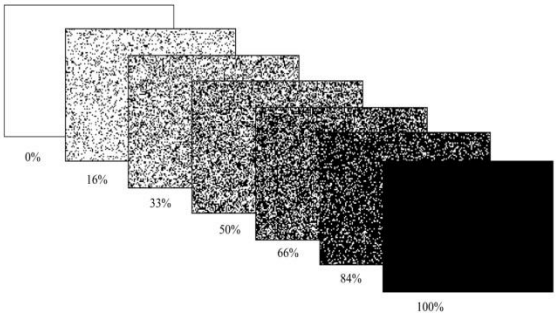
Chancel M, Brun C, Kavounoudias A, Guerraz M (2016) The kinaesthetic mirror illusion: How much does the mirror matter? Exp Brain Res. 234(6):1459-68 doi: 10.1007/s00221-015-4549-5

Cette étude vise à estimer indirectement la contribution relative de la vision (expérience 1) et de la proprioception musculaire controlatérale (expérience 2) à la kinesthésie d'un segment corporel, le bras, en montrant que la dégradation de ces informations sensorielles entraine une dégradation de l'illusion miroir. Nous avons donc évalué l'impact d'un appauvrissement de l'une et l'autre de ces sources sensorielles sur l'émergence et les caractéristiques (latence d'apparition et vitesse perçue) de l'illusion miroir. L'appauvrissement visuel a été réalisé en masquant, plus ou moins, le miroir. L'information proprioceptive musculaire controlatérale, quant à elle, a été dégradée en co-vibrant les

muscles biceps et triceps gauche, muscles antagonistes du bras passivement mobilisé et non soumis à l'illusion miroir.

- ***Expérience 1 : Masquage Visuel (méthode et principaux résultats)***

La première expérience de cette étude nous a permis de constater le poids de l'information visuelle dans le paradigme miroir et plus généralement dans la kinesthésie. L'illusion est induite dans les conditions classiques (bras alignés, en positions congruentes) mais le miroir est plus ou moins masqué par la superposition d'un pattern aléatoire de points noirs et blancs plus ou moins occultant. Sept masques différents ont été ainsi utilisés, recouvrant de 100 % (opacité totale) à 0 % de la surface du miroir.

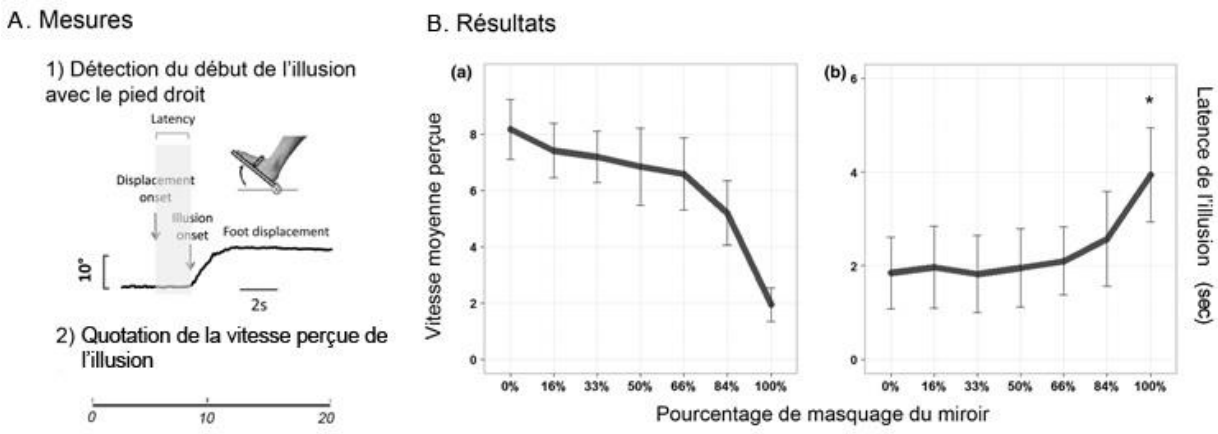


Il est demandé aux participants de se concentrer sur leur bras droit (caché derrière le miroir et immobile) tout en regardant le reflet de leur bras gauche dans le miroir. Dès lors que le bras gauche est mis en mouvement, les participants doivent indiquer avec leur pied droit le début de l'illusion de mouvement du bras droit caché (Fig. 27.A.1). Le mouvement du pied est enregistré grâce à un capteur de mouvement (Polhemus FastTrak^{TM}, Colchester, VT, USA, fréquence d'échantillonnage : 60 Hz) fixé à la pédale à laquelle le pied du participant est attaché. Il nous a ainsi été possible d'extraire du signal enregistré la latence de l'illusion perçue (voir les détails de l'analyse et du traitement des signaux enregistrés explicités dans l'article 1).

A la fin de chaque essai, les participants doivent également noter la vitesse de leur illusion. Sur une échelle de 0 à 20 (matérialisée devant eux, Fig 27.A.2), ils doivent attribuer une note à leur illusion : 0 pour une absence d'illusion, 10 pour une illusion de déplacement du bras droit à la même vitesse que le bras gauche (mobilisé passivement par le robot), et 20 pour une illusion deux fois plus rapide que le mouvement du bras gauche.

Il est à noter que les mesures choisies pour retranscrire les perceptions des sujets étaient évidemment subjectives. De plus, la latence mesurée incluait le temps de traitement nécessaire pour l'apparition de l'illusion mais également le temps dévolu à la commande et à

l'exécution du mouvement de copie. Cependant, nous avons vérifié que pour un même participant placé dans les mêmes conditions expérimentales, les résultats de la tâche de correspondance bras/pied et les notes attribuées à la vitesse de l'illusion étaient peu variables, traduisant une relative fiabilité de la tâche de reproduction et de jugement des percepts (Guerraz et al., 2012).



<u>Figure 27</u> : Méthodes d'évaluation de l'illusion miroir (A) et principaux résultats (B) (vitesse et latence moyenne) en fonction du décalage initiale de position entre les deux avant-bras.

Les résultats font apparaitre une diminution de la vitesse de l'illusion et une augmentation de sa latence lorsque l'opacité du masquage visuel augmente fortement. En effet, l'illusion miroir résiste à un grand appauvrissement de l'information visuelle puisqu'il faut masquer au moins 66 % du miroir pour observer une diminution significative de la vitesse perçue des illusions et ce n'est que dans la condition d'opacité totale qu'une augmentation significative de la latence est observée (Fig. 27.B). Une quantité très faible d'information visuelle de mouvement suffit donc à induire cette illusion. Le poids de la vision dans la perception des mouvements de nos membres est indubitablement très important puisqu'une information minimale suffit à évoquer un percept kinesthésique.

Toutefois, de manière surprenante, l'illusion peut apparaître en absence de toute information visuelle. En effet, les participants rapportent une illusion dans 35.9 % des essais contrôles réalisés les yeux fermés. Il semble donc permis de considérer une explication complémentaire à la grande résistance de l'illusion miroir à la dégradation visuelle : ces résultats pourraient suggérer qu'il existe une information de mouvement autre que la vision qui vienne nourrir l'illusion miroir. Nous faisons l'hypothèse que cette information provient des retours somesthésiques du bras controlatéral, et notamment de la proprioception musculaire de ce bras au vu de l'importance de cette modalité sensorielle dans le codage de

l'information de mouvement. La seconde expérience de cette étude fournit des arguments pour étayer cette idée en mettant en évidence qu'une dégradation des informations proprioceptives musculaires controlatérales va entrainer une dégradation de l'illusion miroir.

- ***Expérience 2 : Masquage Proprioceptif controlatéral (méthode et principaux résultats)***

Dans cette deuxième partie, nous avons donc cherché à dégrader le message proprioceptif musculaire issu du bras mobilisé, controlatéral et à observer l'impact de cette dégradation sur l'illusion miroir : si effectivement l'information véhiculée par les afférences proprioceptives controlatérales est intégrée aux informations visuo-proprioceptives relatives à l'autre bras dans notre tâche de jugement kinesthésique, alors son appauvrissement devrait induire un appauvrissement parallèle de l'illusion miroir.

Nous avons utilisé un masquage des afférences proprioceptives musculaires du bras gauche/mobilisé à l'aide d'une co-vibration appliquée sur les musculatures antagonistes du bras (Fig. 28.A) en vibrant de façon synchrone les muscles biceps et triceps gauches à la même amplitude et à la même fréquence (40 Hz) alors que le bras gauche est en mouvement, les terminaisons fusoriales issues de ces deux muscles vont préférentiellement répondre au stimulus vibratoire, ce qui aura pour effet de masquer le codage du mouvement réel imposé (Roll et al., 1989). Comme dans l'expérience précédente, les participants doivent signaler, avec leur pied droit, le début de l'illusion miroir dès qu'ils la ressentent et, à la fin de chaque essai, noter la vitesse de leur illusion sur une échelle de 0 à 20.

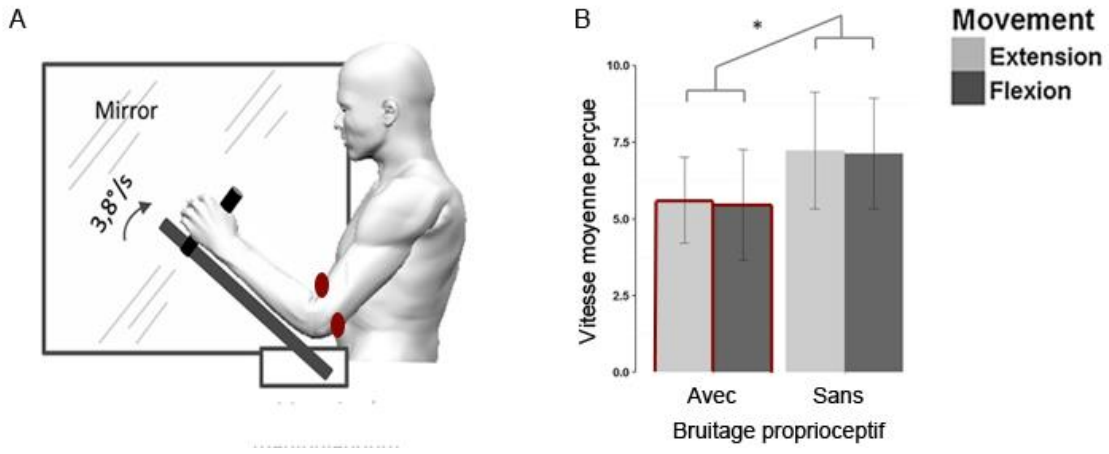


Figure 28 : Vitesse moyenne perçue (et écart-types) de l'illusion miroir au niveau du bras droit (B) avec ou sans bruitage proprioceptif introduit par co-vibration des muscles antagonistes du bras gauche passivement mobilisé (A).

Les résultats font apparaitre que la dégradation des informations proprioceptives musculaires issues du membre controlatéral (membre réellement en mouvement) par co-vibration entraine bien un ralentissement de la vitesse perçue de l'illusion miroir sur l'autre bras Fig. 28.B). De plus, cela retarde également l'apparition de l'illusion, la latence observée étant plus importante de 430 ms en moyenne, en condition avec versus sans bruitage proprioceptif controlatéral.

Comme nous en discuterons un peu plus loin dans ce manuscrit, ces résultats ne remettent évidemment pas en cause la fonction kinesthésique de la vision et son importance dans ce paradigme, mais ils montrent que l'illusion miroir est modulée par le message proprioceptif issu du bras mobilisé. Ainsi, les afférences proprioceptives musculaires controlatérales contribuent bien la construction de nos percepts kinesthésiques et sont intégrées aux informations visuelles et proprioceptives musculaires ipsilatérales lorsqu'il s'agit d'estimer les mouvements de nos membres.

Notre deuxième étude apporte d'ailleurs un argument supplémentaire en montrant qu'une fois l'illusion installée, la simple mobilisation du bras controlatéral permet de faire perdurer quelques instants l'illusion du bras statique en l'absence de toute information visuelle.

II. Etude 2 : illusion miroir et occlusion visuelle

Chancel M, Kavounoudias A, Guerraz M, What's left of the mirror illusion when the mirror is gone? Bilateral integration of proprioceptive afferents (*unpublished*)

Comme montré précédemment, nous observons dans quelques essais que la seule stimulation proprioceptive controlatérale suffit à induire de légères sensations illusoires de mouvement. Le contexte expérimental et l'expérience répétée de l'illusion miroir favorisent très certainement l'apparition de ces illusions. Mais nous avons néanmoins démontré la contribution des afférences proprioceptives musculaires controlatérales à l'illusion miroir. Si cette contribution ne suffit à faire émerger une illusion que dans de rares essais, il est toutefois envisageable qu'une fois mise place, grâce aux informations visuelles principalement, l'illusion miroir puisse perdurer sur la seule base de ces infos proprioceptives. Un tel constat renforcera encore l'idée d'une contribution non négligeable des informations proprioceptives musculaires controlatérales à la perception des mouvements de nos membres.

- ***Méthode***

Dans cette seconde étude, une fois l'illusion miroir installée, nous avons cherché à entretenir le percept kinesthésique uniquement à partir d'informations somesthésiques controlatérales, i. e. en absence d'informations visuelles.

Pour ce faire, nous avons utilisé des lunettes PLATO (photo ci-contre) dont les lentilles peuvent sur commande prendre une teinte laiteuse translucide qui permet d'aveugler le participant. L'idée est d'empêcher le participant de voir le miroir (une fois l'illusion installée) quasiment instantanément, tout en lui demandant de rester concentré sur l'illusion miroir au niveau de son bras droit. Comme sur l'image présentée ici, la lentille gauche restait fermée durant l'expérimentation alors que la lentille droite était ouverte ou fermée selon les conditions expérimentales.

L'avantage de ces lunettes est d'éviter un effet de surprise trop fort au moment où la vision est interrompue : la luminosité reste la même sans qu'il n'y ait d'effet « sursaut » comme on aurait pu le craindre s'il avait fallu plonger soudainement le participant dans l'obscurité.

Trois conditions différentes sont comparées dans cette étude :

i) La première (RO) est une condition d'induction classique de l'illusion miroir : l'avant-bras droit démarre à 70° de l'horizontale et va être passivement étiré par le robot pendant 9 secondes. Le bras gauche est toujours immobile et caché par le miroir. Le participant, regardant le miroir, doit simplement signaler oralement dès qu'il perçoit clairement l'illusion et s'il la perd par la suite.

ii) La deuxième condition (SC) démarre de la même façon que la précédente. Cependant, dès que le participant déclare ressentir l'illusion, le robot s'arrête (le bras gauche devient donc immobile) et la vision du participant est bloquée (occlusion des lentilles). Dans cette condition également, il est demandé au participant de signaler s'il perd l'illusion.

iii) Enfin, dans la troisième condition (RC), au moment où l'illusion est ressentie, la vision est bloquée mais le bras gauche continue d'être passivement étiré par le robot.

C'est en comparant les résultats de la troisième condition à ceux de la précédente que nous mettons en évidence la contribution des afférences proprioceptives musculaires de mouvement controlatéral au percept kinesthésique du bras ipsilatérale. La table 3 résume les conditions et précise les notations utilisées dans l'article et les figures correspondantes.

Table 3 : Résumé des conditions expérimentales.

	Informations proprioceptives musculaires *(= robot en marche)*	Informations visuelles *(= lentilles ouvertes)*
Condition 1 : RO	Oui	Oui
Condition 2 : SC	Non	Non
Condition 3 : RC	Oui	Non

Les réponses orales des participants (« j'ai l'illusion », « j'ai perdu l'illusion ») nous ont permis d'estimer la durée de l'illusion pour chaque essai. En plus de cette première mesure, il est demandé aux participants de représenter la cinématique de l'illusion qu'ils ont ressentie : il s'agit de tracer sur un graphique l'évolution, en termes de vitesse de l'illusion ressentie entre le moment où le participant déclare avoir l'illusion et la fin de l'essai. Ce tracé se fait, à la fin de chaque essai, à l'aide d'un stylet relié à un capteur de mouvement (système Polhemus Fastrak), sur un modèle similaire à celui présenté dans la figure 29A. Un exemple des tracés obtenus pour un participant dans les trois conditions testées est présenté sur la figure 29.B.

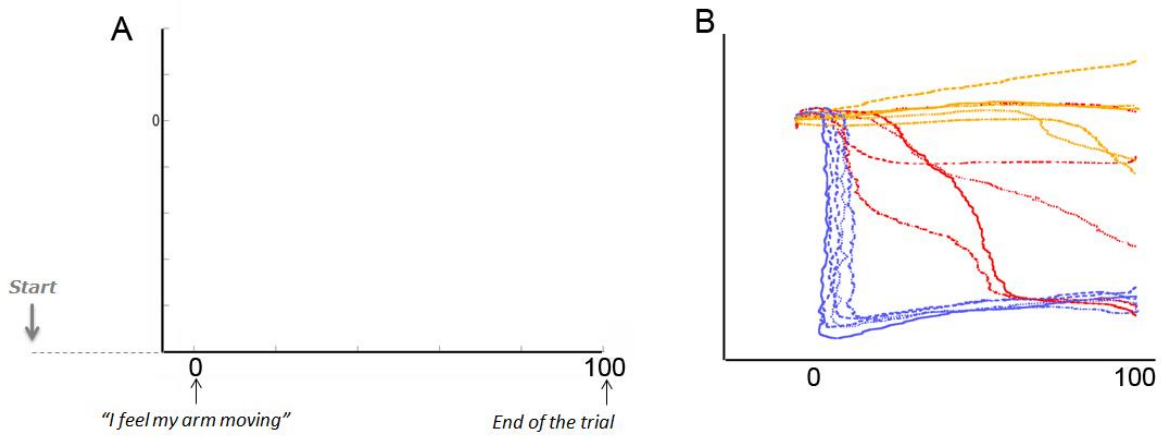
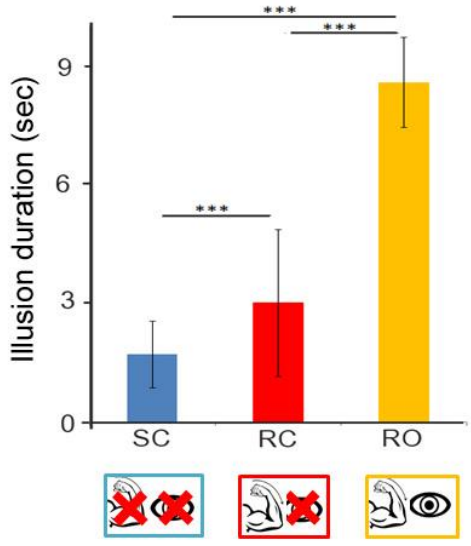


Figure 29 : Méthode d'évaluation de la cinématique des illusions miroir (A) et exemples de tracés (B) obtenus pour 5 essais en condition avec vision (RO, jaune), sans vision mais avec mouvement (RC, rouge), et sans vision ni mouvement (SC, bleu)

- ***Principaux résultats***

En condition classique, sans perturbation expérimentale, l'illusion miroir, une fois perçue, reste présente jusqu'à la fin de l'essai dans 90 % des essais. Dans les conditions où la vision est bloquée, cela n'est vrai que dans 11,5 % des essais si le bras droit continu d'être étiré et dans 3 % des essais s'il est stoppé. La vision semble donc nécessaire pour que l'illusion miroir se maintienne durablement.

Cependant, il apparait que sans vision, l'illusion persiste significativement plus longtemps lorsque le robot continue de mobiliser le bras du participant par rapport à la condition où le mouvement est arrêté (Fig. 30). Le mouvement passif du bras controlatéral semble donc suffire pour nourrir quelques secondes l'illusion de déplacement du bras droit après que la vision ait été bloquée.



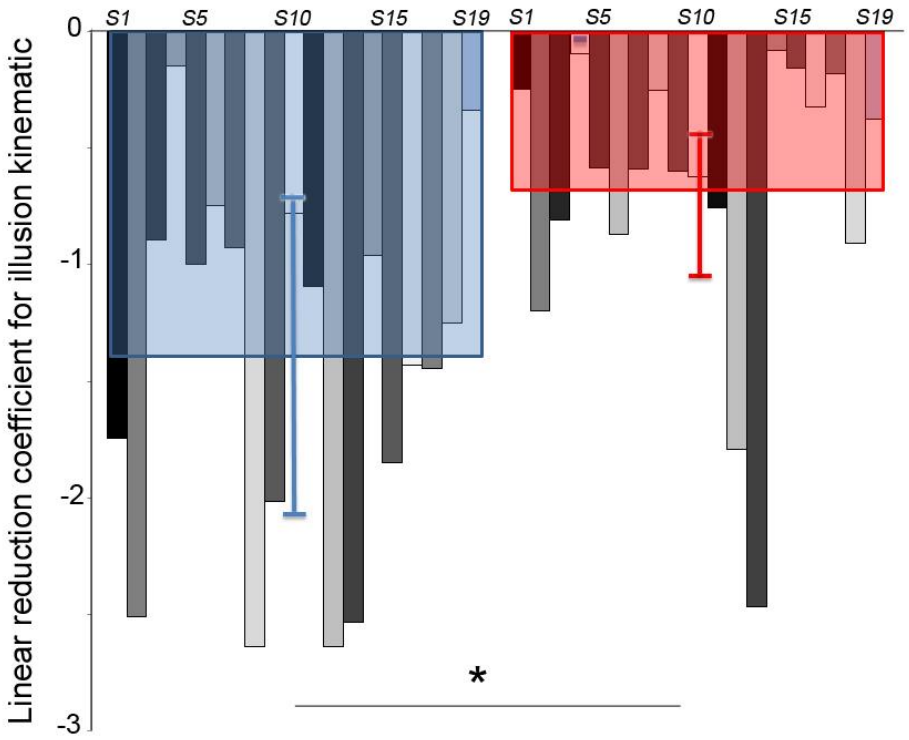
<u>Figure 30</u> : durée moyenne de l'illusion miroir quand après son induction :

- **La vision est coupée, le mouvement du bras mobilisé est stoppé (SC, bleu)**
- **La vision est coupée, mais le mouvement du bras mobilisé continue (RC, rouge)**
- **La vision n'est pas coupée, et le mouvement du bras mobilisé continue (RO, jaune)**

Les barres d'erreur représentent les écart-types

De plus, lorsque l'on s'intéresse à la cinématique des illusions reproduite par les participants, on constate une disparition plus progressive de l'illusion lorsque seule la vision est bloquée ; dans cette condition, on peut parler d'un ralentissement de l'illusion, jusqu'à extinction, alors que lorsque le mouvement du bras est également stoppé, l'illusion s'effondre

brusquement. Ces résultats ont été obtenus par régression linéaire du tracé cinématique (Fig. 29) pour chaque essai entre le début de la dégradation de l'illusion miroir et sa disparition. Les coefficients de régression ainsi obtenus sont présentés dans la figure 31.



<u>Figure 31</u> : Coefficient linéaire de la courbe traduisant l'évolution de la vitesse de l'illusion miroir pour chaque participant quand :

- **La vision est coupée, le mouvement du bras mobilisé est stoppé (SC, bleu)**
- **La vision est coupée, mais le mouvement du bras mobilisé continue (RC, rouge)**

Discussion de la partie expérimentale I

Au travers des résultats de ces premières études, nous avons constaté une grande résistance de l'illusion miroir à un appauvrissement des informations visuelles. En effet, l'illusion n'est pas détériorée en termes de fréquence d'apparition, de latence ni de vitesse entre 0 et 66 % de masquage du miroir. Au-delà, la vitesse perçue de l'illusion diminue, et c'est seulement lorsque 16 % ou moins de la surface du miroir reste visible que la latence de l'illusion augmente et sa fréquence d'apparition décroit significativement. Cela atteste du poids sensoriel important de la vision pour engendrer des percepts kinesthésiques en situation de conflit visuo-proprioceptif. Nos résultats sont confortés par des études antérieures montrant que très peu d'informations visuelles sont nécessaires pour percevoir et distinguer un mouvement biologique d'un homme marchant, de celui d'un homme courant ou encore dansant (Johansson, 1973). De même, il nous suffit de quelques diodes lumineuses placées sur des points clefs d'un corps humain en mouvement et d'un objet avec lequel il interagit, pour distinguer les détails d'une action réalisée, tels que le poids d'une boite soulevée (Runeson & Frykholm, 1981) ou la distance à laquelle un objet est lancé (Munzert, Hohmann, & Hossner, 2010) (pour une revue, voir Troje 2013). Cette capacité à percevoir et reconnaitre le mouvement d'un corps extérieur à partir de très peu d'informations visuelles semble donc s'étendre à la perception des mouvements de notre propre corps comme le suggèrent nos résultats. Autrement dit, les mêmes règles semblent s'appliquer à la perception du mouvement biologique, qu'elle concerne des corps étrangers ou le nôtre. Ainsi, même une très faible quantité d'informations visuelles pourrait être intégrée aux retours proprioceptifs et induire une illusion de mouvement du corps propre. Touzalin-Chretien et collaborateurs (2010) nuancent néanmoins ce résultat : ces auteurs comparent le potentiel de préparation motrice latéralisé *lateralized readiness potential* (activité corticale motrice liée à la programmation d'un mouvement volontaire) de leurs participants alors que ceux-ci exécutent une tâche de pointage avec i) leur main droite se reflétant dans un miroir posé sagittalement entre leurs deux mains, et donnant ainsi l'illusion de voir la main gauche effectuer la tâche (condition latérale), ii) avec leur main se reflétant dans un deuxième miroir posé en face d'eux, donnant ainsi l'illusion de voir la main gauche mais dans une position impossible physiquement (condition frontale). Les auteurs observent une activité évoquée par la préparation motrice dans le cortex en charge de la main gauche seulement en condition latérale, c'est-à-dire sans réel mouvement de cette main mais avec un retour visuel manipulé par le reflet dans le miroir

de la main droite en mouvement, et ce même si la position et l'état de la main gauche sont incongruents avec ceux de la main droite (poing fermé versus main à plat). La vision seule ne permet néanmoins pas d'induire ce type d'activité si la position de la main gauche renvoyée par le miroir est physiologiquement impossible (condition frontale). Par ailleurs, ces auteurs vont plus loin en réduisant l'information visuelle à de simples diodes lumineuses fixées à un gant porté par la main active (droite). Dans cette expérience, aucune activation des loci moteurs liés à la main gauche n'est observable en condition latérale. Dans ce contexte expérimental, le phénomène d'illusion miroir semble donc dégradé par la réduction de l'information visuelle. De plus, le fait que certains participants ressentent des sensations de déplacement de leur bras droit dans notre étude alors même que le miroir est entièrement masqué semble indiquer que notre capacité à distinguer le mouvement biologique n'est pas le seul facteur permettant l'émergence de l'illusion miroir malgré l'appauvrissement visuel.

L'un de ces facteurs pourrait être l'information proprioceptive musculaire de mouvement issue du bras gauche, passivement mobilisé par le robot. La seconde partie de notre étude appuie cette hypothèse en montrant que la dégradation de cette information proprioceptive par co-vibration des muscles triceps et biceps gauches retarde l'émergence de l'illusion et en freine la vitesse perçue. Cependant une limite de notre étude porte sur le fait que nous n'avons pas testé de condition contrôle dans laquelle une vibration serait appliquée au bras mobilisé sans qu'il s'agisse d'un bruitage proprioceptif (par exemple une vibration de même fréquence appliquée sur l'os plutôt que sur le muscle). Cela nous aurait permis d'écarter un potentiel effet de l'attention (la vibration pourrait simplement distraire le participant et de ce fait, diminuer l'illusion). Nous avons néanmoins pris soin de choisir une fréquence de vibration relativement faible (40 Hz), après un ensemble de pré-tests, pour limiter ce possible effet. Par ailleurs, notre seconde étude souligne à nouveau la contribution de la proprioception musculaire du bras controlatéral à l'illusion miroir par une approche tout à fait différente.

Cette fois, lorsque l'illusion est perçue par le participant, la vision est obturée par des lunettes PLATO qui deviennent alors translucides. On constate que, si l'illusion dure bien moins longtemps que lorsque la vision reste disponible, elle perdure quand même quelques secondes, uniquement nourrie par les retours proprioceptifs issus du bras controlatéral en mouvement. On ne retrouve pas cet effet de persistance de l'illusion si le mouvement du bras controlatéral est stoppé en même temps que la vision. Par ailleurs, quand la vision est bloquée, l'illusion disparait plus radicalement quand, en plus, le bras mobile est également

stoppé que lorsqu'il continu sa course. Ce pattern de disparition suggère que les informations proprioceptives des deux bras continuent d'être intégrées une fois la vision bloquée et que progressivement l'information réelle d'immobilité du membre caché va prendre un poids plus important causant un ralentissement progressif de l'illusion jusqu'à son extinction. L'illusion miroir pourrait ainsi être nourrie par la congruence et l'intégration des informations visuelles et proprioceptives musculaires controlatérales, ce qui souligne que ces dernières ne sont pas négligeables dans la construction de la kinesthésie de nos membres

Grâce à ces études, nous confirmons dans un premier temps que l'illusion miroir n'est pas un phénomène purement visuel, et que la modalité proprioceptive est intégrée au retour kinesthésique visuel dans l'estimation d'un mouvement corporel. Mais de façon plus intéressante, nous pointons du doigt une spécificité de la proprioception musculaire : la perception de mouvement d'un membre est influencée par la proprioception musculaire du membre controlatéral. Deux principes de l'intégration multisensorielle dans le cadre de la kinesthésie émergent donc : premièrement, même en dehors de toute action motrice coordonnée, à l'échelle purement perceptive, l'information proprioceptive musculaire concernant un membre est influencée par l'état proprioceptif du membre controlatéral. Deuxièmement, l'ensemble des entrées proprioceptives issues des deux bras est intégré à l'information kinesthésique visuelle et participe à la perception résultante que nous avons des mouvements de nos bras.

Nos études questionnent donc la séparation stricte du traitement des informations proprioceptives musculaires issues de la droite ou de la gauche du corps. Il est intéressant de remarquer que plusieurs travaux ont remis en question la latéralisation des aires somesthésiques en étudiant le traitement de l'information tactile. En effet, s'il est reconnu depuis plusieurs années que les cortex somesthésiques secondaires (S2) possèdent une représentation bilatérale du corps et traitent donc des informations sensorielles issues des deux hémicorps (Maldjian et al., 1999; Ruben et al., 2001), des études plus récentes montrent que cela peut également s'appliquer dans une certaine mesure, au cortex somesthésique primaire (S1) (Tamè, Braun, Holmes, Farnè, & Pavani, 2016). Par exemple, Tamè et collaborateurs (2012) montrent, utilisant un paradigme d'adaptation en IRMf, une atténuation, dans S1 comme dans S2, de la réponse neuronale à un stimulus tactile appliqué sur un doigt à la suite de stimulations tactiles répétées. Cette atténuation est plus forte quand les stimulations répétées ont été faites sur un doigt homologue au doigt testé (plutôt que sur un autre doigt) y compris s'il s'agit du doigt de l'autre main. Par ailleurs, au niveau comportemental, Tamè et

collaborateurs (2011) se sont demandé si les performances des individus dans la détection d'un stimulus tactile appliqué sur un doigt cible pouvaient être modulées par la stimulation conjointe d'un autre doigt, soit sur la même main soit sur l'autre main. Leurs résultats montrent un effet d'interférence entre les stimuli tactiles dépendant plus de l'identité du doigt stimulé que du côté de corps. Ces interactions entre informations sensorielles bilatérales semblent, de plus, prendre en compte les informations proprioceptives bilatérales : en changeant l'une des mains de position (l'une se retrouvant paume en l'air, l'autre non), les auteurs voient l'effet d'interférence entre stimuli tactiles réduit voir supprimé. Ces études ainsi que nos propres résultats convergent vers l'idée que l'intégration bilatérale des informations d'une modalité sensorielle pourrait être potentialisée ou inhibée par l'information véhiculée par une autre modalité.

Les études que nous allons présenter par la suite insisterons à nouveau sur le rôle déterminant de la proprioception musculaire dans la kinesthésie, d'une part, via sa capacité à biaiser l'utilisation des autres modalisés sensorielles (partie II), mais également au travers des changements intervenant au cours du vieillissement lorsque la proprioception, comme les autres sens, décline (partie III). Dans ces études cependant, et bien que nos premiers résultats attestent de l'implication bilatérale des afférences proprioceptives, nous ne manipulerons ni n'intègrerons les afférences proprioceptives controlatérales. Nous avons fait le choix alors de nous concentrer plutôt sur les interactions entre modalités chez l'adulte jeune et l'adulte vieillissant tout en ayant bien évidemment conscience du caractère limitant de ce choix.

Articles relatifs à la partie expérimentale I

- Etude 1:

Chancel M, Brun C, Kavounoudias A, Guerraz M (2016)

The kinaesthetic mirror illusion: How much does the mirror matter?

Exp Brain Res. Volume 234 issue 6 pages 1459-1470 doi: 10.1007/s00221-015-4549-5

- Etude 2:

Chancel M, Kavounoudias A, Guerraz M,

What's left of the mirror illusion when the mirror is gone?

(*unpublished*)

Exp Brain Res
DOI 10.1007/s00221-015-4549-5

RESEARCH ARTICLE

The kinaesthetic mirror illusion: How much does the mirror matter?

Marie Chancel[1,2] · Clémentine Brun[1,3] · Anne Kavounoudias[2] · Michel Guerraz[1]

Received: 4 September 2015 / Accepted: 28 December 2015
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2016

Abstract The reflection of a moving hand in a mirror positioned in the sagittal plane can create an illusion of symmetrical, bimanual movement. This illusion is implicitly presumed to be of visual origin. However, muscle proprioceptive afferents of the arm reflected in the mirror might also affect the perceived position and movement of the other arm. We characterized the relative contributions of visual and proprioceptive cues by performing two experiments. In Experiment 1, we sought to establish whether kinaesthetic illusions induced using the mirror paradigm would survive marked visual impoverishment (obtained by covering between 0 and 100 % of the mirror in 16 % steps). We found that the mirror illusion was only significantly influenced when the visual degradation was 84 % or more. In Experiment 2, we masked the muscle proprioceptive afferents of the arm reflected in the mirror by co-vibrating antagonistic muscles. We found that masking the proprioceptive afferents reduced the velocity of the illusory displacement of the other arm. These results confirm that the mirror illusion is not a purely visual illusion but emerges from a combination of congruent signals from the two arms, i.e. visual afferents from the virtually moving arm and proprioceptive afferents from the contralateral, moving arm.

✉ Michel Guerraz
Michel.Guerraz@univ-smb.fr

[1] CNRS, LPNC UMR 5105, University Savoie Mont Blanc, 73000 Chambéry, France

[2] CNRS, NIA UMR 7260, 13331 Marseille, France

[3] Center for Interdisciplinary Research in Rehabilitation and Social Integration (CIRRIS), Laval University, Quebec, G1M 2S8, Canada

Published online: 20 January 2016

Keywords Kinaesthesia · Mirror illusion · Muscle proprioception · Visual impoverishment

Introduction

Reflection of a 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. The mirror paradigm was initially developed to treat phantom limb pain in unilateral amputees (Ramachandran et al. 1995) but has also been used over the last two decades as a rehabilitation tool for promoting recovery from hemiparesis (Ramachandran and Altschuler 2009; Rosen and Lundborg 2005; Dohle et al. 2009; Guerraz 2015). More recently, experiments conducted in healthy participants showed that mirror reflection of an arm moved passively by a motorized manipulandum induces consistent, vivid kinaesthetic illusions of movement of the hidden, static arm in the direction of the mirror displacement (Guerraz et al. 2012; Tsuge et al. 2012; Metral et al. 2015). The occurrence of this visually induced kinaesthetic illusion indicates that visual afferents might be of prime importance in sensing limb movement (i.e. kinaesthesia).

However, kinaesthesia is not exclusively derived from visual afferents; muscle spindle afferents (notably type Ia and II sensory endings; Goodwin et al. 1972; Teasdale et al. 1993; for a review, see Proske and Gandevia 2012) and cutaneous afferents (Collins and Prochazka 1996; Blanchard et al. 2011, 2013) also make significant contributions. For instance, it has been shown that the mirror illusion is less intense when the unseen arm is not in the same position as the reflected arm (Metral et al. 2015). Likewise, masking the proprioceptive afferents of the unseen arm

increases the illusory velocity of displacement (Guerraz et al. 2012).

Although the muscle proprioceptive afferents of the arm subjected to the kinaesthetic illusion have received much attention, this is not the case for the proprioceptive afferents originating from the other (moved) arm. However, it has recently been reported that manipulating the muscle proprioceptive afferents of one arm affects not only the motor behaviour of the other arm (Ridderikhoff et al. 2006; Brun et al. 2015; Brun and Guerraz 2015) but also the latter's perceived position and perceived movement (Izumizaki et al. 2010; Hakuta et al. 2014; Kuehn et al. 2015). For instance, Izumaki et al. (2010) showed that stimulating the muscle proprioceptive afferents of one arm (by the application of tendon vibration to either the flexor or extensor muscles) modified the perceived position of the other arm. The "bimanual integration of proprioceptive afferents" (Kuehn et al. 2015) might well contribute to the occurrence and intensity of the kinaesthetic illusions reported in the mirror paradigm. Hence, the kinaesthetic illusions evoked in the mirror paradigm might well be of both visual and proprioceptive origin.

To determine the relative contributions of visual and muscle cues, we performed two experiments. Experiment 1 consisted in testing whether the kinaesthetic illusions induced by the mirror paradigm would survive marked visual impoverishment obtained by covering between 0 and 100 % of the mirror in 16 % steps. Conversely, Experiment 2 was designed to estimate the relative contribution of visual cues by masking muscle proprioceptive afferents (through co-vibration of antagonistic muscles) of the arm reflected in the mirror. Indeed, we know that when vibration is applied concurrently on a muscle that is passively lengthened or shortened, it degrades afferent proprioceptive responsiveness since the primary ending activity is then predominantly driven at the vibration frequency and any frequency modulation related to the imposed movement disappears (Roll et al. 1989). The masking effect of the vibration seems also responsible for the impairment in position and force perception observed during a full whole-body exposition to vibration (Ribot et al. 1986). Finally, co-vibrating two antagonist muscles at the same frequency does not elicit any movement perception (Gilhodes et al. 1986) and alters sensorimotor tasks such as matching position task or haptic shape perception task (Bock et al. 2007). We therefore hypothesized that if muscle proprioceptive inputs from the moving arm influence the contralateral kinaesthetic illusion evoked in the mirror paradigm, the latter illusion would be less intense when the proprioceptive afferents of the reflected arm are mostly masked by co-vibration.

Methods

Participants

Nineteen healthy adult participants (14 females and 5 males; 16 right-handed; mean ± SD age 21.7 ± 1.6 years) took part in Experiment 1 and eighteen healthy adult participants (16 females and 2 males; 15 right-handed; mean ± SD age 20.9 ± 5.9 years) took part in Experiment 2. Three of the 19 participants in Experiment 1 and 3 of the 18 participants in Experiment 2 failed to experience a mirror illusion during the experiment's familiarization phase and were therefore excluded from the studies. None of the participants had a history of visual, proprioceptive or neuromuscular disease. All the participants provided their written informed consent prior to initiation of the experiment. The study was performed in accordance with the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki and was approved by the local independent ethics committee (University Savoie Mont Blanc, Chambery, France; reference: UDS 2013025).

Materials

Participants sat in front of a large, custom-built box. A mirror measuring 65 × 65 cm was positioned vertically in the middle of the box, with the reflective surface facing the participant's left arm and oriented parallel to his/her midsagittal axis. The participant's forearms were positioned on each side of the mirror and were supported by two manipulanda. 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. Each manipulandum consisted of a wooden arm (on which the participant positioned his/her forearm) and a hand grip at the end of the wooden arm. The right manipulandum did not move, while the left manipulandum was fitted with a low-noise DC synchronous motor (220 v, Crouzet™ France) and could flex or extend (via a remote control) the participant's left forearm from the initial starting position (Fig. 1). The manipulandum's angular speed was always 3.8°/s. The participant's forearm was adjusted on the manipulandum so that the motorized device's axis of rotation coincided exactly with the elbow joint.

Participants were told to lift their right foot to indicate the onset of illusory movement. To this end, the participant's right foot was taped to a foot pedal, the rotational axis of which was close to the heel. The displacements of the left manipulandum and the foot pedal were recorded with an electromagnetic motion capture system (Fastrak™, Polhemus, Colchester, VT, USA). A sensor was positioned

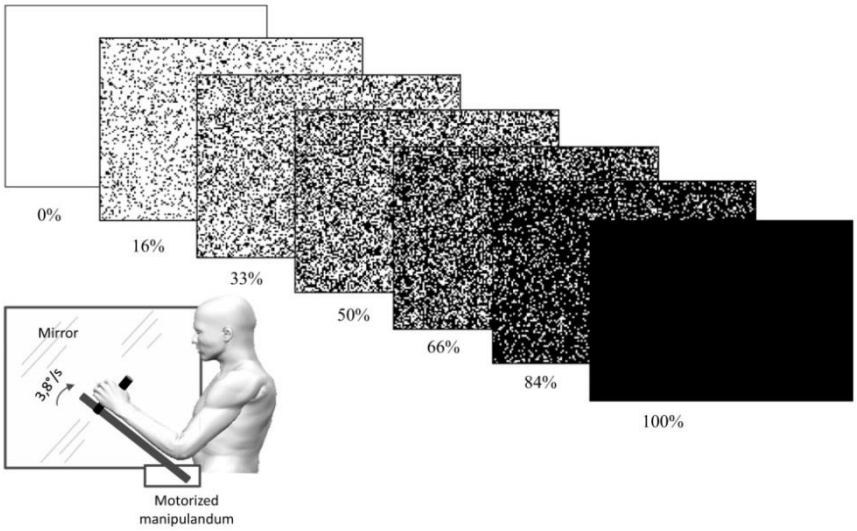


Fig. 1 Mirror box set-up (*lower panel*) and the different pixel densities used to create the visual impoverishment conditions in Experiment 1 (from 0 to 100 %)

on each device so as to continuously record the manipulandum and foot angles (sampling frequency: 60 Hz).

Procedure

Experiment 1

Throughout the experiment, the participants were required to look at a fixation cross in the centre of the mirror. The right arm was always hidden. Before each trial, the two arms were positioned at an angle of 30° to the horizontal. Following a baseline, movement-free epoch of ~5 s, the left forearm was passively flexed at a constant angular speed of 3.8°/s (total duration of movement: ~8 s). Participants were told not to resist this passive displacement.

Visual impoverishment was performed by affixing different plastic sheets to the mirror (Fig. 1). The sheets contained variable densities of randomly positioned black pixels (1.85 × 1.85 mm). Sheets were generated with a VBA script in PowerPoint software (Microsoft Visual Basic 7.1®). Overall, the black pixels covered 0, 16, 33, 50, 66, 84 or 100 % of the mirror's surface area. Each of these seven visual conditions was repeated four times in pseudorandom order, giving a total of 28 trials per participant. Four sham trials were performed with the eyes closed. Participants performed active, synchronous, flexion–extension movements of both arms before each trial. This allowed the two arms to have similar immediate history of contraction and length changes before trials (Gregory et al. 1988; Proske et al. 1993). Following these movements, the two arms were re-positioned at an angle of 30 ° to the horizontal before the next trial.

Experiment 2

In Experiment 2, participants were required to look at a fixation cross in the centre of the mirror. In contrast to Experiment 1, the mirror was not obscured by black pixels (i.e. it corresponded to the 0 % impoverishment condition from Experiment 1). The right arm was always hidden behind the mirror. Before each trial, the two arms were positioned at an angle of 45° to the horizontal. Following a baseline, movement-free epoch of ~5 s, the left forearm was passively flexed or extended at a constant angular speed of 3.8°/s (total duration of movement: ~8 s). An electromechanical vibratory apparatus (Innovative Technology, France) was attached to the left biceps and triceps with elastic bands. Microneurographic studies (the recording of afferent units via a microelectrode inserted in a human superficial nerve) have shown that low-amplitude vibration preferentially activates muscle spindle endings; this masks the spontaneous discharges recorded in the absence of vibratory stimulation (Roll et al. 1989). In half of the trials, the muscle afferents of the left arm were masked by switching on the vibrators (frequency: 40 Hz) immediately before the arm was passively moved. When the trial had finished, the vibrators were switched off. A frequency of 40 Hz was chosen because it is an optimal stimulation to completely mask natural discharges of muscle spindle endings that would otherwise be observed in response to

the passively imposed movement of the arm, as evidenced by microneurographic and psychophysical studies (Roll et al. 1989; Cordo et al. 1995). This level of vibration frequency was also low enough to be bearable for the duration of the experiment. Some sham trials ($n = 8$) without a mirror were included; only the left arm was visible and the mirror was covered by an opaque board (with a fixation cross at its centre). The two movement conditions (flexion vs. extension) were paired with two masking conditions (masking vs. no masking), giving a total of four experimental conditions in a within-subjects design. Each condition was repeated four times in pseudorandom order, giving a total of 16 true trials (and 8 sham trials) per participant. No vibration was applied during sham trials. Participants were asked to move both arms freely and synchronously for a few seconds at the end of each trial.

Quantification of the kinaesthetic illusion

Subjective reporting

At the end of each trial, participants were required to verbally rate the speed of the illusory displacement of the right arm on an integer scale from 0 to 20: a rating of 0 corresponded to the absence of illusory displacement, 10 corresponded to the same speed of displacement as for the passively moved left forearm, and 20 corresponded to twice the speed of the passively moved left forearm. In order to familiarize themselves with this subjective rating of displacement speed, the subjects rated several trials with passive displacement of the left forearm prior to the experimental session itself. Velocity of passive displacement was always set at 3.8°/s.

"Illusion onset"

During each trial, the participant was told to use his/her right foot to indicate when he/she felt the sensation of right arm movement. To do so, the participant was required to lift his/her right foot (Fig. 2). The onset was defined as the time point at which the angular position of the foot was more than two standard deviations from the mean baseline position (calculated over a 1-s epoch prior to movement of the manipulandum). The onset includes both the delay for the illusion to occur and the time for initiating foot movement (motor response time). Given the unusual nature of the foot-matching task, participants performed familiarization trials prior to the experimental session. Despite this familiarization phase, a few participants almost always forgot to report the illusion onset. Hence, only subjective ratings could be analysed for these participants.

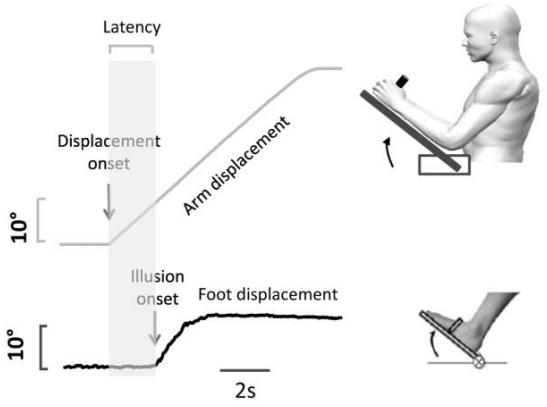


Fig. 2 Illusion onset quantification. The *upper* trace depicts the passive (motorized) displacement of the *left arm* intro flexion. The *lower* trace shows a typical foot response in response to illusion appearance. The width of the *grey bar* represents illusion latency

Statistics

In Experiment 1, a Chi-squared test was used to compare the various experimental conditions in terms of the frequency of illusion occurrence. The onset latency and subjective rating were analysed in a one-way, repeated-measures analysis of variance (ANOVA) with seven modalities (0, 16, 33, 50, 66, 84 and 100 %) in Experiment 1 and a two-way, repeated-measures ANOVA with movement (flexion vs. extension) and proprioceptive masking (masking vs. no masking) as independent variables in Experiment 2. For these ANOVA, we considered the mean latency and mean rating from the trials in each experimental condition and for each participant. The reported values were Huynh–Feldt-corrected. A Holm post hoc correction was applied for multiple comparisons. The threshold for statistical significance was set to $p < .05$.

Results

Experiment 1

Occurrence of the mirror illusion

Reflection of the passively moving left arm in the mirror evoked in most individuals a kinaesthetic illusion of right arm displacement in the same direction, i.e. a mirror illusion. Among 19 individuals who consented to participate, 16 experienced such an illusion in our pretest phase. Since the purpose of the Experiment was to study this illusion phenomenon, only those latter 16 individuals could take

Table 1 Occurrence and subjective rating for each "visual impoverishment condition" (0, 16, 33, 50, 66, 84 and 100 % eyes closed—sham)

	0 %	16 %	33 %	50 %	66 %	84 %	100 %	Eyes closed
Frequency of occurrence (%)	90.6	95.3	95.3	95.3	85.9	87.5	40.6	35.9
Mean subjective speed (SD)	7.22 (2.78)	7.67 (1.63)	6.66 (2.12)	6.78 (2.43)	5.30 (2.83)	4.42 (2.27)	0.81 (1.05)	0.88 (1.15)

Comparisons of subjective ratings

	0 %	16 %	33 %	50 %	66 %	84 %	100 %
0 %	/	ns	ns	ns	**	**	**
16 %	1.000	/	ns	ns	**	**	**
33 %	0.943	0.236	/	ns	ns	**	**
50 %	1.000	0.371	1.000	/	*	**	**
66 %	0.001	0.000	0.039	0.019	/	ns	**
84 %	0.000	0.000	0.000	0.000	0.371	/	**
100 %	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	/

Mean subjective ratings represent the mean values of the 16 participants involved in Experiment 1. We performed post hoc multiple comparisons (with Holm correction) of subjective ratings. The threshold for statistical significance was set to $p < .05$

** $p < .01$; * $p < .05$, *ns* not significant

part to Experiment 1. Results showed that even in those 16 participants, illusion did not occur in all trials when the mirror was not obscured at all (visual impoverishment: 0 %) but did still occur in 90.6 % of them (Table 1). Interestingly, the illusion occurrence rate remained high (>85 %) in those participants in the other visual impoverishment conditions—even in the 84 % condition. The illusion occurrence rate only dropped when the mirror was completely obscured by black pixels. Even then (i.e. when no mirror feedback was available), an illusion was reported in 40.6 % of the trials. This value is similar to the rate of 36 % observed in the sham "eyes closed" trials. A statistical analysis indicated that only the illusion occurrence rate in the 100 % condition and "eyes closed" conditions differed significantly from that observed in the 0 % condition ($p < .05$).

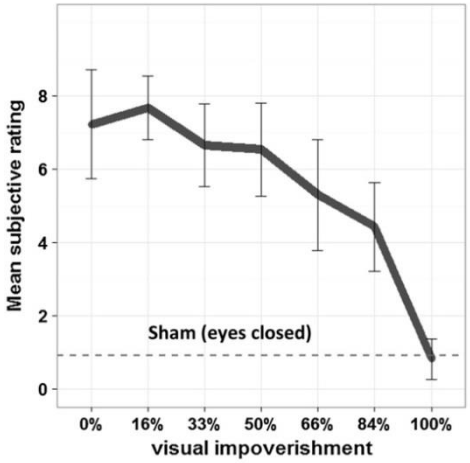


Fig. 3 Mean subjective speed ($n = 16$) of the kinaesthetic illusion, as a function of the degree of visual impoverishment. The *dashed line* represents the mean subjective rating observed in the sham trials, that is, when participants closed their eyes. The *error bars* correspond to 95 % CIs

The speed of illusory movement (subjective rating)

In the 0 % visual impoverishment condition, the mean ± SD subjective rating of illusory movement was 7.2 ± 2.8. Hence, the hidden right arm was perceived to be moving about 30 % slower than the left arm (and its mirror reflection). As can be seen in Table 1 and Fig. 3a, the mean rating remained fairly constant up to a visual impoverishment condition of 50 %, decreased slightly in the 66 and 84 % conditions and dropped to a value of 0.8 ± 1.05 for the 100 % condition. An ANOVA confirmed that visual impoverishment had a significant effect on the subjective rating [$F(6, 90) = 55.6$; $p < .001$, $\eta_p^2 = .77$]. A post hoc pairwise analysis indicated that the first four visual conditions (0–50 %) did not differ from each other but differed significantly almost systematically from the other three visual conditions (66–100 %) (see Table 1). The 66 and 84 % conditions did not differ from each other but both differed significantly from the 100 % condition.

Since the occurrence of illusion differed from one condition to another, we performed a supplementary analysis to ensure that the reduction in the perceived speed of the mirror illusion was not solely due to mixing trials in which

Table 2 Subjective rating and onset for each "visual impoverishment condition" (0, 16, 33, 50, 66, 84 and 100 %) for the nine participants experiencing illusions in each of the seven visual conditions

	0 %	16 %	33 %	50 %	66 %	84 %	100 %
Mean subjective speed (SD)	8.17 (1.40)	7.42 (1.25)	7.19 (1.19)	7.25 (1.95)	6.58 (1.67)	5.19 (1.48)	1.94 (0.78)
Mean onset in seconds (SD)	1.84 (0.99)	1.97 (1.13)	1.82 (1.07)	1.95 (1.08)	2.10 (0.95)	2.57 (1.31)	4.21 (1.40)

For mean onset, only trials in which an illusion occurred were considered (since no onset could be estimated in the absence of illusion)

** $p < .01$; * $p < .05$, *ns* not significant

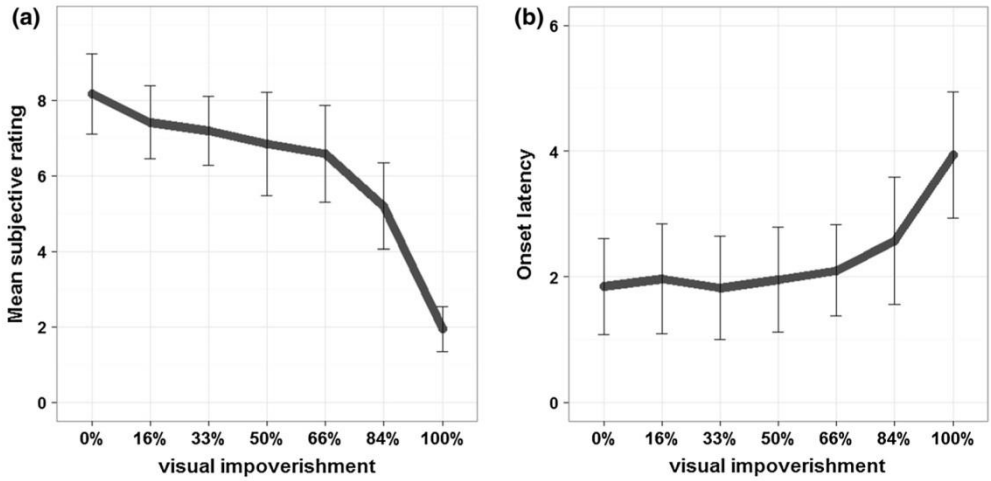


Fig. 4 Mean subjective speed (**a**) and onset latency (**b**) of the kinaesthetic illusion, as a function of the degree of visual impoverishment in the nine participants that experienced illusory displacement in each visual impoverishment condition. The *error bars* correspond to 95 % CIs

illusion occurred and trials in which illusion did not occur (with a subjective rating of 0 in the latter cases, the number of which increased with the degree of visual degradation). We thus limited our analysis to trials in which a mirror illusion had occurred. Given our within-subjects design, participants who did not experience any illusory displacement in one of the seven visual conditions could not be included in the analysis. This additional ANOVA (involving 9 of the 16 participants) confirmed the effect of visual impoverishment on the speed of illusory movement [$F(6, 48) = 41.3$; $p < .001$, $\eta_p^2 = .83$] (Table 2; Fig. 4a). This analysis based only on trials in which an illusion occurred confirmed that the velocity of the mirror illusion decreases with visual impoverishment.

The latency of illusory movement onset

Only trials in which an illusion occurred could be considered in the latency analysis, and so only the 9 (out of 16) participants who experienced illusory displacement in all seven visual conditions were included in the statistical analysis. The ANOVA revealed a significant effect of visual impoverishment on the latency of illusory movement onset [$F(6, 48) = 23.4$; $p < .001$, $\eta_p^2 = .74$]. Post hoc analysis revealed that the latency of illusory movement onset was significantly longer in the 100 % visual impoverishment condition (4.2 s $\pm$ 1.4) than in the other six conditions (see Table 2). However, no difference occurred between the other six visual conditions, from 0 to 84 % conditions (see Fig. 4b).

Experiment 2

Occurrence of the mirror illusion

Among 18 individuals who consented to participate, 15 experienced mirror illusion in the pretest phase and were therefore included in Experiment 2. In those 15 participants, reflection of the passively moving left arm in the mirror evoked a kinaesthetic illusion in the right arm in 92 % of the trials under both flexion and extension conditions (though in the opposite direction) when no masking

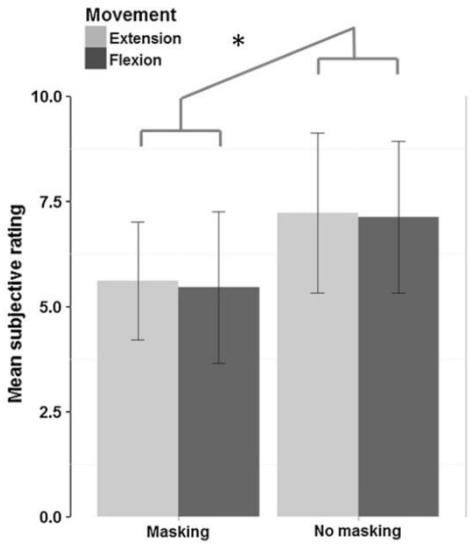


Fig. 5 Mean subjective speed ($n = 15$) of the kinaesthetic illusion, as a function of movement (extension vs. flexion) and proprioceptive masking (masking vs. no masking). The *error bars* correspond to the 95 % CIs. *$p < .05$

was applied. When proprioceptive masking was applied to the moving arm, the illusion occurrence rate fell slightly (to 83 and 90 % in the extension and flexion conditions, respectively). Statistical analysis indicated that the occurrence rate did not differ when comparing the four experimental conditions ($p > .05$). Few illusory displacements of the unseen right arm occurred in sham trials that lacked reflection of the left arm (i.e. no mirror and no masking), with rates of 18 and 23 % for trials with the extension and flexion movements, respectively.

The speed of illusory movement (subjective rating)

As can be seen in Fig. 5a, the mean ± SD subjective rating of illusory movement was lower when proprioceptive masking was applied to the passively moved left arm (5.52 ± 3.5) than in the absence of masking (7.21 ± 2.7) [$F(1,14) = 4.3$; $p = .05$, $\eta_p^2 = .23$]. In contrast, there was no main effect of the direction of the movement [$F(1,14) < 1$; $p > .05$, $\eta_p^2 = .0006$]. Indeed, when the data from the two masking conditions were pooled, the mean ± SD subjective rating of illusory movement in the extension condition (6.4 ± 3.3) was similar to that reported in the flexion condition (6.3 ± 3.5). The ANOVA showed no significant main effect of the movement (direction) factor [$F(1,14) < 1$; $p = .92$, $\eta_p^2 = .00012$] nor any interaction with the masking factor [$F(1,14) < 1$; $p = .84$, $\eta_p^2 = .0002$].

The latency of illusory movement onset

Only trials in which an illusion occurred could be considered in the latency analysis, and so, only the 10 (out of 15) participants who either experienced illusory displacement in the four experimental conditions or did not forget to indicate the onset of the illusion were included in the statistical analysis. The latency of illusion onset was longer in the masking condition (2.86 ± 1.35 s) than in the absence of masking (2.43 ± 1.21 s), though this effect was not statistically significant [$F(1,9) = 2.9$; $p = .1$, $\eta_p^2 = .24$]. An ANOVA revealed that movement did not have a significant main effect [$F(1,9) < 1$; $p = .41$, $\eta_p^2 = .01$] or a significant interaction with masking [$F(1,9) < 1$; $p = .78$, $\eta_p^2 = .001$]. The latency of illusion onset was therefore similar in the extension and flexion movement conditions.

Discussion

Limited vision of the arm provides sufficient kinaesthetic cues in the mirror illusion

Reflection of the passively moving left arm in the mirror evoked in most individuals a kinaesthetic illusion of right arm displacement in the same direction. The results of Experiment 1 revealed that the occurrence, latency and speed of the mirror illusion were not greatly influenced by visual impoverishment (except under extreme conditions). In fact, the occurrence and latency of the illusion were similar in 0 % to the 84 % conditions, whereas the speed of mirror illusion was only slightly lower under the most extreme visual impoverishment conditions (66 and 84 %). Giving only 16 % vision of the mirror (84 % impoverishment) increased the illusion occurrence from 40 % (no mirror feedback) to ~90 %, rating speed from less than 1–4.5°/s, and reduced onset from 4.2 to 2.5 s. All these effects are large, clearly significant, and bigger than any other of the visual steps. These results attest of the great role of visual cues in the occurrence of mirror illusion in particular and in kinaesthesia in general. They also indicate that even a limited amount of visual information is enough to provide cues for kinaesthetic purposes. These results are in line with a large body of literature data, showing that a limited amount of visual information can provide a high amount of information on biological motion (Johansson 1973). For instance, the kinematics of point-light animations (moving dots that reflect the motion of some key points on a moving body) can reveal many details about the action itself (such as the weight of a box being lifted (Runeson and Frykholm 1981) or how far an object will be thrown (Munzert et al. 2010; for a review, see Troje 2012). What holds true for motion recognition (i.e. the recognition of external actions)

might well hold true for the perception of self-motion in general and kinaesthesia in particular. Our results suggest that healthy individuals can easily make out their body segments—even when the visual stimulus is markedly degraded (i.e. a low proportion of "mirror pixels" reflecting parts of the left arm)—and integrate these visual cues to yield a unified perception of arm movement. The rules that govern the use of visual cues for the perception of self-motion might therefore be similar to those governing the perception of the motion of external objects.

Our results attest that a limited amount of visual information is enough to provide many cues for kinaesthetic purposes. In the same vein, it has been shown that a limited morphological matching between the reflected arm and the hidden one is although sufficient as long as position sense is concerned. Holmes et al. (2004) reported that a discrepancy between the visual-mirror feedback about the right arm position and its actual position has a profound effect on reaching performances with the hidden hand. Interestingly, the visual capture of arm position still happens when the reflection of the left arm is replaced by a rubber hand and even block of wood reflection (Holmes et al. 2006). Overall, these data, including those of Experiment 1, confirm that the amount of visual information sufficient to bias the kinaesthetic and position perception of the hidden arm is quite low both in terms of quality (morphological visual matching is not required) and in terms of quantity (only 16 % of the mirror surface is needed for the illusion to arise).

Kinaesthetic sensing of one arm is influenced by somaesthetic stimulation of the other arm

In Experiment 1, some participants reported sensations of right arm displacement when the mirror was completely covered with black pixels (100 % condition) and in the "eyes closed" sham condition, i.e. conditions in which participants did not have any mirror feedback. However, these two conditions were associated with a markedly lower occurrence rate, lower velocity and longer latency, relative to conditions with at least some visual information. Nevertheless, the slight, occasional, illusory displacements observed in the 100 % degradation and "eyes closed" conditions are unquestionably of somaesthetic origin and not of visual origin. As reported above, kinaesthesia is derived from both visual and somaesthetic afferents from the perceived segment and somaesthetic afferents from the other arm. In a recent study by Kuehn et al. (2015), the participant's hands (either one hand at a time or both hands together) were moved passively to new positions. The participant's task was to indicate the perceived location of the tip of the index finger of the designated target hand by orienting a laser beam mounted on a cap. It was found that synchronized bimanual movements were associated with a significantly better position sense, relative to unimanual movements. These results are in line with reports by Izumizaki et al. (2010), Hakuta et al. (2014) and Kigawa et al. (2015). Izumizaki et al. (2010) reported that in the absence of vision, passive displacement of one arm alters the speed of the vibration-evoked illusion experienced with the other arm (by ~30 %). They concluded that the sensation of movement is related to the difference between the inputs from each arm, rather than the vibration-induced signal from the reference arm alone. Therefore, stimulating the somaesthetic afferents of one arm by moving it passively influences perception of the movement of the other arm; this might have occurred when no visual information was available in Experiment 1. It is likely that detection of these slight illusory displacements was facilitated by the experimental context, in which participants had become familiar with the detection of illusory displacement.

The mechanism underlying the bimanual integration of proprioceptive afferents (even for the purpose of unimanual perception) has not been characterized but may stem from the natural tendency to perform bimanual movements in everyday activities. According to Perez et al. (2014), the strength of interhemispheric coupling between the sensorimotor cortices is stronger for bimanual movements. However, Formaggio et al. (2013) recently reported that passive displacement of only one arm can induce bilateral activation of the motor loci (i.e. event-related desynchronization). More generally, it has been found that actively performed unimanual motor tasks involve not only the contralateral primary motor cortex but also the ipsilateral primary motor cortex in asymmetrical way; in right-handed subjects, activation of the left hemisphere during left-hand movements is more intense than activation of the right hemisphere during right-hand movements (Ziemann and Hallett 2001; Van den Berg et al. 2011; Beaulé et al. 2012). Given that (1) most of the participants in the present study were right-handed and (2) only the non-dominant left arm was moved passively, our experimental conditions may have facilitated the emergence of illusory movement of the contralateral (right) arm.

Is the kinaesthetic mirror illusion a purely visual illusion?

If stimulation of the somaesthetic afferents of one arm is enough to induce kinaesthetic illusions (albeit limited ones) in the other arm, what is the role of those afferents when they are accompanied by congruent visual cues (such as in the mirror paradigm)? In other words, does the illusory displacement induced in the mirror paradigm have a visual origin (as implicitly suggested in the literature) or does it result from the integration of congruent somaesthetic and visual inputs from two arms that often move

synchronously (i.e. bimanual coupling) ? This question prompted us to devise Experiment 2, in which somaesthetic afferents of the passively moved arm were masked by synchronous co-vibration of antagonistic muscles (the biceps and triceps) of the left arm. The results showed that masking the somaesthetic afferents of the arm reflected in the mirror was associated with a significantly lower velocity of illusory displacement of the other arm. These findings confirmed our hypothesis whereby the mirror illusion is not a purely visual illusion. In fact, it appears to result from the combination of congruent signals from the two arms: the visual afferents related to the virtually moving arm and the somaesthetic afferents of the contralateral arm. It must also be borne in mind that masking the afferent signals from the antagonistic muscles of the arm subjected to the illusion has exactly the opposite effect; the mirror illusion occurred earlier (with reduced latency) and more intensely (with a higher perceived speed) than in the absence of proprioceptive masking (Guerraz et al. 2012). Similarly, Metral et al. (2015) showed that a larger degree of spatial incongruence between the mirror arm and the somaesthetically specified position of the unseen arm subjected to mirror illusion (with a shift of between 0° and 90° in the sagittal plane) was associated with a less intense kinaesthetic illusion. Finally, the illusory displacement can be either strengthened or weakened by adding proprioceptive inputs through vibration of the antagonist or agonist muscles of the hidden arm, respectively (Guerraz et al. 2012; Tsuge et al. 2012). Taken as a whole, our results show that somaesthetic cues from both arms exerted an influence on spatial coding of arm position; this influence may inhibit or facilitate the illusion evoked by visual manipulation.

Conclusion

The first major finding of the present experiments is that the marked impoverishment of mirror feedback has only a marginal impact on the use of visual cues for kinaesthesia. This study shows that (as observed for biological motion) a limited amount of visual information may be enough to provide cues for kinaesthetic illusions. Secondly, it appears that the kinaesthetic mirror illusion is not a purely visual phenomenon; it corresponds to the integration of mirror feedback with somaesthetic afferents and results in perceptual facilitation of the contralateral arm what is in line with recent studies of the bilateral integration of proprioceptive information.

Acknowledgments We thank Dr. David Fraser (Biotech Communication, Damery, France) for improving the manuscript's English and Dr. Jean-Luc Roulin for his help in setting-up Experiment 1.

Funding The work was funded by the University Savoie Mont Blanc (Chambéry, France).

Compliance with ethical standards

Conflict of interest None of the authors have any conflicts of interests.

References

Beaulé V, Tremblay S, Théoret H (2012) Interhemispheric control of unilateral movement. Neural Plast 2012:627816. doi:10.1155/2012/627816

Blanchard C, Roll R, Roll J-P, 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

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:e62475. doi:10.1371/journal.pone.0062475

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. doi:10.1016/j.jneumeth.2006.09.010

Brun C, Guerraz M (2015) Anchoring the "floating arm". Use of proprioceptive and mirror visual feedback from one arm to control involuntary displacement of the other arm. Neuroscience 310:268–278

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

Collins DF, Prochazka A (1996) Movement illusions evoked by ensemble cutaneous input from the dorsum of the human hand. J Physiol 496:857–871

Cordo P, Gurfinkel VS, Bevan L, Kerr GK (1995) Proprioceptive consequences of tendon vibration during movement. J Neurophysiol 74:1675–1688

Dohle C, Puellen J, Nakaten A et al (2009) Mirror therapy promotes recovery from severe hemiparesis: a randomized controlled trial. Neurorehabil Neural Repair 23:209–217. doi:10.1177/1545968308324786

Formaggio E, Storti SF, Boscolo Galazzo I et al (2013) Modulation of event-related desynchronization in robot-assisted hand performance: brain oscillatory changes in active, passive and imagined movements. J Neuroeng Rehabil 10:24. doi:10.1186/1743-0003-10-24

Gilhodes J, Roll J, Tardy-Gervet M (1986) Perceptual and motor effects of agonist-antagonist muscle vibration in man. Exp Brain Res 61:395–402

Goodwin G, Mccloskey D, Matthews P (1972) The contribution of muscle afferents to kinesthesia 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

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

Guerraz M (2015) Mirror paradigm and mirror therapy: What about the benefit of the virtual hand on motor behavior? Ther Targets Neurol Dis 2(1):517

Guerraz M, Provost S, Narison R et al (2012) Integration of visual and proprioceptive afferents in kinesthesia. Neuroscience 223:258–268. doi:10.1016/j.neuroscience.2012.07.059

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. 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. doi:10.3758/CABN.4.2.193

Holmes NP, Snijders HJ, Spence C (2006) Reaching with alien limbs: Visual exposure to prosthetic hands in a mirror biases proprioception without accompanying illusions of ownership. Percept Psychophys 68:685–701. doi:10.3758/BF03208768

Izumizaki M, Tsuge M, Akai L et al (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. doi:10.1113/jphysiol.2010.192336

Johansson G (1973) Visual-perception of biological motion and a model for its analysis. Percept Psychophys 14:201–211. doi:10.3758/BF03212378

Kigawa K, Izumizaki M, Tsukada S, Hakuta N (2015) Proprioceptive interaction between the two arms in a single-arm pointing task. PLoS ONE 10:e0137031

Kuehn E, De Havas J, Silkoset E, Gomi H, Haggard P (2015) On the bimanual integration of proprioceptive information. Exp Brain Res 233:1273–1288

Metral M, Chancel M, Brun C, Luyat M, Kavounoudias A, Guerraz M (2015) Kinaesthetic mirror illusion and spatial congruence. Exp Brain Res 233:1463–1470

Munzert J, Hohmann T, Hossner EJ (2010) Discriminating throwing distances from point-light displays with masked ball flight. Eur J Cogn Psychol 22:247–264

Perez MA, Butler JE, Taylor JL (2014) Modulation of transcallosal inhibition by bilateral activation of agonist and antagonist proximal arm muscles. J Neurophysiol 111:405–414. doi:10.1152/jn.00322.2013

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

Proske U, Morgan DL, Gregory JE (1993) Thixotropy in skeletal muscle and in muscle spindles: a review. Prog Neurobiol 41:705–721

Ramachandran VS, Altschuler EL (2009) The use of visual feedback, in particular mirror visual feedback, in restoring brain function. Brain 132:1693–1710

Ramachandran VS, Rogers-Ramachandran D, Cobb S (1995) Touching the phantom limb. Nature 377:489–490

Ribot E, Roll JP, Gauthier GM (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. Aviat Space Environ Med 57:792–799

Ridderikhoff A, Peper E, Beek PJ (2006) Bilateral phase entrainment by movement-elicited afference contributes equally to the stability of in-phase and antiphase coordination. Neurosci Lett 399:71–75

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. doi:10.1080/02844310510006187

Runeson S, Frykholm G (1981) Visual perception of lifted weight. J Exp Psychol Hum Percept Perform 7:733–740. doi:10.1037/0096-1523.7.4.733

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 Psychol 82:179–191

Troje NF (2012) What is biological motion? Definition, stimuli and paradigms. In: Rutherford MD, Kuhlmeier VA (eds) Social perception: detection and interpretation of animacy, agency, and intention. MIT Press, Cambridge

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

Van den Berg FE, Swinnen SP, 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:e17742. doi:10.1371/journal.pone.0017742

Ziemann U, Hallett M (2001) Hemispheric asymmetry of ipsilateral motor cortex activation during unimanual motor tasks: further evidence for motor dominance. Clin Neurophysiol 112:107–113. doi:10.1016/S1388-2457(00)00502-2

Articles

- Etude 1:

Chancel M, Brun C, Kavounoudias A, Guerraz M (2016)

The kinaesthetic mirror illusion: How much does the mirror matter?

Exp Brain Res. Volume 234 issue 6 pages 1459-1470 doi: 10.1007/s00221-015-4549-5

- Etude 2:

Chancel M, Kavounoudias A, Guerraz M,

What's left of the mirror illusion when the mirror is gone? Bilateral integration of proprioceptive afferents

(*unpublished*)

What's left of the mirror illusion when the mirror is gone? Bilateral integration of proprioceptive afferents!

Marie Chancel[1,2], Anne Kavounoudias[2], Michel Guerraz[1]

1. University Savoie Mont Blanc, LPNC, F-73000 Chambéry, France, CNRS, LPNC, F-38000 Grenoble, France.
2. Aix-Marseille University, CNRS, NIA UMR 7260, F-13331 Marseille, France

Key words: Mirror paradigm, proprioception, sensory integration, kinesthesia

ABSTRACT

Recent data suggest that manipulating muscle afferents of one arm affects not only perceptual estimates related to that arm, but also perceptual estimates of the other arm. Here we address the question of bimanual integration of muscle afferents in kinesthesia via the mirror paradigm. It has been shown that reflection of a moving hand in a mirror positioned in the sagittal plane can give the illusion of symmetrical bimanual movements. This mirror illusion, implicitly presumed to be of visual origin, is largely used in wards for motor rehabilitation and pain treatment in amputees notably, trough mirror therapy. Although the role of vision in kinesthesia is not in doubt, its role in the kinesthetic mirror illusion might well have been overestimated while that of bimanual integration of muscle afferents underestimated. We showed in a previous study that masking muscle-proprioceptive afferents of the passively displaced arm, the image of which was reflected in the mirror, reduced the velocity of the illusory displacement of the other arm, that is, reduced the velocity of the kinesthetic mirror illusion suggesting that the mirror illusion is not purely of visual origin but emerges from of combination of signals from the two arms. The purpose of the present experiment was to test further the hypothesis of contralateral muscle proprioception involvement in the mirror illusion. To do so, mirror illusions were evoked after-which either vision of the passively displacement arm could be occluded, passive displacement itself could be stopped or both or none. We observed that once the kinesthetic illusion has been evoked, it can survive visual occlusion for a few seconds and decays slowly, as long as the arm is still moving. These data confirm recent findings according to which proprioceptive afferents are bilaterally integrated for the purpose of kinesthesia.

INTRODUCTION

Perception of body movement (also named kinesthesia) can rely on several sensory feedbacks, originating from muscle organs (namely muscle spindles – Matthews 1972; Roll and Vedel 1982), from the skin (cutaneous receptors – Breugnot et al. 2006; Blanchard et al. 2011) but also on information conveyed by the visual system (Tardy-Gervet et al. 1984; Blanchard et al. 2013). Among those, muscle spindles, which are stretch receptors that signal any muscle length change, appear to be of prime importance (see Proske and Gandevia 2012 for a review). Recent data suggest that manipulating muscle afferents of one arm for instance, affects not only perceptual estimates related to that arm, but also perceptual estimates of the other arm. Izumizaki et al (2010) as well as Hakuta et al (2014) showed for instance that stimulating muscle afferents by the application of tendon vibration to either the flexor or extensor muscles of the arm modifies the perceived position of the other arm. These results indicate that muscle afferents can be bimanually integrated.

Bimanual sensory integration likely stems from the humans natural tendency to perform bimanual movements in everyday activities. Bimanual activity implies that the central nervous system can represent both arm positions and movements at the same time to control each of them and make them interact for the purpose of appropriate bimanual motor execution. On that purpose it sounds appropriate for the SNC to take advantage of such bimanual integration. In line with these arguments, Brun et al (2015) and Brun & Guerraz (2015) showed that the kinematic of involuntary displacement of one arm can to a large extent be modulated by muscle-proprioception manipulation on the other arm. In their experiments, participants were required to perform an intense, long-lasting isometric muscle contraction, with their right arm. Following this isometric contraction, involuntary movement often referred to as the Kohnstamm phenomenon, may occur as a consequence of post-contraction muscle activity (Salmon 1914; Kohnstamm 1915; Craske and Craske 1985; Ghafouri et al. 1998; Ivanenko et al. 2005; Duclos et al. 2007; Parkinson et al. 2009; Ghosh et al. 2014). The authors showed that the velocity of the Kohnstamm phenomenon, occurring shortly after the cessation of muscle contraction, matched the velocity of the passive displacement of the other arm (passive displacement achieved via a motorized manipulandum acting like an exoskeleton). Brun and Guerraz (2015) also showed that masking the muscle-proprioceptive afferents of the passively moved arm, by co-vibrating the antagonist biceps and triceps

muscles, suppressed this velocity matching between the two arms, indicating that this interlimb coupling is largely regulated by proprioceptive afferents.

However, bimanual integration of muscle afferents has received little attention so far, though it probably acts in many experimental paradigms addressing the question of sensory contribution to kinesthesia, among those, the mirror paradigm which is the paradigm of interest in the present experiment. It has been shown that reflection of a moving hand in a mirror positioned in the sagittal plane can give the illusion of symmetrical bimanual movements (Dohle et al. 2008; Ramachandran and Altschuler 2009; Guerraz et al. 2012; Metral et al. 2015). This mirror illusion, implicitly presumed to be of visual origin, is largely used in wards for motor rehabilitation and pain treatment in amputees notably, trough mirror therapy. Although the role of vision in kinesthesia is not in doubt (Tardy-Gervet et al. 1984; Blanchard et al. 2013; Kilteni et al. 2015), its role in the kinesthetic mirror illusion might well have been overestimated while that of bimanual integration of muscle afferents underestimated. In line with this hypothesis, Chancel et al (2016) showed that masking muscle-proprioceptive afferents of the passively displaced arm, the image of which was reflected in the mirror, reduced the velocity of the illusory displacement of the other arm, that is, reduced the velocity of the kinesthetic mirror illusion. This suggests that the mirror illusion is not purely of visual origin but emerges from of combination of congruent signals, from the two arms, i.e. visual afferents from the virtually moving arm and proprioceptive afferents from the contralateral moving arm (Chancel et al. 2016). The purpose of the present experiment was to test further the hypothesis of contralateral muscle proprioception involvement in the mirror illusion. To do so, we performed an experiment in which the mirror illusion was evoked (via passive displacement of the arm reflected in the mirror positioned in the sagittal plan) after-which either vision of the passively displacement arm could be occluded, passive displacement itself could be stopped or both. We hypothesized that if bimanual proprioceptive signals were involved in the kinesthetic mirror illusion, once evoked the mirror illusion might survive visual occlusion.

METHOD

Participants

Twenty two healthy right-handed adult participants (18 females and 4 males; mean ± SD age: 21.1 ± 2.1 years) took part in the experiment. Three of the 22 participants failed to

experience a mirror illusion during the experiment's familiarization phase and were therefore excluded from the studies. None of the participants had a history of visual, proprioceptive or neuromuscular disease. All the participants provided their written, informed consent prior to initiation of the experiment. The study was performed in accordance with the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki and was approved by the local independent ethics committee (University Savoie Mont Blanc, Chambery, France).

Material

Participants wore PLATO visual occlusion spectacles that allowed the experimenter to accurately control the timing of vision availability. PLATO lenses are constructed with specially designed liquid crystal cells, which are able to change rapidly from transparent ('shutter open') to light scattering ('shutter closed'). In the Open state, looking through the lenses is like looking through clear glasses. In the Closed (occluding) state, the spectacle lenses scatter light and thus take on a translucent milky texture, which prevents the subject from perceiving visual information on the other side. The subject's eye nevertheless remains illuminated. The PLATO lenses are controlled by the PLATO Driving Circuit, which enables the lenses for each eye to be controlled independently, with a response time of approximately 3 ms to close. All through the experiment, the left lens staid closed and only the right lens was open or closed depending on experimental conditions (Fig. 1.B).

Participants sat in front of a large, custom-built box. A mirror measuring 65 x 65 cm was positioned vertically in the middle of the box, with the reflective surface facing the participant's left arm and oriented parallel to his/her midsagittal axis. The participant's forearms were positioned on each side of the mirror and were supported by two manipulanda. 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. Each manipulandum consisted of a wooden arm (on which the participant positioned his/her forearm) and a hand grip at the end of the wooden arm. The right manipulandum did not move, while the left manipulandum was fitted with a low-noise DC synchronous motor (220 v, Crouzet™ France) and could flex or extend (via a remote control) the participant's left forearm from the initial starting position (Fig. 1.A). The manipulandum's angular speed was 3.8 °/s. The participant's left forearm was adjusted on the manipulandum so that the motorized device's axis of rotation coincided with the elbow joint.

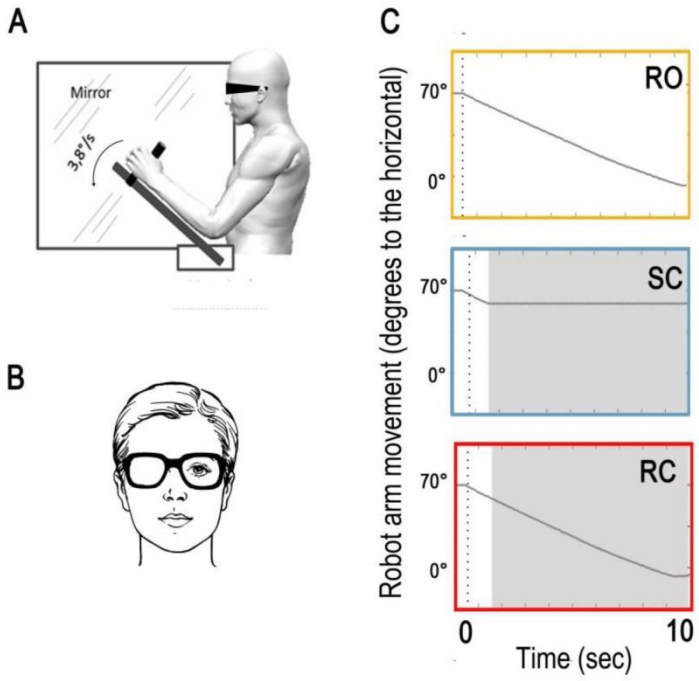


Figure 1: Experimental setup. A. The participant sat at a table and faced a box that was compartmented by a mirror reflecting the image of the left arm. B. Visual setup with PLATO lenses. C. The graphs depict the robot displacements (angle deviation) in the three different experimental conditions: *RO* _ robot & open condition, *SC* _ stop & closed condition, *RC* _ robot & closed condition. The vertical dashed line represents the onset of the illusion.

The displacements of the left manipulandum were recorded with an electromagnetic motion capture system (Fastrak™, Polhemus, Colchester, VT, USA). A sensor was positioned on the device so as to continuously record the manipulandum (sampling frequency: 40 Hz).

Procedure

Throughout the experiment, the participants were required to look at a fixation cross in the centre of the mirror. The right arm was always hidden. Before each trial, the right and left arms were respectively positioned at an angle of 40 and 70 degrees to the horizontal. Participants were told not to resist the passive displacement that would happen.

Pre and post tests

Before participants underwent the actual experiment, their sensibility to the illusion was assessed in a three-trial pre-test. After a movement-free epoch of ~ 5 seconds, the left forearm was passively extended at a constant angular speed of 3.8 °/s (total duration of

movement: ~ 9 s). At the end of each trial, participants were required to verbally rate the speed of the illusory displacement of the right arm on an integer scale from 0 to 20: a rating of 0 corresponded to the absence of illusory displacement, 10 corresponded to the same speed of displacement as for the passively moved left forearm, and 20 corresponded to twice the speed of the passively moved left forearm. The same three-trial were also collected at the end of the experiment (three-trial post-test) to measure the stability of the illusion strength.

Experiment – Duration of the illusion (phase 1)

Once again, following a baseline, movement-free epoch of ~ 5 seconds, the left forearm was passively extended at a constant angular speed of 3.8 °/s. Participants were asked to verbally indicate when they were sure to feel the illusion i.e. when they felt an illusory displacement of their unmoving hidden arm (the right one). They also had to announce if this illusion stopped. These two verbal answers were recorded by the experimenter who turned a switch on when the illusion was felt and off if it stopped.

As soon as the illusion was felt, three conditions were randomly applied. In the first condition, the robot stopped and the right lens was closed (*SC* _ stop & closed condition). In the second condition, the robot kept going and the right lens was closed (*RC* _ robot & closed condition). In the third condition, the robot kept going and the right lens staid open (*RO* _ robot & open condition). The three conditions were repeated 5 times in pseudorandom order, giving a total of 15 trials per participant. Whatever the condition applied, 9 seconds after the robot started moving, the experimenter informed the participants that the trial was finished.

Experiment – Kinematic rating of the illusion (phase 2)

At the end of each trial, participants were asked to draw on a chart how the velocity of their illusion evolved (Fig. 2). The chart was fixed lying on the table on the right side of the participant just next to the manipulandum on which his right arm rested. They had to grab a non-writing pencil, on which another motion capture sensor was attached (sampling frequency: 40 Hz), and position it on the starting point of the chart, corresponding to the moment they said “I got it [the illusion]”. Then, they had to represent the evolution of their illusion during the trial: has it speed up or slow down? Did it crash at some point? How fast? The outline was not actually drawn but later reconstruct through the motion capture recording.

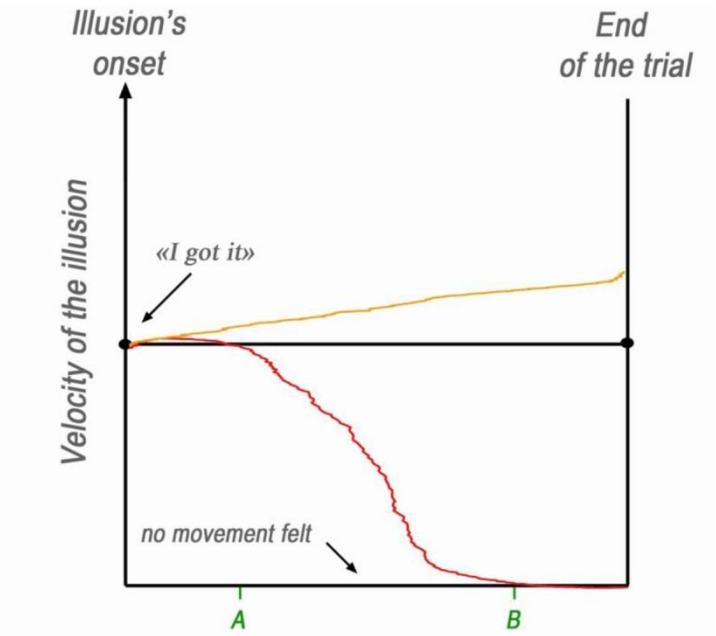


Figure 2: Example of participants' outline in phase 2. In phase 2, participants had to represent the evolution of their illusion velocity from the moment they said "I got it [the illusion]" until the end of the trial. On this figure, two outlines are represented. The orange one corresponds to an illusion that speeds up during the trial, obtained during the RO (robot + open) condition. The red one represents an illusion that remains stable for a little while, and then slows down (time A) to finally disappear at the time B trial, obtained during the RC (robot + closed) condition.

Between each experimental trial, participants performed active, synchronous, flexion-extension movements of both arms for several seconds. This allowed the two arms to have similar immediate history of contraction and length changes before trials (Gregory et al. 1988; Proske et al. 1993). Following these movements, the two arms were re-positioned in the starting position before the next trial.

Parameters and statistics

Pre- and post-test assessments of the illusion velocity were compared using Wilcoxon comparison to ensure the stability of the participant perception across the experimental procedure. Using the signal coming from the switch, the latency and the duration of the illusion were computed and analysed in two separate one-way, repeated-measures analysis of variance (ANOVA) with three modalities (SC, RC, RO). A Holm *post hoc* correction was

applied for multiple comparisons. A chi-squared test was used to compare the various experimental conditions in terms of the frequency of illusion lasting until the end of the trial.

Finally, using the outlines drawn by the participants in phase 2, the kinematic of the illusions was examined. Time between the beginning and the end of this drawing was brought back to an arbitrary unit (between 0 and 100) in order to compare the different trials. Linear regression was then performed on each outline, using the least square method, from the moment the illusion started to slow down (the onset was defined as the time point at which the outline was less than two standard deviations from the mean baseline velocity calculated over the first 60 samples) until it stopped or until the end of the trial, if the illusion lasted until then. If the illusion did not slow down, the linear regression was made from the first time point until the last. A one-way, repeated-measures analysis of variance (ANOVA) with three modalities (SC, RC, RO) was performed on the slope coefficient extract from those regressions. A Holm *post hoc* correction was applied for multiple comparisons.

RESULTS

Illusion velocity in pre- and post-test sessions

No significant difference was found in the perceived velocity between the pre and the post-test sessions (pre-test mean: 8.27 ± 1.7; post-test mean: 8.54 ± 1.8; Wilcoxon: $z = 0.077$, $p = .92$).

Illusion latency prior to experimental manipulation

Reflection of the passively moving left arm in the mirror systematically evoked a kinaesthetic illusion of right arm displacement in the same direction, i.e. a mirror illusion in the 19 participants included in the study. Results showed that the latency of the illusion, i.e. the necessary delay for the mirror illusion to occur after the robot started to passively extend the left arm, did not significantly differ in the three experimental conditions ($F(2, 36) = 0.530$, $p = .59$; Fig. 3). This result indicates that the latency to evoke mirror illusion was similar in the three experimental conditions before any experimental manipulation took place.

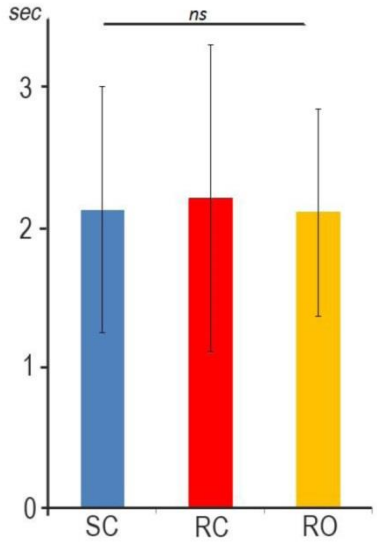


Figure 3: Mean (± SD) illusion latency in the three different experimental conditions.

RO _ robot & open condition, *SC* _ sto & closed condition, *RC* _ robot & closed condition.
****: p < .001; **: p< .01; *: p < .5; ns: p > .05*

Duration of the illusion (phase 1 results)

The mirror illusion duration varied across conditions ($F(2, 36) = 133.3$, $p < .00001$, $\eta^2_p = .83$; Fig. 4): it lasted longer in the RO condition where the robot kept moving and the lens staid open all along the trial compared to the RC ($p < .0063$) and the SC conditions ($p < .0001$). The illusion was also longer in the RC condition where the robot kept moving and the lens was closed all along the trial compared to the SC condition ($p < .0001$).

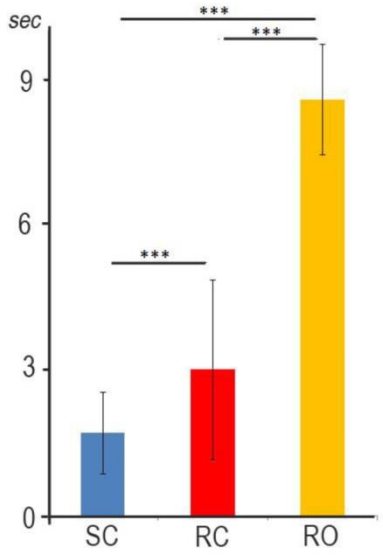


Figure 4: Mean (± SD) illusion duration in the three different experimental conditions.

RO _ robot & open condition, *SC* _ sto & closed condition, *RC* _ robot & closed condition.
****: p < .001; **: p< .01; *: p < .5; ns: p > .05*

Furthermore, the proportion of illusions that lasted until the end of the trial tend to be higher in the RC condition (11,6 %) than in the SC condition (3.1 %) (Table 1).

Table 1: Chi-squared test results comparing the proportion of illusions that lasted until the end of the trial in the different conditions

Conditions	Proportions	χ^2	df	p-value
SC vs RC	3.1 vs 11.6 %	3.7784	1	0.05192
SC vs RO	3.1 vs 90.5 %	142.1248	1	< 2.2e-16
RC vs RO	11.6 vs 90.5 %	115.3353	1	< 2.2e-16

Kinematic rating of the illusion (phase 2 results)

During the phase 2, participants had to represent the evolution of their illusion velocity from the moment they announced feeling the illusion to the end of the trial. The outlines obtained for one participant are presented in the figure 5.A. In the SC (blue traces) and RC (red traces) conditions, almost all participants confirmed losing their illusion at some point when vision was occluded. We used linear regression to assess the kinematic of this illusion disappearance. As attested by the regression coefficients, if the illusion quickly stops in the SC condition (coeff.: -1.42 +/- 0.77 a. u.), when the left arm kept moving (RC condition), the illusory displacement of the right arm slows more progressively before disappearing (coeff. : -0.68 +/- 0.61 a. u.; Fig. 5.B). This was observed in all but one participant as represented in individual data in Figure 5.B.

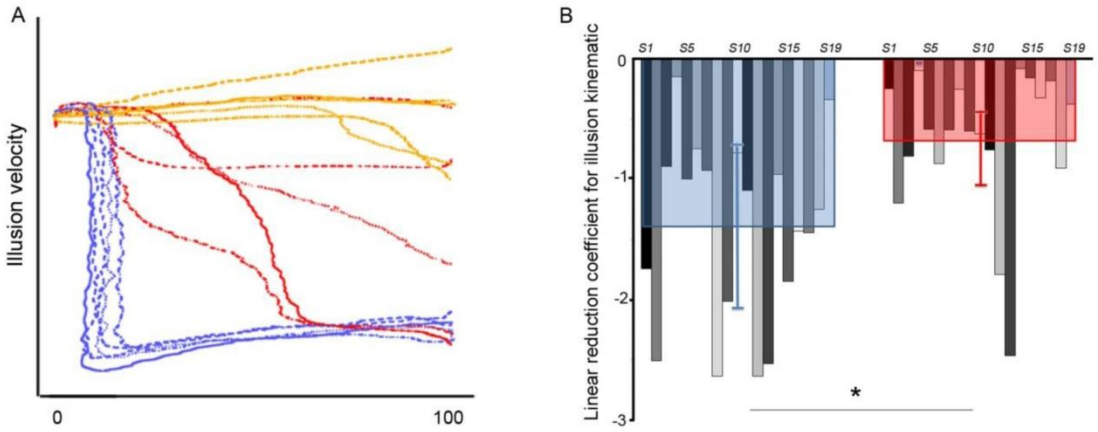


Figure 5: Illusion kinematic. A. Example of one participant drawing of his illusion velocity evolution during the SC (blue), RC (red), and RO (orange) conditions between the moment the illusion is perceived (0) until the end of the trail (100). Each drawing represents one of the five trials per condition. B. Individual (grey) and mean (blue SC; red RC) regression coefficients of the linear regression performed to assess the kinematic of this illusion disappearance. *: $p < .05$

DISCUSSION

Reflection of a moving hand through a mirror placed along the midline axis (mirror paradigm) gives the visual appearance of symmetrical bimanual movements what in most individuals evokes the illusion that the static arm behind the mirror is also moving. Interestingly, perception of hand movement by mirror reflection also evokes brain activation in the motor cortex contralateral to the non-moving hand (Touzalin-Chretien et al. 2010; Debnath and Franz 2016). These data are in line with an abundant literature witnessing the great role of vision in kinesthesia. The purpose of the present experiment was not to challenge this view but to show that the role of vision in the mirror illusion, considered as a prototypic visual illusion, might well be overstated and that of other sensorial cues such as bilateral muscular afferents understated. Our results showed that the reflected image of a passive arm displacement in the mirror is indeed a powerful stimulus to induce a kinesthetic illusion. However, we also observed that once the kinesthetic illusion has been evoked, it can survive visual occlusion for a few seconds and decays slowly, as long as the contro-lateral arm is still moving. These results indicate that the "mirror illusion" is both of visual and proprioceptive origins with bilateral integration of muscular afferents.

Recent data have shown that the mirror illusion was not greatly affected by visual impoverishment except under extreme conditions. Indeed, Chancel and collaborators (2016) revealed that the strength of the mirror illusion was not much affected even when 84% of the mirror was covered by black squares masking therefore most of the reflected arm. At first glance, these results may suggest that individuals can make out their body segments even when the visual stimulus is markedly degraded and integrate these visual cues to yield a unified perception of arm movement what has already shown for biological motion (Johansson 1973). However, it is worth noting that the brain activation in the motor cortex contralateral to the non-moving hand observed in condition of mirror vision (Touzalin-Chretien et al. 2010; Debnath and Franz 2016) is no more apparent when the mirror only reflects a moving hand represented by small lights fixed on that hand (Touzalin-Chretien et al. 2010).

An alternative hypothesis to account for the survival of mirror illusion in condition of large visual impoverishment is the involvement of non-visual afferents, such as proprioceptive afferents of the moving arm accompanying visual reflection in the mirror paradigm. Previous results favour this alternative hypothesis. For instance, degrading muscle afferents of the moving arm, by the use of bilateral vibration of antagonist muscles of that arm, weakens the

mirror illusion in the other arm (Chancel et al. 2016). In addition, occasional (though weak) kinaesthetic illusions in the unseen static arm are experienced by some participants in control conditions in which the other arm was moved in the absence of mirror reflection (Guerraz et al. 2012; Chancel et al. 2016). Our results in the present experiment are in line with those data. Indeed, once the kinesthetic illusion has been evoked by the use of the mirror paradigm, such illusion survives for a few seconds to visual occlusion and decays slowly, as long as the arm is still moving. In contrast, when displacement of the arm is stopped, the kinesthetic illusion disappeared quite instantaneously. These results confirm our hypothesis according to which the mirror illusion is not purely of visual origin but emerged from the combination of congruent signals, from the two arms, i.e. visual afferents from the virtually moving arm and proprioceptive afferents from the contralateral moving arm.

Our results are in accordance with recent experimental findings on bimanual integration of proprioceptive afferents for the purpose of both movement perception and motor control. It has recently been reported that manipulating the muscle proprioceptive afferents of one arm affects not only the motor behaviour of the other arm (Ridderikhoff et al. 2006; Brun et al. 2015; Kuehn et al. 2015; Brun and Guerraz 2015) but also the latter's perceived position and perceived movement (Izumizaki et al. 2010; Wong et al. 2014; Hakuta et al. 2014; Dietz et al. 2015). For instance, the biased judgements classically reported when participants are asked to point to their own unseen hand (Haggard et al. 2000), known as a proprioceptive processing error (Cordo et al. 2000; Haggard et al. 2000; Kuehn et al. 2015), is significantly reduced when the two hands move together (Wong et al. 2014) or are moved together (Kuehn et al 2015) as compared to unilateral movement. In the same vein, Izumizaki and colleagues (2010) showed that stimulating the muscle proprioceptive afferents of one arm (by the application of tendon vibration to either the flexor or extensor muscles) modified the perceived position of the other arm. Taken together our results and this recent literature confirm that kinaesthesia takes benefit of all available sensorial signals including those originating from the contralateral body segments.

The purpose of our experiment was not to underestimate the great involvement of visual afferents in kinesthesia. Accordingly, our results show that the kinesthetic illusion evoked in the mirror paradigm disappeared almost systematically when vision was occluded, though with variable delays according to experimental conditions. Our results do not either exclude that kinesthetic illusion can be induced solely on the basis of visual cues. Indeed, watching the video of your own moving hand is sufficient to induce the illusory sensation that your static hand is moving, what is not the case when watching someone else's moving hand (Kaneko et

al. 2015). It must be noticed however that in contrast to most studies related to kinesthetic illusion and brain activation, including those with the mirror paradigm (see Deconinck et al. 2014 for a review), kinesthetic illusion induced by watching the video of your own hand is not accompanied by cortical activity in the primary motor and somatosensory areas (Kaneko et al. 2015).

As mentioned previously, mirror therapy has been extensively used in motor rehabilitation wards as a non-invasive treatment option for motor rehabilitation and pain treatment in amputees notably (Rosen and Lundborg 2005; Dohle et al. 2008; Ramachandran and Altschuler 2009). The neural basis of such therapy remains unclear, and several non-exclusive hypotheses have been proposed, including (i) activation of the mirror neuron system, (ii) the unmasking of previously inhibited dormant, ipsilateral, corticospinal projections, and (iii) activation of motor networks by increased attention on the unseen (affected) hand. Recently, Deconinck and colleagues (2014) performed a systematic review of the large number of studies of the effect of mirror visual feedback on brain activation during a motor task. They found little evidence in favor of the mirror system activation hypothesis but some evidence in favor of the activation of brain areas involved in the allocation of attention and cognitive control and the activation of ipsilateral projections that project from the contralateral primary motor cortex to the untrained hand/arm. Though the beneficial effect of mirror therapy is under debate, activation of brain areas dedicated to attention as well as activation of brain areas related to motor control of the non-moving hand might be a good way to maintain cortical balance. Indeed, it is well known that after stroke, the injured motor cortex has a reduced cortical excitability whereas the contralateral motor cortex has an increased excitability and exerts a transcallosal interhemispheric inhibition on the ischemic cortex (see Kubis 2016 for a review). Although this is well beyond the scope of the present results, it occurs that the mirror therapy might well combine the beneficial effect of bimanual integration and coordination (Cauraugh and Summers 2005) with that of the mirror that at least activates the injured cortex (Deconinck et al. 2014) and may therefore limit the impact of interhemispheric inhibition.

CONCLUSION

To conclude, we found that once the kinesthetic illusion has been evoked, it can survive visual occlusion for a few seconds and decays slowly, as long as the arm is still moving. The

mirror illusion merged from the integration of both visual and proprioceptive signals both originating from the moving arm. These data also confirm recent findings according to which proprioceptive afferents are bilaterally integrated for the purpose of kinesthesia.

REFERENCES

Blanchard C, Roll R, Roll JP, Kavounoudias A (2011) Combined contribution of tactile and proprioceptive feedback to hand movement perception. Brain Res 1382:219–29.

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.

Breugnot C, M.A. B, Ribot-Ciscar E, et al (2006) Mechanical Discrimination of Hairy Fabrics from Neurosensorial Criteria. Text Res J 76:835–46.

Brun C, Guerraz M (2015) Anchoring the "floating arm": Use of proprioceptive and mirror visual feedback from one arm to control involuntary displacement of the other arm. Neuroscience 310:268–278. doi: 10.1016/j.neuroscience.2015.09.052

Brun C, Metral M, Chancel M, et al (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

Cauraugh JH, Summers JJ (2005) Neural plasticity and bilateral movements: A rehabilitation approach for chronic stroke. Prog Neurobiol 75:309–320. doi: 10.1016/j.pneurobio.2005.04.001

Chancel M, Brun C, Kavounoudias A, Guerraz M (2016) The kinaesthetic mirror illusion: How much does the mirror matter? Exp Brain Res. doi: 10.1007/s00221-015-4549-5

Cordo PJ, Gurfinkel VS, Levik Y (2000) Position sense during imperceptibly slow movements. Exp Brain Res 132:1–9. doi: 10.1007/s002219900319

Craske B, Craske JD (1985) Muscular after-contraction reveals oscillator mechanisms in the human motor apparatus. Hum Mov Sci 4:249–269.

Debnath R, Franz EA (2016) Perception of hand movement by mirror reflection evokes brain activation in the motor cortex contralateral to a non-moving hand. Cortex 81:118–125. doi: 10.1016/j.cortex.2016.04.015

Deconinck FJ, Smorenburg AR, Benham A, et al (2014) Reflections on mirror therapy a systematic review of the effect of mirror visual feedback on the brain. Neurorehabil Neural Repair 1545968314546134.

Dietz V, Macauda G, Schrafl-Altermatt M, et al (2015) Neural Coupling of Cooperative Hand Movements: A Reflex and fMRI Study. Cereb Cortex 25:948–958. doi: 10.1093/cercor/bht285

Dohle C, Pullen J, Nakaten A, et al (2008) Mirror Therapy Promotes Recovery From Severe Hemiparesis: A Randomized Controlled Trial. Neurorehabil Neural Repair 23:209–217. doi: 10.1177/1545968308324786

Duclos C, Roll R, Kavounoudias A, Roll JP (2007) Cerebral correlates of the "Kohnstamm phenomenon": an fMRI study. Neuroimage 34:774–83.

Ghafouri M, Thullier F, Gurfinkel VS, Lestienne FG (1998) Muscular after-contraction and ongoing postural reactions in standing and sitting humans. Neurosci Lett 250:61–65. doi: 10.1016/S0304-3940(98)00335-8

Ghosh A, Rothwell J, Haggard P (2014) Using voluntary motor commands to inhibit involuntary arm movements. Proc R Soc B Biol Sci 281:20141139–20141139. doi: 10.1098/rspb.2014.1139

Gregory J, Morgan D, Proske U (1988) Aftereffects in the Responses of Cat Muscle-Spindles and Errors of Limb Position Sense in Man. J Neurophysiol 59:1220–1230.

Guerraz M, Provost S, NARISON R, et al (2012) Integration of visual and proprioceptive afferents in kinesthesia. Neuroscience 223:258–268. doi: 10.1016/j.neuroscience.2012.07.059

Haggard P, Newan C, Blundell J, Andrew H (2000) The perceived position of the hand in space. Percept Psychophys 62:363–377. doi: 10.3758/BF03205556

Hakuta N, Izumizaki M, Kigawa K, et al (2014) Proprioceptive illusions created by vibration of one arm are altered by vibrating the other arm. Exp Brain Res 232:2197–2206. doi: 10.1007/s00221-014-3911-3

Ivanenko YP, Wright WG, Gurfinkel VS, et al (2005) Interaction of involuntary post-contraction activity with locomotor movements. Exp Brain Res 169:255–260. doi: 10.1007/s00221-005-0324-3

Izumizaki M, Tsuge M, Akai L, et al (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. doi: 10.1113/jphysiol.2010.192336

Johansson G (1973) Visual perception of biological motion and a model for its analysis. Percept Psychophys 14:201–211.

Kaneko F, Blanchard C, Lebar N, et al (2015) Brain regions associated to a kinesthetic illusion evoked by watching a video of one's own moving hand. PloS One 10:e0131970.

Kilteni K, Maselli A, Kording KP, Slater M (2015) Over my fake body: body ownership illusions for studying the multisensory basis of own-body perception. Front Hum Neurosci 9:141. doi: 10.3389/fnhum.2015.00141

Kohnstamm OV (1915) Demonstration einer katatonieartigen Erscheinung beim Gesunden (Katatonusversuch). Neurol Zentralblatt 34:290–296.

Kubis N (2016) Non-Invasive Brain Stimulation to Enhance Post-Stroke Recovery. Front Neural Circuits 56. doi: 10.3389/fncir.2016.00056

Kuehn E, Havas JD, Silkoset E, et al (2015) On the bimanual integration of proprioceptive information. Exp Brain Res 233:1273–1288. doi: 10.1007/s00221-015-4205-0

Matthews PBC (1972) Mammalian muscle receptors and their central actions. Edward Arnold

Metral M, Chancel M, Brun C, et al (2015) Kinaesthetic mirror illusion and spatial congruence. Exp Brain Res. doi: 10.1007/s00221-015-4220-1

Parkinson A, McDonagh M, Vidyasagar R (2009) Brain activation in an involuntary human action. Brain Res 1304:57–65. doi: 10.1016/j.brainres.2009.09.092

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

Proske U, Morgan D, Gregory J (1993) Thixotropy in Skeletal-Muscle and in Muscle-Spindles - a Review. Prog Neurobiol 41:705–721. doi: 10.1016/0301-0082(93)90032-N

Ramachandran VS, Altschuler EL (2009) The use of visual feedback, in particular mirror visual feedback, in restoring brain function. Brain 132:1693–1710. doi: 10.1093/brain/awp135

Ridderikhoff A, Peper CE, Beek PJ (2006) Bilateral phase entrainment by movement-elicited afference contributes equally to the stability of in-phase and antiphase coordination. Neurosci Lett 399:71–75. doi: 10.1016/j.neulet.2006.01.026

Roll JP, Vedel JP (1982) Kinaesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. Exp Brain Res 47:177–90.

Rosen B, Lundborg G (2005) Training with a mirror in rehabilitation of the hand. Scand J Plast Reconstr Surg Hand Surg 39:104–108. doi: 10.1080/02844310510006187

Salmon A (1914) Nuove osservazioni sui movimenti automatic! che si compiono dopo gli sforzi muscolari e del loro valore in neuropatologia. Atti Della Accad Medico-Fis Fiorentina 78–91.

Tardy-Gervet MF, Gilhodes JC, Roll JP (1984) Perceptual and motor effects elicited by a moving visual stimulus below the forearm: an example of segmentary vection. Behav Brain Res 11:171–84.

Touzalin-Chretien P, Ehrler S, Dufour A (2010) Dominance of Vision over Proprioception on Motor Programming: Evidence from ERP. Cereb Cortex 20:2007–2016. doi: 10.1093/cercor/bhp271

Wong JD, Wilson ET, Kistemaker DA, Gribble PL (2014) Bimanual proprioception: are two hands better than one? J Neurophysiol 111:1362–1368. doi: 10.1152/jn.00537.2013

PARTIE EXPERIMENTALE II

KINESTHESIE ET MULTISENSORIALITE : UNE INTEGRATION OPTIMALE ?

MODELISATION BAYESIENNE

Cadre théorique

I. Vers une logique de modélisation : questionnement et premiers constats

Les scientifiques de nombreuses disciplines ont contribué à créer un immense recueil de données comportementales et psychophysiques, ainsi qu'un ensemble de résultats en neuroimagerie, tant à l'échelle cellulaire qu'intégrative concernant le traitement des différentes modalités sensorielles utilisées par l'Homme. Naturellement, nombreux sont ceux qui ont essayé et essaient de décrire de façon pertinente et robuste les règles régissant les interactions multisensorielles. Ainsi, la question d'une description statistique de la perception humaine est depuis longtemps explorée (Von Helmholtz, 1867) et plusieurs aspects du comportement perceptif se sont imposés comme universels. Il est rapidement apparu que le système nerveux central (SNC) module l'importance de la prise en compte des différentes informations sensorielles à sa disposition pour maintenir une expérience perceptive cohérente face à un évènement unitaire (Welch & Warren, 1980). Ces premiers résultats ont donné naissance à la notion d'*Unity Assumption* (Chen & Vroomen, 2013; Vatakis & Spence, 2008; Vroomen & Stekelenburg, 2011) selon laquelle lorsque deux signaux sensoriels ou plus sont hautement congruents ils auront tendance à être traités comme issus du même évènement multi-sensoriel et non de différents évènements isolés. On peut alors parler de formation de liens inter-sensoriels donnant lieu à une perception unifiée (Vatakis & Spence, 2008) et les modalités de construction de ces liens semblent soumises à de nombreux facteurs. Ainsi, le contexte de survenue d'un évènement influence grandement les relations intermodales et, plus les informations perçues sont complexes, plus la pertinence de celles-ci dans la situation donnée semble être un facteur influençant leur intégration (Freides, 1974) : certains auteurs parlent alors de *modality appropriateness* (Guest & Spence, 2003; Hecht & Reiner, 2009; Lederman, Thorne, & Jones, 1986; Welch & Warren, 1980), hypothèse selon laquelle l'information véhiculée par un canal sensoriel se verrait attribuer un poids plus fort dans l'élaboration de la perception finale si ce canal sensoriel est plus pertinent pour la tâche en cours. Il a de même été constaté que l'intégration d'informations visuelles et auditives est grandement influencée par des rapports de causalité (Schutz & Kubovy, 2009) ou encore par

l'expertise ou l'apprentissage d'une tâche (Petrini et al., 2009) ce qui souligne l'importance de la connaissance et de l'expérience antérieure dans les phénomènes de perception multisensorielle. Des constats similaires sont faits à propos d'autres modalités dans d'autres contextes perceptifs par exemple concernant l'impact des informations auditives sur l'intégration des modalités gustatives, tactiles et olfactives (entre autres) pour la perception du goût d'un aliment ou d'une boisson (Spence, Levitan, Shankar, & Zampini, 2010; Zampini & Spence, 2010).

Une approche bien établie pour l'analyse de la perception sensorielle chez l'homme est la théorie de la détection du signal. Cette théorie considère que la représentation de chaque stimulus sensoriel reflète l'intensité de ce stimulus ainsi que l'incertitude (ou bruit) associée à cette représentation. Ainsi un stimulus se présente comme un échantillon aléatoire issu d'une distribution, souvent considérée comme Gaussienne, descriptible par une moyenne et une variance données. Pour qu'un stimulus soit détecté (ou discriminé par rapport à un autre), il faut que l'échantillon perçu véhicule une quantité d'information sensorielle supérieure à un certain seuil, seuil qui peut justement être estimé par les protocoles psychophysiques. La théorie de la détection du signal permet de décrire (qualitativement et quantativement) comment les observateurs prennent des décisions perceptives alors même que les stimuli parviennent de façon stochastique au cerveau (Kingdom & Prins, 2016).

Ces différentes hypothèses sur le comportement perceptif peuvent faire l'objet d'une modélisation au travers d'un cadre théorique unique : l'inférence bayésienne. En effet, l'inférence bayésienne repose sur des principes relativement simples de la théorie des probabilités, qui traduit le raisonnement plausible en présence de données imparfaites et de croyances *a priori*, approche pertinente lorsque l'on s'intéresse au processus de perception chez l'humain.

Ces dernières années ont vu exploser le nombre d'études utilisant les modèles bayésiens comme outils d'investigation de l'intégration multisensorielle comme l'écrivent Klemen et Chambers en 2012 « Within the field of multisensory integration and at all levels of system neuroscience one strong current approach is to use Bayesian inference to describe the processes of integration. »

Il faut remarquer que la modélisation bayésienne est également utilisée pour appréhender d'autres aspects de la cognition humaine tels que la prise de décision (description de la dynamique et des différentes modalités lorsqu'un choix doit se faire ; pour exemple voir Noorani & Carpenter, 2016), le contrôle cognitif (Jiang, Heller, & Egner, 2014) ou

l'apprentissage sensori-moteur (prise en compte l'erreur dans la mise à jour des modèles internes ; Körding & Wolpert, 2004). Cependant, ces travaux sortent du cadre de ce travail de thèse et ne seront pas développés plus avant.

II. L'approche bayésienne

Nommée d'après son auteur, la règle de Bayes est un principe de la théorie des probabilités qui permet de calculer la probabilité *a posteriori* qu'un événement (ou état du monde) soit à l'origine des informations observées, au moyen d'éléments connus a priori. Cette règle permet d'établir des prédictions en termes de densité de probabilité en utilisant des probabilités conditionnelles. Elle peut se traduire de la façon suivante :

(Eq. 1)

$$\underbrace{P(H|D)}_{Posterior}\ P(D) = \overbrace{P(D|H)}^{Likelihood}\ \underbrace{P(H)}_{Prior}$$

Où D représente l'ensemble des données observées et H une hypothèse quelconque sur l'état du monde. Une façon de penser cette équation est de considérer la question suivante : sachant que l'on observe D, à quel point l'hypothèse H est-elle plausible ? Ainsi, la probabilité a posteriori de H étant donnée l'observation D, P(H | D), est proportionnelle au produit de P(H), représentant la probabilité a priori de H, en dehors de toute observation, et de P(D | H), exprimant la fonction de vraisemblance (ou *Likelihood*) de D sous l'hypothèse H. La distribution de probabilité P(H) est alors appelée Prior, et, de façon résumée, on peut considérer que le Prior rassemble toutes les informations précédemment acquises, traitées et retenues tandis que les informations nouvellement acquises seront formalisées par la Likelihood.

Si l'on applique ce principe au fonctionnement cérébral, on suppose alors que le cerveau fonctionne comme une machine à inférence statistique : il va générer des prédictions quant à ce qu'il perçoit suivant un modèle probabiliste. Les prédictions ainsi faites résultent de la prise en compte des Likelihoods sensorielles reflétant l'intensité et la variabilité des données reçues par le SNC (l'évènement en cours étant traité par divers canaux sensoriels, nous

faisons référence aux Likelihoods, au pluriel), et d'un Prior (probabilité a priori de cet évènement étant donné l'environnement dans lequel il se produit, en dehors de toutes prises en compte des retours sensoriels en cours). L'hypothèse la plus commune est que la perception finale de l'évènement ($\widetilde{H}$) sera l'estimation la plus probable de cet événement issue de ce type d'inférence, ce qui correspondra au *maximum a posteriori* (MAP. Eq. 2).

(Eq. 2) $$\widetilde{H} = argmax[P(H|D)] = argmax[P(D|H) * P(H)]$$

Plus concrètement, dans le domaine perceptif, les Likelihoods traduisent le niveau d'activation des différents canaux sensoriels ainsi que leurs caractéristiques propres (fiabilité, bruit, performance, pertinence, conduction de l'information). C'est le bruit sensoriel intrinsèque à chaque canal, combiné au bruit extrinsèque de la stimulation physique (e.g. bruit sonore ambiant, bruit lumineux…), qui va déterminer la forme des Likelihoods. Le Prior va rassembler un ensemble de connaissances a priori sur l'environnement, sur le contexte de survenue de l'évènement perçu et sur le fonctionnement de notre système de perception (acquis par les expériences antérieures, les croyances, l'apprentissage, et sans cesse optimisé et remis à jour).

Or, assimiler le cerveau à une machine à inférence utilisant les principes de calculs bayésiens tels que décrits ci-dessus, semble avoir ouvert de nouvelles pistes extrêmement intéressantes sur le fonctionnement cérébral et s'est révélé un outil puissant pour approfondir notre compréhension de l'intégration multi-sensorielle (Klemen & Chambers, 2012).

III. Pertinence de l'approche bayésienne appliquée à l'intégration multisensorielle

Les modèles bayésiens semblent en effet performants pour décrire un fonctionnement efficace du cerveau en tenant compte du rôle, entre autre, de l'expérience antérieure et de l'incertitude intrinsèquement liée aux signaux reçus par le système. Or, le champ d'étude qui s'intéresse à l'intégration multisensorielle se trouve précisément au carrefour de ces différentes problématiques. Ainsi, de nombreuses études actuelles tendent à montrer que la perception que l'on a d'un évènement est en fait l'interprétation reconstruite la plus plausible, au sens bayésien du terme, d'un ou de plusieurs signaux sensoriels et que les règles de l'intégration de ces derniers peuvent être abordées comme des inférences statistiques

bayésiennes. Pour schématiser, l'hypothèse d'un « cerveau bayésien » prévoit que le cerveau traite les probabilités a priori (attentes, connaissances antérieures) et les Likelihoods (inputs sensoriels) et les combine en une distribution de probabilité a posteriori selon les règles de Bayes.

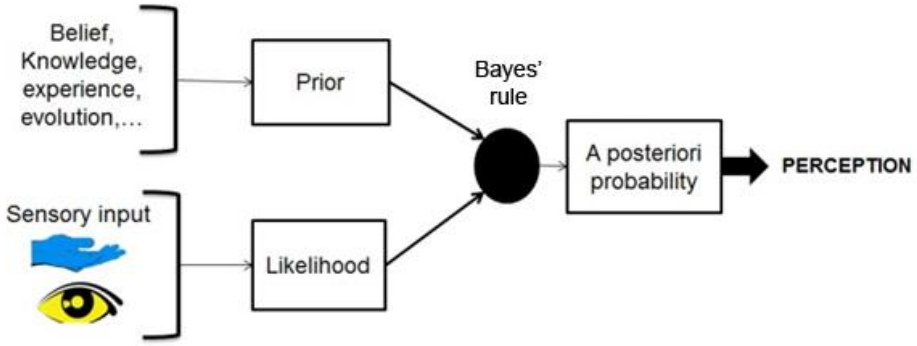


Figure 32 : Représentation schématique du modèle bayésien

La perception d'un évènement correspond à l'estimation la plus probable de cet évènement inférée à partir des Likelihoods sensorielles et du Prior, les premières correspondant aux messages sensoriels et le second rassemblant un ensemble de connaissances a priori, d'expériences antérieures, de règles connues sur le fonctionnement de l'environnement et des sens.

Nombre de phénomènes perceptifs ont ainsi été modélisés en utilisant des principes Bayésiens, à commencer par l'intégration de différents indices au sein d'une même modalité sensorielle. Le système visuel notamment a été intensément étudié sous cet aspect. Il a par exemple été démontré que la profondeur perçue d'une scène visuelle correspond au résultat le plus probable, au sens bayésien du terme, de la combinaison de différents indices (disparité binoculaire, principes de perspectives, texture, luminosité et ombres, etc…) (Knill, 2003; Landy, Maloney, Johnston, & Young, 1995). De façon similaire, une approche bayésienne de la perception visuelle en général permet d'expliquer comment la complexité d'une scène visuelle est prise en compte et comment l'ambiguïté inhérente à cette même scène peut être résolue par l'intégration probabiliste des connaissances a priori sur l'objet visuel et des caractéristiques de la scène observée (par exemple à partir de l'extraction des régularités dans les relations entre objets, entre lumière, ombre et texture, etc…). La perception visuelle d'objets est alors considérée comme un problème d'inférence visuelle (voir revue : Kersten, Mamassian, & Yuille, 2004). L'individu peut ainsi être assimilé à un observateur idéal, i.e. un observateur qui calcule l'interprétation la plus probable étant donnée l'image rétinienne qu'il reçoit. Il est important de comprendre qu'en fonctionnant ainsi, l'observateur idéal ne voit pas forcément ce qui est, mais émet la meilleure hypothèse possible, et obtient donc la meilleure

performance possible sur l'ensemble des stimuli qu'il traite. D'autres caractéristiques du système visuel ont ainsi été considérées comme suivant un fonctionnement assimilable au fonctionnement bayésien. Par exemple, la perception du mouvement d'un objet et de sa vitesse répond ainsi également à une logique bayésienne d'intégration optimale, même quand celle-ci conduit à des phénomènes illusoires et/ou des perceptions biaisées, tels que la sous-estimation de la vitesse d'un stimulus à bas contraste ou le biais de direction induit par le problème de l'ouverture (Montagnini, Mamassian, Perrinet, Castet, & Masson, 2007; Sotiropoulos, Seitz, & Seriès, 2014; Stocker & Simoncelli, 2006; Weiss, Simoncelli, & Adelson, 2002).

Mais la vision n'est pas la seule modalité sensorielle dont le fonctionnement semble être régi par des principes d'inférences bayésiennes. Il a notamment été démontré que pour localiser un son, lors de l'écoute binaurale de celui-ci, l'intégration de différents indices que sont la différence temporelle interaurale, la différence de niveau interaurale et la fonction de transfert en lien avec la tête (i.e. le filtrage direction-dépendant réalisé en intégrant les relations physiques corps/tête/oreille chez l'Homme), répond à une logique d'optimalité (Reijniers, Vanderelst, Jin, Carlile, & Peremans, 2014). Par ailleurs, le fonctionnement du système vestibulaire semble répondre aux mêmes principes puisque, en utilisant un modèle simulant l'intégration des informations issues des organes otolithiques et de celles venant des canaux semi-circulaires ainsi qu'un Prior favorisant les mouvements lents de la tête, il est possible de prédire les perceptions d'individus plongés dans le noir et soumis à des rotations autour d'un axe vertical tout comme à des accélérations en ligne droite (Laurens & Droulez, 2007). Enfin, au travers de différentes illusions tactiles (telles que l'illusion du saut de lapin, dans laquelle la perception de la distance entre les stimulations tactiles d'une série va être influencée par les caractéristiques temporelles de cette série ; Geldard & Sherrick, 1972), le tact a aussi fait l'objet de travaux basés sur l'approche bayésienne, ayant abouti à la modélisation efficace de ces phénomènes perceptifs (Goldreich, 2007 ; Goldreich & Tong, 2013), étendant au tact les principes de fonctionnement suivant l'inférence bayésienne.

Lorsqu'il s'agit de combiner des informations issues de différents systèmes sensoriels, les inférences statistiques que nous réalisons semblent également tendre vers l'optimalité, c'est dire que nous tirons profit de la multiplicité des signaux reçus par notre système nerveux central en les intégrant suivant des principes assimilables aux principes bayésiens. Ainsi, tout signal issu d'un canal sensoriel va être traité et plus ou moins pris en compte en fonction de sa fiabilité. Selon l'ambiguïté d'un signal, le niveau de bruit qui l'affecte, sa pertinence pour la tâche en cours, la confiance accordée à cette information sensorielle va varier. Dans le cadre

d'une approche computationnelle, on va alors considérer qu'un input sensoriel peut être modélisé par une distribution de probabilité, Likelihood, dont la variabilité rend compte du niveau de bruit affectant l'information sensorielle véhiculée. Les informations traitées par différentes modalités sensorielles sont considérées comme indépendantes l'une de l'autre et donc combinées à travers une opération de produit de Likelihoods. De manière générale les modèles bayésiens entendent prédire la perception d'un évènement par l'estimation du *Maximum A Posteriori* (MAP), c'est-à-dire de la valeur maximisant le produit des distributions de probabilité des signaux reçus pour chaque canal sensoriel considéré (Likelihoods) et du Prior. En pratique, dans la plupart des études d'intégration multisensorielle une version simplifiée des modèles Bayesiens est utilisée, où l'on considère que le Prior a une distribution uniforme et, par conséquent, sa densité de probabilité est constante dans le cadre expérimental considéré (hypothèse de *flat Prior*).

Nombres d'études ont ainsi efficacement prédit le comportement intégratif visuo-haptique (Braem, Honoré, Rousseaux, Saj, & Coello, 2014; Ernst & Banks, 2002; Ernst & Bülthoff, 2004; Hillis, Ernst, Banks, & Landy, 2002), visuo-tactile (Gori et al., 2011), visuo-auditif (Alaïs & Burr, 2004 ; Knill & Pouget, 2004), visuo-proprioceptif (Reuschel et al., 2009; van Beers et al., 2002) et visuo-vestibulaire (Fetsch, Turner, DeAngelis, & Angelaki, 2009) en utilisant le modèle MLE, *Maximum Likelihood Estimation.* Le MLE est un cas particulier de modèle bayésien qui ne prend en compte que la combinaison des Likelihoods sensorielles correspondant aux différentes modalités sollicitées. Quand on fait l'hypothèse que chaque Likelihood est décrite par une distribution Gaussienne (de variance σ_i), leur produit est une distribution gaussienne de variance $\sigma_{mulitmodal}$, telle que :

(Eq. 3) $$\frac{1}{\sigma^2_{mulitmodal}} = \sum \frac{1}{\sigma_i^2}$$

De plus, ce modèle postule que l'information véhiculée par un canal sensoriel, représentée alors par la moyenne de la Likelihood correspondante, va être plus ou moins prise en compte dans la perception finale en fonction de sa fiabilité relative par rapport aux autres canaux sensoriels. La fiabilité relative d'une entrée sensorielle détermine donc son poids relatif (W_i) dans l'estimation finale qui s'exprime de la façon suivante :

(Eq. 4) $$w_i = \frac{1/\sigma_i^2}{\sum_j 1/\sigma_j^2} \quad \text{avec} \quad \sum_{i=1}^{j} w_i = 1$$

Le poids w_i est donc attribué à chaque estimation unisensorielle en fonction de la fiabilité de cette entrée i (représentée par l'inverse de la variance $1/\sigma_i^2$) par rapport à la somme de la fiabilité de l'ensemble des entrées en présence, de sorte que la somme des poids relatifs de toutes les entrées (de 1 à j) impliquées dans l'estimation d'un même évènement est considérée comme constante et unitaire.

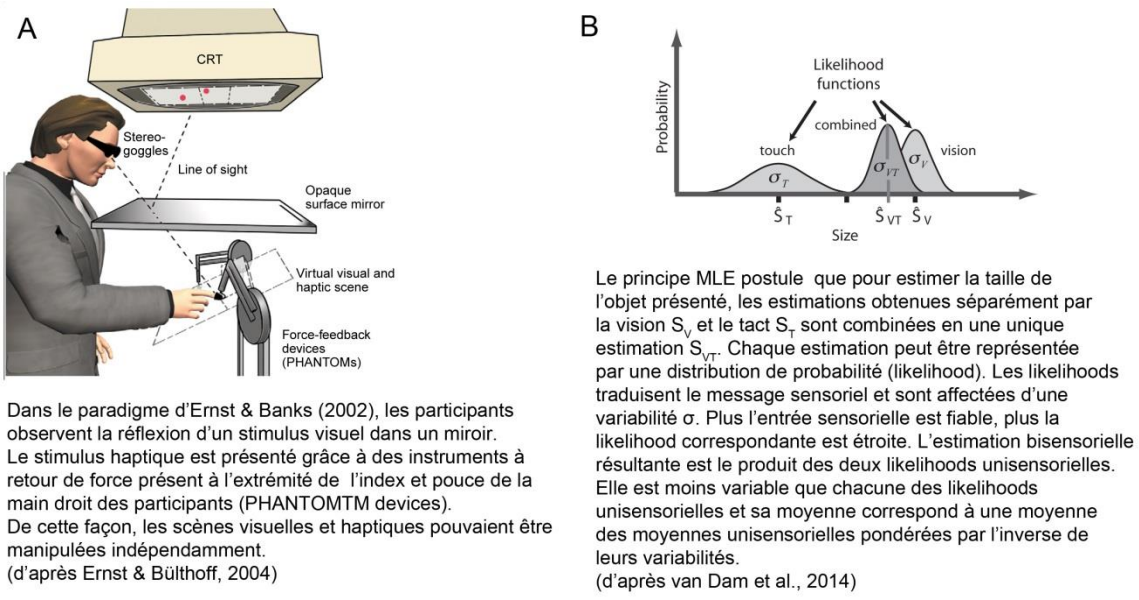
La moyenne $\mu_{multimodal}$ de la distribution Gaussienne obtenue en pondérant les moyennes unisensoriels (μ_i) par leur poids relatif s'exprime alors ainsi :

(Eq. 5) $$\mu_{multimodal} = \sum_i w_i \mu_i$$

In fine, la distribution Gaussienne de variance $\sigma_{mulitmodal}$ et de moyenne $\mu_{multimodal}$ va permettre de décrire la perception finale, multisensorielle d'un évènement :

(Eq. 6) $$\widetilde{H} = \sum_i w_i \widetilde{H}_i$$

Dans cette équation, l'estimation $\widetilde{H}$ d'un évènement est égale à $\mu_{multimodal}$ et correspond à la moyenne pondérée des estimations $\widetilde{H}_i$ issues des différentes modalités sensorielles impliquées, La somme des poids w_i étant constante et unitaire, il en découle que toute modulation dans le poids d'une entrée sensorielle donnée aura des répercussions sur les pondérations relatives des autres entrées sensorielles en présence et une estimation à plus faible variabilité (σ_i^2 faible) aura un poids plus important.



Dans le paradigme d'Ernst & Banks (2002), les participants observent la réflexion d'un stimulus visuel dans un miroir. Le stimulus haptique est présenté grâce à des instruments à retour de force présent à l'extrémité de l'index et pouce de la main droit des participants (PHANTOMTM devices). De cette façon, les scènes visuelles et haptiques pouvaient être manipulées indépendamment. (d'après Ernst & Bülthoff, 2004)

Le principe MLE postule que pour estimer la taille de l'objet présenté, les estimations obtenues séparément par la vision S_V et le tact S_T sont combinées en une unique estimation S_{VT}. Chaque estimation peut être représentée par une distribution de probabilité (likelihood). Les likelihoods traduisent le message sensoriel et sont affectées d'une variabilité σ. Plus l'entrée sensorielle est fiable, plus la likelihood correspondante est étroite. L'estimation bisensorielle résultante est le produit des deux likelihoods unisensorielles. Elle est moins variable que chacune des likelihoods unisensorielles et sa moyenne correspond à une moyenne des moyennes unisensorielles pondérées par l'inverse de leurs variabilités. (d'après van Dam et al., 2014)

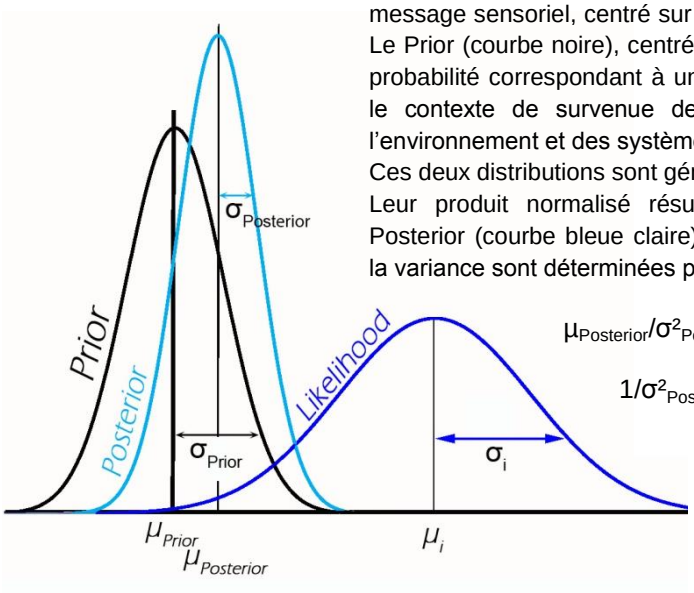
Figure 33 : application du modèle *Maximum Likelihood Estimation* (MLE) à l'intégration visuo-haptique dans le cadre de la perception de la taille d'un objet.

Enfin, il est important de noter également, qu'en suivant ce principe bayésien d'intégration des signaux sensoriels, la variance de l'estimation finale produite sur la base de plusieurs sources sensorielles sera réduite par rapport à chacune des variances unimodales, permettant ainsi de prédire l'optimisation de la perception constatée au niveau comportemental.

Ainsi par exemple, dans le cas de l'estimation de la taille d'un objet, vision et tact peuvent contribuer à la réalisation de cette tâche. En situation expérimentale de conflit entre ces deux entrées sensorielles, on observe que leur contribution relative va varier en fonction de leur fiabilité. Utilisant un design expérimental permettant de manipuler indépendamment chaque entrée sensorielle (Fig. 33), Ernst et Banks (2002) ont montré d'une part, que le percept final de la taille de l'objet lors d'une perception bimodale, visuo-haptique, est une moyenne pondérée du signal transmis par chaque canal sensoriel suivant le principe du MLE, et d'autre part qu'en diminuant la fiabilité de l'entrée visuelle (i.e. en augmentant le bruit), le poids relatif de cette entrée dans le percept final est proportionnellement diminué alors que le poids relatif de l'entrée haptique est inversement augmenté conformément à l'hypothèse MLE.

D'autres spécificités du traitement sensoriel nécessitent la prise en compte et la modélisation du Prior pour rendre compte de l'influence d'autres types d'informations que des entrées sensorielles (Fig. 34).

<u>Figure 34</u> : Représentation graphique d'un modèle bayésien avec Prior



La Likelihood (courbe bleue), distribution de probabilité, représente un message sensoriel, centré sur une moyenne μ_i et affectée d'une variance σ_i. Le Prior (courbe noire), centrée sur une moyenne μ_{Prior}, est la distribution de probabilité correspondant à un ensemble de savoirs, de connaissances sur le contexte de survenue de l'évènement perçu, le fonctionnement de l'environnement et des systèmes sensoriels impliqués dans la perception.
Ces deux distributions sont généralement considérées gaussiennes.
Leur produit normalisé résulte en une distribution de probabilité dite Posterior (courbe bleue claire), gaussienne également, dont la moyenne et la variance sont déterminées par le système d'équations suivant :

$$\mu_{Posterior}/\sigma^2_{Posterior} = \mu_i/\sigma^2_i + \mu_{Prior}/\sigma^2_{Prior}$$

$$1/\sigma^2_{Posterior} = 1/\sigma^2_i + 1/\sigma^2_{Prior}$$

A nouveau, une source majeure de données de la littérature nous vient de l'étude du système visuel. De nombreuses études ont ainsi démontré qu'il était possible de prédire le comportement humain en intégrant un Prior représentant l'influence des règles cardinales de l'environnement concernant l'orientation de surfaces (Girshick, Landy, & Simoncelli, 2011; van Ee, Adams, & Mamassian, 2003), des hypothèses préconçues sur la provenance de la lumière (Adams, Graf, & Ernst, 2004; Mamassian & Landy, 2001) ou encore de la plus grande occurrence des mouvements lents dans l'environnement (Weiss et al., 2002).

Dans le cadre de l'intégration multisensorielle, le Prior peut permettre de rendre compte, entre autres, d'un biais naturel au profit d'une modalité sensorielle, par exemple le biais visuel en cas de conflit visuo-tactile dans une tâche de localisation spatiale (Battaglia et al., 2003) ou encore, expliquer, dans une tâche de décompte d'évènements, le degré d'intégration de deux signaux sensoriels visuel et auditif (Roach, Heron, & McGraw, 2006) ou visuel et tactile (Bresciani, Dammeier, & Ernst, 2006) en tenant compte des connaissances a priori à propos des correspondances qui devraient exister entre deux signaux congruents. En effet, pour comprendre et prédire les phénomènes d'intégration multisensorielle, il faut parfois intégrer dans la démarche de modélisation les paramètres qui vont décider du bien-fondé de ces intégrations. Avant d'intégrer plusieurs informations sensorielles, nous faisons des inférences sur leurs causes : est-ce la même source qui est à l'origine des différentes informations que je reçois ? Ou proviennent-elles de différentes sources ? De la réponse à ces questions va dépendre le degré d'intégration que l'on va faire de ces signaux sensoriels, c'est du moins ce que postule les partisans de la théorie de l'inférence causale (Körding et al., 2007). Dans cette étude, les auteurs manipulent l'écart spatial (le long de l'axe azimuth) entre des signaux visuels et des signaux tactiles. En demandant à leurs participants de juger du nombre de stimuli présentés, ils ont pu mesurer l'influence que les modalités sensorielles visuelle et auditive avaient l'une sur l'autre et l'évolution de cette influence selon la disparité spatiale. L'objectif est alors de vérifier s'il on peut prédire le comportement observé en utilisant un « Prior d'interaction ». Ce Prior serait une distribution commune qui définirait la vraisemblance (en termes de probabilité) de chaque possibilité (cause commune vs causes distinctes) (voir aussi Roach et al., 2006; Rowland, Stanford, & Stein, 2007). Ainsi, le modèle utilisé par Körding et ses collaborateurs va prédire 3 éléments : 1) selon quelles circonstances les individus devraient percevoir une cause commune ou des causes indépendantes ? 2) les signaux sensoriels doivent-ils être intégrés ou ségrégés ? 3) si les signaux doivent être intégrés, comment doivent-ils être combinés ? Au travers de cette étude, les auteurs

réconcilient ainsi les travaux réalisés dans le champ théorique bayésien (intégration des informations sensorielles pondérées par leur fiabilité et prise en compte des expériences et connaissances antérieures) et ceux se focalisant sur les notions d'interaction et le *binding problem* (attribution de causes communes/distinctes, quand doit-on joindre les informations sensorielles ?).

Dans la même perspective et toujours dans une tâche de décompte d'évènements Wozny et al., (2008) ont montré que le Prior pouvait être modélisé par une matrice de covariances entre entrées visuelle, auditive, et tactile, dont les valeurs peuvent expliquer aussi bien l'intégration complète, optimale des signaux, qu'une intégration partielle, ou un phénomène de ségrégation (aucune intégration). Ainsi, comme l'affirme van Dam et collaborateurs (2014), le Prior peut représenter énormément de choses, allant des connaissances antérieures précises sur l'environnement à la force de l'intégration sensorielle déterminée par le niveau de congruence des différents signaux.

D'autres travaux soulignent la nécessité, dans le cas de phénomènes dynamiques, d'utiliser un filtre de Kalman pour décrire les phénomènes perceptifs comme ceux liés à un mouvement, pour tenir compte du changement de l'état de notre environnement et de notre corps. Il s'agit d'un filtre récursif qui estime l'état actuel du système et le met à jour en se basant sur les systèmes sensoriels et la commande motrice par exemple. Il s'agit d'un estimateur de Bayes pour les systèmes évoluant dans le temps (Wolpert & Ghahramani, 2000).

Bien que l'efficacité du modèle bayésien tende à faire consensus, quelques études ont trouvé des résultats divergents ou ont tout du moins mis en évidence certaines insuffisances du modèle bayésien dans sa version la plus simple. En effet, certains phénomènes intégratifs semblent dépendre de la fiabilité des entrées sensorielles mais sans que leur intégration soit totalement optimale au sens bayésien, la perception finale étant donc biaisée vers l'une ou l'autre des entrées impliquées (Fetsch et al., 2009; Prsa, Gale, & Blanke, 2012; Rosas, Wagemans, Ernst, & Wichmann, 2005).

IV. Théorie bayésienne à l'échelle neurale

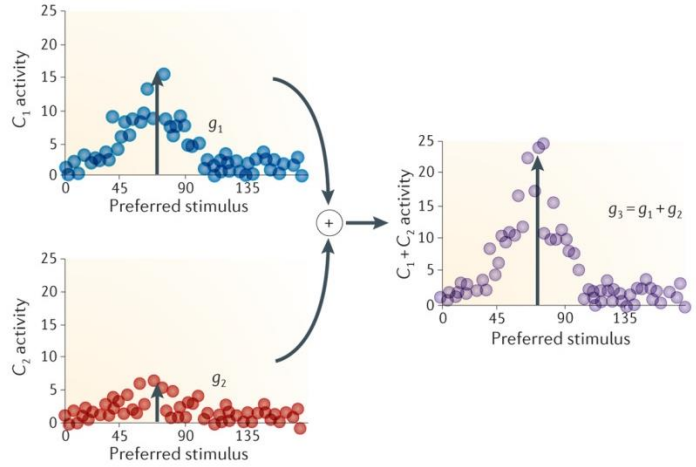
Avant de pouvoir assimiler le cerveau à un calculateur bayésien, il convient de répondre, ou au moins de se confronter à deux questions majeures : (i) existe-t-il au niveau cérébral, des aires spécifiquement dédiées à l'intégration multisensorielle ou dont le fonctionnement face à des stimuli multisensoriels diffère de celui répondant à des stimuli unisensoriels ? (question à laquelle il a été partiellement répondu pages 69-71 de ce manuscrit) (ii) Peut-on trouver dans ces zones cérébrales des preuves d'une implémentation de mécanismes cohérents avec les approches bayésiennes ? Comment les neurones, ou populations de neurones, peuvent-ils coder l'incertitude et les autres paramètres impliqués dans l'inférence statistique ? (pour des revues relativement exhaustives voir Fetsch, DeAngelis, & Angelaki, 2013; Knill & Pouget, 2004).

L'existence de neurones recevant de façon convergente des informations issues de divers canaux sensoriels est aujourd'hui largement reconnue. Si la neuroimagerie et les études électrophysiologiques chez l'animal ont permis d'identifier des zones contenant ce type de neurones (pour des travaux princeps voir Meredith & Stein, 1986), beaucoup reste à faire pour établir les liens entre activités mesurables dans ces régions, observations comportementales associées, et grands principes de l'inférence bayésienne. Ainsi, plusieurs études ont été réalisées pour concilier observations physiologiques et approches computationnelles.

Il est possible d'enregistrer dans la couche profonde du *Colliculus Supérieur* une modulation de l'activité neuronale corrélée à l'amélioration de la performance en condition multisensorielle, par rapport aux conditions unisensorielles, chez le singe réalisant une tache de pointage (Anastasio, Patton, & Belkacem-Boussaid, 2000) et chez le chat dans une tâche de direction de l'attention (Stein, Meredith, & Wallace, 1993). Ces changements dans l'activité des neurones entre conditions multi- et uni-sensorielles peuvent être prédits en utilisant un modèle bayésien, ce qui fournit un premier argument en faveur d'un fonctionnement de type bayésien à l'échelle cellulaire comme à l'échelle comportementale lorsqu'il s'agit d'intégrer différents signaux sensoriels.

Pour aller plus loin, il faut comprendre comment les neurones pourraient implémenter des distributions de probabilité semblables à celles utilisées dans les équations bayésiennes. L'activité neuronale peut-elle permettre ce genre de codage probabiliste ?

Il est aujourd'hui connu que l'activité neuronale possède intrinsèquement une variabilité : la réponse d'un neurone à un même stimulus va varier d'une présentation à l'autre, et l'hypothèse est souvent faite que la distribution du taux de décharge neuronale va s'apparenter à une loi de Poisson (Knill & Pouget, 2004). Dès lors, si l'on enregistre, dans une population suffisamment importante de neurones sensibles à une certaine propriété des stimuli sensoriels, la réponse de chaque neurone à un même stimulus, on obtient une distribution d'activité neuronale assimilable à une distribution gaussienne. La moyenne d'une telle gaussienne correspondrait à la valeur de la propriété en question « préférée » par le neurone le plus actif et sa variance serait inversement proportionnelle à l'amplitude du pic d'activité. La présentation d'un stimulus peut donc bien déclencher, au niveau d'une population de neurones, une activité codant pour une distribution de probabilité qui informe par rapport à la nature de la stimulation. C'est ce que formalise la théorie de *Probabilistic Population Coding*, PPC (Ma, Beck, Latham, & Pouget, 2006). La sommation des distributions issues de l'activité de deux populations de neurones va alors aboutir également à une distribution dont les paramètres (moyenne et variance) sont obtenus par combinaison des paramètres des deux distributions initiales (Fig. 35). Cette combinaison de distributions de réponses des populations de neurones pourrait s'apparenter aux combinaisons de likelihoods proposées dans les modèles bayésiens : comme illustré par la figure 35, imaginons que la première population de neurones (en bleue) appartienne à une aire visuelle et la deuxième (en rouge) à une aire tactile. Dans le cas de la présentation conjointe de stimuli visuo-tactiles, l'activité résultante de la somme de ces deux réponses populationnelles (en violet), encodée par une aire bisensorielle visuo-tactile, correspond à une multiplication de Likelihoods aboutissant à une réponse multisensorielle optimisée (notamment de variabilité réduite, pour une démonstration mathématique, voir Ma et al., 2006). Cela s'apparente à un mécanisme d'implémentation de l'intégration bayésienne (MacNeilage, Ganesan, & Angelaki, 2008).



<u>Figure 35</u> : Illustration de la théorie de *Probabilistic Population Coding* (PPC) selon Ma et al. (2006).

Selon cette théorie, les caractéristiques intrinsèques à l'activité neuronale pourraient permettre l'implémentation, à l'échelle populationnelle, des mécanismes d'inférence bayésienne (combinaison de l'activité des populations de neurones en réponses à de multiples stimulations sensorielles).

Si cette théorie permet de montrer qu'il est facilement concevable que l'on puisse obtenir une réponse neuronale potentialisée en combinant simplement l'activité de différentes populations de neurones en situation multisensorielle, l'étude présentée ne confronte pas ce modèle à des données expérimentales. Peut-on prédire, en accord avec cette théorie PPC, la prise en compte relative des différentes entrées sensorielles ?

Cette question a été partiellement abordée par des travaux s'intéressant à l'aire temporal médio-supérieur dorsal (MSTd). En effet, dans cette région corticale, des enregistrements neuronaux chez le singe ont montré que les neurones multisensoriels semblent répondre aux principes bayésiens (Morgan, DeAngelis, & Angelaki, 2008). Pour s'en apercevoir, les auteurs de cette étude ont enregistré les réponses de neurones de l'aire MSTd en situation de conflit visuo-vestibulaire dans une tâche d'orientation de la tête : les stimulations visuelles et vestibulaires transmettaient des informations de mouvement du corps propre du singe mais dans des directions différentes. La réponse enregistrée au niveau des neurones correspond à celle qui serait obtenue pour une direction intermédiaire aux directions simulées par les différents stimuli. Lorsque la cohérence des stimuli visuels est dégradée, la réponse bimodale des neurones change, les informations visuelles se voyant attribuer un poids moindre. Gu et collaborateurs (2008) prolongent les résultats de cette étude en observant, en plus de réponses bisensorielles conditionnées par la fiabilité relative des entrées visuelles et vestibulaires, des neurones codant pour la congruence des stimuli : ils ont identifié des cellules dites congruentes dont l'excitabilité est renforcée par la présentation congruente de stimuli visuo-vestibulaire, et ce de façon fortement corrélée aux décisions perceptuelles des animaux (orientation effective de leur tête en direction du mouvement perçu). Ces résultats rejoignent

ceux de l'étude de Fetsch et collaborateurs (2012) et montrent que la pondération des entrées en fonction de leur fiabilité relative, telle que proposée par les approches bayésiennes, pourrait être implémentée à l'échelle du neurone dans des aires telles que MSTd.

Les travaux cités, combinant modélisation et observations expérimentales, proposent donc deux échelles différentes pour supporter un mécanisme similaire à l'inférence bayésienne au niveau cérébral : la pondération des entrées se ferait au niveau de la cellule et leur combinaison au niveau de la population de neurones.

Le modèle basé sur le principe de *Divisive Normalization*, élaboré par Ohshiro et collaborateurs (2011), propose une formulation des interactions entre neurones et populations de neurones pour rendre compte à la fois de l'intégration et de la pondération des entrées sensorielles. Ce type de réseau de neurones a déjà fait ses preuves pour expliquer le comportement des neurones du cortex V1 en réponse à des combinaisons de stimuli ayant différents contrastes et orientations (Busse, Wade, & Carandini, 2009; Carandini, Heeger, & Movshon, 1997). Le réseau de neurones proposé comporte deux couches de neurones « primaires », chacune sensible à une entrée sensorielle, et une couche multisensorielle pour intégrer les signaux des deux couches précédentes (Fig. 36). Cette organisation peut-elle rendre compte des différents aspects de l'intégration multisensorielle déjà évoqués ?

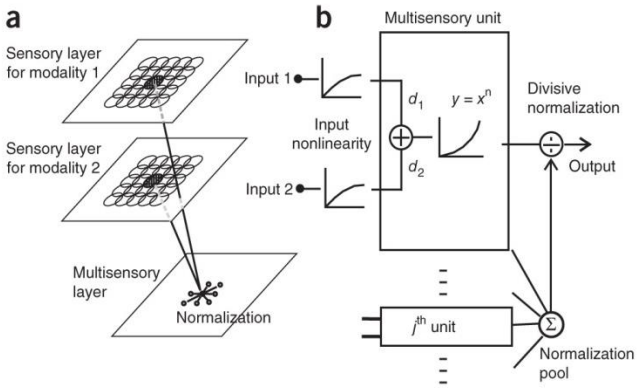


Figure 36 : Illustration schématique du modèle *Divisive Normalization* pour l'intégration multisensorielle (d'après Ohshiro et al., 2011).

(a) Architecture du réseau de neurone

(b) Traitement du signal à l'étape multisensorielle

Le neurone multisensoriel réalise une somme linéaire des signaux unisensoriels pondérée en fonction de leur fiabilité et cette activité va elle-même être normalisée par l'activité de tous les neurones multisensoriels.

Deux neurones primaires vont activer le même neurone multisensoriel si et seulement si leurs champs récepteurs se recouvrent. Un neurone multisensoriel ne sera activé que par des stimuli présentés dans la même zone spatiale. Ainsi, ce type de réseau peut facilement rendre compte du principe de congruence spatiale : pour qu'il y ait une véritable intégration, les différents stimuli sensoriels doivent être congruents spatialement.

De surcroît, dans ce réseau, la réponse des neurones multisensoriels va correspondre à une somme pondérée des activations unisensorielles. Les poids utilisés sont fixes mais spécifiques à chaque neurone, ils représentent la dominance sensorielle. Ce que postule alors la *Divisive Normalization*, c'est que l'activité de chaque neurone va en plus être divisée par l'activité totale des neurones multisensoriels avant de produire la réponse finale. Les auteurs précisent que ce type d'opérations s'accordent avec ce que l'on sait des mécanismes de transformation du potentiel de membrane en décharge de potentiels d'action et justifient ainsi la faisabilité de leur modèle. Les auteurs ont utilisé les données de l'étude de Morgan et collaborateurs (2008) pour tester l'efficacité de leur modèle à prendre en compte les entrées visuelles et vestibulaires à hauteur de leur fiabilité relative. En analysant la réponse en sortie du modèle (output final), les auteurs constatent bien une modulation des poids relatifs attribués aux messages visuels et vestibulaires traduisant efficacement la perte de cohérence de l'information visuelle, en accord avec les résultats comportementaux observés et les enregistrements effectués dans MSTd. En résumé, malgré des poids sensoriels fixes à l'échelle de chaque neurone, la prise en compte de l'activité globale du réseau en réponse à une stimulation permet d'ajuster rapidement la prise en compte des différentes modalités en fonction de leur fiabilité. Les principes de l'intégration multisensorielle proposés par les modèle bayésiens pourraient donc bien être sous-tendus par un fonctionnement neural impliquant ce type de réseau et ces propriétés de codage.

Enfin, si l'on considère que notre perception repose sur un fonctionnement interne assimilable aux modèles bayésiens, il convient de se poser la question de l'implémentation du Prior. Quelques éléments de réponse ont été apportés en s'intéressant à l'activité spontanée des neurones. En effet, en absence de stimulation spécifique, les neurones conservent une activité dite spontanée, en opposition à l'activité évoquée qui répond à un stimulus. On peut alors considérer que l'activité spontanée est à mettre en lien avec le Prior et l'activité évoquée avec le Posterior. L'activité spontanée serait en effet conditionnée par l'expérience sensorielle, ce qui rejoindrait l'idée de l'élaboration d'un Prior en fonction de nos connaissances sur l'environnement et de nos interactions avec celui-ci. Cette hypothèse s'est

révélée en adéquation avec les observations d'activité de population du cortex visuel primaire chez le furet aux premiers stades de développement lorsqu'on compare l'activité évoquée par des animations spécifiques à l'activité spontanée (Berkes, Orban, Lengyel, & Fiser, 2011). Voilà qui ajoute encore à l'argumentaire en faveur d'un fonctionnement de type bayésien des systèmes perceptifs. La généralisation de ces conclusions reste tout de même loin d'être établie.

V. Quid de la kinesthésie ?

Une partie de mon travail de thèse a précisément consisté à s'interroger sur la possibilité de prédire, au travers d'un modèle bayésien, les phénomènes intégratifs sensoriels, mais dans un champ bien précis, celui de la kinesthésie. Il convient donc de préciser plus avant l'état de l'art dans ce domaine spécifique.

Une grande partie des études en modélisation ayant trait au corps propre concerne le fonctionnement sensori-moteur. La sensori-motricité a ainsi été souvent explorée au travers de tâches de pointage (Ghahramani & Wolpert, 1997; Körding & Wolpert, 2004; Tassinari, Hudson, & Landy, 2006) et de poursuite oculaire (nécessitant l'intégration d'informations rétiniennes et extra-rétiniennes. Bogadhi, Montagnini, & Masson, 2013; Freeman, Champion, & Warren, 2010; Perrinet & Masson, 2007) ayant apporté la conclusion d'une part que les informations sensorielles et motrices semblent être intégrées de façon optimale, mais également que l'influence des connaissances a priori est aussi prise en compte selon la règle de Bayes et joue un rôle fondamental dans la dynamique du contrôle sensorimoteur. Ainsi, au cours d'une tâche sensori-motrice, l'incertitude liée au percept et la variabilité de la réponse sont réduits par l'intégration optimale des informations sensorielles et des informations a priori. Le même constat a été fait pour un cas particulier de contrôle sensori-moteur : la perception de la posture du corps dans son ensemble. Ainsi, placés face à une scène visuelle en mouvement jouant sur l'ambiguïté mouvement du corps propre/mouvement de l'environnement, les individus vont percevoir un mouvement d'inclinaison du corps en sens opposé et déclencher une réponse posturale pour se maintenir droit en fonction de la vitesse du stimulus visuel. Le gain de cette réponse (= vitesse déplacement/vitesse stimulus) peut être prédit par un modèle bayésien décrivant la stratégie de pondération (suivant une loi de

puissance) de l'information visuelle de mouvement par rapport aux oscillations naturelles du corps propre en position d'équilibre (Dokka, MacNeilage, DeAngelis, & Angelaki, 2011). La perception de l'orientation de notre corps dans l'espace paraît répondre aux mêmes règles : lorsqu'il s'agit de percevoir la verticale et l'inclinaison de notre corps par rapport à celle-ci, notre performance est renforcée par l'intégration d'informations sensorielles et des connaissances a priori (telles que les rapport anatomiques entre notre tête, notre cou et le reste de notre corps), et ce, suivant des principes assimilables aux principes bayésiens (Clemens, Vrijer, Selen, Gisbergen, & Medendorp, 2011; Vingerhoets, Medendorp, & Van Gisbergen, 2008).

Par ailleurs, la perception de notre propre corps est également modulée par l'intégration des signaux extéro- et intéroceptifs. Suzuki et collaborateurs (2013) ont réussi à créer une *Cardiac Rubber Hand Illusion*, une version dérivée de l'illusion *Rubber Hand* classique dans laquelle ils ajoutent aux stimulations visuo-tactiles habituelles un retour sur le rythme cardiaque des participants. Non seulement l'identification d'un membre comme étant le nôtre va alors être renforcée par cet ajout d'informations intéroceptives (rythme cardiaque) aux informations extéroceptives (tactiles et visuelles),mais ces auteurs vont plus loin en montrant que l'intégration de ces deux types d'informations se fait également en suivant des principes similaires à ceux de l'inférence bayésienne.

Dans un questionnement plus proche du nôtre, s'attachant à la perception du mouvement du corps (et non plus au contrôle sensorimoteur ou à la position du corps), plusieurs travaux ont permis la construction de modèles bayésiens simulant l'utilisation des signaux vestibulaires seuls (Laurens & Droulez, 2007) ou combinés à des entrées visuelles (Butler, Smith, Campos, & Bülthoff, 2010; Fetsch et al., 2009; Prsa et al., 2012; Prsa, Jimenez-Rezende, & Blanke, 2015), visuelles et somatosensorielles (MacNeilage et al, 2008), ou encore optokinétiques et podokinesthésiques (Jürgens & Becker, 2006). L'étude de Reuschel et collaborateurs (2009) peut être citée comme un exemple de modélisation bayésienne efficacement adaptée à l'estimation par des individus de la trajectoire effectuée par leur bras à partir d'informations visuelles et proprioceptives. Sur la base du principe d'inférence MLE, ces auteurs ont ainsi pu prédire les performances de leurs participants lorsque les modalités visuelle et proprioceptive étaient toutes deux stimulées à partir de leurs performances lorsqu'une seule de ces entrées sensorielles était accessible à ces mêmes participants.

Mais toutes les études portant sur la perception des mouvements du corps propre ne plaident pas en faveur d'une optimalité aussi parfaite. Notamment, en étudiant les interactions visuo-vestibulaires dans le cadre de la perception de mouvement du corps propre, l'intégration de ces deux modalités ne semble pas dépendre uniquement de leur fiabilité relative. Face à des situations de conflits intersensoriels, Prsa et collaborateurs (2012) constatent une surpondération des entrées visuelles par rapport au message vestibulaire lorsque les participants estiment l'amplitude de la rotation qui leur est passivement imposée (Fig. 37). Dans cette étude, les auteurs ont en effet comparé les poids relatifs des modalités visuelle et vestibulaire estimés en condition bisensorielle avec ceux prédits via le MLE. Les participants sont placés sur un fauteuil rotatoire, un écran fixé face à eux. Ils doivent comparer deux rotations successives de leur corps propre et désigner celle perçue comme étant la plus ample. Ces rotations sont induites de 3 façons différentes : rotation vestibulaire (rotation du fauteuil dans le noir), rotation visuelle (pattern aléatoire de point se déplaçant de façon plus ou moins cohérente selon les conditions, créant une illusion de rotation du corps propre) et rotation visuo-vestibulaire (combinaison des deux stimulations précédentes). Les auteurs ont ainsi pu estimer, pour chaque participant, la variabilité inhérente à chacune des entrées sensorielles isolées (variabilité unisensorielle) et combinées (variabilité bisensorielle). Ils comparent alors le poids relatif de chaque modalité sensorielle dans le comportement visuo-vestibulaire prédit (par le MLE à partir des observations en condition unisensorielle) et observé pour différents niveau de cohérence visuelle. Le MLE prédit une baisse du poids relatif de la vision avec la baisse de la cohérence visuelle, mais les auteurs constatent que la baisse prédite est surestimée par rapport à leurs observations : en condition visuo-vestibulaire, la vision, même à 25% de cohérence, conserve un poids plus important que les informations vestibulaires dans la perception des individus d'une rotation de leur corps propre, ce qui s'éloigne du fonctionnement optimal au sens bayésien du terme.

A l'inverse, Fetsch et collaborateurs (2009) observent un biais en faveur des afférences vestibulaires quand les participants doivent percevoir la direction vers laquelle ils semblent se déplacer. Dans le cadre de la kinesthésie, les processus intégratifs ne sont donc pas toujours optimaux, et semblent déroger aux règles de l'inférence bayésienne.

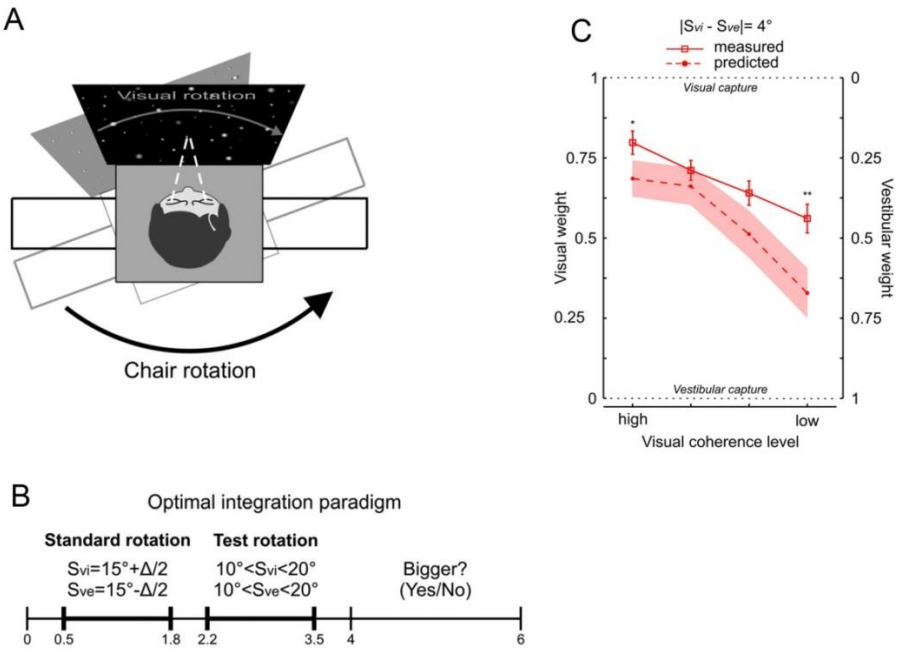


Figure 37 : Illustrations de l'étude de Prsa et al (2012) sur la perception de rotations du corps propre en fonction des entrées visuelles et vestibulaires. L'étude met en avant un biais perceptif en faveur des informations visuelles en cas de conflit avec l'information vestibulaire.

Cette violation des règles de l'optimalité dans le cadre de l'étude de la kinesthésie pourrait être expliquée par le fait que peu d'études ont tenté d'inclure dans les modèles développés une modélisation quantitative de l'influence complexe des attentes et connaissances a priori dans les processus d'intégration multisensorielle (comme exceptions, peuvent être citées les études de Clemens et al., 2011; Fetsch et al., 2009; Jürgens & Becker, 2006).

Au regard de l'ensemble de la littérature, l'étude que nous avons réalisée vise à répondre à plusieurs questions demeurées irrésolues concernant les approches bayésiennes de l'intégration multisensorielle en kinesthésie. A notre connaissance, il n'avait pas été démontré à ce jour que l'intégration des informations visuelles et tactiles apporte un bénéfice perceptif dans le cadre d'un jugement kinesthésique, probablement dû à la difficulté de solliciter les afférences cutanées indépendamment des afférences proprioceptives musculaires dans le cadre des mouvements d'un segment corporel. Notre méthode, fondée sur l'induction d'illusions de mouvements de la main à l'aide de stimulations spécifiques, nous permet de pallier cette difficulté. De plus, nous proposons d'utiliser un modèle bayésien pour tenter de

prédire ce bénéfice potentiel en condition bisensorielle par rapport aux conditions unisensorielles. Comme nous l'avons vu, lorsque les informations sensorielles divergent, la perception kinesthésique est parfois sous-optimale (Fetsch et al., 2009; Prsa et al., 2012). Pour approfondir cette question, nous avons donc mis en place un protocole nous permettant de faire varier la force du conflit entre nos stimulations sensorielles et l'immobilité réelle de la main de nos participants. Ce faisant, nous avons développé un modèle prenant en compte les connaissances a priori des individus concernant l'immobilité de leur main, en plus des retours sensoriels dont ils disposent, pour prédire la puissance des illusions induites par des stimulations visuo-tactiles. En confrontant les prédictions de ce modèle aux observations expérimentales, nous avons ainsi mis en évidence que la pondération des entrées en fonction de leur fiabilité relative ne semble pas être le seul mécanisme régissant les interactions entre modalités sensorielles lorsque la kinesthésie est en jeu.

Nous allons maintenant décrire cette étude, qui a par ailleurs fait l'objet d'un article publié :

Chancel, M., Blanchard, C., Guerraz, M., Montagnini, A. & Kavounoudias, A. (2016) Optimal visuo-tactile integration for perception of self-hand movement. *J. Neurophysiol*. 16:1522-1535 DOI: 10.1152/jn.00883.201

Partie expérimentale

L'étude que nous avons réalisée avait deux objectifs :

1) Démontrer que l'intégration des informations visuelles et tactiles permet une amélioration de la perception que nous avons de la vitesse des mouvements de nos membres.
2) Evaluer si cette amélioration de la kinesthésie est optimale, c'est-à-dire si vision et tact sont intégrés suivant des règles prédites par des modèles bayésiens.

Afin de manipuler séparément tact et vision, et ce indépendamment de la proprioception musculaire, nous avons utilisé des stimulations spécifiques de chacune de ces modalités capables d'induire des illusions de mouvement, plus précisément, des illusions de rotation de la main droite (voir partie Méthode ci-dessous). Nous avons dans un premier temps effectivement observé une optimisation de la capacité de nos participants à discriminer la vitesse de la rotation de leur main lorsque vision et tact étaient stimulés par rapport aux conditions unisensorielles en accord avec les prédictions du MLE.

Nous avons dans un deuxième temps élaboré un modèle bayésien de l'intégration visuo-tactile pour rendre compte du gain perceptuel de nos illusions (ratio entre la vitesse de stimulation et la vitesse du mouvement perçu). Ce modèle ne parvient à prédire l'amélioration du gain perceptif en condition bisensorielle qu'en termes qualitatifs et non quantitatifs. Cependant, l'écart quantitatif entre prédictions et observations se réduit lorsque la même étude est réalisée en ajoutant un bruitage des afférences proprioceptives musculaires du poignet droit parallèlement aux stimulations utilisées (condition Noisy). Ces résultats sont explicités et discutés ci-dessous.

Figure 38 : Dispositif expérimental

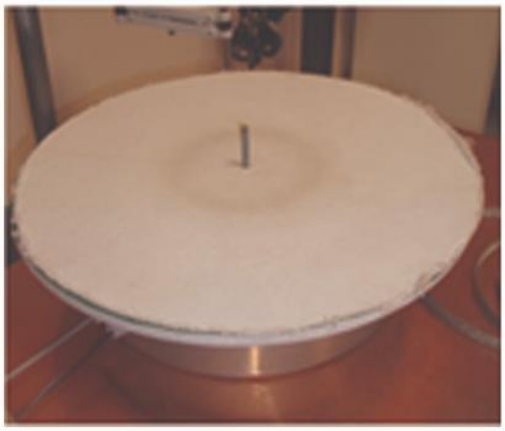
Notre protocole expérimental est basé sur l'induction d'illusions de rotation de la main droite des participants, via des stimulations tactiles et/ou visuelles.

I. Méthode

- ***Stimuli***

i) Stimulus tactile

Le disque de stimulation tactile que nous utilisons dans cette étude est recouvert d'un coton sergé connu pour activer efficacement les récepteurs cutanés comme démontré grâce à des enregistrements microneurographiques (Breugnot et al., 2006). Lorsque le disque défile en sens antihoraire sous la main droite immobile de nos participants, ces derniers perçoivent une rotation de leur main dans le sens inverse.



ii) Stimulus visuel

Nous avons reproduit un phénomène de vection pour induire une illusion de rotation la main : un pattern aléatoire de points noir et blanc est projeté autour de la main droite immobile des participants grâce à un rétroprojecteur situé au-dessus des participants. Le pattern va tourner en sens antihoraire et induire ainsi une sensation de rotation en sens inverse de la main. Notons qu'un cache central et un cache au-dessus du poignet empêche le pattern d'être projeté sur la peau ou les vêtements des participants, ce qui pourrait altérer l'illusion.

iii) Condition Noisy

Pour 13 de nos 15 participants, l'expérience a été doublée en ajoutant, en parallèle des stimulations qui viennent d'être présentée, un bruitage des afférences proprioceptives musculaires du poignet droit.

Ce bruitage est introduit en co-vibrant de façon synchrone, à la même fréquence (20Hz) et la même amplitude (5 mm pic à pic) les muscles les Pollicis Longus (PC) et Extensor Carpi Ulnaris (ECU), muscles antagonistes normalement impliqués dans la rotation respectivement antihoraire et horaire du poignet. Les vibrateurs mécaniques utilisés sont visibles sur la photo ci-contre. Si la stimulation vibratoire appliquée seule sur un muscle déclenche une illusion de mouvement, la stimulation concomitante du muscle antagoniste annule toute sensation illusoire (Calvin-Figuière et al., 1999). Ainsi, par le biais de la co-vibration, nous avons perturbé le message proprioceptif issu des muscles du poignet sans introduire d'informations relatives à un mouvement. Cette version du paradigme est appelé condition Noisy, en opposition à la condition Standard, sans vibration.

- ***Procédure***

Pour cette étude, nous avons utilisé une tâche de discrimination de vitesse à deux choix alternatifs forcés (2-AFC). Les participants ont pour consigne de comparer la vitesse de l'illusion qu'ils ont perçue à celle d'un mouvement de référence.

Ce mouvement de référence est réellement exécuté par les participants, juste avant ou juste après la présentation de chaque stimulation (tactile, visuelle ou visuo-tactile). En effet, un pattern similaire à celui de la stimulation visuelle mais statique est projeté autour de la main des participants ; une barre rouge lumineuse apparaît alors au niveau de l'index des participants. Cette barre va

se déplacer en sens horaire à 5°/s pendant 6 secondes, les participants la suivent en gardant leur index aligné, réalisant ainsi une rotation de la main à 5 °/s.

Les illusions peuvent être induites par stimulation tactile ou visuelle ou par une combinaison des deux. Six vitesses du disque et du pattern visuel ont été utilisées (10, 20, 25, 30, 35, 45 °/s), la stimulation durant systématiquement 6 secondes.

Pour chaque paire référence/stimulation, les participants doivent dire si l'illusion est plus rapide ou moins rapide que le mouvement de référence. Ce type de protocole est inspiré de la théorie psychophysique que nous présentons brièvement ci-après.

- ***Traitement des données et approche psychophysique***

La psychophysique est une branche de la psychologie dont on attribue généralement l'origine à Gustav Theodor Fechner (1801-1887), et qui s'intéresse aux relations quantitatives entre un évènement physique et la perception que l'être humain va en avoir. Enormément de lois empiriques et de modèles concernant le traitement sensoriel chez l'Homme ont été élaborés à partir de paradigmes psychophysiques, dont notamment la théorie de détection du signal mentionnée précédemment (page 132). L'un des principes clé de la psychophysique postule qu'en parallèle du continuum physique d'intensité de n'importe quelle stimulation, il existe un continuum sensoriel pour chaque individu. La psychophysique étudie les liens entre ces deux continuums. Notons qu'une augmentation de l'intensité du stimulus entrainera une augmentation de l'intensité perçue mais pas forcément proportionnelle (Fig. 39.A). Par ailleurs, les messages sensoriels étant bruités (bruit intrinsèque notamment, dû aux imperfections des systèmes sensoriels), les présentations successives d'un stimulus donné n'entraineront pas exactement la même réponse. Cependant, la psychophysique postule que ces réponses varient dans un intervalle fixe autour d'une valeur moyenne que l'on va considérer comme l'équivalent perceptif du stimulus présenté (Fig. 39.B).

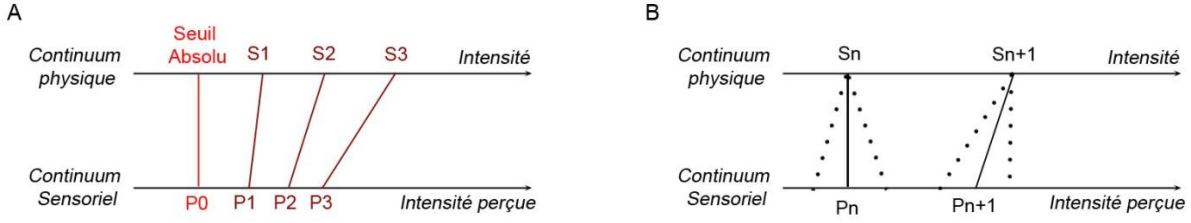
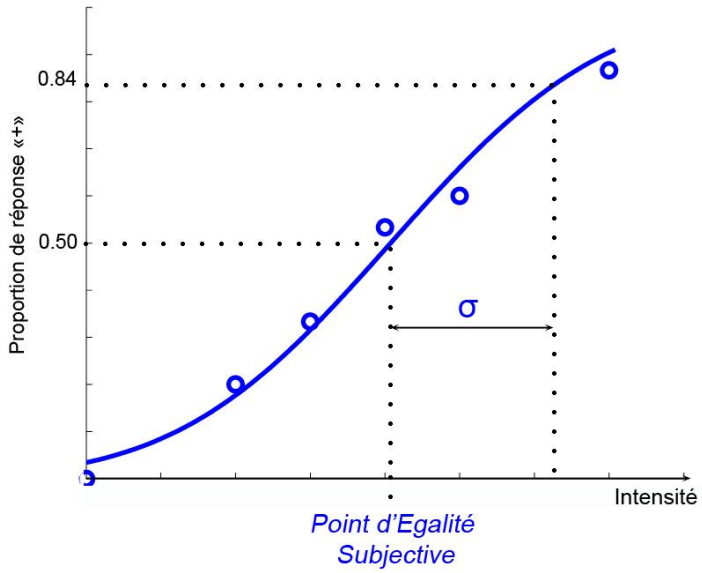


Figure 39 : Illustrations des notions de seuils et de correspondance entre continuum physique et continuum sensoriel en psychophysique.

Les méthodes psychophysiques permettent, entre autre, l'estimation de seuils perceptifs absolus ou différentiels. Les seuils absolus désignent l'intensité minimale d'un stimulus nécessaire pour qu'il soit détecté. Les seuils différentiels eux désignent la différence minimale d'intensité entre deux stimuli pour qu'ils soient perçus comme différents, qu'ils soient discriminés (écart juste perceptible ou *just noticeable difference*). C'est ce dernier type de seuils que nous utilisons dans notre étude.

Pour l'identifier, nous avons utilisé la méthode des stimuli constants : nous présentons plusieurs fois (15 fois) un nombre déterminé de paires de stimuli (six paires référence/stimulation pour les six vitesses utilisées x 3 conditions). A chaque essai, le participant doit choisir : l'illusion était-elle plus ou moins rapide que la référence ? Pour chaque intensité de stimulation, et chaque condition, nous obtenons ainsi une proportion d'essais pour lesquels l'illusion induite était perçue plus rapide que le mouvement de référence. L'hypothèse est généralement faite qu'il existe une courbe représentant cette proportion en fonction de l'intensité du stimulus et qu'elle est assimilable à une fonction gaussienne cumulative. Cette courbe est appelée courbe psychométrique, elle est inférée à partir des résultats obtenus sur un échantillon d'intensité testé dans un intervalle choisi, et va permettre de caractériser la perception de l'individu, dans un cadre donné, sur l'ensemble de cet intervalle (Fig. 40).

Cette courbe est estimée à partir de données issues d'un échantillon de stimuli réellement testés chez un individu donné (ronds bleus). Le point d'égalité subjective (PES) représente l'intensité de stimulation pour laquelle référence et stimulus sont perçus égaux par le participant. Le σ, inverse de la pente entre 50 et 84 % de réponses « + », équivaut à l'écart type de la courbe et traduit la différence d'intensité nécessaire entre deux stimuli pour pouvoir les discriminer (différence juste notable) ; σ reflète donc la capacité discriminative de l'individu sur l'intervalle d'intensité testé.



<u>Figure 40</u> : Courbe psychométrique de discrimination représentant la probabilité de percevoir un stimulus donné comme plus intense qu'une référence en fonction de l'intensité de ce stimulus.

Dans notre étude, l'estimation de la courbe psychométrique correspondant le mieux à nos données a été faite grâce à l'application Psignifit implémentée sous Matlab, en utilisant une méthode de ré-échantillonnage (bootstrap en anglais). Il s'agit d'une méthode qui consiste à faire de l'inférence statistique sur de « nouveaux » échantillons de données issus d'un échantillon initial. Parmi nos données expérimentales, on tire au sort un nouvel échantillon puis on estime la courbe gaussienne cumulative correspondante. On répète un grand nombre de fois (1999 fois dans notre cas). On déduit ensuite de ces itérations la meilleure courbe pour décrire nos données, c'est-à-dire celle ayant la plus grande puissance statistique (Wichmann & Hill, 2001), ainsi que l'incertitude associée à cet ajustement.

De cette courbe psychométrique, deux paramètres peuvent être extraits : le point d'égalité subjective (PES) et le seuil de discrimination (σ_Ψ). Les PES va correspondre à l'intensité de stimulation pour laquelle le participant perçoit l'illusion et la référence à la même vitesse et répond donc au hasard (illusion plus rapide dans 50 % des essais, moins rapide dans les autres). C'est à partir de ce paramètre que nous calculons le gain de l'illusion (Eq. 7). En effet, le gain d'une réponse correspond traditionnellement à l'intensité de la réponse évoquée, rapportée à l'intensité de la stimulation appliquée. Dans notre étude, le gain de l'illusion sera calculé au point d'égalité subjective et correspondra au rapport entre la vitesse de référence et la valeur du PES. Un gain de 100% pour une illusion donnée traduira le fait qu'il faut appliquer une stimulation à la même vitesse que la vitesse de référence (5°/s) pour induire une illusion de 5°/s. Si le gain est inférieur à 100%, cela signifie qu'il faut une vitesse de stimulation plus élevée que la vitesse de référence pour évoquer une illusion de 5°/s. Le gain ainsi défini va traduire en quelque sorte la force de l'illusion induite par rapport à l'intensité de la stimulation appliquée.

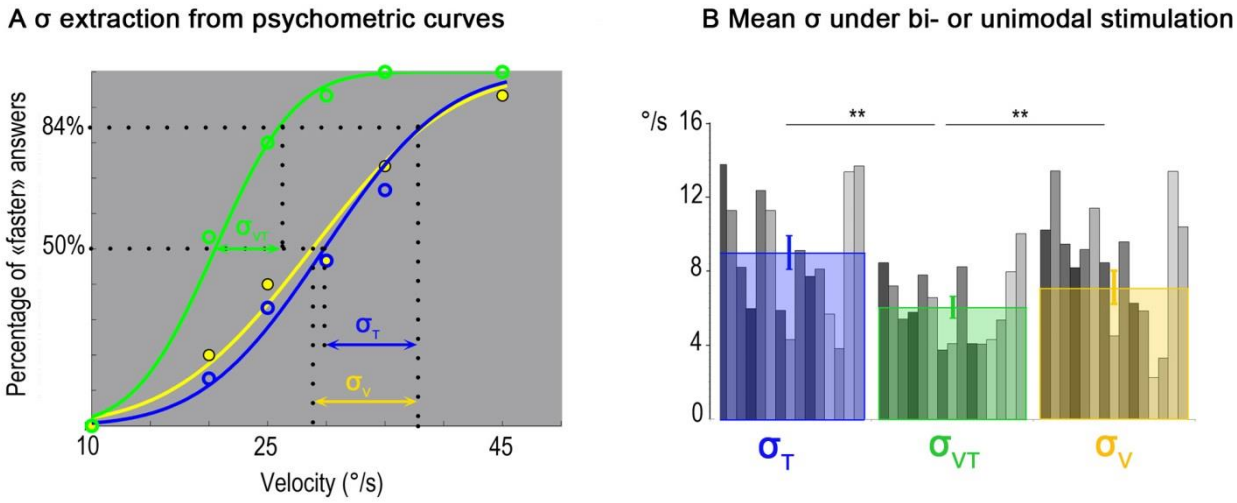
(Eq. 7) $$Gain = \frac{V_{ref}}{PES} \times 100$$

Le seuil de discrimination (σ) est égal à l'écart type de la courbe psychométrique, c'est-à-dire à l'inverse de la pente de cette courbe entre les intensités de stimulation correspondant à 50 et 84 % de réponses « illusion plus rapide que la référence ». Ainsi, σ est inversement corrélée à la capacité discriminative du participant : un seuil σ faible va correspondre à des capacités de discrimination élevée, c'est-à-dire qu'il faudra une différence d'intensité moins grande entre ces deux mouvements pour que le participant soit capable de les distinguer.

II. Principaux résultats

- ***Discrimination de vitesse des mouvements de la main en condition visuo-tactile par rapport aux conditions unisensorielles***

Pour l'ensemble de la population testée, les seuils de discrimination (σ) sont en moyenne significativement plus bas en condition visuo-tactile par rapport aux conditions unisensorielles (Fig. 41.A & B). L'intégration des informations visuelles et tactiles permet donc d'améliorer notre capacité à discriminer la vitesse des mouvements de notre main.



<u>Figure 41</u> : Comparaison des seuils de discrimination σ en condition tactiles et/ou visuelles

A – Exemples des données obtenues et des courbes psychométriques estimées pour un participant en condition tactile (bleu), visuelle (jaune), et visuo-tactile (vert).

B – Seuils de discrimination (σ) individuels (bâtonnets gris) et moyens (batonnêts en couleur) en condition tactile (bleu), visuelle (jaune), et visuo-tactile (vert) (n=15 sujets).

Pour aller plus loin et caractériser plus précisément cette intégration, nous avons utilisés les principes du MLE pour prédire le seuil de discrimination σ_{VT} en condition bisensorielle à partir des paramètres obtenus en unisensorielles (Eq. 8).

(Eq. 8) Selon le MLE, $$\frac{1}{\sigma^2_{VT}} = \frac{1}{\sigma^2_{V}} + \frac{1}{\sigma^2_{T}}$$

Les prédictions ainsi faites sont similaires aux observations (Fig. 42). L'intégration des informations visuelles et tactiles dans l'estimation de la vitesse d'un mouvement de la main semble donc se faire selon des principes similaires à ceux de l'inférence bayésienne.

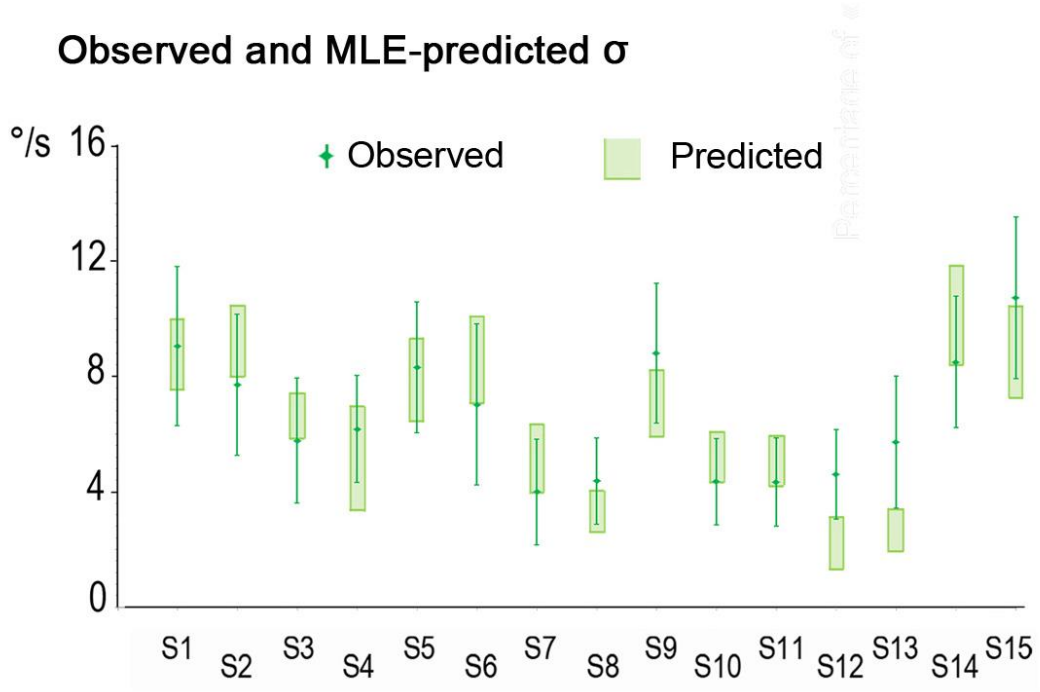


Figure 42 : Comparaison des seuils de discriminations σ visuo-tactiles observés (points ± les écarts types) et prédits par le MLE (carrés verts représentant les prédictions ± les écarts types)

- ***Amélioration du gain des illusions en condition visuo-tactile***

Le gain des illusions de mouvement, c'est-à-dire le rapport entre la vitesse de référence (5 °/s) et l'intensité de stimulation nécessaire pour qu'un participant ressente une illusion de même vitesse (PES), est plus important en condition bisensorielle qu'en conditions unisensorielles (Fig. 43.A & B).

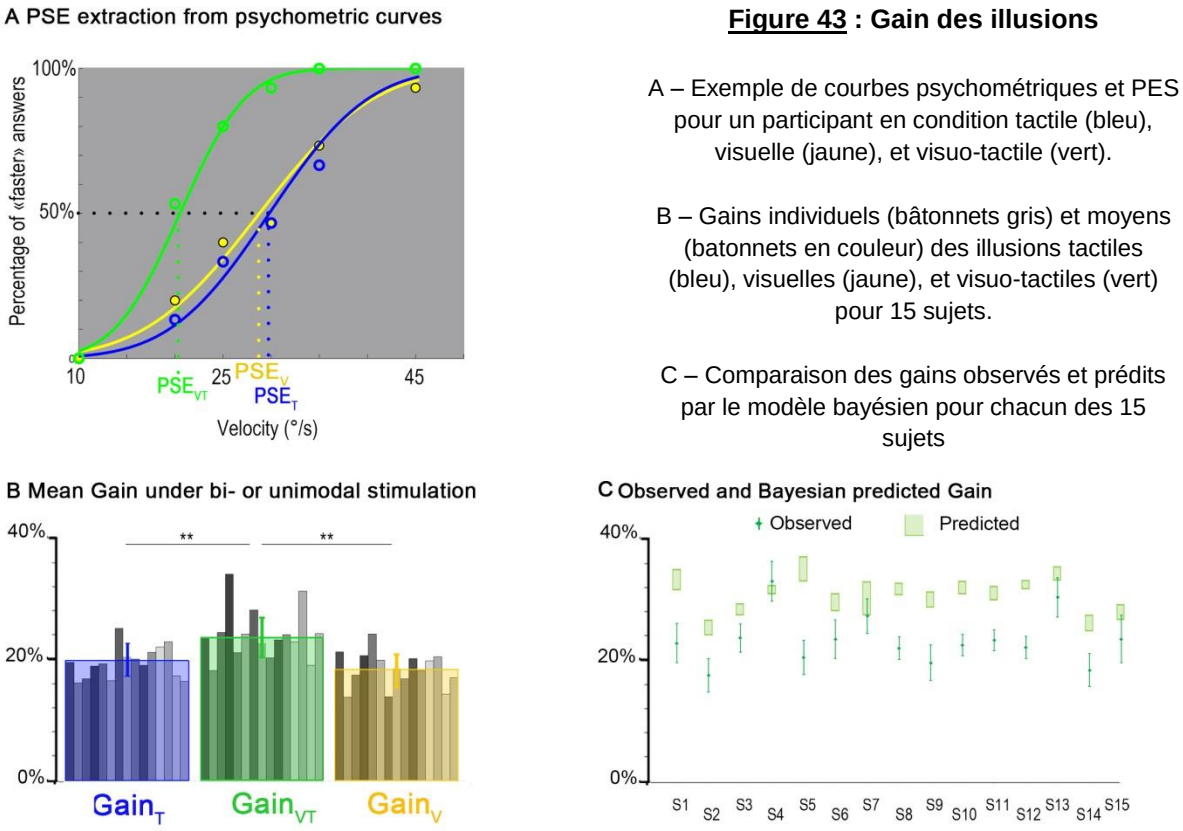


Figure 43 : Gain des illusions

A – Exemple de courbes psychométriques et PES pour un participant en condition tactile (bleu), visuelle (jaune), et visuo-tactile (vert).

B – Gains individuels (bâtonnets gris) et moyens (batonnets en couleur) des illusions tactiles (bleu), visuelles (jaune), et visuo-tactiles (vert) pour 15 sujets.

C – Comparaison des gains observés et prédits par le modèle bayésien pour chacun des 15 sujets

Cependant, quelle que soit la condition de stimulation, le gain ne dépasse pas en moyenne 24 %, et reste donc bien loin de 100 %. Pour rendre compte de ce faible gain, nous avons développé un modèle bayésien plus complexe que le MLE, incluant cette fois un Prior. Ce Prior représente l'ensemble des informations attestant de l'immobilité de la main des participants : d'une part les participants sont conscients qu'ils ne ressentent que des illusions et non des vrais mouvements, et, d'autre part, les informations proprioceptives musculaires issues du poignet confirment cet a priori d'immobilité, envoyant des informations sensorielles musculaires en conflit avec les informations visuelles et ou tactiles de mouvement issues des stimulations que nous appliquons aux participants. Pour être rigoureux, il faut préciser que cette composante sensorielle proprioceptive n'est pas traditionnellement inclue dans le Prior (un Prior étant classiquement indépendant des entrées sensorielles). Cependant, introduire dans notre modèle une troisième Likelihood correspondant au message proprioceptif introduirait une inconnue supplémentaire, la variance de cette Likelihood. Cette Likelihood proprioceptive et le Prior étant par ailleurs considérés, dans notre modèle bayésien, comme deux distributions gaussiennes centrées sur une vitesse nulle (puisqu'elles attestent de l'immobilité de la main), leur produit est également une gaussienne centrée en zéro. Par souci de parcimonie, nous avons donc choisi de ne pas introduire de paramètre libre dans notre

modèle et de ne considérer que la résultante de ce produit. Par la suite, nous désignerons cette distribution résultante comme étant le Prior, en sachant néanmoins qu'elle est plus complexe qu'un Prior *stricto sensu* puisqu'elle inclut la composante proprioceptive.

Pour tester la pertinence de ce modèle bayésien incluant cette composante Prior, nous avons cherché à nouveau à prédire le comportement observé en condition visuo-tactile à partir des résultats obtenus en conditions unisensorielles. Le modèle que nous avons construit est donc basé sur la règle de Bayes selon laquelle les Likelihoods sensorielles et le Prior sont combinés pour obtenir la distribution a posteriori à partir de laquelle la perception finale de la vitesse est inférée, selon l'équation suivante :

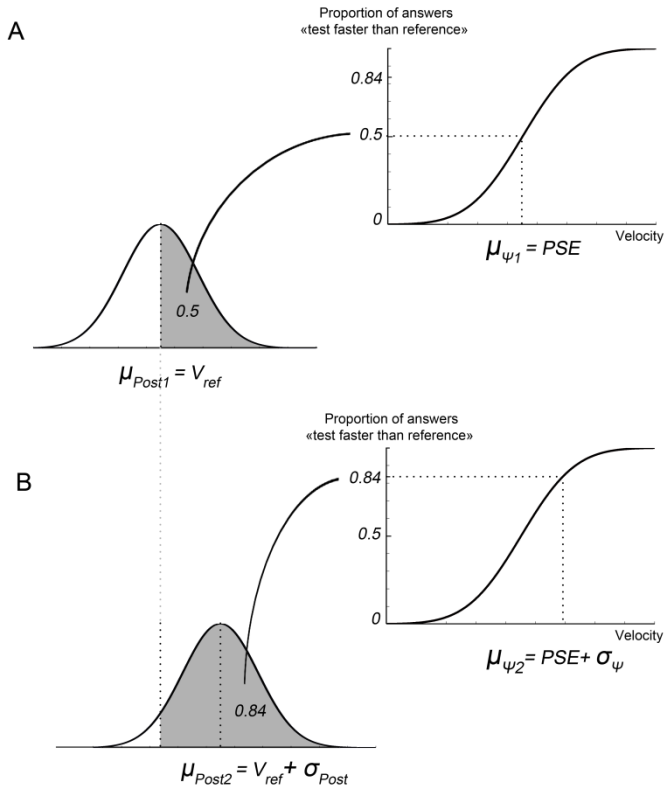
(Eq. 9) $$P(\vartheta|\vartheta_i) \propto P(\vartheta_i|\vartheta) * P(\vartheta)$$

avec $P(\vartheta|\vartheta_i)$ = distribution a posteriori de la vitesse de la main sachant le signal perçu ϑ_i, $P(\vartheta)$ = distribution a priori de la vitesse de la main, $P(\vartheta_i|\vartheta)$ = Likelihood sensorielle pour la modalité i (i = tactile T, visuelle V, ou visuo-tactile VT). Les paramètres (moyenne et variance) des distributions sont reliés de la façon suivante :

(Eq. 10) $$\begin{cases} \frac{\mu_{Post_i}}{\sigma^2_{Post_i}} = \frac{\mu_i}{\sigma^2_i} + \frac{\mu_{prior}}{\sigma^2_{Prior}} \\ \frac{1}{\sigma^2_{Post_i}} = \frac{1}{\sigma^2_i} + \frac{1}{\sigma^2_{Prior}} \end{cases}$$

avec i = T, V or VT, μ_{Prior} = 0 °/s, σ^2_{Prior} est la variance inconnue du Prior (supposée constante au travers des différentes conditions expérimentales), μ_i la moyenne de la Likelihood, σ^2_i la variance inconnue de la Likelihood. De façon similaire, μ_{Post_i} and $\sigma^2_{Post_i}$ sont respectivement la moyenne et la variance de la distribution Posterior.

Les paramètres estimés à partir des données psychophysiques peuvent être mis en relation avec les paramètres issus des distributions bayésiennes (Fig. 44).



<u>Figure 44</u> : Correspondance entre paramètres psychophysiques et variables bayésiennes

Considérons les deux intensités de stimulations particulières qui correspondent aux paramètres critiques des courbes psychométriques, i.e. le PES et l'intensité correspondant à 84 % de réponses désignant l'illusion ressentie comme plus rapide que la référence (par définition PSE+σ_{Ψ}). Stimuler un participant à la vitesse correspondant à son PES ($\vartheta_i = PES$) lui fait percevoir une illusion de même vitesse que la référence (V_{ref}), par définition. Ainsi, la moyenne de la distribution a posteriori, égale à la valeur la plus probable de cette distribution, μ_{Post} est égale à V_{ref}. Si, maintenant, l'on considère l'intensité de stimulation égale à $\vartheta_i = PES + \sigma_{\Psi}$, alors l'intégrale sous le Posterior est égale à 0,84, ce qui induit (puisqu'on suppose les distributions normales) que sa moyenne μ_{Post} est égale à $V_{ref} + \sigma_{post}$.

A partir du système d'équation 10, on obtient l'expression de la variance des distributions bayésiennes en fonction des paramètres des (PES_i, σ_i) et de V_{ref}, et ce pour chaque condition de stimulation (T, V, ou VT).

(Eq. 11) $$\frac{1}{\sigma^2{}_i} = \frac{PSE_i}{V_{ref}} * \frac{1}{\sigma^2 \psi_i}$$

(Eq. 12) $$\frac{1}{\sigma^2{}_{Prior}} = \frac{PSE_i}{V_{ref}} * \frac{1}{\sigma^2 \psi_i} * (\frac{PSE_i}{V_{ref}} - 1)$$

(Eq. 13) $$\frac{1}{\sigma^2{}_{Post}} = \frac{{PSE_i}^2}{{V_{ref}}^2} * \frac{1}{\sigma^2 \psi_i}$$

On estime alors la variance du Prior σ^2_{Prior} à partir des conditions unisensorielles (les estimations n'étant pas significativement différentes que l'on utilise les données tactiles ou visuelles, nous avons utilisé la moyenne de ces estimations pour les étapes suivantes). La variance bisensorielle est estimée selon le principe MLE (Eq. 8) puis intégrée aux équations 11, 12, 13 pour prédire le PES bisensoriel, tel que :

(Eq. 14) $$PES_{VT}^{pred} = V_{ref} * \left(1 + \frac{\sigma^2{}_{VT}}{\sigma^2{}_{Prior}}\right)$$

Cela nous permet de calculer les gains prédits des illusions visuo-tactiles et de les comparer aux gains observés. On constate que si l'augmentation des gains en condition bisensorielle par rapport aux conditions unisensorielles est bien prédite qualitativement, elle est surestimée quantitativement par notre modèle (Fig. 43.C). De façon intéressante, cet écart quantitatif se réduit significativement en condition *Noisy*, lorsque nous ajoutons une co-vibration des muscles du poignet pendant les stimulations tactiles et/ou visuelles (Fig. 45).

Autrement dit, les données observées en conditions visuo-tactiles sont quantitativement mieux prédites par le modèle dans le cas où la proprioception musculaire est masquée par la co-vibration (condition Noisy) que dans la situation standard sans vibration.

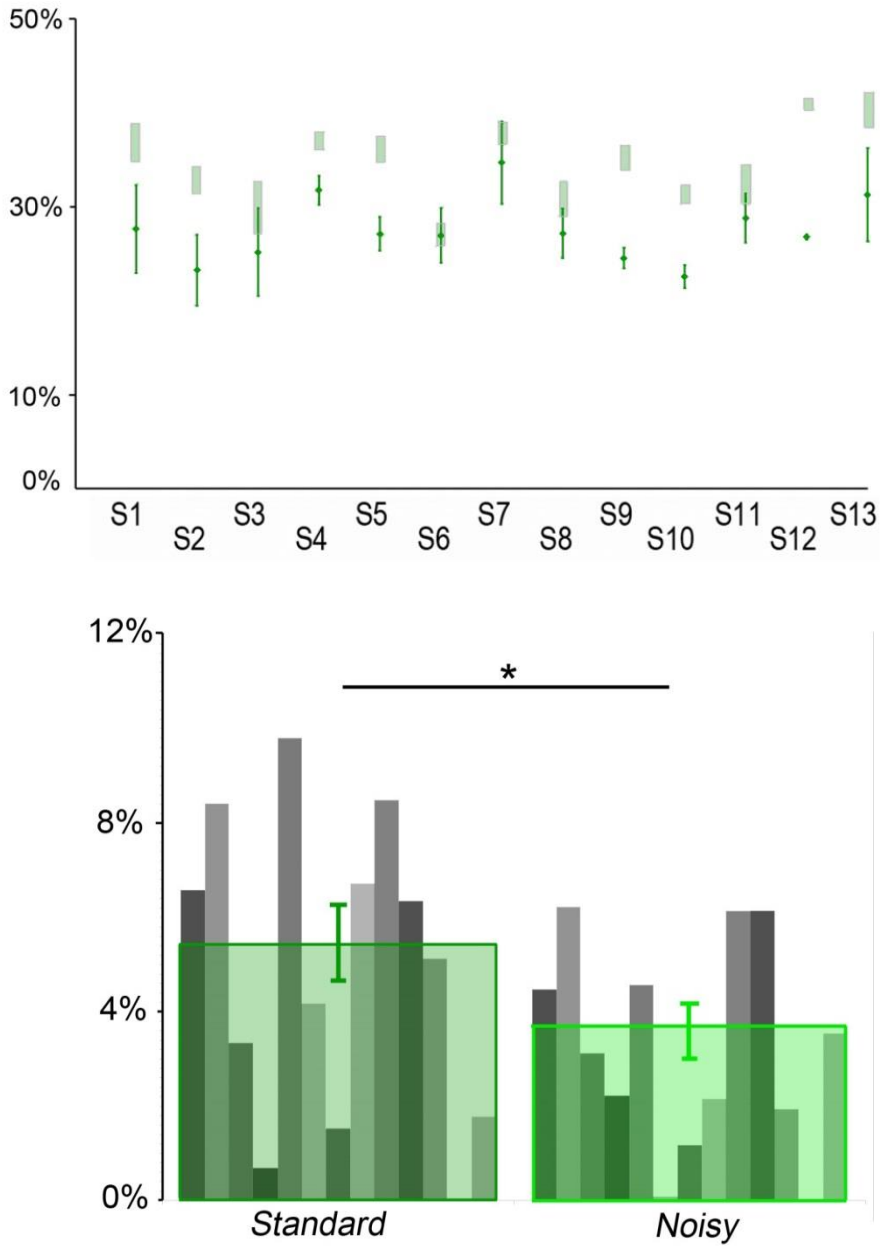


Figure 45 : Comparaison des conditions *Standard* et *Noisy*

A – Comparaison des gains visuo-tactiles observés et prédits par le modèle bayésien en condition *Noisy*.
B – Comparaison de l'écart entre prédictions et observations en conditions *Standard* et *Noisy*.

Discussion de la partie expérimentale II

- ***Optimisation de la discrimination de mouvements de la main***

L'intégration des messages tactiles et visuels apporte bien une amélioration de notre capacité à discriminer la vitesse des mouvements de notre propre main par rapport à notre perception unisensorielle. Cette amélioration est optimale, c'est à dire que le changement du seuil de discrimination répond à des critères similaires à ceux du principe MLE.

Cette optimisation de la perception visuo-tactile a déjà été démontrée lorsque l'objet de la perception est extérieur au corps propre et qu'il s'agit d'estimer la taille (Ernst & Banks, 2002) ou encore la vitesse de déplacement de l'objet (Bensmaïa et al., 2006 ; Gori et al., 2011). Grâce à cette étude, nous apportons la preuve que cela reste vrai lorsqu'il s'agit de discriminer la vitesse de déplacement de nos propres membres.

- ***Intégration sous-optimale apparente ?***

L'un des aspects particuliers de notre étude concerne le gain très faible de nos illusions (de l'ordre de 20 %). Pour rendre compte de ce phénomène, nous avons intégré au modèle bayésien un Prior représentant tout ce qui va dire au participant que sa main est en réalité immobile, tout ce qui va à l'encontre de nos stimulations qui, elles, véhiculent un message de mouvement. Cette prise en compte de l'information d'immobilité dans le modèle permet en effet de prédire l'augmentation (effectivement observée) du gain en condition visuo-tactile. Cependant, bien qu'elle soit effectivement observée expérimentalement, l'amélioration de la perception en condition bisensorielle n'est pas aussi importante que ce que prédit le modèle. Il y a donc une apparente sous-optimalité de l'intégration visuo-tactile dans notre paradigme. Cela rejoint les observations d'autres études en kinesthésie ayant également observé un biais en faveur d'une modalité en cas de conflit intersensoriel (Fetsch et al., 2009 ; Prsa et al., 2012).

Dans le cadre de notre étude, il existe en effet un conflit entre les entrées sensorielles que nous stimulons (information de mouvement) et la proprioception musculaire (information d'immobilité). Ce conflit augmente quand tact et vision sont stimulés conjointement et non plus séparément, ce qui peut fournir une piste d'explication de nos résultats sous-optimaux. En effet, comme expliquée dans le cadre théorique de cette étude expérimentale (page 132), la

théorie de l'inférence causale postule qu'en cas de conflit intersensoriel augmenté, la probabilité d'une source commune aux différents messages sensoriels diminue, résultant en une intégration moins importante. Cependant, même sous-optimale, on observe une augmentation du gain des illusions dans la condition bisensorielle en comparaison des situations unisensorielles. Un changement d'attribution causal ne suffit donc pas à rendre compte de nos résultats.

La sous optimalité de nos résultats pourrait également être expliquée par une amélioration concomitante de la perception de l'environnement. En effet, l'intégration des informations visuelles et tactiles améliore également la perception des mouvements des éléments de l'environnement (Gori et al., 2011). Ainsi, dans notre protocole, lorsque vision et tact sont co-stimulés, les participants pourraient avoir une meilleure perception (par rapport aux stimulations unisensorielles) de leurs propres mouvements, mais également du mouvement de l'environnement, ce qui aurait pour conséquence de diminuer le phénomène de vection, le SNC étant moins susceptible de se tromper dans l'attribution de la source du mouvement. Bien que ce phénomène puisse être une cause de l'apparente sous optimalité de l'intégration visuo-tactile dans notre paradigme, cela n'explique pas l'amélioration de nos prédictions dans la condition *Noisy*, lorsque les afférences proprioceptives musculaires sont dégradées par co-vibration des muscles du poignet.

Ce dernier résultat suggère qu'une part au moins de la sous-optimalité apparente de l'intégration visuo-tactile dans notre étude proviendrait d'un biais en faveur de la proprioception musculaire. En plus de la pondération relative des entrées visuelles et tactiles en fonction de leur fiabilité, un mécanisme de recalibration pourrait expliquer le biais observé dans notre étude (Adams, Banks, & van Ee, 2001; Block & Bastian, 2011; Prsa et al., 2012; Wozny & Shams, 2011). Pour résoudre le conflit entre les entrées sensorielles, le cerveau pourrait choisir de réaligner les différentes estimations sensorielles en fonction de la modalité la plus appropriée, dans la lignée du principe de *modality appropriateness* (Welch et al., 1980). Récemment, Block et Bastian (2011) ont démontré que la pondération et la recalibration sont deux mécanismes indépendants pouvant néanmoins intervenir conjointement. Dans ce cadre-là, nos résultats suggèrent que les estimations visuelles et tactiles de la vitesse de déplacement de la main seraient recalibrées en faveur du message proprioceptif musculaire pour réduire le conflit entre ces différentes modalités. Lorsque le message proprioceptif musculaire perd en qualité et donc en pertinence, via la co-vibration des muscles antagonistes du poignet, le phénomène de recalibration diminue, expliquant une meilleure adéquation de notre modèle aux données obtenues. Si la surestimation de

l'amélioration du gain demeure néanmoins, cela peut provenir de l'influence de la composante cognitive sur l'intégration visuo-tactile (le fait que les participants sont conscients du caractère illusoire de leur perception) qui favoriserait également un réalignement des percepts sur la modalité proprioceptive musculaire.

Cette étude nous a donc permis de mettre en évidence d'une part que les signaux tactiles et visuels sont intégrés de façon optimale pour améliorer notre capacité à discriminer la vitesse des mouvements de notre main, et d'autre part, qu'en cas de conflit avec la proprioception musculaire (comme c'est le cas dans les illusions que nous utilisons), un mécanisme supplémentaire de recalibration semble venir s'ajouter au mécanisme de pondération menant à une intégration visuo-tactile biaisée.

Article relatif à la partie expérimentale II

Chancel, M., Blanchard, C., Guerraz, M., Montagnini, A. & Kavounoudias, A. (2016)

Optimal visuo-tactile integration for perception of self-hand movement.

J. Neurophysiol. 16:1522-1535. DOI: 10.1152/jn.00883.201

J Neurophysiol 116: 1522–1535, 2016.
First published July 6, 2016; doi:10.1152/jn.00883.2015.

Optimal visuotactile integration for velocity discrimination of self-hand movements

M. Chancel,[1,2] C. Blanchard,[3] M. Guerraz,[2] A. Montagnini,[4]* and A. Kavounoudias[1]*

[1] *LNIA UMR 7260, Aix Marseille Université-Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Marseille, France;* [2]*LPNC UMR 5105, Université Savoie Mont Blanc-CNRS, Chambéry, France;* [3]*School of Psychology, University of Nottingham, Nottingham, United Kingdom; and* [4]*INT UMR 7289, Aix Marseille Université-CNRS, Marseille, France*

Submitted 14 September 2015; accepted in final form 6 July 2016

Chancel M, Blanchard C, Guerraz M, Montagnini A, Kavounoudias A. Optimal visuotactile integration for velocity discrimination of self-hand movements. *J Neurophysiol* 116: 1522–1535, 2016. First published July 6, 2016; doi:10.1152/jn.00883.2015.— Illusory hand movements can be elicited by a textured disk or a visual pattern rotating under one's hand, while proprioceptive inputs convey immobility information (Blanchard C, Roll R, Roll JP, Kavounoudias A. *PLoS One* 8: e62475, 2013). Here, we investigated whether visuotactile integration can optimize velocity discrimination of illusory hand movements in line with Bayesian predictions. We induced illusory movements in 15 volunteers by visual and/or tactile stimulation delivered at six angular velocities. Participants had to compare hand illusion velocities with a 5°/s hand reference movement in an alternative forced choice paradigm. Results showed that the discrimination threshold decreased in the visuotactile condition compared with unimodal (visual or tactile) conditions, reflecting better bimodal discrimination. The perceptual strength (gain) of the illusions also increased: the stimulation required to give rise to a 5°/s illusory movement was slower in the visuotactile condition compared with each of the two unimodal conditions. The maximum likelihood estimation model satisfactorily predicted the improved discrimination threshold but not the increase in gain. When we added a zero-centered prior, reflecting immobility information, the Bayesian model did actually predict the gain increase but systematically overestimated it. Interestingly, the predicted gains better fit the visuotactile performances when a proprioceptive noise was generated by covibrating antagonist wrist muscles. These findings show that kinesthetic information of visual and tactile origins is optimally integrated to improve velocity discrimination of self-hand movements. However, a Bayesian model alone could not fully describe the illusory phenomenon pointing to the crucial importance of the omnipresent muscle proprioceptive cues with respect to other sensory cues for kinesthesia.

illusions; Bayesian modeling; kinesthesia; multisensory integration; muscle proprioception

NEW & NOTEWORTHY

The present study demonstrates, for the first time, that kinesthetic information of visual and tactile origins are optimally integrated (Bayesian modeling) to improve velocity discrimination for self-hand movement. We used an original paradigm consisting of similar illusory hand movements induced through visual and tactile stimulation. By testing the role of other sources of information favoring nonmoving hand perception, we also highlight the key contribution of the omnipresent muscle proprioceptive information and its overweighting for kinesthesia.

TO PERCEIVE our body movement in space, we can rely on several sensory inputs. Among them, the involvement of muscle proprioception in kinesthesia has been widely investigated (for reviews, see McCloskey 1978; Proske and Gandevia 2012; Roll et al. 1990). The visual system also contributes to the sense of movement, as evidenced by vection phenomenon, i.e., a kinesthetic percept elicited by a visual moving scene scrolling in front of a participant (Brandt and Dichgans 1972; Guerraz and Bronstein 2008) or under one's limb (Blanchard et al. 2013). Touch, like vision, also conveys kinesthetic information with cutaneous receptors sensitive to the velocity of superficial brushing applied to their receptive fields (Breugnot et al. 2006). Illusions of self-body movements can thus be induced using a tactile stimulus rotating under the palm of the hand (Blanchard et al. 2011, 2013).

However, less is known about how these two sensory modalities interact to estimate self-body motion. Many studies have highlighted a perceptual benefit when two or more sensory signals are combined, provided they are temporally and spatially congruent. Based on a probabilistic representation of information and on the assumption that minimizing the variance of the combined perceptual estimate is a primary goal of multisensory integration, the optimal cue combination framework has provided an efficient approach to predict the perceptual enhancement due to multisensory integration (Landy et al. 2011). In particular, the maximum likelihood estimation (MLE) principle postulates that the multisensory estimate of an event is given by the reliability-weighted average of each single-cue estimates (where reliability is defined as the inverse of variance). MLE predictions have been successfully reported for several multisensory tasks but mainly when the object of perception is external to the body (Alais and Burr 2004; Ernst and Banks 2002; Gingras et al. 2009; Gori et al. 2011; Wozny et al. 2008). Whether Bayesian rules can account for multisensory integration subserving self-body perception has been less investigated, especially with regard to the integration of visuotactile kinesthetic cues. Visual and vestibular information were found to be close to optimally integrated in the perception of whole body displacements (Fetsch et al. 2009; Prsa et al. 2012; Vidal and Bülthoff 2009), as were vision and proprioception when evaluating arm movements (Reuschel et al. 2009), positions in space (Tagliabue and McIntyre, 2013; van Beers et al. 2002), and when performing pointing motor tasks (Sober and Sabes 2003, 2005).

* A. Montagnini and A. Kavounoudias contributed equally to this work.

Address for reprint requests and other correspondence: A. Kavounoudias, Laboratoire de Neuroscience Intégrative & Adaptative (UMR7260), Aix-Marseille Université-CNRS, 3 Place Victor Hugo, Marseille 13003, France (e-mail: Anne.Kavounoudias@univ-amu.fr).

0022-3077/16 Copyright © 2016 the American Physiological Society

Downloaded from http://jn.physiology.org/ by 10.220.33.1 on October 4, 2016

The present study aimed to further investigate whether visual and tactile signals are optimally integrated when estimating self-hand movements. During natural movements, muscle proprioceptive afferents are continuously activated, and they cannot be selectively removed without impairing concomitant cutaneous afferents (for instance, an ischemic block affects all large somatosensory fibers, including both cutaneous and proprioceptive fibers) (Diener et al. 1984). Therefore, it is usually impossible to estimate the kinesthetic contribution of visuotactile modalities independently from muscle proprioception. For this reason, we induced illusory movements rather than actual movements using a visual and/or tactile moving background rotating under the hand, i.e., participants felt that their hand was passively rotated even though it remained perfectly still. We estimated the perceptual benefit of visuotactile stimulation compared with each unimodal stimulation in a discriminative test of self-hand movement velocity and then compared it with MLE predictions.

However, in our experiment, participants were aware that their hand was not actually moving, and this cognitive component was further strengthened by a proprioceptive feedback from the wrist muscles conveying static information. This prior knowledge combined with static muscle proprioceptive cues might explain why the perceived velocity of the illusory movements was about six times less than the actual velocity of the stimulation (Blanchard et al. 2013). In the Bayesian framework, sensory illusions have been successfully explained as the result of an optimal combination between noisy sensory information and stimulus-independent prior knowledge. For example, a prior favoring low-speed motion can account for several visual illusory phenomena observed in motion vision (Montagnini et al. 2007; Weiss et al. 2002). Studies about self-body perception used a Gaussian low-speed prior distribution to account for top-down expectations that influence perceptual performance (Clemens et al. 2011; Dokka et al. 2010; Jürgens and Becker 2006; Laurens and Droulez 2006).

Therefore, we tested a Bayesian model including a Gaussian prior distribution as well as a proprioceptive likelihood, both centered on zero, to account for the strong belief in favor of immobility and for the omnipresent static information from muscle spindle endings. The combination of these two Gaussian distributions centered on zero should provide a theoretical ground for the very low gain of the illusory hand motion perception. For the sake of simplicity, we will refer to this combined information as zero-centered prior. We also manipulated this prior static information by disturbing proprioceptive feedback. To this end, we equally applied a covibration onto the participants' antagonist wrist muscles (noisy condition). We expected to make the muscle proprioceptive inputs less reliable and, consequently, to lower the weight of the static information taken into account in the prior distribution and to increase the gain of illusory perception.

METHODS

Participants

Twenty right-handed volunteers (14 women and 6 men) with no history of neurological disease agreed to participate to this study. They all gave their informed consent, conforming to the Helsinki declaration, and the experiment was approved by the local Ethics Committee (CCP Marseille Sud 1 no. RCB 2010-A00359-30). Five of them did not experience any illusory perception during the tactile stimulation and were therefore not included in the complete series of experiments and analysis.

Stimuli

Tactile stimulation was delivered by a motorized disk (40 cm in diameter) covered with cotton twill (8.5 ribs/cm), which is a material known to efficiently activate cutaneous receptors (Breugnot et al. 2006). The disk rotated under the participant's right hand in a counterclockwise direction with a constant angular velocity ranging from 10 to 45°/s (Fig. 1*B*).

Visual stimulation consisted of a projection of a black and white pattern on the disk. To give the participant the feeling that the pattern was moving in the background, i.e., under his/her hand, a black mask adjusted to the size of each participant's hand was included in the video and prevented the pattern from being projected onto his/her hand. The pattern rotated around the participant's right hand with a constant counterclockwise angular velocity ranging from 10 to 45°/s (Fig. 1*C*).

These two types of stimulation were delivered for 6 s either separately (unimodal conditions) or simultaneously (bimodal condition) at six different velocities (10, 20, 25, 30, 35, and 45°/s). These stimulation velocities were chosen based on a previous study (Blanchard et al. 2013) to induce efficient illusory movements with a perceived velocity well distributed around 5°/s [reference velocity (V_{ref})].

In the noisy conditions, muscle proprioception was disturbed using low-amplitude mechanical vibration (0.5 mm peak to peak) set at a constant low frequency (20 Hz). We used two vibrators each made of a biaxial direct current motor with eccentric masses forming a 5-cm-long and 2-cm-diameter cylinder. As shown in Fig. 1*D*, they were fixed on both sides of the participant's right wrist to stimulate equally and simultaneously two antagonist muscle groups: the longus pollicis and extensor carpi ulnaris muscles. Indeed, microneurographic studies have shown that such low-amplitude vibration preferentially activates muscle spindle primary endings. Roll et al. (1989) have shown that in the vibration range of 10–100 Hz, primary muscle spindle endings respond with a frequency of discharge equal to the vibration frequency (with a 1:1 mode of response), resulting in a masking effect of spontaneous natural discharges, usually ranging between 3 and 15 Hz in the absence of vibratory stimulation. When applied onto a single muscle group, vibration stimulation can elicit an illusory sensation of limb movement, but any illusion is cancelled when a concomitant vibration is equally applied onto antagonist muscles (Calvin-Figuière et al. 1999). Therefore, by equally costimulating wrist antagonist muscles, we expected to disturb proprioceptive afferents without inducing any illusory sensation of movement. The stimuli were delivered using a National Instruments card (NI PCI-6229) and specifically designed software implemented in LabView (version 2010).

Procedures

Participants sat on an adjustable chair in front of a fixed table with arm rests immobilizing their forearms, their left hand resting on the table, and their right hand on the motorized disk. A small abutment in the disk center placed between their index and middle finger kept their hand from moving with the disk when it rotated. Head movements were limited thanks to a chin and chest rest, allowing participants to relax and sit comfortably. The experiment took place in the dark, and participants wore headphones to block external noise as well as shutter glasses partially occluding their visual field and reducing it to the disk surface only.

Downloaded from http://jn.physiology.org/ by 10.220.33.1 on October 4, 2016

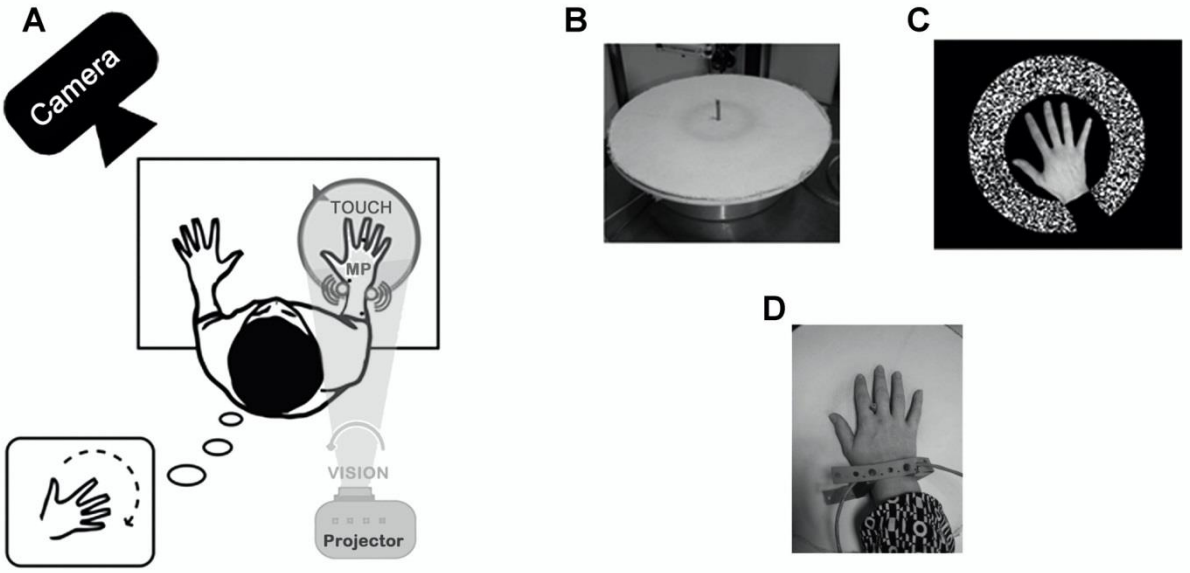


Fig. 1. Experimental set-up and stimulation devices. *A*: experimental setup including stimulation devices and motion capture system (CODAmotion) to record actual right hand movements in the reference movement condition. *B*: the textured disk used as tactile stimulation. *C*: visual pattern displayed by a video projector (see *A*). *D*: mechanical vibrators applied onto two antagonist wrist muscles (pollicis longus and extensor carpi ulnaris) to disturb muscle proprioceptive inputs (MP) in the noisy condition. Participants exposed to a counterclockwise rotation of the tactile and/or visual stimuli had to report whether the induced clockwise illusion of hand rotation they perceived was faster or slower than the velocity of the reference movement they actively executed before or after each stimulation.

Training Phase

Before the experimental session, each participant underwent two training sessions. First, there was a 15-min session consisting of 150 trials of separate tactile and visual stimulation applied at medium velocity (25°/s). To be included in the experiment, participants had to feel illusory hand rotations in at least 80% of the trials.

Participants were then trained to perform a reproducible 5°/s clockwise hand rotation. During this second 15-min session, with their middle fingers, they had to follow a red line moving at 5°/s that was repeatedly projected onto the disk every 7.5 s. Participants were asked to memorize the movement using all the available information (tactile, visual, and proprioceptive feedback plus efferent motor command). This 5°/s movement was chosen as the reference to which participants would have to compare their perception during the discrimination test phase.

Discrimination Test Phase

The experimental test consisted of a two-alternative forced choice discrimination task with constant stimuli. A stimulation condition (visual, tactile, or combined) and the reference movement were presented by pairs in random order. Participants were instructed to say out loud whether the illusory movement they perceived was faster or slower than the reference movement.

The reference movement executed during the experimental test was similar to that performed during the training phase except that the red line appeared only during the first and the last of the 6 s of the movement duration to prevent the participants from using only visual feedback.

Three stimulation conditions were randomly intermixed within the experimental sessions: two unimodal conditions [tactile (T) and visual (V)] and one bimodal condition [visuotactile (VT)]. For each stimulation condition, six intensities were tested and presented immediately before or after the reference movement. All stimuli lasted 6 s (as the reference movement), and the interstimulus intervals ranged between 1.7 and 2.3 s. Before each reference/stimulation pair, a white line was projected to make sure that participants always positioned their hand in the same orientation. Participants were instructed to focus on their hand to estimate as accurately as possible whether the illusory movement they perceived was faster or slower than the reference movement they executed just before or just after each stimulus. They had to keep their eyes open except if a green screen appeared, signaling them to close their eyes before a tactile-only stimulus. At the end of each pair (reference/stimulation) presentation, participants had 2 s to answer ("faster" or "slower") and 3 s (±300 ms) before a new pair was presented. The presentation order of the 18 stimulation conditions was counterbalanced for each subject.

During the standard condition test, participants were asked to compare 270 reference/stimulation pairs (3 conditions × 6 intensities × 15 trials) divided into 4 sessions of 10 min each performed on 2 different days (at the same time during the day). Thirteen of fifteen participants were tested in four additional noisy condition sessions of 10 min, during which the same block of 270 pairs of reference/stimulation was presented while participants underwent covibrations of their antagonist wrist muscles.

Movement Acquisition and Kinematic Analysis

Participants were asked to compare the velocity of each illusory movement they experienced during the unimodal and bimodal stimulation conditions with the velocity of the same reference movement, consisting of a clockwise rotation of the right hand at 5°/s that they actively performed just before or just after every stimulus. All reference movements were recorded using an optical motion capture system (CODAmotion, Charnwood Dynamics, Rothley, UK) composed of three infrared "active" markers and one camera to track the three-dimensional marker positions (sampling frequency: 10 Hz). Markers were attached to the participants' middle finger, on the top of their hand back, and on the last third of their forearm to capture the angular rotation of their wrist during the reference movement execution.

For each participant, the mean angular velocity of hand movements was extracted with Codamotion Analysis software (version 6.78.2).

Downloaded from http://jn.physiology.org/ by 10.220.33.1 on October 4, 2016

Reproducibility of the reference movement across the 270 trials during the standard experiment was further tested by one-way ANOVA for each participant with the session (4 sessions) as experimental factor for the standard condition (without vibration) and the noisy condition (with covibration stimulation). As expected, no significant difference in the mean velocity of the reference movement was found between sessions by any participants in either in standard or noisy condition. Note that individual variability estimated from the four sessions ranged between 0.22 and 0.37°/s. We further verified the precision of estimation of the reference movement in a complementary experiment performed on 10 naïve participants consisting of a discrimination task between several self-hand rotations actively executed. Participants were asked to compare the velocity of the fixed reference movement set at 5°/s (like in the main experiments) with eight other hand movement velocities (3.5, 4, 4.5, 4.75, 5.25, 5.5, 6, or 6.5°/s). Again, the estimated variability was found to be small (ranging from 0.33 to 0.79°/s).

One-way ANOVA was also performed to ensure that reference movement was not significantly different between participants [standard condition: $F(3, 42) = 1.05$, $P = 0.38$; noisy condition: $F(3, 36) = 0.21$, $P = 0.89$]. Finally, a Student's paired t-test was used to ensure the reproducibility of the reference movement between the standard condition and the noisy condition. There was no significant difference between these conditions ($\text{mean}_{\text{standard}}$: 4.6 ± 0.08°/s and $\text{mean}_{\text{noisy}}$: 4.7 ± 0.07°/s, $P = 0.34$), suggesting that participants referred on average to the same velocity of reference movement in both conditions.

Data Analysis

To evaluate and compare participants' perceptual performance across the three stimulation conditions (T, V, and VT), the psychometric data (i.e., the proportion of "faster than the reference" answers at different stimulation intensities) were fitted by the following cumulative Gaussian function:

$$P(x) = \lambda + (1 - 2\lambda)\frac{1}{\sigma_\psi\sqrt{2\pi}}\int_{-\infty}^{x} e^{\frac{(y-\mu_\psi)^2}{2\sigma_\psi^2}}\mathrm{d}y,$$

where P is probability, x is the stimulus velocity (in °/s), μ_Ψ is the mean of the Gaussian, i.e., the point of subjective equality (PSE) that corresponds to the stimulation intensity leading the participant to perceive an illusory movement on average as fast as the reference set at 5°/s; and σ_Ψ is the SD of the curve, or discrimination threshold, which is inversely related to the participant's discrimination sensitivity. In other words, a smaller σ_Ψ value corresponds with a higher sensitivity in the discrimination task. The two indexes, PSE and σ_Ψ, characterize the participant's performance. λ accounts for stimulus-independent errors due to participant's lapses and was restricted to small values [$0 < \lambda < 0.06$ (Wichmann and Hill 2001)]. This parameter is not informative about the perceptual decision; thus, we disregarded it for the following analyses. Psignifit toolbox implemented on Matlab software (The MathWorks) was used to fit the psychometric curves (Wichmann and Hill 2001).

To compare discrimination sensitivity across the three stimulation conditions (T, V and VT), we performed one-way repeated-measures ANOVA with Tukey post hoc tests on σ_Ψ values. In addition, for each participant, the enhancement of the visuotactile discrimination sensitivity over the best unisensory condition was assessed using the multisensory index (MSI) as defined by Stein et al. (2009). Since an improvement of discrimination sensitivity corresponded to a decrease in the σ value, the MSI was computed as follows:

$$\mathrm{MSI}(\sigma_\psi) = \frac{\mathrm{Min}(\sigma_{\psi T};\sigma_{\psi V}) - \sigma_{\psi VT}}{\mathrm{Min}(\sigma_{\psi T};\sigma_{\psi V})}$$

To quantify the perceptual strength of the illusions, the gain of the responses in the different stimulation conditions was assessed as follow (in %):

$$\mathrm{Gain} = \frac{V_{\mathrm{ref}}}{\mathrm{PSE}} \times 100$$

with V_{ref} set at 5°/s.

For the 15 participants, we compared the response gains between the three sensory stimuli (T, V, and VT) using one-way repeated-measures ANOVA with Tukey post hoc tests. For the 13 participants that underwent the noisy condition, two-way repeated-measures ANOVA was also performed on the illusion gains to test the effect of the sensory stimulation (T, V, and VT) and the experimental condition (standard vs. noisy).

The enhancement or depression of the visuotactile response gain over the best unisensory response gain was computed using the MSI, as defined by Stein et al. (2009):

$$\mathrm{MSI}(\mathrm{Gain}) = \frac{\mathrm{Gain}_{\mathrm{VT}} - \mathrm{Max}(\mathrm{Gain}_{\mathrm{T}};\mathrm{Gain}_{\mathrm{V}})}{\mathrm{Gain}_{\mathrm{VT}}} \times 100$$

Models

The MLE model used to predict optimal multimodal discrimination performance. As shown in Fig. 2, the minimum-variance linear combination model (often referred to as the MLE model) predicts how an "optimal observer" would combine two unbiased sensory signals to optimize the resulting perception (in the sense of minimizing its variance) relative to the two unimodal representations. According to MLE rules (which are just one particular instantiation of the more general Bayesian framework; see Landy et al. 2011), the optimal perceptual estimate in visuotactile stimulation can be described by the normalized product of the unimodal Likelihood distributions $P(\vartheta_{\mathrm{T}} \mid \vartheta)$

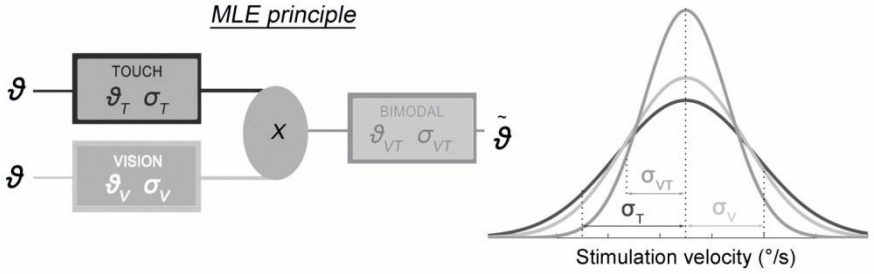


Fig. 2. Schematic representation of the maximum likelihood estimation (MLE) principle. To estimate self-hand movement velocity, the central nervous system is supposed to proceed as an inference machine: following MLE rules, unisensory cues (noisy, normally distributed representations of the stimulation velocity ϑ_{T} and ϑ_{V} on the basis of each sensory modality, touch and vision) are optimally combined to determine the minimum-variance visuotactile perceptual estimate (ϑ_{VT}). *Right*: MLE prediction for the visuotactile (VT) likelihood (with variance σ^2_{VT}, black curve) resulting from the optimal combination of unimodal [visual (V) and tactile (T)] likelihoods (σ^2_{T} and σ^2_{V}, dark gray and light gray curves, respectively).

Downloaded from http://jn.physiology.org/ by 10.220.33.1 on October 4, 2016

and $P(\vartheta v \mid \vartheta)$ with the underlying assumption that visual and tactile sources are conditionally independent variables affected by Gaussian noise:

$$P(\vartheta_{VT}|\vartheta) \propto P(\vartheta_T|\vartheta) \times P(\vartheta_V|\vartheta) \quad (1)$$

where ϑ_T, ϑ_V, and ϑ_{VT} are the tactile, visual, and visuotactile estimates of hand velocity for a given value of stimulation velocity (ϑ).

The visuotactile likelihood resulting from the normalized multiplication of the two unimodal Gaussians is a Gaussian distribution itself, with a variance (σ^2_{VT}) related to the unimodal variances through the following equation:

$$\frac{1}{\sigma^2_{VT}} = \frac{1}{\sigma^2_V} + \frac{1}{\sigma^2_T} \quad (2)$$

Therefore, *Eq. 2* implies that if the two sensory signals are optimally integrated, the visuotactile variance is smaller than the variance of either modality in isolation, thus leading to a sensitivity enhancement.

The MLE model and its predictions can easily be tested on the behavioral data of a multisensory discrimination experiment. It can be shown that the same relation presented in *Eq. 2* for the variance of the sensory likelihood does actually apply to the standard deviation (σ_Ψ) of the estimated cumulative-Gaussian psychometric curve (i.e., its discrimination threshold). In particular, in the present study, the predicted and observed visuotactile discrimination thresholds were compared to determine if the integration of vision and touch was optimal with regard to the discriminative sensitivity of the participants.

It should be noticed that in the present experimental context, the uncertainty related to the reference movement velocity estimation could account for a portion of the estimated discrimination threshold σ_Ψ. We will address this issue below.

A Bayesian model to account for the low-perceptual gain of movement illusions. In the present study, kinesthetic illusions of hand movements were induced while participants were aware that their hand was actually not moving. This prior knowledge was also supported by muscle proprioceptive feedback from their stationary wrist. The conflict between this static information and the moving tactile or visual information may account for the extremely low gain of the velocity illusions with respect to the actual velocity of the moving stimuli (Blanchard et al. 2013).

To account for the low gain of the unimodal and multimodal illusions, a more complex Bayesian model was elaborated including a zero-centered Gaussian likelihood accounting for muscle proprioceptive cues and a Gaussian prior distribution centered on zero as well. The combination of those two distributions is also a zero-centered Gaussian distribution. Therefore, to preserve the model parsimony, we will treat these distinct contributions as a single probability distribution and we will refer to it as "prior" throughout the present report.

The sensory likelihood and prior distributions were combined according to Bayes' rule to obtain the following posterior distribution:

$$P(\vartheta|\vartheta_i) \propto P(\vartheta_i|\vartheta) \times P(\vartheta) \quad (3)$$

where $P(\vartheta)$ is the prior probability distribution of hand velocity, $P(\vartheta_i \mid \vartheta)$ is the sensory Likelihood for modality i, and i is T, V, or VT.

The parameters (mean and variance) of the Bayesian Gaussian distributions are linked by the following relations:

$$\begin{cases} \dfrac{\mu_{post_i}}{\sigma^2_{post_i}} = \dfrac{\mu_i}{\sigma^2_i} + \dfrac{\mu_{prior}}{\sigma^2_{prior}} \\ \dfrac{1}{\sigma^2_{post_i}} = \dfrac{1}{\sigma^2_i} + \dfrac{1}{\sigma^2_{prior}} \end{cases} \quad (4)$$

where i is T, V, or VT, μ_{prior} equals 0°/s, σ^2_{prior} is the unknown variance of the prior (assumed to be constant throughout the different experimental conditions), μ_i is the mean of the likelihood, σ^2_i is the unknown variance of the likelihood, and μ_{post_i} and $\sigma^2_{post_i}$ are the mean and variance of the posterior distribution. In line with most Bayesian models, we assumed that the likelihood mean exactly matches the velocity stimulation ($\mu_i = \vartheta_i$), as it represents the first stage of (presumably unbiased) sensory encoding of global motion information. We also assumed that σ^2_i does not depend on velocity in the considered range. Although this last assumption is probably not true in general (e.g., Stocker and Simoncelli 2006), it seems to be a reasonable approximation for the relatively small range of stimulation velocities considered here.

Given all the above-mentioned assumptions, the estimated parameters of the psychometric function can be put in relation to the parameters of the hidden Bayesian distributions. A Bayesian ideal observer uses the information provided by the posterior distribution to formulate a perceptual judgment, such as the velocity discrimination in our study. As shown in Fig. 3, the proportion of judgments of the type "test faster than reference" is equal to the integral of the Posterior distribution over the interval (V_{ref}:$+\infty$).

Let us consider two values of the stimulation velocity that correspond to the critical parameters of the psychometric curve, namely, the PSE and the value at which $\Psi = 0.84$, which corresponds by definition to (PSE + σ_Ψ).

When the test velocity ϑ_i = PSE, the ideal observer perceives on average by definition a velocity equivalent to V_{ref}. Thus the mean (and most likely value) of the Posterior pistribution μ_{post} is equal to V_{ref}.

On the other hand, when the test velocity is ϑ_i = PSE + σ_Ψ, the integral under the posterior is 0.84, which, on the ground of the assumption of normality, implies that its mean μ_{post} is equal to (V_{ref} + σ_{post}).

By substituting these equalities in the system of *Eq. 4*, we obtained the expression of the variance of the three Bayesian distributions as a function of the parameters of the psychometric curve (PSE$_i$ and σ_i) and of V_{ref}:

$$\frac{1}{\sigma^2_i} = \frac{PSE_i}{V_{ref}} \times \frac{1}{\sigma^2_{\psi_i}} \quad (5)$$

$$\frac{1}{\sigma^2_{prior}} = \frac{PSE_i}{V_{ref}} \times \frac{1}{\sigma^2_{\psi_i}} \times \left(\frac{PSE_i}{V_{ref}} - 1\right) \quad (6)$$

$$\frac{1}{\sigma^2_{post}} = \frac{PSE^2_i}{V_{ref}} \times \frac{1}{\sigma^2_{\psi_i}} \quad (7)$$

Note that these equations hold for each type of stimulation (T, V, or VT). The variance of the prior distribution was thus estimated (through *Eq. 6*) for each of the unimodal conditions (V and T). Consistent with our assumption of a constant Gaussian prior noise across experimental conditions, we verified that σ_{prior} estimated by the "tactile" and "visual" equations (6) did not differ significantly ($P = 0.063$ by Student's paired t-test). We used the mean of the prior variance estimated from the visual and tactile psychometric parameters (*Eq. 6*) for the later steps (see also Fig. 4, *step 1*).

We then applied the MLE predictions for the estimate of the likelihood variance in the condition of visuotactile stimulation (*Eq. 2*) and then inverted *Eqs. 5–7*, relating the Bayesian to the psychometric parameters, to predict the bimodal point of subjective equality PSE_{VT} (Fig. 4, *step 2*):

$$PSE^{pred}_{VT} = V_{ref} \times \left(1 + \frac{\sigma^2_{VT}}{\sigma^2_{prior}}\right) \quad (8)$$

where both σ^2_{VT} and σ^2_{prior} can be expressed as functions of the unimodal psychometric parameters. For all participants, the predicted gain (G_{VT}) of the visuotactile illusion in the standard condition could finally be compared with the observed visuotactile gain.

Downloaded from http://jn.physiology.org/ by 10.220.33.1 on October 4, 2016

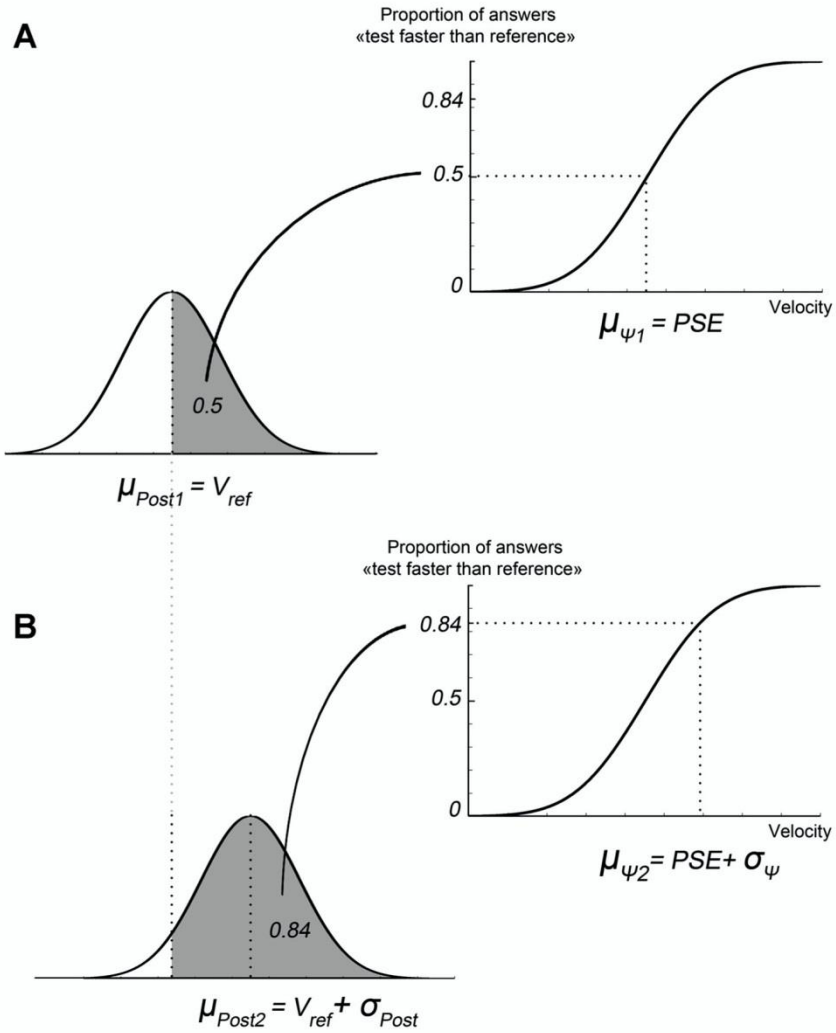


Fig. 3. Relationship between Bayesian and psychometric functions. *A* and *B*: the two different relevant conditions of stimulations (*1* and *2*) used to determine the discriminative threshold: the point of subjective equality (PSE; *A*) and the intensity leading to 84.13% of the "faster than the reference velocity" answer (*B*). V_{ref} is the velocity of the reference movement (5°/s). σ_{post}, μ_{post}, and μ_i are parameters of the Bayesian functions: the SD and mean of the posterior distribution and the mean of the likelihood function (assumed equal to the stimulation velocity), respectively. σ_{Ψ} and PSE are the psychophysical, measured parameters: the variance and mean of the psychometric function, respectively. The PSE is defined as the point of subjective equality, i.e., the stimulation intensity eliciting an illusory movement faster than the reference 50% of the time. These relations allow to estimate all the parameters of the hidden Bayesian functions as a function of the psychometric parameters (see *Models*).

As previously pointed out, the uncertainty related to the estimation of the reference movement velocity could account for a portion of the perceptual variability in our hand-velocity discrimination task, whatever the sensory stimulation. Therefore, we assessed its influence by including the individual variability of the reference movement reproduction (see METHODS) in the estimation of the global uncertainty for the velocity discrimination task. However, doing so increased the complexity of the model without improving the predictions or changing the core results. For the sake of parsimony, we will only briefly present the impact of this additional component of perceptual uncertainty on the predictions at the end of the RESULTS.

In addition, the same analysis was performed on perceptual responses elicited in the noisy condition, where covibration was applied onto antagonist wrist muscles to disturb static muscle proprioceptive feedback. The variance of the prior σ^2_{prior} in the noisy condition was estimated and G_{VT} was predicted.

The relative contribution of the prior in the final perception was also assessed by computing the relative weight of the prior with respect to the visual and tactile weights, as follows:

$$\omega_{\text{prior}} = \frac{\sigma_{\text{prior}}^{-2}}{\sigma_{\text{prior}}^{-2} + \sigma_{\text{T}}^{-2} + \sigma_{\text{V}}^{-2}}$$

The relative weights of the prior obtained in standard and noisy conditions were compared using a Student's paired *t*-test.

Finally, to test whether the model better fit the visuotactile performances in the noisy condition compared with the standard condition, the differences between predicted and observed gains in the two conditions were compared using a Student's paired *t*-test.

RESULTS

Discriminative Ability for Hand Movement Velocity Based on Visual and/or Tactile Inputs

As expected, for all participants included in the study, the counterclockwise rotation of the visual and/or tactile stimulation gave rise to an illusory sensation of rotation of their stimulated hand, which was always oriented in the opposite direction, i.e., clockwise. For each stimulation condition (T, V, and VT) randomly applied at six different velocities, participants reported whether the illusion was faster or slower than the 5°/s clockwise reference rotation they actively performed just before or just after the stimulation delivery. To compare the participants' performance in the velocity discrimination

Downloaded from http://jn.physiology.org/ by 10.220.33.1 on October 4, 2016

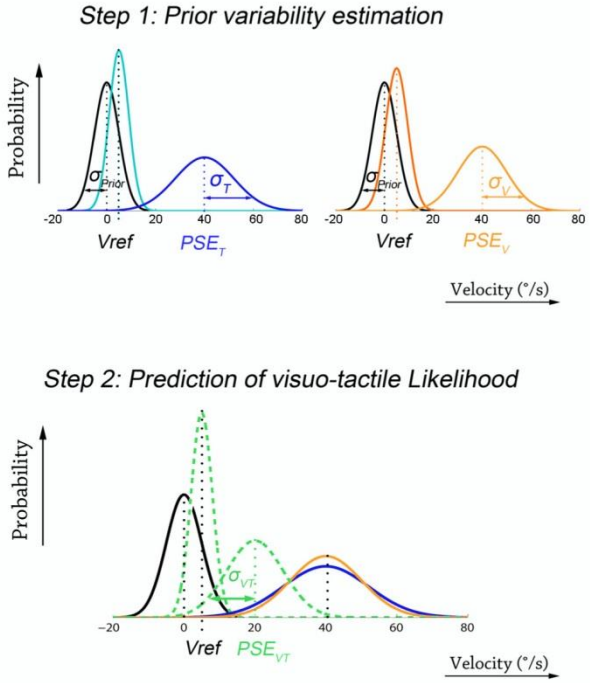


Fig. 4. Schematic representation of the key steps for predicting visuo-tactile gain on the basis of a prior-equipped Bayesian model. *Step 1*: prior variability estimation. The SD (σ_{prior}) of the prior distribution (black curve, centered on the null velocity) is estimated for each participant using (through *Eq. 6*) the psychometric parameters estimated in unimodal visual (orange curves) and tactile (blue curves) conditions. *Step 2*: prediction of the visuo-tactile gain. The expected PSE in the visuotactile stimulation (mean of the visuotactile likelihood depicted by the dashed green curve) is predicted on the basis of the estimate of the prior variance (*step 1*), the MLE-estimate for σ^2_{VT}, and *Eq. 7*. The visuotactile gain is simply derived from the PSE (see definition in METHODS).

task between tactile, visual, and visuotactile stimulation, the probability of perceiving the illusion as faster than the reference movement was fitted by a cumulative Gaussian function for the tested stimulus velocities to obtain three individual psychometric curves.

As shown in the examples in Fig. 5*A*, the participant experienced an illusory movement with a velocity close to the 5°/s reference when the tactile or the visual stimulation was rotating around 29.8 and 28.8°/s, respectively. The participant's ability to discriminate the velocity of his/her hand movement improved in the visuotactile condition compared with the unimodal conditions, as attested by an increased slope of the visuotactile psychometric curve. More precisely, the discrimination threshold σ (i.e., the increase in stimulation velocity required to induce an illusory movement faster than the reference movement in 84% of the trials with respect to 50% of the trials) was lower in the visuotactile condition (mean σ_{VT}: 6.02 ± 2.19°/s) than in the unimodal conditions (mean σ_T: 8.67 ± 3.6°/s and mean σ_V: 7.68 ± 3.5°/s). In other words, the decrease in the σ value reflected the fact that the velocity discrimination ability of this participant increased in the visuotactile condition.

These individual results were confirmed at the group level (Fig. 5*B*). Performances in velocity discrimination changed according to the stimulation condition [$F(2, 28) = 12.375$, $P = 0.00014$]. Mean σ decreased significantly in the visuotactile condition compared with the tactile ($P < 0.001$ by post hoc test) and visual conditions ($P = 0.0025$ by post hoc test). Discrimination thresholds for the velocity discrimination task did not significantly differ between the two unimodal conditions ($P = 0.58$).

To quantify the benefit resulting from visuotactile stimulation, the MSI was calculated individually for the σ values. This index (in %) reveals, for each participant, the enhancement (or depression) of the multisensory sensitivity over the best unisensory response (Stein et al. 2009). For eleven of thirteen participants, the multisensory response showed a positive benefit on the discriminative threshold σ. Quantitatively, visuotactile σ values for those 11 participants were lower than the lowest of the unimodal σ, with an MSI ranging between 3% and 40% (Fig. 5*C*). Only 2 of 15 participants did not show an improvement of their discriminative sensibility in the visuotactile condition.

As shown in Fig. 2, the MLE model predicted an improved discrimination performance in the multimodal condition. MLE-predicted visuotactile σ values were estimated for each participant on the basis of his/her performances in the two unimodal conditions. As shown in Fig. 5*D*, a comparison of these estimates with the experimental observations during the visuotactile condition showed that the data estimates did not differ significantly from the observed σ values ($P = 0.55$ by Student's paired *t*-test). Note that including the variability of the reference reproduction task in the model did not change the predictions of the discriminative thresholds in any appreciable way (0.9% of difference in the worst case).

A Low-Perceptual Gain for Movement Illusions

Standard condition. In the individual results shown in Fig. 6*A*, illusory movement was perceived at a velocity close to the 5°/s reference when the tactile or visual stimulation was rotating at about 29°/s, with a PSE estimated at 28.8 and 29.8°/s, respectively. When the two kinds of stimulation were combined, the velocity of the stimulation required to evoke an illusion close to the 5°/s reference dropped to 20.5°/s (Fig. 6*A*). The decrease in PSE reflected the fact that the participant perceived a faster illusory movement with combined visual and tactile stimulation compared with only one kind of stimulation. These results can also be expressed in terms of response gain, classically defined as the ratio between the perceived illusion velocity and the actual velocity of the stimulus (see METHODS). A value of 100% would indicate that the participant perceived a hand movement at the same velocity as the actual stimulation velocity. In our experimental paradigm, the gains of the illusions were always much lower than 100%. They were on average about 19.9% (±2.7% SD) and 18.4% (±2.9% SD) for the tactile and visual stimulation, respectively. During visuotactile stimulation, the gain significantly increased, up to 23.7% (±3.5% SD) compared with unimodal tactile ($P = 0.0004$ by post hoc test) and visual ($P < 0.0001$ by post hoc test) stimulations: illusion velocity got closer to the actual stimulation velocity in the visuotactile condition (Fig. 6*B*). A more detailed analysis showed that the multimodal gain increased for all participants except one (Fig. 6*C*). This increase was also attested by positive MSI values, ranging from 1% to 40% for 14 of 15 participants (mean MSI: 14 ± 13%).

Downloaded from http://jn.physiology.org/ by 10.220.33.1 on October 4, 2016

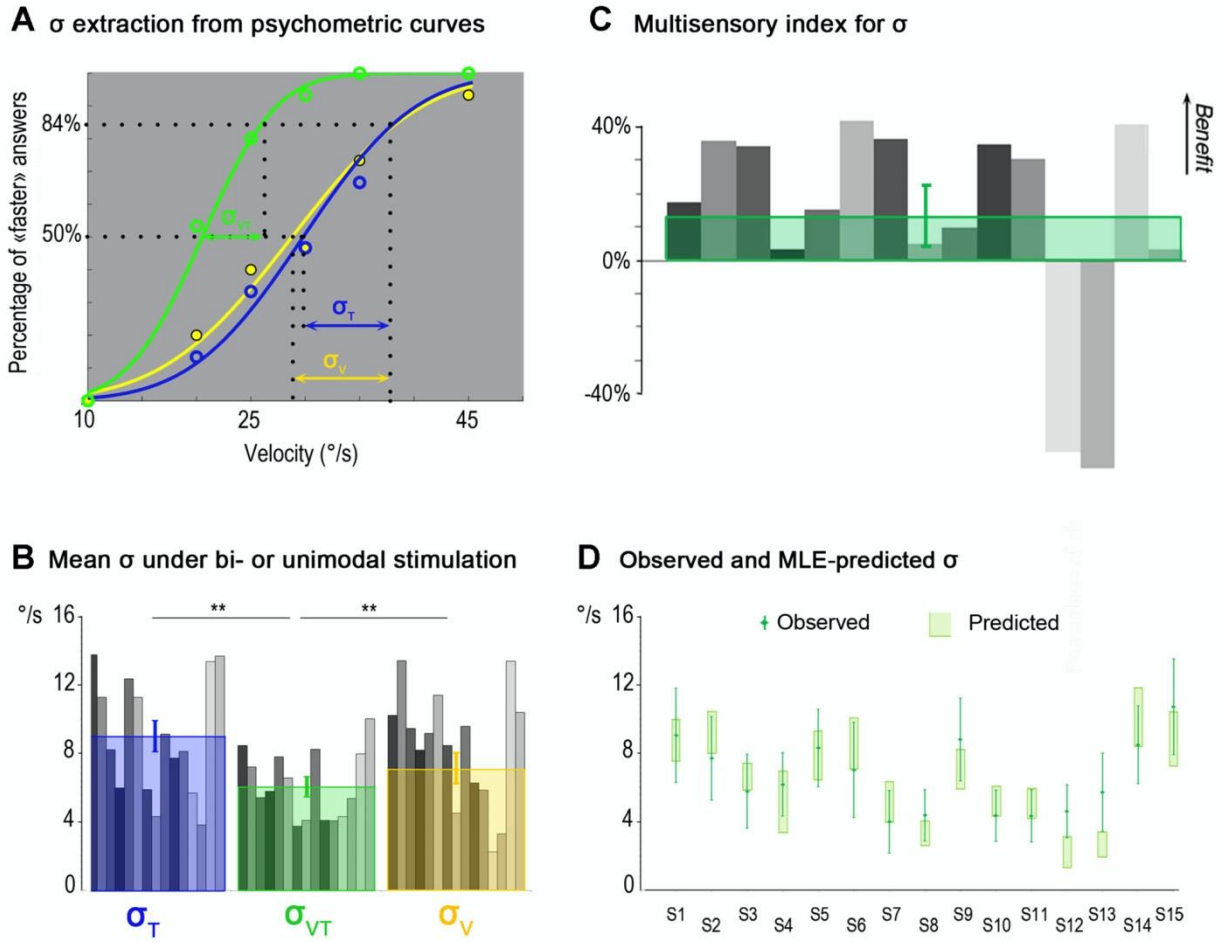


Fig. 5. Comparison of velocity discrimination thresholds during tactile, visual, and visuotactile stimulation. *A*: extraction of σ from psychometric curves. Psychometric curves of one representative participant obtained by fitting the probabilities of perceiving the illusion as faster than the reference movement with a cumulative Gaussian distribution for the tactile stimulation (T; blue curve), visual stimulation (V; yellow curve), and visuotactile stimulation (VT; green curve) are shown. The discrimination threshold (σ) is the difference between the stimulation velocities leading to the faster answer 84.13% of the times and 50% of the times, and it is inversely related to the slope of the psychometric function. *B*: mean σ in bi- or unimodal stimulation. Mean individual values of σ (gray bars) and mean ($\pm$SD) values of σ extracted from the whole population data ($N = 15$) for tactile (blue square), visual (yellow square), and visuotactile (green square) stimulation are shown. For the mean σ values, significant differences were found between the bimodal and each of the two unimodal conditions ($^*P < 0.05$; $^{**}P < 0.01$). *C*: multisensory index for σ. Individual (gray bars) and mean multisensory index (green square) for σ ($N = 15$ participants) are shown. Positive and negative values correspond, respectively, to a multisensory benefit or loss in the discrimination performance of the participants with respect to their most efficient unimodal performance. *D*: comparison between observed and MLE-predicted σ. A comparison between observed σ in visuotactile stimulation and σ predicted by the MLE model for the 15 participants (S1 to S15) is shown. The green diamonds correspond to the observed data, and error bars are SDs. No significant difference was found between predictions and observations of σ ($P = 0.55$; not significant). Light green rectangles represent 95% confidence intervals (CIs) computed using the following bootstrap procedure. Choice data were resampled across repetitions (with replacement) and refitted 1,000 times to create sample distributions of the threshold for each psychometric function and for the predicted visuotactile parameters. CIs were directly estimated from these bootstrap samples (percentile method).

To account for these low-perceptual gains, we then considered a more complex model than the MLE, including the influence of the "nonmoving hand information" a priori present in our experimental paradigm. Indeed, in addition to the omnipresent proprioceptive static cue, participants were always aware that their hands were not actually moving. By modeling the nonmoving hand information as a Gaussian distribution centered on zero, the variance of this prior was first estimated through the observed data obtained in the two unimodal conditions (Figs. 3 and 4, *step 1*). In line with our assumption that the prior distribution should be constant over the various sensory conditions, we found that the variance estimates based on each single sensory performance did not differ significantly ($P = 0.18$).

The visuotactile likelihood was then predicted by combining the estimated prior distribution with the estimated unisensory likelihoods (see Figs. 3 and 4, *step 2*).

This model predicted that the gain of the illusion in the visuotactile condition would improve compared with the unimodal conditions. However, the observed increase in gain was less than that predicted by the model (Fig. 6*D*). By taking into account the variability of the reference movement perception in the model, predictions were not improved (they became actually worse; in the worst case, discrepancies between observations and predictions of the gain went from 3.9% to 9.8%) but the discrepancy between data and model predictions did not qualitatively change,

Downloaded from http://jn.physiology.org/ by 10.220.33.1 on October 4, 2016

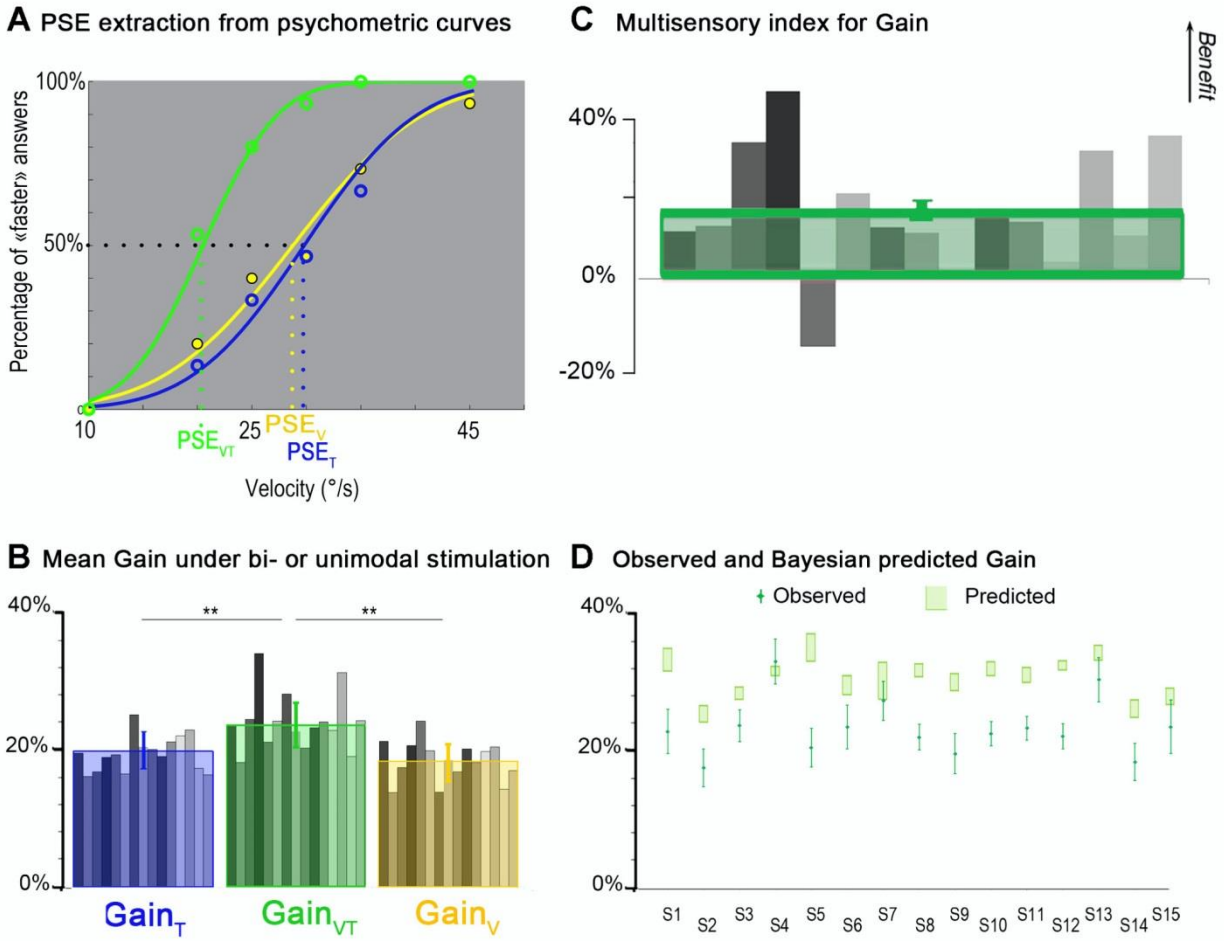


Fig. 6. Comparison of the gains of the perceptual responses during tactile, visual, and visuo-tactile stimulation. *A*: extraction of the PSE from psychometric curves. Psychometric curves of one participant obtained by fitting the probability of perceiving the illusion as "faster than the reference" movement with a cumulative Gaussian distribution for the tactile stimulation (T; blue curve), visual stimulation (V; yellow curve), and visuotactile stimulation (VT; green curve) is shown. The PSE corresponds to the stimulation velocity leading to the faster than the reference answer 50% of the time. *B*: mean gain in bi- or unimodal stimulation. Mean individual values of gain (gray bars) and mean (±SD) values of gain calculated as the ratio between V_{ref} and the actual velocity of the visual (yellow bars), tactile (blue bars), and visuotactile (green bars) stimulation at the PSE are shown. For the mean gain values, significant differences were found between the bimodal and each of the two unimodal conditions (*$P < 0.05$; **$P < 0.01$). *C*: multisensory index for gain. Individual (gray bars) and mean multisensory index (green square) of illusion gains ($N = 15$ participants) are shown. Positive and negative values correspond, respectively, to a multisensory increase or decrease in the gain of the perceptual illusions of the participants with respect to the best unimodal performance. *D*: comparison between observed and Bayesian-predicted gain. A comparison between observed gain in visuotactile stimulation and gain predicted by the Bayesian model with a zero-centered prior for the 15 participants (S1 to S15) is shown. The green diamonds correspond to the observed data, and error bars are SDs. The increase of the bimodal gain was predicted but overestimated by the model. Light green rectangles represent 95% CIs computed using the following bootstrap procedure. Choice data were resampled across repetitions (with replacement) and refitted 1,000 times to create sample distributions of the threshold for each psychometric function and for the predicted visuotactile parameters. The CIs were directly estimated from these bootstrap samples (percentile method).

highlighting in all cases an overestimation of the gain increase by the Bayesian complete model.

Noisy condition. To further explore the influence of the nonmoving hand cues in our paradigm, the same experiment was performed while muscle proprioception was disturbed by equivalent vibrations applied on antagonist wrist muscles involved in left-right hand movement: the right pollicis longus and carpi ulnaris extensor muscles. Applied on antagonist muscles with the same low frequency, mechanical vibration equally activates muscle spindle endings, masking natural muscle spindle afferents without giving rise to any relevant movement information (Calvin-Figuière et al. 1999; Roll et al. 1989). Before the beginning of each experimental session, we ensured that muscle covibration did not induce any movement sensation.

During covibration, all participants were still able to experience the illusory movement elicited by the tactile and/or visual stimulation. In the noisy condition, the stimulus velocity required for the illusory movement to reach a velocity close to the reference value was lower than that previously observed in the standard condition, where no vibration was applied. Two-way ANOVA showed that the gains of the perceptual illusions increased significantly in the noisy conditions compared with the standard conditions [main effect of condition: $F(1, 12) = 26.003$, $P = 0.00026$]. When the two noisy and standard conditions were confounded, the gain observed in the visuot-

Downloaded from http://jn.physiology.org/ by 10.220.33.1 on October 4, 2016

actile conditions was significantly higher than those observed in the tactile and visual conditions [$F(2, 24) = 25.37$, $P < 0.0001$; Fig. 7]. No significant interactions were found between the condition (noisy vs. standard) and stimulation (T, V, and VT) factors.

As in the previous standard experiment, we estimated the variance of the prior based on unimodal responses collected during covibration. With degraded muscle proprioceptive information, the influence of the nonmoving hand information modeled by the prior was supposed to be reduced in the noisy conditions. As expected, for the 13 participants tested, the relative weight of the prior (compared with the tactile and visual relative weight) was lower in the noisy experiment (0.89 ± 0.03) than in the standard experiment (0.95 ± 0.017, $P = 0.011$ by Student's paired t-test).

In addition, the predicted gains of the visuotactile responses were estimated on the basis of the unimodal and prior distributions obtained with concomitant covibration. Although the predicted gains were still higher than those observed experimentally, the discrepancy between data and model predictions was reduced in the noisy experiment with respect to the standard experiment ($P = 0.019$ by Student's paired t-test; see Fig. 8).

DISCUSSION

Optimal Visuotactile Integration in Velocity Discrimination of Self-Hand Movements

The present study shows that visual and tactile motion cues can be equivalently used by the central nervous system (CNS) to discriminate the velocity of self-hand movements. By combining both types of stimulation at the same velocity, one can assume that we generated congruent multisensory signals, as during actual hand movements. As expected, we observed a multimodal benefit provided by the combination of visual and tactile motion cues when participants evaluated the velocity of self-hand illusion rotation. This behavioral improvement was first of all attested by a better discrimination ability (a lower discrimination threshold) in the bimodal condition than in unimodal conditions.

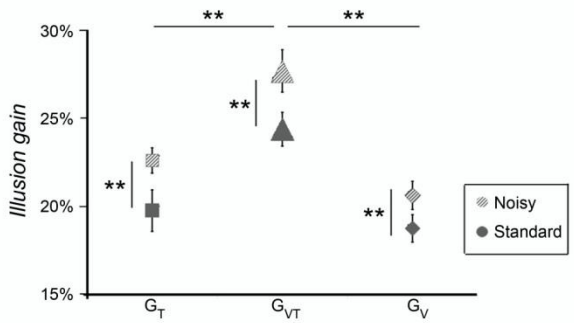


Fig. 7. Comparison of illusion gains between standard and noisy conditions. The mean gain (±SE) of the discrimination responses induced by tactile (T; squares), visual (V; diamonds), and visuotactile (VT; triangles) stimulation for the standard (gray) and noisy (hatched gray) conditions is shown. Note that illusion gains observed in the noisy conditions, in which muscle proprioception afferents were masked by an agoantagonist covibration, were significantly higher than those in the standard conditions whatever the stimulation (T, V, or VT). $*P < 0.05$; $**P < 0.01$.

The perceptual benefit of combined vision and touch had mainly been estimated when one has to assess properties of an external object, like its size (Ernst and Banks 2002) or its speed (Bensmaia et al. 2006; Gori et al. 2011). In those studies, as in the present study, the multimodal benefit was well predicted by the MLE principle, suggesting that vision and touch are combined in an optimal way when discriminating perceived self-hand velocity.

Moreover, participants' ability to discriminate the velocity of an illusory hand movement was equivalent when based on the rotation of either the tactile disk or the visual background with a discrimination threshold of about 8°/s for both conditions. This is consistent with the study by Gori et al. (2011) showing equal sensitivities to discriminate the velocity of external motion signals of tactile or visual origin. One can thus hypothesize that common inferential processes take place in situations of visuotactile integration in the context of velocity discrimination, whether the perceived object is the self or an external object.

Influence of the Nonmoving Hand Prior in the Low-Perceptual Gain of Movement Illusions

A strong difference emerges for the absolute estimation of the velocity depending on whether visual and tactile motion signals are related to an external object or to self-body. Whereas velocity estimation of a tactile stream on a fingertip is close to the actual velocity of the moving object (Bensmaia et al. 2006), velocity of the perceived self-hand movement in the present experiment was drastically underestimated with a perceived movement speed always lower than 30% of the actual visual or tactile stimulation velocity. One plausible explanation is that since proprioceptive afferents from participants' wrist muscles informed the CNS that the hand was not actually moving, the sensory conflict might have resulted in a slower perception of hand rotation. To account for this unavoidable proprioceptive feedback together with the fact that participants knew that their hand was actually not moving, we developed a Bayesian model including a prior term defined as the product of two Gaussian distributions (the proprioceptive static sensory likelihood and the cognitive prior) centered on zero. We postulated that, when visual or tactile stimulation was applied, the final perception of illusory hand movement resulted from the combination of the visual, tactile, or visuotactile motion cues with this zero-centered prior. Our parameter-free Bayesian model successfully predicted a gain increase in visuotactile illusions compared with unimodal illusions. In the Bayesian framework, this effect is explained by the stronger weight of the sensory information when two modalities are optimally combined and hence reliability is increased. In a self-angular displacement estimation task, Jürgens and Becker (2006) had postulated a prior favoring a particular rotation speed to account for the velocity-dependent bias observed in the participants' judgments. Although that study did not test a quantitative prediction on the observed bias reduction in multisensory stimulation, the authors' conclusions are consistent with ours and point to a probabilistic integration of sensory representations with a prior knowledge as postulated by Bayes theory. However, the observed gain increase in the present experiment did not match the predicted values, which were overestimated. We discuss some possible explanations below.

Downloaded from http://jn.physiology.org/ by 10.220.33.1 on October 4, 2016

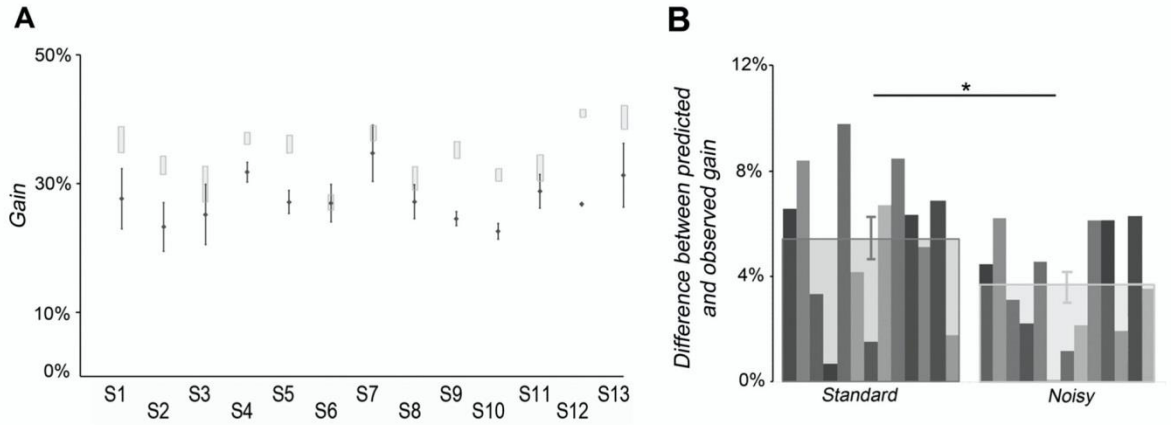


Fig. 8. Comparison of the Bayesian predictions for the standard and noisy conditions. *A*: Bayesian prediction versus observation in the noisy condition. A comparison between observed gains in visuotactile stimulation and gains predicted by the Bayesian model in the noisy condition for the 13 participants (S1 to S13) is shown. The dots correspond to individual observed data, and error bars are SDs. 95% CIs were computed using the following bootstrap procedure. Choice data were resampled across repetitions (with replacement) and refitted 1,000 times to create sample distributions of the threshold for each psychometric function and for the predicted visuotactile parameters. The CIs were directly estimated from these bootstrap samples (percentile method). Increase of the visuotactile gain was better predicted than in the standard condition but remained overestimated by the model. *B*: difference between predicted and observed gain. The quantitative difference between model predictions and empirically obtained values of visuotactile gain was significantly smaller in the noisy condition compared with the standard condition ($P < 0.05$).

Suboptimal Multisensory Integration: Insights Into the Underlying Mechanisms

Deviations from optimal integration predictions have already been reported in cases of sensory conflicts, when sensory information is strongly noncoherent across different modalities. Suboptimal cue weights have been reported in conflictual situations where visual and vestibular inputs are manipulated to give incongruent spatial information relative to passively imposed body rotations (Prsa et al. 2012). In the latter case, participants overweighted the visual cues to discriminate the angle of imposed rotations. Conversely, vestibular cues were found excessively preponderant to visual cues in a heading perception task (Fetsch et al. 2009).

In the present experiment, several explanations may account for the suboptimal benefit on the perceptual gain for visuotactile stimulation.

First, it has been shown that in case of extreme conflict, integration can be prevented, favoring segregation of the multisensory information (Bresciani et al. 2004; Körding et al. 2007; Roach et al 2006; van Dam et al. 2014). Accordingly, causal inference models predict a variable degree of multisensory integration according to the probability of the incoming signals to be causally related to a common origin in the world (Körding et al. 2007). In the present study, one can speculate that, if the statistical inference process assigns high weight to a single cause (proprioception, vision and touch all originating from the same true source), then one would indeed find a strengthening of the illusion when a second moving cue is added to the first one. On the other hand, having two moving sensory cues instead of one may increase the conflict between static and movement information, thus leading to a lower weight for the common origin hypothesis. In the latter case, this conflict increase may have degraded multisensory integration and may then have led the participants to partly attribute the visual and tactile motion cues to a different origin in the environment rather than their own body. However, a change in causal attribution does not seem to fully explain the present results since it is not consistent with the observation of an increased (although suboptimal) gain in the visuotactile condition and also the fact that all participants reported more salient illusory hand movements in bimodal compared with unimodal conditions. Finally, segregation is more likely to occur for large discrepancies between cues. Therefore, future studies should be conducted to test whether increasing the conflict between static and motion information (using higher velocity stimulation) results in a greater deviation from optimality.

Regardless of the conflict between static and motion cues, a second explanation for the overestimation of the bimodal gain improvement can be considered. One can speculate that there is an illusory percept that is being used for a behavioral report and simultaneously a nonreported judgment of background motion and those may interact. In this context, combining visual and tactile cues leads to a decrease in the variability of the velocity estimate, both for self-body movements (as suggested by our psychophysical results) and for external object motions (Gori et al. 2011). As a consequence, if participants have a more coherent percept of the rotation of the environment under their hand, this should in turn facilitate the attribution of the movement to the environment rather than to the hand during the bimodal condition compared with the unimodal conditions and finally result in suboptimal performances compared with Bayesian predictions. Nevertheless, this argument alone fails to explain the observed improvement of gain predictions in the noisy condition. Indeed, muscle proprioceptive noise should not have affected the way external object motion was perceived.

Finally, taking into account the crucial role of muscle proprioception in kinesthesia, the suboptimality in the present study can be interpreted as a weighting bias in favor of this modality. Biases toward one sensory cue in multisensory conflicting situations that cannot be explained by a Bayesian weighting process can rather be attributed to a recalibration

Downloaded from http://jn.physiology.org/ by 10.220.33.1 on October 4, 2016

mechanism (Adams et al. 2001; Block and Bastian 2011; Prsa et al. 2012 Wozny and Shams 2011). To solve the discrepancy between two sensory estimates, the brain may choose to realign all the sensory estimates with respect to the most appropriate one. This interpretation is consistent with the appropriateness principle (Welch et al. 1980): discrepancies between senses tend to be resolved in favor of the modality not only generally more reliable but also more appropriate to the task at hand. Recently, Block and Bastian (2011) demonstrated that the weighting and realigning strategies are two independent processes that might occur in conjunction.

In the present experiment, the conflict increase between static and movement information may lead to an apparent suboptimal estimation of the illusion velocity due to a recalibration of the visuotactile estimation with respect to the static proprioceptive information. Indeed, the CNS may rely more on less ambiguous information, which is muscle proprioceptive information, rather than on visual or tactile information, which can both relate to either self-body or environmental changes. Such a recalibration mechanism could thus explain why the perceptual benefit of the bimodal situation was lower than predicted.

To test this hypothesis, we degraded muscle proprioceptive signals to reduce the reliability of the static information. Natural messages from muscle spindles were masked thanks to a concomitant vibration applied onto the wrist antagonist muscles (Roll et al. 1989). Such vibration efficiently degraded the information of hand immobility: the velocity required to give rise to an illusory movement with a velocity close to the reference value was lower than previously observed in the standard condition (with no vibration). In other words, the same visual or tactile stimulation gave rise to faster illusory movements when muscle proprioception was masked by the vibration. Using the mirror paradigm, Guerraz et al. (2012) consistently reported that the illusory movement sensation of one arm evoked by the reflection on a mirror of the contralateral moving arm increased with a proprioceptive masking of the arm subjected to kinesthetic illusion.

As expected, the proprioceptive noise enabled our model to better fit the observed illusion gains. However, the model predictions still overestimated the visuotactile benefit on gain, suggesting that attenuating muscle proprioceptive feedback was not sufficient. This quantitative discrepancy may be due to incomplete masking of proprioceptive afferents through our noninvasive stimulation. In addition, static information cannot be completely cancelled, since the participants were always aware that no actual hand movement was occurring during the experiment. This cognitive component might have pushed toward a sensory realignment in conjunction with a greater muscular proprioception reweighting in the visuotactile estimation of illusory hand movements.

Physiological Evidence for Visuotactile Integration and Bayesian Inferences

A large number of studies performed in animals and humans have recently provided compelling evidence for the neural substrates of multisensory integrative processing, including in the early stages of sensory information processing (for reviews, see Cappe et al. 2009; Klemen and Chambers 2012). Bimodal neurons sensitive to both visual and tactile stimuli applied on the hand have been found in the premotor and parietal areas of the monkey (Graziano and Gross 1998; Grefkes and Fink 2005) when spatially congruent stimuli from different origins are simultaneously presented to the animal. Neuroimaging studies further support that heteromodal brain regions are specifically activated in the presence of different sensory inputs (Calvert 2001; Downar et al. 2000; Gentile et al. 2011; Kavounoudias et al. 2008; Macaluso and Driver 2001). By applying coincident visual and tactile stimuli on human hands, Gentile et al. (2011) used fMRI to show the involvement of the premotor cortex and intraparietal sulcus in visuotactile integration processing, supporting observations previously reported in monkeys. More generally, the inferior parietal cortex has been found to subserve visuotactile integrative processing for object motion coding in peripersonal space (Bremmer et al. 2001; Grefkes and Fink 2005) as well as for coding self-body awareness (Kammers et al. 2009; Tsakiris 2010).

Interestingly, direct or indirect interactions between primary sensory areas have been recently evidenced (Cappe et al. 2009; Ghazanfar and Schroeder 2006). Recently, using an elegant design inspired by the Bayesian framework, Helbig et al. (2012) showed that during a task of shape identification, activation of the primary somatosensory cortex can be modulated by the reliability of visual information within congruent visuotactile inputs. The more reliable the visual information, the less activity in S1 increased.

Meanwhile, computational modeling approaches have demonstrated that a simple linear summation of neural population activity may account for optimal Bayesian computations (Fetsch et al. 2013; Knill and Pouget 2004; Ma et al. 2006). By recording single neurones sensitive to both vestibular and visual stimuli within the dorsal medial superior temporal area (MSTd) in monkeys, a brain region activated during self-body motion, Morgan et al. (2008) provided evidence for the neural basis of Bayesian computations in kinesthesia. During the presentation of multisensory stimulation, MSTd neurones displayed responses that were well fit by a weighted linear sum of vestibular and visual unimodal responses.

Taken together, these observations support the assumption that the level of activation of primary sensory regions may reflect the relative weight of the sensory cues and that the perceptual enhancement due to convergent multisensory information might be achieved through a multistage integration processing involving dedicated heteromodal brain regions as well as direct interactions between primary sensory areas. Although the cerebral networks responsible for visuotactile integration involved in self-body movement perception remain to be identified, neural recordings from visuovestibular cortical regions support the assumption of a Bayesian-like multisensory integration at the cortical level, bridging the gap between neurophysiological, computational, and behavioral approaches.

Conclusions

The present findings show, for the first time, that kinesthetic information from visual and tactile origins is optimally integrated to improve speed discriminative ability for self-hand movement perception. In addition, by inducing illusory movement sensations, we created an artificial conflict between static muscle proprioceptive information and moving tactile and/or visual information. Such sensory conflict might explain the

Downloaded from http://jn.physiology.org/ by 10.220.33.1 on October 4, 2016

low-perceptual gains of the observed illusions, as attested by the increase in illusion gain when muscle proprioception was masked. However, we observed an overweighting in favor of the nonmoving hand cues that cannot be fully predicted by a Bayesian optimal weighting process including a prior favoring hand immobility. An additional recalibration strategy favoring the less ambiguous information in conflictual situations might explain such bias toward the static proprioceptive cues that are omnipresent and play a crucial rule for kinesthesia.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors are thankful to Laurent Perrinet for insightful theoretical contributions on earlier versions of the manuscript and Isabelle Virard and Rochelle Ackerley for critical remarks and for revising the English manuscript. The authors also thank Ali Gharbi for technical assistance.

GRANTS

This work was supported by Agence Nationale de la Recherche Grant ANR12-JSH2-0005-01.

DISCLOSURES

No conflicts of interest, financial or otherwise, are declared by the author(s).

AUTHOR CONTRIBUTIONS

M.C., C.B., M.G., A.M., and A.K. conception and design of research; M.C. and C.B. performed experiments; M.C. analyzed data; M.C., C.B., A.M., and A.K. interpreted results of experiments; M.C. prepared figures; M.C., A.M., and A.K. drafted manuscript; M.C., C.B., M.G., A.M., and A.K. edited and revised manuscript; M.C., C.B., M.G., A.M., and A.K. approved final version of manuscript.

REFERENCES

Adams WJ, Banks MS, van Ee R. Adaptation to three-dimensional distortions in human vision. *Nat Neurosci* 4: 1063–1064, 2001.

Alais D, Burr D. The ventriloquist effect results from near-optimal bimodal integration. *Curr Biol* 14: 257–262, 2004.

Bensmaia SJ, Killebrew JH, Craig JC. Influence of visual motion on tactile motion perception. *J Neurophysiol* 96: 1625–1637, 2006.

Blanchard C, Roll R, Roll JP, Kavounoudias A. Combined contribution of tactile and proprioceptive feedback to hand movement perception. *Brain Res* 1382: 219–229, 2011.

Blanchard C, Roll R, Roll JP, Kavounoudias A. Differential contributions of vision, touch and muscle proprioception to the coding of hand movements. *PLos One* 8: e62475, 2013.

Block HJ, Bastian AJ. Sensory weighting and realignment: independent compensatory processes. *J Neurophysiol* 106: 59–70, 2011.

Brandt T, Dichgans J. Circular vection, visually induced pseudocoriolis effects, optokinetic afternystagmus–comparative study of subjective and objective optokinetic aftereffects. *Albrecht Von Graefes Arch Klin Exp Ophthalmol* 184: 42–57, 1972.

Bremmer F, Schlack A, Shah NJ, Zafiris O, Kubischik M, Hoffmann KP, Zilles K, Fink GR. Polymodal motion processing in posterior parietal and promotor cortex: a human fMRI study strongly implies equivalencies between humans and monkeys. *Neuron* 29: 287–296, 2001.

Bresciani JP, Ernst MO, Drewing K, Bouyer G, Maury V, Kheddar A. Feeling what you hear: auditory signals can modulate tactile tap perception. *Exp Brain Res* 162: 172–180, 2004.

Breugnot C, Bueno MA, Renner M, Ribot-Ciscar E, Aimonetti JM, Roll JP. Mechanical discrimination of hairy fabrics from neurosensorial criteria. *Text Res J* 76: 835–846, 2006.

Calvert GA. Crossmodal processing in the human brain: Insights from functional neuroimaging studies. *Cereb Cortex* 11: 1110–1123, 2001.

Calvin-Figuière S, Romaiguère P, Gilhodes JC, Roll JP. Antagonist motor responses correlate with kinesthetic illusions induced by tendon vibration. *Exp Brain Res* 124: 342–350, 1999.

Cappe C, Rouiller EM, Barone P. Multisensory anatomical pathways. *Hear Res* 258: 28–36, 2009.

Clemens IA, Vrijer MD, Selen LP, Gisbergen JA, Medendorp WP. Multisensory processing in spatial orientation: an inverse probabilistic approach. *J Neurosci* 31: 5365–5377, 2011.

Diener HC, Dichgans J, Guschlbauer B, Mau H. The significance of proprioception on postural stabilization as assessed by ischemia. *Brain Res* 296: 103–109, 1984.

Dokka K, Kenyon RV, Keshner EA, Kording KP. Self versus environment motion in postural control. *Plos Comput Biol* 6: e1000680, 2010.

Downar J, Crawley AP, Mikulis DJ, Davis KD. A multimodal cortical network for the detection of changes in the sensory environment. *Nat Neurosci* 3: 277–283, 2000.

Ernst MO, Banks MS. Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature* 415: 429–433, 2002.

Fetsch CR, Turner AH, DeAngelis GC, Angelaki DE. Dynamic reweighting of visual and vestibular cues during self-motion perception. *J Neurosci* 29: 15601–15612, 2009.

Fetsch CR, DeAngelis GC, Angelaki DE. Bridging the gap between theories of sensory cue integration and the physiology of multisensory neurons. *Nat Rev Neurosci* 14: 429–442, 2013.

Gentile G, Petkova VI, Ehrsson HH. Integration of visual and tactile signals from the hand in the human brain: an fMRI study. *J Neurophysiol* 105: 910–922, 2011.

Ghazanfar AA, Schroeder CE. Is neocortex essentially multisensory? *Trends Cogn Sci* 10: 278–285, 2006.

Gingras G, Rowland BA, Stein BE. The differing impact of multisensory and unisensory integration on behavior. *J Neurosci* 29: 4897–4902, 2009.

Gori M, Mazzilli G, Sandini G, Burr D. Cross-sensory facilitation reveals neural interactions between visual and tactile motion in humans. *Percept Sci* 2: 55, 2011.

Graziano MSA, Gross CG. Spatial maps for the control of movement. *Curr Opin Neurobiol* 8: 195–201, 1998.

Grefkes C, Fink GR. The functional organization of the intraparietal sulcus in humans and monkeys. *J Anat* 207: 3–17, 2005.

Guerraz M, Bronstein AM. Mechanisms underlying visually induced body sway. *Neurosci Lett* 443: 12–16, 2008.

Guerraz M, Provost S, Narison R, Brugnon A, Virolle S, Bresciani JP. Integration of visual and proprioceptive afferents in kinesthesia. *Neuroscience* 223: 258–268, 2012.

Helbig HB, Ernst MO, Ricciardi E, Pietrini P, Thielscher A, Mayer KM, Schultz J, Noppeney U. The neural mechanisms of reliability weighted integration of shape information from vision and touch. *Neuroimage* 60: 1063–1072, 2012.

Jürgens R, Becker W. Perception of angular displacement without landmarks: evidence for Bayesian fusion of vestibular, optokinetic, podokinesthetic, and cognitive information. *Exp Brain Res* 174: 528–543, 2006.

Kammers MP, Verhagen L, Dijkerman HC, Hogendoorn H, De Vignemont F, Schutter DJ. Is this hand for real? Attenuation of the rubber hand illusion by transcranial magnetic stimulation over the inferior parietal lobule. *J Cogn Neurosci* 21: 1311–1320, 2009.

Kavounoudias A, Roll JP, Anton JL, Nazarian B, Roth M, Roll R. Proprio-tactile integration for kinesthetic perception: an fMRI study. *Neuropsychologia* 46: 567–575, 2008.

Klemen J, Chambers CD. Current perspectives and methods in studying neural mechanisms of multisensory interactions. *Neurosci Biobehav Rev* 36: 111–133, 2012.

Knill DC, Pouget A. The Bayesian brain: the role of uncertainty in neural coding and computation. *Trends Neurosci* 27: 712–719, 2004.

Körding KP, Beierholm U, Ma WJ, Quartz S, Tenenbaum JB, Shams L. Causal inference in multisensory perception. *PLos One* 2: e943, 2007.

Landy MS, Banks MS, Knill DC. Ideal-observer models of cue integration. In: *Sensory Cue Integration*, edited by Trommershauser J, Kording K, Landy MS. Oxford, UK: Oxford Univ. Press, 2011, p. 5–29.

Laurens J, Droulez J. Bayesian processing of vestibular information. *Biol Cybern* 96: 389–404, 2006.

Ma WJ, Beck JM, Latham PE, Pouget A. Bayesian inference with probabilistic population codes. *Nat Neurosci* 9: 1432–1438, 2006.

Macaluso E, Driver J. Spatial attention and crossmodal interactions between vision and touch. *Neuropsychologia* 39: 1304–1316, 2001.

McCloskey D. Kinesthetic sensibility. *Physiol Rev* 58: 763–820, 1978.

Montagnini A, Mamassian P, Perrinet L, Castet E, Masson GS. Bayesian modeling of dynamic motion integration. *J Physiol* 101: 64–77, 2007.

Downloaded from http://jn.physiology.org/ by 10.220.33.1 on October 4, 2016

Morgan ML, DeAngelis GC, Angelaki DE. Multisensory integration in macaque visual cortex depends on cue reliability. *Neuron* 59: 662–673, 2008.

Proske U, Gandevia SC. The proprioceptive senses: their roles in signaling body shape, body position and movement, and muscle force. *Physiol Rev* 92: 1651–1697, 2012.

Prsa M, Gale S, Blanke O. Self-motion leads to mandatory cue fusion across sensory modalities. *J Neurophysiol* 108: 2282–2291, 2012.

Reuschel J, Drewing K, Henriques DY, Rösler F, Fiehler K. Optimal integration of visual and proprioceptive movement information for the perception of trajectory geometry. *Exp Brain Res* 201: 853–862, 2009.

Roach NW, Heron J, McGraw PV. Resolving multisensory conflict: a strategy for balancing the costs and benefits of audio-visual integration. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 273: 2159–2168, 2006.

Roll J, Vedel J, Ribot E. Alteration of proprioceptive messages induced by tendon vibration in man-a microneurographic study. *Exp Brain Res* 76: 213–222, 1989.

Roll J, Gilhodes J, Roll R, Velay J. Contribution of skeletal and extraocular proprioception to kinesthetic representation. *Atten Perform* 13: 549–566, 1990.

Sober SJ, Sabes PN. Multisensory integration during motor planning. *J Neurosci* 23: 6982–6992, 2003.

Sober SJ, Sabes PN. Flexible strategies for sensory integration during motor planning. *Nat Neurosci* 8: 490–497, 2005.

Stein BE, Stanford TR, Ramachandran R, Perrault TJ, Rowland BA. Challenges in quantifying multisensory integration: alternative criteria, models, and inverse effectiveness. *Exp Brain Res* 198: 113–126, 2009.

Stocker AA, Simoncelli EP. Noise characteristics and prior expectations in human visual speed perception. *Nat Neurosci* 9: 578–585, 2006.

Tagliabue M, McIntyre J. When kinesthesia becomes visual: a theoretical justification for executing motor tasks in visual space. *PLos One* 8: e68438, 2013.

Tsakiris M. My body in the brain: a neurocognitive model of body-ownership. *Neuropsychologia* 48: 703–712, 2010.

van Beers RJ, Wolpert DM, Haggard P. When feeling is more important than seeing in sensorimotor adaptation. *Curr Biol* 12: 834–837, 2002.

van Dam LC, Parise CV, Ernst MO. Modeling multisensory integration. In: *Sensory Integration and the Unity of Consciousness*, edited by Bennett D, Hill C. Cambridge, MA: MIT Press, 2014, p. 209–229.

Vidal M, Bülthoff HH. Storing upright turns: how visual and vestibular cues interact during the encoding and recalling process. *Exp Brain Res* 200: 37–49, 2009.

Weiss Y, Simoncelli EP, Adelson EH. Motion illusions as optimal percepts. *Nat Neurosci* 5: 598–604, 2002.

Welch R, Warren D, With R, Wait J. Visual capture-the effects of compellingness and the assumption of unity. *Bull Psychon Soc* 16: 168, 1980.

Wichmann FA, Hill NJ. The psychometric function: II. Bootstrap-based confidence intervals and sampling. *Percept Psychophys* 63: 1314–1329, 2001.

Wozny DR, Beierholm UR, Shams L. Human trimodal perception follows optimal statistical inference. *J Vis* 8: 24, 2008.

Wozny DR, Shams L. Computational characterization of visually induced auditory spatial adaptation. *Front Integr Neurosci* 5: 75, 2011.

Downloaded from http://jn.physiology.org/ by 10.220.33.1 on October 4, 2016

PARTIE EXPERIMENTALE III

INTEGRATION MULTISENSORIELLE ET VIEILLISSEMENT

Est-ce que nous utilisons nos sens différemment lorsque nous vieillissons et que nos systèmes sensoriels se détériorent progressivement ? Et en quoi cela impacte-t-il notre façon de les intégrer ?

Ces questions concernent n'importe quel domaine perceptif mais deviennent d'autant plus cruciales lorsque l'on s'intéresse au corps propre. En effet, pour préserver l'intégrité de notre corps, il est vital que nous puissions avoir une perception relativement fiable de nos positions et de nos mouvements dans l'espace. Nombreuses sont les études qui ont mis en lien la forte prévalence des chutes chez la personne âgée et l'appauvrissement de la qualité d'un retour sensoriel donné (Anacker & Difabio, 1992; Manchester, Woollacott, Zederbauer-Hylton, & Marin, 1989; Richardson & AshtonMiller, 1996; Tideiksaar, 1990; Tinetti, 2003). De plus, la maîtrise et une bonne perception des membres supérieurs, bras, poignet, main, permet aux personnes âgées de conserver une meilleure autonomie dans les activités de la vie quotidienne (Ostwald, Snowdon, Rysavy, Keenan, & Kane, 1989; Williams & Williams, 1982). En lien avec ces enjeux sociétaux, une partie de ce travail de thèse porte sur le lien entre vieillissement et kinesthésie, et notamment sur la question de l'importance relative de la proprioception musculaire par rapport au tact et à la vision lors de l'évaluation des mouvements de nos membres et de l'intégration de ces différentes entrées. Evidemment, avant de considérer directement cette problématique, il convient d'aborder succinctement les effets du vieillissement sur chacune de ces modalités sensorielles considérées de manière isolée.

Physiologie du vieillissement – Encart n°1 : Proprioception musculaire

A la source de l'information proprioceptive, les fuseaux neuromusculaires sont atteints au cours du vieillissement (Swash & Fow, 1972 : Etude post mortem chez l'Homme de l'innervation et de la structure des fuseaux neuromusculaires). Un épaississement de la capsule des fuseaux apparait (augmentation du nombre de fibres de collagènes et des fibres lamellaires, les septa séparant les fibres musculaires intrafusales sont également épaissis). Une légère baisse du nombre de fibres intrafusales est observée, et l'arrangement même des myofibrilles se trouve parfois perturbé. Le nombre de fibres musculaires intrafusales dites à chaîne (en opposition aux chaînes en sac) semble diminué. Au niveau moléculaire, les patterns d'expression des chaînes lourdes de myosine sont modifiés ; la composante tissulaire des fuseaux est donc visiblement atteinte lors du vieillissement (Liu et al., 2005). Concernant la composante nerveuse de ces fuseaux, chez l'individu âgé, de légères modifications de la structure de l'innervation sont observées (expansions en « bulbe » au niveau de la terminaison des axones myélinisés qui vont doubler le diamètre axonal). Cependant, le pattern général d'innervation des fuseaux neuromusculaires ne semble pas significativement modifié. Enfin, dans certains muscles, une diminution du diamètre global des fuseaux semble apparaitre progressivement avec l'âge (Kararizou et al., 2005).

Concernant la transmission des messages afférents d'origine proprioceptive musculaire, la sensibilité dynamique des terminaisons primaires est diminuée chez le rat âgé (cela pourrait venir d'une altération mécanique –augmentation de la quantité de collagène et rigidité de la capsule- et/ou d'un dérèglement au niveau ionique). De plus, la conduction des pulses nerveux est ralentie (potentiellement dû à des dégénérescences au niveau des axones et de la gaine de myéline) (Miwa et al., 1995 : Etude de l'évolution avec l'âge de la sensibilité dynamique et statique des afférences primaires en réponse à un étirement chez le rats anesthésié). Pour les auteurs, cela tend à montrer non seulement un déficit du fuseau neuromusculaire mais également du traitement des informations sensorielles au niveau central à mettre en lien avec le vieillissement chez l'Homme. On peut alors supposer que cela impacte la capacité des individus âgés à percevoir leurs mouvements, notamment passifs.

Enfin au niveau cérébral, on note une diminution de la taille du cerveau à partir de 60/65 ans (en moyenne 6% de réduction à 80 ans) (Haug & Eggers, 1991 : étude basée sur des procédures morphométriques chez l'Homme.). Au niveau cellulaire, la taille du corps des neurones (péricaryon) diminue et ce notamment dans les cortex pariétaux et occipitaux, cortex primordiaux impliqués dans le traitement sensoriel. Quiton et collaborateurs, en 2007, ont quant à eux mis en évidence une baisse de proportion de matière grise dans le cortex somesthésique primaire (S1).

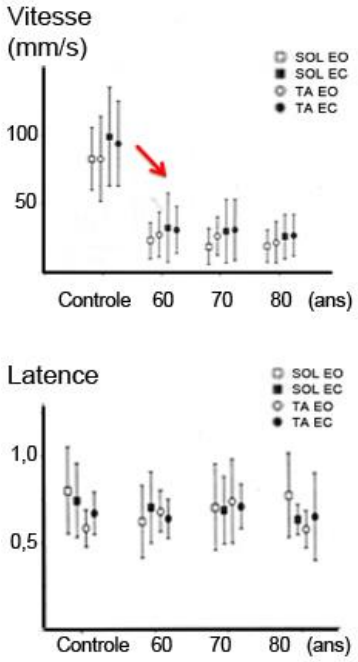
Dysfonctionnements sensoriels liés à l'âge

I. Proprioception musculaire

Avec l'âge, le déclin progressif de la fonction proprioceptive se fait ressentir à différents niveaux et va, entre autre, affecter la façon dont nous percevons nos membres, leurs positions mais aussi leurs mouvements. Perception statique (statesthésie) et dynamique (kinesthésie) sont toutes deux atteintes. Enormément d'études se sont attelées à quantifier cette baisse de sensibilité pour chaque segment corporel : la cheville (Abrahámová, Mancini, Hlavačka, & Chiari, 2009; Madhavan & Shields, 2005; Thelen, Brockmiller, Ashton-Miller, Schultz, & Alexander, 1998), le genou (Barrack, Skinner, Cook, & Haddad, 1983; Bullock-Saxton, Wong, & Hogan, n.d.; Kaplan, Nixon, Reitz, Rindfleish, & Tucker, 1985; Pai, Rymer, Chang, & Sharma, 1997; Skinner, Barrack, & Cook, 1984), la hanche (Pickard, Sullivan, Allison, & Singer, 2003), les orteils et les doigts (Ferrell, Crighton, & Sturrock, 1992; Lord & Ward, 1994), le membre supérieur (Adamo, Martin, & Brown, 2007), le cou (Patel, Fransson, Karlberg, Malmstrom, & Magnusson, 2010; Strupp, Arbusow, Pereira, Dieterich, & Brandt, 1999). Il convient néanmoins de nuancer ce bilan. Il arrive en effet que les personnes âgées conservent des performances similaires aux individus plus jeunes notamment grâce à des stratégies de compensation. Goble et al. (2012) n'observent pas de différence entre les performances des adultes jeunes et plus âgés dans une tâche de reproduction de position de la cheville, ces performances étant, par ailleurs, corrélées avec augmentation d'activité dans le putmanen. Plusieurs stratégies pourraient ainsi être développées avec l'âge pour pallier les déclins sensoriels. Par exemple, contracter plus fortement un muscle normalement au repos pendant une tâche de discrimination de vitesse permet de retrouver une sensibilité plus grande de fuseaux neuromusculaires par l'activation de la boucle alpha-gamma (contraction des fibres musculaires intrafusales permettant une mise en tension du fuseau pendant une contraction, Shaffer & Harrison, 2007). L'existence de ce type de mécanismes compensatoires est encourageante et souligne la pertinence de s'interroger sur les stratégies adaptées pour faire face au déclin lié au vieillissement dans le domaine sensori-moteur.

Il est bien connu que le système somatosensoriel, et particulièrement la proprioception musculaire, contribue à maintenir l'équilibre postural quelque soit l'âge des personnes

considérées (Diener, Dichgans, Bacher, & Gompf, 1984; Fitzpatrick & McCloskey, 1994). Le maintien de la posture est donc une illustration pertinente de l'impact de la dégradation du système proprioceptif sur le comportement des individus. De très nombreux travaux ont justement porté sur l'évolution de la régulation posturale au cours du vieillissement. Chez l'individu âgé, on remarque des réponses posturales inhabituelles qui ne semblent pas provenir seulement d'une mauvaise transmission des retours sensoriels périphériques mais également de difficultés dans le traitement central des informations sensorielles liées à la posture (Hay, Bard, Fleury, & Teasdale, 1996; Quoniam, Hay, Roll, & Harlay, 1995, voir fig. 46 ; Teasdale & Simoneau, 2001). En dehors de toute manipulation expérimentale, les oscillations autour de l'équilibre, naturellement présentes, semblent s'accentuer avec l'âge (baisse de la stabilité posturale avec l'âge, Hay et al, 1996). Par ailleurs, suite à une stimulation vibratoire (faisant émerger une perception illusoire de mouvement), la réponse observée est adaptée mais insuffisante (l'amplitude et la vitesse du message sensoriel proprioceptif semblent sous-estimées) et semble nécessiter plus de ressources cognitives (Doumas, Pearson, Elgin, & McKinley, 2008). Verschueren et collaborateurs (2002) vont plus loin en affirmant que les fuseaux neuromusculaires répondent de la même façon à la vibration chez les individus qu'ils soient jeunes ou plus âgés. Ces auteurs attribuent alors l'effet plus important de la vibration qu'ils observent chez les adultes âgés à une repondération des entrées sensorielles en faveur des informations issues des fuseaux neuromusculaires par rapport aux informations tactiles venant des articulations. En effet, ces auteurs observent des illusions de déplacement de la cheville plus importantes déclenchées par la vibration du muscle Tibialis Antérieur chez les individus âgés par rapport aux individus plus jeunes, alors même que la modalité proprioceptive musculaire est atteinte par le vieillissement. Selon eux, avec l'âge, le poids accordé aux informations proprioceptives articulaires et tactiles est moindre par rapport à celui des informations proprioceptives musculaires, le conflit entre l'information de mouvement donnée par la stimulation vibratoire et l'information d'immobilité véhiculée par les récépteurs articulaires dans leur protocole expérimental va donc être mon fort chez les âgés. Cela explique que la vibration donne naissance à une illusion de mouvement plus ample et/ou plus rapide chez les adultes âgé par rapport aux jeunes. Il convient alors de considérer que les changements observés chez les individus plus âgés peuvent venir d'un déclin de la modalité proprioceptive musculaire mais également de changements dans le traitement central des informations sensorielles véhiculées par ce canal.



Vitesse moyenne des réponses posturales induites par la vibration des muscles Soleus et Tibialis.

Cette vitesse est fortement réduite dès 60 ans

Latence moyenne des réponses posturales induites par la vibration des muscles Soleus et Tibialis.

On n'observe pas de différence significative entre les groupes d'âge, la réponse posturale à la vibration est donc aussi rapide mais moins adéquate chez les âgés

Figure 46 : Réponses posturales à la vibration des muscles jambiers antérieurs et soléaires en fonction de l'âge (d'après Quoniam et al, 1995)

Il est important de garder en tête qu'au-delà de leur intérêt fondamental, ces questions revêtent un intérêt sociétal lorsque l'on se penche sur la prévalence des chutes et la morbidité résultante chez les personnes âgées. Bien évidemment, ces changements visibles dans le contrôle postural impliquent également des atteintes motrices, en plus des atteintes sensorielles relevées précédemment, sur lesquelles cependant, nous ne nous attarderons pas dans ce manuscrit de thèse.

Enfin au niveau cérébral, peu d'études chez l'Homme se sont spécifiquement focalisées sur les changements liés au traitement de l'information proprioceptive musculaire. De façon globale, lors d'une tâche de coordination sensori-motrice on observe une sur-activation corticale chez les individus âgés (Goble, Coxon, Wenderoth, Van Impe, & Swinnen, 2009; Heuninckx, Wenderoth, Debaere, Peeters, & Swinnen, 2005; Heuninckx, Wenderoth, & Swinnen, 2008; Van Impe, Coxon, Goble, Wenderoth, & Swinnen, 2009) accompagnée d'une sous-activation sous-corticale (Coxon et al., 2010; Van Impe et al., 2009). Heuninckx et collaborateurs (2005, 2008) observent chez les seniors un réseau étendu lors d'une tâche de coordination main/pied incluant les aires somato-sensorielles secondaires (S2) ainsi que d'autres aires sièges potentiels d'intégration multisensorielle telles que par exemple les gyri temporal supérieur et supramarginal. Ces résultats sous-tendent l'idée d'une compensation dans le recrutement des aires cérébrales pour pallier les déclins liés au vieillissement. Par

ailleurs, Goble et collaborateurs (2012) soulignent, au sein de la population âgée, une corrélation entre performance perceptive (reproduction d'une position de la cheville) et activité cérébrale, notamment au niveau du putamen droit. Ils vont plus loin en démontrant, qu'une activation plus forte du putamen droit est corrélée à une anisotropie fractionnelle plus importante (analyse de la diffusion des molécules d'eau en imagerie par résonance magnétique nucléaire, reflétant l'organisation de la matière blanche au niveau cérébral). Ces auteurs concluent que chez les personnes plus âgées, le lien entre activité cérébrale et performance proprioceptive est modulé par la structure de cerveau. Du fait de la grande disparité observée au niveau de la structure cérébrale et de son évolution avec l'âge, il faut donc naturellement s'attendre à une grande variabilité dans l'évolution de la sensibilité proprioceptive chez les individus âgés.

La modalité proprioceptive musculaire n'est évidemment pas la seule à présenter des altérations au cours de la vie. Le tact et la vision subissent également des atteintes structurales et fonctionnelles.

Physiologie du vieillissement – Encart n°2 : Toucher

L'information tactile de mouvement est entre autre relayée par quatre types de récepteurs : Les corpuscules de Pacini (PC), les corpuscules de Meissner (MC), les terminaisons de Ruffini et les disques de Merkel (MD). La plupart des études s'intéressant au vieillissement des récepteurs tactiles portent principalement sur les fibres myélinisées larges (plus sensibles aux effets de l'âge que les fibres non myélinisées, Fundin et al., 1997) et notamment sur les PCs et les MCs, leur grande taille en faisant un objet de choix pour l'étude histologique du vieillissement tactile.

De façon assez générale, il a été mis en évidence chez l'homme une diminution du nombre de PCs avec l'âge (Cauna & Mannan 1958) se traduisant par une altération de la perception des stimulations vibro-tactiles (détection et magnitude du stimulus, Verrillo et al., 1979, 2002). De même, la concentration en MC semble affectée par le vieillissement (Bolton et al., 1966 ; Bruce, 1980, Iwasaki et al., 2003) ainsi que leur taille (Iwasaki et al., 2003). Ces observations font consensus et toutes les régions corporelles semblent être concernées, bien que l'ampleur des atteintes soit variable d'une région à l'autre.

Concernant les voies de transmission de l'information tactile et son traitement central, le toucher va souffrir d'altérations similaires à celles précédemment énoncées concernant l'information proprioceptive musculaire (modification des fibres nerveuses, Verdu et al., 2000 ; conduction ralentie de l'influx nerveux, Swash & Fox, 1972, perte de masse cérébrale au niveau du cortex somesthésique et de densité synaptique, Haug & Eggers, 1991, Good et al., 2001).

Parallèlement à ces résultats, d'autres études ont également mis en évidence les changements au niveau moléculaire dans la composition de la peau (notamment baisse de la concentration en neurotrophine) pour expliquer les changements dans la régénération de l'innervation du derme au cours de la vie (Bergman et al., 2000).

II. Tact

Tout comme pour la modalité proprioceptive musculaire, les altérations physiologiques et histologiques des mécanorécepteurs du tact avec l'âge sont corrélées à des déficits fonctionnels de ce sens (pour une revue voir Shaffer & Harrison (2007) dont est issue la table 4).

Table 4 : Sensibilité cutanée : altérations anatomiques, physiologiques, et cliniques liées à l'âge (d'après Shaffer & Harrison, 2007)

Model	Pacinian Corpuscle	Meissner's Corpuscle	Clinical Cutaneous Testing
Human	↓ number with increasing age[80]	↓ concentration with increasing age[83]	Diminished vibration perception threshold testing[77,86–88]
	↓ vibration perception thresholds and perceived magnitude of vibration at frequencies that activate pacinian channels[81,82]	↓ size and number with increasing age[84]	Diminished monofilament testing[77]
		↓ number in the finger and impaired touch thresholds[85]	Diminished 2-point discrimination testing[89–92]

Nombre d'études ont mesuré le déclin de la sensibilité tactile, principalement au travers de l'estimation des seuils de perception ou de discrimination, statique ou dynamique. Plusieurs régions corporelles ont ainsi été testées (avant-bras et joue pour Leveque, Dresler, Ribot-Ciscar, Roll, & Poelman, 2000; plante des pieds pour Perry, 2006; mains et pieds pour Stevens & Choo, 1996; mains pour Desrosiers, Hébert, Bravo, & Rochette, 1999 ainsi que Kalisch, Ragert, Schwenkreis, Dinse, & Tegenthoff, 2009). Dans tous les cas, une hausse des seuils a été observée. Il est important de remarquer que les changements touchant aux propriétés mécaniques de la peau en tant que tissu n'ont qu'un impact mineur sur la baisse de la perception tactile chez la personne âgée (Vega-Bermudez & Johnson, 2004).

Ce déclin de la perception tactile avec l'âge est visible sur tout le corps, même si sa sévérité est très variable selon les zones corporelles (prédominant dans les extrémités distales, Stevens, Alvarez-Reeves, Dipietro, Mack, & Green, 2003). Notons que Stevens et collaborateurs (2003) n'ont pas trouvé de différence de dégradation sensorielle tactile entre la face dorsale et ventrale du pied, excluant l'hypothèse d'un déclin spécifique, plus grand, des zones « sur-sollicitées » telles que la plante des pieds. Cette dégradation de la modalité tactile au cours du temps a également été confirmée par une expérience longitudinale testant des individus âgés de 60 à 90 ans qui présentent, seulement trois ans après le pré-test, des

altérations significatives de leur sensibilité tactile (Desrosiers, Hébert, Bravo, & Rochette, 1999).

Ces pertes de sensibilité tactile semblent corrélées à certains changements observés dans la représentation corticale de nos membres au niveau du cortex somesthésique primaire, notamment celle de la main (Kalisch et al., 2009). Ces derniers auteurs ont démontré qu'une baisse de la capacité à discriminer tactilement deux points au niveau des doigts s'accompagne d'un élargissement de la carte corticale de la main (remodelage de *l'homonculus* sensitif). Selon cette même étude, l'expansion de la carte corticale viendrait d'une baisse de l'inhibition intra-corticale se développant avec l'âge. Ce constat rejoint ceux de nombreuses autres études, ayant observé de façon assez généralisée, une sur-activation corticale chez les individus âgés, accompagnée d'une sous-activation sous-corticale (Brodoehl, Klingner, Stieglitz, & Witte, 2013; Goble et al., 2012). Il convient de garder à l'esprit que les réseaux cérébraux liés au traitement des informations proprioceptives musculaires et tactiles dans le cadre de la kinesthésie sont quasiment superposables (Kavounoudias et al., 2008) ; il n'est donc pas surprenant, a priori, que les conclusions des études portant sur l'évolution du traitement de ces deux modalités sensorielles avec l'âge convergent.

Pour ce travail de thèse, nous nous intéressons au rôle kinesthésique du tact, et plus précisément dans cette partie, à l'évolution de cette contribution au cours du vieillissement. Malgré un déclin de la sensibilité tactile, les personnes âgées continuent d'utiliser le tact pour contrôler les mouvements de leur corps dans l'espace. On peut s'en rendre compte en étudiant les liens entre perception tactile et maintien de la posture. On observe notamment une baisse de performance dans la perception tactile (discrimination de 2 points) au niveau de l'orteil, plus importante chez les seniors qualifiés de « *fallers* » (ayant déjà des antécédents de perte de l'équilibre et de chutes, au moins 2 chutes en 6 mois) par rapport aux « *nonfallers* » (Melzer, Benjuya, & Kaplanski, 2004).

Physiologie du vieillissement – Encart n°3 : Vision

Le vieillissement va d'abord avoir un impact sur l'œil en lui-même (Spear, 1993 ; Werner et al, 2010). La cornée s'épaissit, l'humeur vitrée et l'humeur aqueuse subissent des modifications. La densité du cristallin s'amenuise également tout au long de l'âge adulte (Owsley, 2011).

Au niveau de la rétine, une désorganisation des segments extérieurs des cônes et des bâtonnets apparait, ainsi qu'une accumulation de corps et particules réfractifs dans les segments internes. La densité en bâtonnets (plus qu'en cônes) semble diminuer avec l'avancée en âge. Cependant cette perte serait compensée en partie par un élargissement des bâtonnets restant (Curcio et al., 1993). La perte de cônes peut devenir notable au-delà de 90 ans mais cette observation reste très variable et ne fait pas consensus. Par ailleurs, on observe une diminution progressive des axones des cellules ganglionnaires avec l'âge, concernant principalement les cellules situées au niveau de la fovéa. Mais là encore, la variabilité interindividuelle est très importante et cette perte n'est pas significative chez tous les individus. Les caractéristiques dynamiques du système visuel sont également modifiées et un ralentissement du traitement des informations visuelles est observé, commençant par une réinitialisation plus lente des photorécepteurs (Zhu et al., 2006).

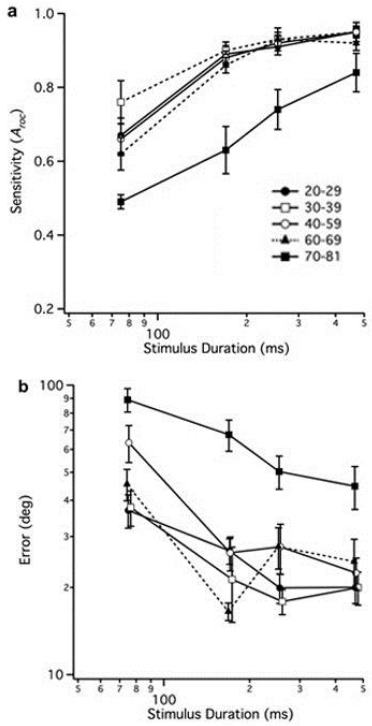
Le noyau géniculé dorso-latéral, autre relais du message visuel, semble quant à lui enfler avec l'âge (le grossissement des corps cellulaires neuronaux et gliaux compensant la faible perte en cellules).

Enfin, au niveau cérébral, les changements de la modalité visuelle avec l'âge semblent provenir plutôt de changements fonctionnels et non structurels (pour une revue, voir Andersen, 2012). En effet, aucune différence liée à l'âge n'apparait au niveau du cortex visuel primaire, ni concernant la matière blanche (Raz et al., 2004) ni le nombre de neurones (Leuba & Garey, 1987). Cependant, on observe une dégradation fonctionnelle au sein de ce cortex, visible par une perte de sélectivité et une augmentation de l'excitabilité des neurones chez le singe âgé (Schmolesky et al., 2000), résultats retrouvés chez le chat (Hua et al., 2006) et le rat (Wang et al., 2006). Ces modifications fonctionnelles sont particulièrement pertinentes pour nos questions relatives au rôle kinesthésique de la vision étant donné qu'elles semblent s'accompagner de changement dans le traitement de la vitesse des objets en mouvement (Mendelson & Wells, 2002). Cela est observable entre autre par enregistrement unicellulaire de l'activité neuronale dans l'aire MT du macaque (Yang et al., 2009). Il peut être noté que ces changements liés à l'âge s'accompagnent dans cette dernière étude d'une augmentation des seuils de discrimination de vitesse dans le groupe des singes les plus âgés.

III. Vision

Avec l'âge, la qualité de la vision s'amoindrit progressivement (pour review voir notamment Spear, 1993 et plus récemment Borel & Alescio-Lautier, 2013) : réduction de l'acuité visuelle en général (responsable entre autre de la vision des détails, assez fine) et en particulier de l'acuité visuelle dynamique pour un mouvement propre comme pour un mouvement de cibles extérieures (Lord, 2006; Trick & Silverman, 1991) ; baisse de sensibilité au contraste (détection des angles et contours, plus fortement associée au risque de chute que l'acuité visuelle per se, Lord & Ward, 1994) et de la perception de la profondeur (également facteur à risque pour les chutes, Nevitt, Cummings, Kidd, & Black, 1989). On note de plus une réduction du champ visuel (Ivers, Cumming, Mitchell, & Attebo, 1998).

Utiliser la vision pour la kinesthésie, c'est être capable de percevoir dans un flux optique donné l'information issue de notre propre mouvement. En 1989, Warren et collaborateurs comparent l'aptitude d'individus jeunes (de 17 à 24 ans) et plus âgés (de 61 à 78 ans) à discriminer l'orientation d'un flux optique. Les résultats de cette étude montrent une faible mais constante baisse de la capacité à discriminer la direction d'un flux optique avec l'âge. Ces résultats rejoignent ceux de Mapstone et al. (2006) confirmant une hausse du seuil de discrimination chez les personnes âgées s'agissant des stimuli de navigation (direction horizontale et diffusion radiale d'un flux optique). Dans la même veine, une autre étude conclut à une augmentation du bruit intrinsèque à la modalité visuelle chez la personne âgée (Bennett, Sekuler, & Sekuler, 2007). Ces auteurs ont identifié chez les individus âgés de 70 à 81 ans une augmentation du taux d'erreur et une baisse de sensibilité dans une tâche de détection d'un mouvement cohérent au milieu d'un bruit visuel (Fig. 47). Ces résultats sont prédictibles par un modèle incluant plusieurs niveaux de bruit interne s'ajoutant aux messages sensoriels. Ce déficit perceptif chez les individus âgés peut se révéler bien évidement préjudiciable pour l'utilisation de la vision comme source d'informations kinesthésiques. Néanmoins, il convient de remarquer que certains aspects de la perception visuelle du mouvement semblent préservés chez les seniors, comme la capacité à percevoir la profondeur en utilisant le principe de parallaxe du mouvement (Norman, Payton, Long, & Hawkes, 2004).



<u>Figure 47</u> : Etude de la détection de mouvement d'un flux optique par des individus de différentes classes d'âges (d'après Bennett et al., 2007)

(a) Sensibilité au mouvement (aire sous la courbe ROC obtenue à partir des données expérimentales) en fonction de la durée du stimulus (échelle logarithmique)

(b) Erreur dans la détection de la direction du mouvement en fonction de la durée du stimulus (échelle logarithmique)

Tout un pan de la littérature interrogeant les liens entre vieillissement et sensorialité s'est par ailleurs focalisé sur l'impact des pertes fonctionnelles visuelles sur la posture des individus et leur déplacement dans l'espace. Comme expliqué dans les parties précédentes, il est apparu depuis relativement longtemps maintenant, que les oscillations autour de l'équilibre en stature débout sont modifiées avec l'âge. Lors d'alternances vision/non vision, la perte de l'information visuelle entraine une augmentation de ces mouvements d'oscillations chez les adultes jeunes comme âgés, mais lorsque la vision est à nouveau disponible, la stabilisation est plus lente chez ces derniers (Teasdale, Stelmach, Breunig, & Meeuwsen, 1991). L'ajout d'une information sensorielle supplémentaire (ici la vision) semble donc plus difficile à gérer pour les individus âgés.

Toujours en termes de contrôle moteur postural, l'adaptation à un flux optique dynamique constant, mesurée par la vitesse des oscillations au niveau de la tête, est plus rapide chez les jeunes que chez les individus plus âgés (O'Connor, Loughlin, Redfern, & Sparto, 2008). Ces différences d'adaptation au flux optique au cours d'un essai, et d'un essai à l'autre, entre jeunes adultes et adultes âgés semblent témoigner pour les auteurs d'une repondération des entrées sensorielles moins flexible, ou du moins plus lente chez les seniors, traduisant des changements dans l'intégration des informations multisensorielles au niveau central du fait du vieillissement. Enfin, cette étude souligne aussi une plus grande dépendance des personnes âgées au feedback visuel.

Dans un paradigme similaire, le paradigme *Moving Room*, dans lequel tous les repères spatiaux entourant les individus sont mis en mouvement de sorte qu'une illusion de mouvement (vection) émerge (https://www.youtube.com/watch?v=F4xenIulg_8) les individus montrent également avec l'âge de plus grandes réponses posturales (Haibach, Slobounov, & Newell, 2009). En effet, lorsque l'environnement va se déplacer, un plus grand déplacement du centre de gravité des participants âgés va être observé, et cet effet augmente avec l'âge. Les auteurs de cette étude ont émis l'hypothèse que c'est une détérioration des retours proprioceptifs musculaires ainsi que des afférences vestibulaires qui entraine une potentialisation du phénomène de vection aboutissant à de plus amples réponses posturales. Parallèlement, les seniors ainsi testés ont moins conscience de leur déplacement postural réel, ils vont, en effet, subjectivement sous-estimer leurs mouvements par rapport aux adultes jeunes, ce qui est cohérent avec une perte de qualité des informations sensorielles, notamment proprioceptives musculaires. Pour les auteurs, cette étude atteste ainsi également du fait qu'avec l'âge, les conflits entre modalités sensorielles augmentent en même temps que la détérioration progressive et physiologique des systèmes sensoriels. Leurs résultats appuient également l'idée d'une plus grande dépendance au système visuel avec l'âge (Berard, Fung, & Lamontagne, 2012; Bugnariu & Fung, 2007; Guerreiro & Van Gerven, 2011; Mahoney, Verghese, Dumas, Wang, & Holtzer, 2012). Ainsi, malgré une vision appauvrie et moins fiable, nombreuses sont les preuves d'une forte dépendance visuelle chez les personnes âgées. Une des premières manifestations des changements liés à l'âge dans le traitement sensoriel pourrait donc être un bouleversement dans la « hiérarchie » des sens, dans la confiance que le SNC accorde à chacune des entrées sensorielles.

Une intégration multisensorielle renforcée comme stratégie compensatrice ?

Il semble évident qu'avec l'âge, une dégradation progressive mais continue de chacun des sens (indépendamment les uns des autres) impacte nos performances perceptives. Mais qu'en est-il des mécanismes intégratifs ?

En effet, il est désormais bien connu que nous tirons un bénéfice perceptif en combinant les messages parvenant de différents systèmes sensoriels. Ce bénéfice est observable même chez des individus souffrant d'un défaut de traitement des informations unisensorielles. Ainsi, on observe chez des personnes souffrant d'hémi-négligence à la suite d'une lésion cérébrale touchant les aires sensorielles (généralement, le cortex pariétal postérieur droit), un phénomène d'extinction tactile : lorsque l'on applique simultanément une stimulation tactile bilatérale sur deux doigts homologues (par exemple l'index droit et gauche), seule la stimulation du côté ipsilésionel va être perçue. Or ce déficit peut être réduit par l'ajout d'une stimulation visuelle à la stimulation tactile du côté « négligé» (Ladavas, di Pellegrino, Farne, & Zeloni, 1998). La co-occurrence de deux informations visuo-tactiles spatialement congruentes va donc faciliter la perception du stimulus tactile qui est négligé lorsqu'il est présenté de manière isolée.

Qu'en est-il de ces mécanismes centraux de traitements multisensoriels de l'information, de cette capacité à intégrer les informations issues de plusieurs sources sensorielles lorsque tous les sens sont affectés comme chez les seniors ? Les déficits unisensoriels peuvent-ils être, au moins partiellement, compensés par l'utilisation et l'intégration d'informations multisensorielles ?

L'une des premières études ayant abordé cette question fut celle de Laurenti et collaborateurs en 2006. Partant du constat que notre perception est améliorée lorsque les informations visuelles et auditives sont combinées, notamment en termes de temps de réaction, ces auteurs ont utilisé une tâche de discrimination pour comparer les différences de bénéfice entre adultes jeunes (18-38 ans) et plus âgés (65-90 ans). Les participants avaient pour consigne de catégoriser les stimuli « bleu » ou « rouge » à l'aide de bouton de réponses (réponse manuelle). Les stimuli pouvaient être visuels (ronds de couleur sur un écran),

auditifs (noms des couleurs prononcés) ou bisensoriels (combinaison des deux). La tâche était donc suffisamment facile pour que les différences entre groupes ne se manifestent pas ou peu au niveau de l'exactitude des réponses mais plutôt au niveau du temps de réponse des individus. Pour dissocier l'amélioration éventuelle des temps de réaction venant du phénomène d'intégration multisensorielle de celle causée par une simple facilitation statistique due à la redondance des messages sensoriels, les auteurs ont utilisé le *race model* : la comparaison ne se fait pas directement entre réponse bi et uni-sensorielles mais entre la fonction de distribution cumulative des temps de réactions en condition bisensorielle *vision* + *audition* et celle de la probabilité sommée des temps de réponses en condition *vision* et en condition *audition*. Sans surprise, les adultes plus âgés sont plus lents que les adultes jeunes et tous sont plus rapides pour réagir en condition bisensorielle qu'en condition unisensorielle. Cependant, le bénéfice multimodal observé est relativement plus grand chez les participants âgés qui présentent une diminution plus importante entre le plus court des temps de réaction unimodaux et celui en condition bimodal, comparé à la réduction des temps de réaction des jeunes. De plus, les résultats du *race model* témoignent de deux éléments : i) la fenêtre temporelle durant laquelle le bénéfice multisensoriel se manifeste est bien plus importante chez les seniors, et ii) l'ampleur du bénéfice plus importante chez les sujets âgés n'est pas le résultat d'une facilitation statistique (Fig. 48). Ainsi, la capacité d'intégration audio-visuelle semble être renforcée chez les personnes âgées.

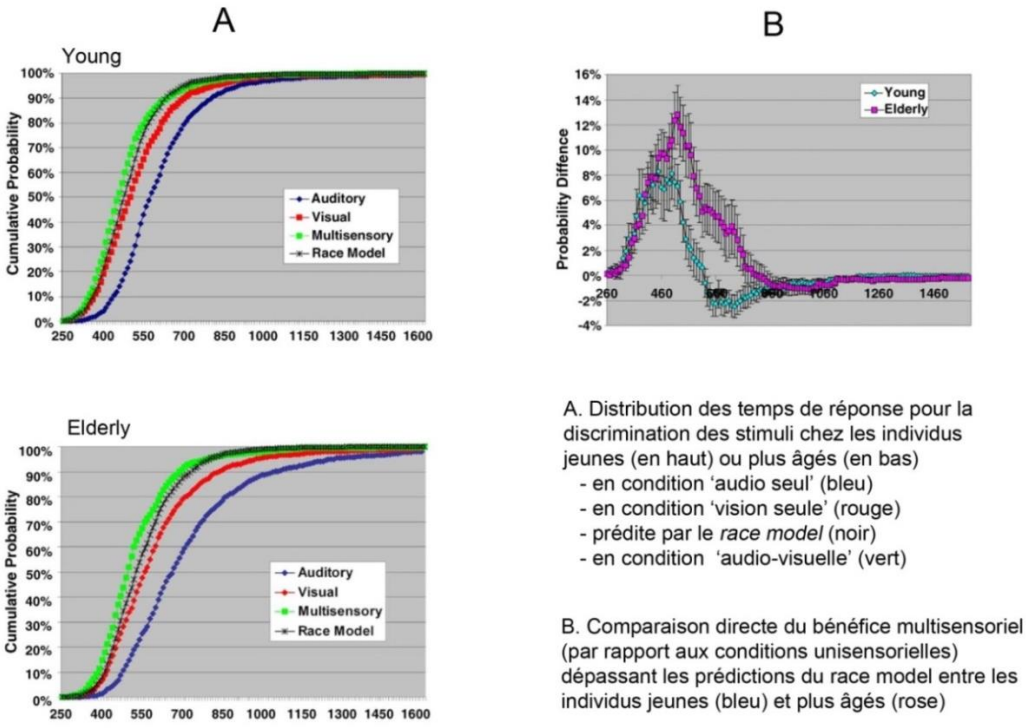


Figure 48 : Comparaison des temps de réaction uni et multisensoriels, chez les individus jeunes et plus âgés, dans l'étude de Laurienti et al. (2006)

Depuis l'étude de Laurienti et al (2006), d'autres études sont venus conforter ce constat d'une intégration visuo-auditive renforcée lorsque les individus vieillissent (Campbell, Al-Aidroos, Fatt, Pratt, & Hasher, 2010; de Boer-Schellekens & Vroomen, 2014; DeLoss, Pierce, & Andersen, 2013; Peiffer, Mozolic, Hugenschmidt, & Laurienti, 2007). Des différences jeunes/âgés dans l'intégration des informations visuelles et auditives ont notamment été mises en évidence au travers du model *Time-Window-of-Integration* (Diederich, Colonius, & Schomburg, 2008), modèle utilisant comme paramètres le temps de réaction de déclenchement des saccades oculaires. Il apparait à nouveau que si les processus périphériques, traitant les informations sensorielles de façon séparées, prennent plus de temps pour les personnes âgées, les processus intégratifs en revanche bénéficient d'une fenêtre temporelle plus élargie. L'intégration de différents signaux sensoriels va supporter un décalage temporel plus grand chez les seniors que chez les individus plus jeunes ; c'est-à-dire que, chez les âgés, l'intégration sensorielle va résister plus longuement à une asynchronie entre entrées sensorielles. Cette tendance va résulter, dans le cas d'une congruence des messages sensoriels, en une augmentation du bénéfice multisensoriel chez les individus âgés par rapport aux jeunes.

L'hypothèse de cette facilitation augmentée des processus perceptifs avec l'âge lorsque vision et audition sont combinées a été par ailleurs appuyée par des études d'imagerie cérébrale en électroencéphalographie (EEG) (Frtusova, Winneke, & Phillips, 2013) et magnétoencéphalographie (MEG) (Diaconescu, Hasher, & McIntosh, 2013). Dans cette dernière étude, les régions dévolues au traitement sensoriel montrent une activité augmentée après les stimulations visuo-auditives chez les jeunes et les âgés par rapport aux stimulations unisensorielles. Parmi ces régions, les aires médiales préfrontales et pariétales inférieures répondent d'autant plus chez les participants âgés, et cette activité est corrélée avec des temps de réaction de détection des stimuli multisensoriels : pour les individus âgés, une activation plus importante de ces aires s'accompagne de temps de réaction plus courts pour détecter des items.

Cependant, Stephen et collaborateurs (2010), toujours via des travaux en MEG, rapportent des résultats contraires dans une tâche de jugement de distance d'un stimulus par rapport à soi-même. En effet, cette étude met en évidence des temps de réactions augmentés (et non plus raccourcis) chez les participants âgés aux stimuli multisensoriels audio-visuels par rapport aux stimuli unisensoriels, accompagnés d'une réduction de l'amplitude de l'activité cérébrale dans le gyrus temporal supérieur en réponse à ces stimuli multisensoriels.

Ainsi, dans certains contextes, le bénéfice que les seniors vont pouvoir extraire de l'intégration multisensorielle n'apparait pas si clairement. L'adaptation au déclin que nos sens subissent pourrait ainsi varier en fonction des sens impliqués et du contexte dans lequel nous les utilisons ; de même, la potentialisation de l'intégration multisensorielle ne serait pas une stratégie systématiquement adoptée.

Qu'en est-il alors de l'évolution de la contribution de nos sens au cours de l'existence lorsqu'il s'agit de percevoir et contrôler notre corps propre ? À nouveau, une réponse partielle à cette question est apportée par les études centrées sur la régulation posturale.

Comme déjà mentionné plus tôt dans ce manuscrit, les adultes âgés présentent des oscillations plus importantes de leur centre de gravité lorsqu'ils doivent maintenir une stature débout, à l'équilibre. Il a été mis en évidence relativement tôt que ce changement ne provient pas, ou en tout cas pas uniquement, de changements dans la sensibilité périphérique mais de changements dans le traitement central en cas de convergence des différentes entrées sensorielles (Colledge et al., 1994). Pour la régulation de la posture comme pour la perception de l'environnement, si les personnes âgés semblent avoir des difficultés à gérer le conflit inter sensoriel (e. g. quand la vision donne une information de mouvement et le vestibule une information d'immobilité ; Teasdale et al., 1991), il semblerait qu'à l'inverse, dans le cas de messages sensoriels congruents (sans conflit), le bénéfice apporté par l'intégration de différents sens puisse améliorer les performances du sujet âgé. En termes d'oscillations posturales, la « régression » que l'on observe chez l'adulte âgé (augmentation des oscillations) est moindre lorsque les informations visuelles sont disponibles (Pyykko, Koskimies, Starck, Pekkarinen, & Inaba, 1988; Sheldon, 1963). De la même manière, l'ajout d'un retour tactile lors du passage en position assise facilite le contrôle de la posture au cours de ce mouvement (Albertsen, Temprado, Berton, & Heuer, 2014). En outre, une stimulation cutanée ajoutée à un étirement de tendon va renforcer l'excitabilité du muscle chez les individus jeunes, et en étudiant les réflexes synaptiques médullaires au niveau du quadriceps, on observe qu'une stimulation tactile peut potentialiser l'activité des afférences Ia également chez les seniors (Burke, Kamen, & Koceja, 1989). Les retours proprioceptifs musculaires et tactiles semblent donc toujours intégrés dans le fonctionnement sensori-moteur des individus âgés. D'une manière générale, il est donc pertinent de s'interroger sur les bénéfices potentiels que les individus plus âgés peuvent tirer de l'intégration multisensorielle concernant la perception et le contrôle de leur corps propre. Et ce d'autant plus que l'amélioration de

l’équilibre et du contrôle postural est corrélée à un traitement multisensoriel amélioré (Merriman, Whyatt, Setti, Craig, & Newell, 2015).

Ainsi, au cours du vieillissement, le comportement intégratif semble à la fois une source d’amélioration perceptive (comme chez l’individu plus jeune) mais également de compensation d’origine centrale pour pallier les déficits sensoriels. A cela s’ajoutent des changements dans le poids relatif des différentes entrées sensorielles (par exemple, nous avons déjà mentionné une tendance à une dépendance visuelle accrue avec l’âge dans des tâches de maintien de l’équilibre postural, O’Connor et al., 2008). L’étude que nous avons menée dans ce domaine visait donc à affiner ces conclusions, en questionnant l’évolution des règles de la prise en compte de différentes entrées sensorielles dans leur contribution kinesthésique.

Partie expérimentale

I. Méthode

Pour estimer les changements liés à l'âge dans la contribution de la proprioception musculaire, du tact, et de la vision, à la kinesthésie, nous avons utilisé un protocole similaire à celui de Blanchard et collaborateurs (2013), à la fois auprès d'individus jeunes (moins de 40 ans) et d'individus plus âgés (au-delà de 60 ans).

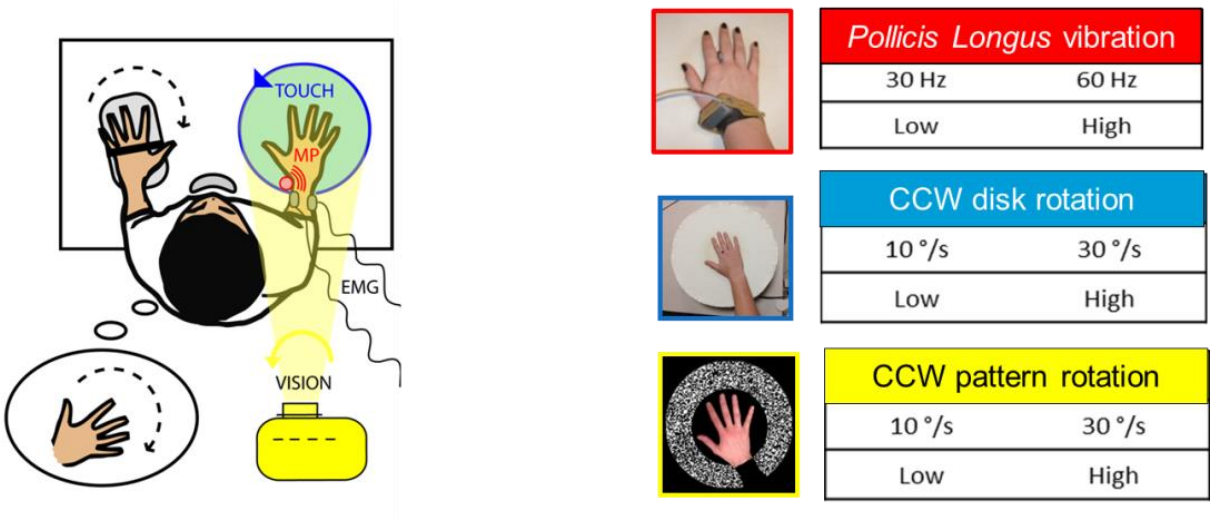


Figure 49 : Dispositif et design expérimentaux

Il est demandé aux participants de reproduire avec leur main gauche, en temps réel, l'illusion qu'ils perçoivent (au niveau de leur main droite) en se concentrant particulièrement sur la vitesse et le moment d'apparition de cette illusion. Leur main gauche est fixée à un potentiomètre qui va permettre de convertir les déplacements de la main en variation de potentiel. Au travers la déviation angulaire du signal potentiométrique, nous pouvons quantifier la latence (délai nécessaire pour ressentir et exécuter la reproduction *on-line* de l'illusion) et la vitesse perçue des illusions.

- *Stimuli*

Nous induisons des illusions de rotation de la main droite (Fig. 49). A l'aide de trois types de stimulations. Les stimulations tactiles et visuelles sont similaires à celles présentées

dans la partie II (page 153). L'illusion tactile est ainsi induite par la rotation, dans le sens antihoraire, d'un disque mécanique, recouvert d'un coton texturé, sous la paume des participants. L'illusion visuelle est évoquée par la projection d'un pattern de points noirs et blancs aléatoire, tournant en sens antihoraire autour de la main droite des participants. La stimulation proprioceptive musculaire consiste en une vibration mécanique appliquée sur le tendon du muscle *Pollicis Longus*. En créant des micro-étirements du tendon, la vibration permet de stimuler les afférences primaires de ce muscle et d'induire une illusion de rotation de la main en sens horaire, illusion comparable à celles induites par la stimulation des canaux tactiles et visuels.

Chacune de ces stimulations (proprioceptive musculaire P, tactile T et visuelle V) ainsi que les combinaisons de ces stimulations (proprio-tactile PT, visuo-proprioceptive VP, visuo-tactile VT et trisensorielle VTP) sont administrées aux participants à deux niveaux d'intensités différents (Haut ou faible) (Fig. 49 à droite). Les niveaux d'intensité ont été choisis sur la base des données préalablement établies par Blanchard et al (2013) montrant qu'à chacun de ces deux niveaux d'intensité, les illusions évoquées chez l'adulte jeune étaient similaires en termes de direction, vitesse et de latence.

- *Données recueillies*

A ces premières mesures s'ajoute un enregistrement EMG des muscles *Extensor Carpi Ulnaris* (ECU) et Pollicis Longus, muscles qui sont normalement impliqués dans le cas d'une rotation réelle (et non illusoire) de la main droite en sens respectivement horaire et antihoraire. Ces enregistrements permettaient d'observer si des réponses motrices involontaires, similaires à la RVA (pages 32-33), apparaissent en réponse aux stimulations appliquées.

II. Principaux résultats

Quelle que soit la condition de stimulation appliquée, uni- ou bi-sensorielle, les deux groupes de participants jeunes et âgés rapportent des illusions de rotation en sens horaire de la main droite. A l'exception notable des illusions induites via le canal proprioceptif musculaire, les autres types d'illusions sont ressenties dans plus de 90 % des essais, quelles que soient la condition ou l'intensité de stimulation délivrée. Dans le cas de la stimulation isolée

proprioceptive musculaire, l'illusion ne survient en moyenne que dans 67 % des essais dans le groupe âgé contre 98 % dans le groupe jeune.

- *Illusions induites par les stimulations unisensorielles (P, T, V)*

Augmentation de la latence avec l'âge

Pour les intensités que nous avons choisies, les stimulations proprioceptives musculaires, tactiles et visuelles induisent, chez les participants jeunes, des illusions de latences équivalentes (1000 ± 200 ms en moyenne). Chez les participants plus âgés, les latences observées sont d'une part plus importantes que chez les jeunes, et d'autre part, significativement différentes selon la condition de stimulation (Fig. 50)

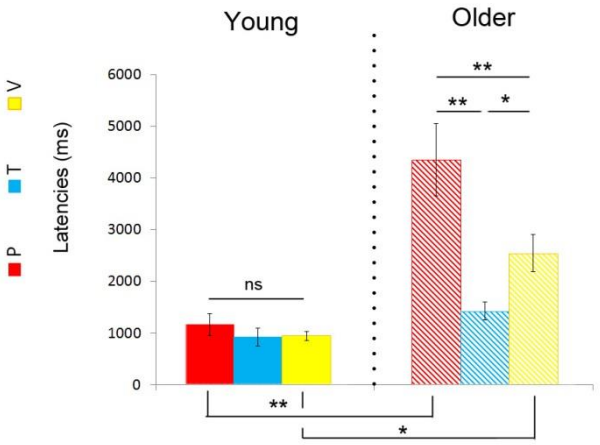


Figure 50 : Latence moyenne des illusions (+ écart-type) en condition de stimulation proprioceptive (P, rouge), tactile (T, bleu) ou visuelle (V, jaune) chez les jeunes à gauche et les âgés à droite.

Changements dans la perception de la vitesse des illusions

A nouveau, pour les intensités de stimulation choisies, les individus jeunes perçoivent des illusions de vitesse similaire qu'elles soient induites par le canal proprioceptif, tactile, ou visuel (en moyenne, 1.81 ± 0.3 °/s pour l'intensité basse et 3.33 ±0.6 °/s pour l'intensité haute). Cette équivalence de vitesse perçue entre les différentes conditions disparait avec l'âge : l'illusion tactile est plus rapide que l'illusion visuelle, elle-même plus rapide que l'illusion proprioceptive musculaire (Fig. 51).

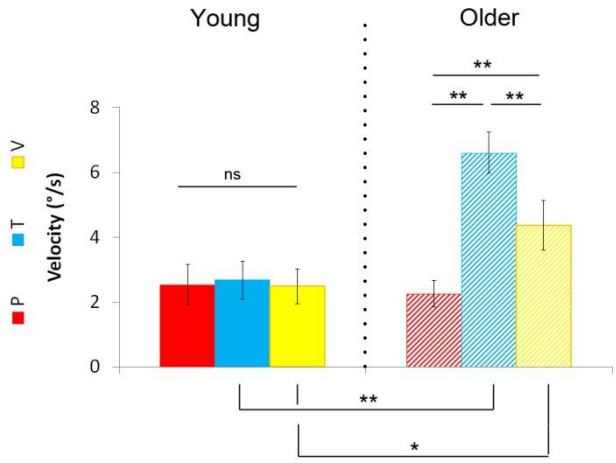
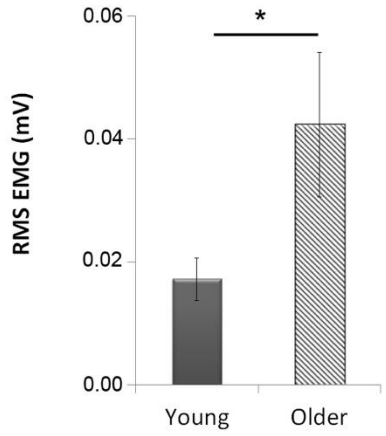


Figure 51 : Vitesse moyenne (+ écart-type) des illusions en °/s chez les jeunes à droite et âgés à gauche.

Réponses motrice involontaire



<u>Figure 52</u> : Activité motrice moyenne enregistrée au niveau du muscle Extensor Carpi Ulnaris droit

Au-delà des différences perceptives entre nos deux groupes, on observe également des différences dans l'intensité des réponses motrices involontaires dans le muscle ECU (aucune réponse dans le muscle Pollicis longus). En effet, ces réponses motrices sont plus élevées chez les participants âgés que chez les participants jeunes pour les trois conditions de stimulation testées (Fig. 52).

Cas particulier de la proprioception musculaire

Les résultats obtenus auprès des personnes âgées tendent à montrer une atteinte relativement plus importante de la proprioception par rapport aux entrées tactiles et visuelles. En effet, avec l'âge, les illusions induites par le canal proprioceptif musculaire sont plus difficiles à évoquer, sont perçues plus lentes et leur apparition nécessite plus de temps (Fig. 53 A, B, C). De plus, le codage de la vitesse de mouvements de la main par la proprioception musculaire semble dégradé. En effet, lorsque l'on augmente l'intensité de stimulation, la vitesse perçue de l'illusion augmente pour tous les participants, quel que soit le groupe d'âge auxquels ils appartiennent ou le type de stimulation ; cependant, si l'on s'intéresse au pourcentage d'augmentation de la vitesse entre les intensités basses et hautes (*Rate of Velocity Increase* : RVI = ($Vitesse_{Intensité2}$-$Vitesse_{Intensité1}$) / $Vitesse_{Intensité1}$ x 100), on constate qu'il s'effondre chez les participants âgés, et ce, proportionnellement à leur âge. (Fig. 53.D).

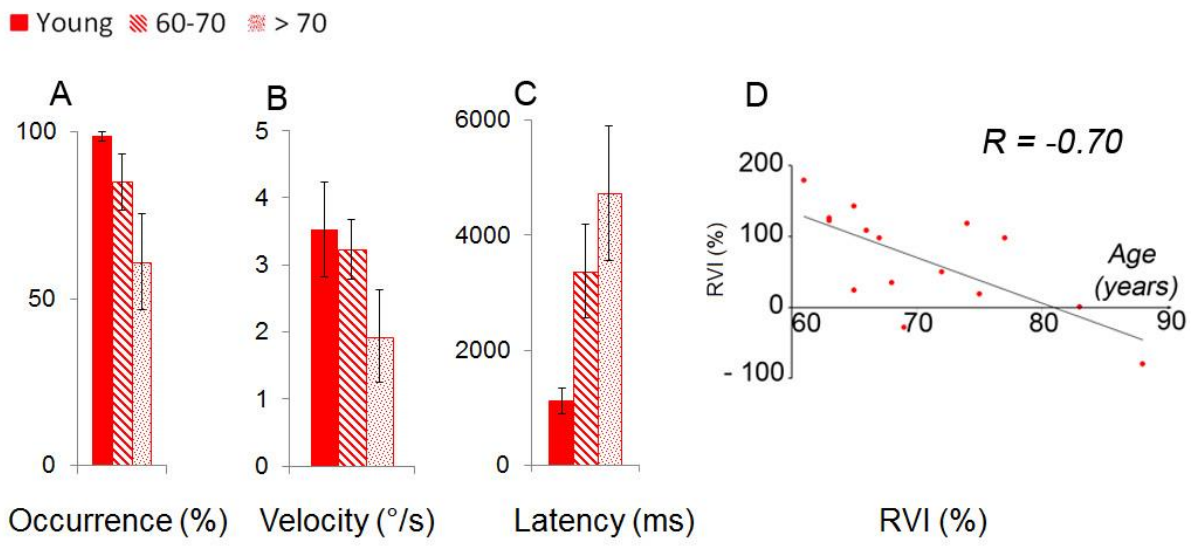


Figure 53 : Dégradation progressive des illusions proprioceptives avec l'âge.
Avec l'âge, les illusions évoquées par stimulation vibratoire sont moins fréquentes (A), plus lentes (B), et plus tardives (C). De plus, l'augmentation de la vitesse des illusions par rapport à l'augmentation de l'intensité de stimulation (RVI = rate of velocity increase) diminue linéairement avec l'âge (D)

- *Intégration multisensorielle*

Dans notre étude, le bénéfice multisensoriel est estimé grâce à l'index multisensoriel (MultiSensory Index MSI ; Stein et al., 2009) qui permet de quantifier l'amélioration perceptive en condition multisensorielle par comparaison à la plus performante des conditions unisensorielles. Dans notre cas, il s'agit de calculer le pourcentage d'augmentation de la vitesse de l'illusion en condition bisensorielle par rapport à la plus rapide des illusions unisensorielles et le pourcentage de diminution de la latence par rapport à la latence unisensorielle la plus courte. Quelle que soit la condition bimodale considérée, nous n'avons pas observé de bénéfice multisensoriel plus important chez les individus âgés par rapport aux individus jeunes, mais pas de dégradation non plus : il n'y a pas de différence significative entre les valeurs de MSI des deux groupes testés, ni en termes de latence (Fig. 54.A) ni en termes de vitesse des illusions (Fig. 54.B).

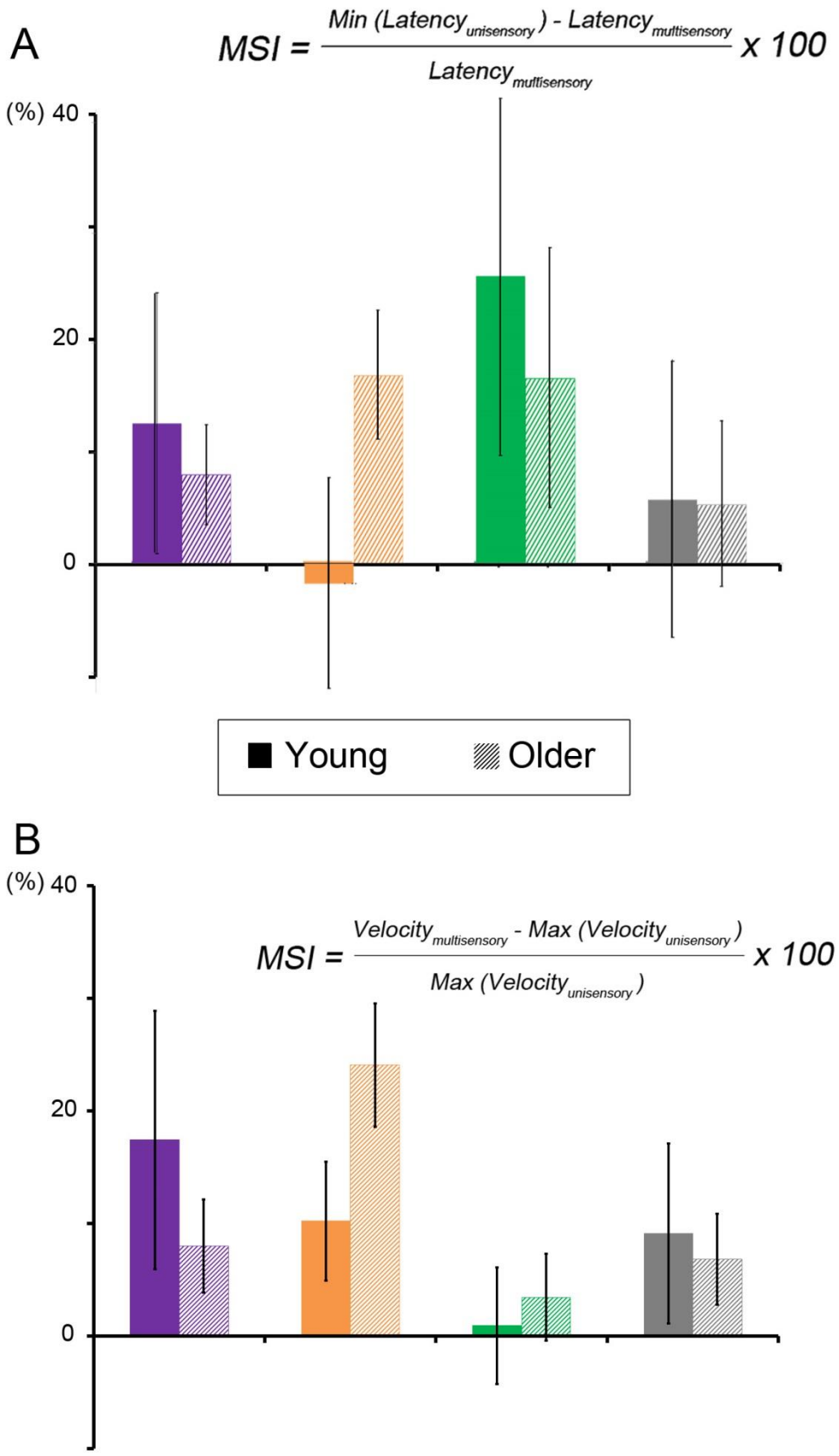


Figure 54 : *Multisensory Index* (MSI) pour la latence (A) et la vitesse perçue (B) des illusions.

Le MSI rend compte du bénéfice multisensoriel par rapport à la meilleure des perceptions unisensorielles

Discussion de la partie expérimentale III

- ***Changement de fiabilité des entrées sensorielles avec l'âge***

Les résultats de notre étude suggèrent qu'une dégradation relativement importante de la proprioception musculaire semble apparaitre avec l'âge, et son rôle dans la kinesthésie, prédominant chez les individus jeunes, tendrait à s'amoindrir au profit de la modalité tactile et dans une moindre mesure, de la modalité visuelle.

En effet, il s'est révélé plus difficile d'induire des illusions de mouvement par vibration chez les individus âgés que chez les individus jeunes, et quand elles étaient présentes, ces illusions proprioceptives musculaires apparaissaient plus tardivement et moins nettement au sein du groupe âgé. En outre, l'encodage de la vitesse semble se détériorer en vieillissant puisque le ratio entre augmentation de l'intensité de stimulation et augmentation de la vitesse perçue des illusions se dégrade chez les individus âgés par rapport aux jeunes, et ce particulièrement lorsque ce codage se fait via la proprioception musculaire (cf corrélation négative du ratio RVI avec l'âge pour les illusions proprioceptives). Ces résultats ne semblent pas expliqués par un recrutement moins efficace des terminaisons sensorielles fusoriales par la vibration, et donc une stimulation tout simplement moins efficace, chez les individus plus âgés (lié notamment à une moins bonne élasticité des tissus cutanés et musculaires). En effet, une étude par Quoniam et collaborateurs (1995) montrent que les conséquences motrices de la vibration ne sont pas altérées chez les seniors. Ces auteurs rapportent que la réponse tonique vibratoire (TVR) ne dépend pas de l'âge : en vibrant le tendon des muscles biceps et triceps à 80 Hz sur des individus de moins de 45 ans ou de plus de 60 ans, ils n'observent pas de différence, ni en termes de latence ni en termes d'amplitude, entre les réponses mesurées au sein des deux groupes. Ainsi les changements perceptifs observés dans notre étude chez les individus âgés en réponse à la vibration ne semblent pas pouvoir être attribués à une activation moindre des fuseaux neuromusculaires.

A l'inverse, les illusions tactiles chez le participant âgé sont perçues comme plus rapides que chez le participant jeune, au même titre que les illusions visuelles, et les seniors n'ont pas besoin de plus de temps que les jeunes pour reproduire l'illusion qu'ils perçoivent. De plus, alors que chez les âgés la stimulation trisensorielle n'apporte aucun bénéfice par rapport aux stimulations bisensorielles incluant une stimulation tactile ou une stimulation

visuelle forte, chez les individus jeunes le bénéfice trisensoriel n'apparait à l'inverse qu'en ajoutant une stimulation proprioceptive à une stimulation visuo-tactile. Le vieillissement semble donc avoir un impact différent sur le rôle kinesthésique de chacune des entrées sensorielles que nous avons considérées. Nous attribuons ces changements à des mécanismes centraux de repondération sensorielle en faveur du tact principalement, mais aussi de la vision. En effet, comme présenté dans la partie expérimentale II (pages 159-160), le gain des illusions visuelles et tactiles que nous observons chez le participant jeune est très faible, ce que nous expliquons par un biais en faveur de l'information d'immobilité portée par la proprioception musculaire. L'augmentation de la vitesse perçue des illusions tactiles et visuelles chez les participants âgés pourrait être expliquée par un poids moins important accordé à cette information proprioceptive musculaire, et donc, corrélativement, à une plus grande prise en compte des informations de mouvement d'origine tactile et visuelle.

Ce type de stratégies a déjà été mis en évidence par des travaux comme ceux de Peters et collaborateurs (2016) s'intéressant à l'évolution du traitement de l'information vestibulaire avec l'âge au travers d'une tâche de discrimination de la direction d'une rotation du corps propre. Leur étude montre une modulation centrale du gain dans le traitement d'une rotation imposée à une fréquence de rotation spécifique chez les participants âgés, c'est-à-dire une amplification centrale du signal en provenance des neurones vestibulaires par rapport au bruit. Ce changement compense efficacement, pour cette fréquence, la dégradation du système vestibulaire observée chez les individus âgés pour toute autre fréquence, c'est-à-dire la qualité de l'information de rotation pour cette fréquence est similaire pour les deux populations.

Par ailleurs, la prédominance de la vision sur l'audition chez les individus âgés dans une tâche de classification sémantique fournit un autre exemple de changement dans la fiabilité des entrées sensorielles avec l'âge (Diaconescu et al., 2013). En effet, alors que les participants doivent décider qu'un item appartient à la catégorie « animé » ou « non animé », l'ajout d'une information visuelle congruente à une information auditive va améliorer la performance des individus jeunes comme celle des les individus âgés. Cependant, cette amélioration est plus prononcée chez ces derniers. A l'inverse, la présentation bisensorielle d'un item n'apporte pas d'avantage par rapport à la condition où l'item est présenté visuellement seulement. L'ensemble de ces résultats est synonyme, pour les auteurs, d'une dépendance plus importante des seniors envers la vision.

- ***Préservation de l'intégration multisensorielle avec l'âge***

Dans notre étude, le bénéfice perceptif observé en conditions multisensorielles par rapport aux conditions unisensorielles est du même ordre de grandeur chez les individus jeunes et plus âgés. En effet, la réduction de la latence et l'augmentation de la vitesse perçue des illusions en conditions multisensorielles par rapport respectivement à la latence unisensorielle la plus courte et la vitesse unisensorielle la plus importante ne diffèrent pas significativement entre les deux groupes testés dans notre étude. Ce résultat suggère que la capacité des individus à intégrer des informations en provenance de multiples entrées sensorielles est préservée avec l'âge pour compenser, au moins partiellement, l'altération des différents systèmes sensoriels. Le maintien de la capacité des individus plus âgés à intégrer des informations sensorielles multiples a également été mis en évidence par Braem et al. (2014) au travers d'une étude sur la perception subjective de la verticale. Ces auteurs comparent les performances de deux groupes d'individus, jeunes (23,9 ± 2 ans) et plus âgés (53,5 ± 7 ans), assis dans l'obscurité, auxquels il est demandé d'aligner une barre lumineuse sur la verticale gravitaire en utilisant seulement leur vision (condition vision seule), seulement leur main (condition haptique seule), ou bien les deux à la fois (condition bisensorielle). Les auteurs montrent que les performances bisensorielles des adultes âgés comme celles des adultes jeunes sont prédictibles à partir de leurs performances unisensorielles via un modèle bayésien, rejoignant ainsi le constat fait sur l'intégration visuo-tactile dans la discrimination de la taille d'un objet (Ernst et Banks 2002), de la vitesse de rotation d'un objet (Gori et al 2011) ou de la vitesse de rotation de la main (Chancel et al. 2016). L'intégration visuo-haptique dans pourrait donc suivre les principes de l'optimalité bayésienne indépendamment de l'âge des individus.

De même, en faisant varier l'amplitude de stimulations visuelles et tactiles appliquées simultanément chez des sujets en position érigée, Allisson et al. (2006) montrent que les personnes âgés présentent les mêmes performances que les sujets jeunes lorsqu'il s'agit d'adapter le poids d'une entrée par rapport à l'autre induit par un changement soudain de l'environnement sensoriel.

Ainsi, bien que ne mettant pas en évidence une augmentation du bénéfice multisensoriel avec l'âge comme cela a déjà été montré dans des contextes de perception autres que la kinesthésie (intégration audio-visuelle dans la perception d'objets extérieur au corps propre :

de Boer-Schellekens & Vroomen, 2014; Diaconescu et al., 2013; Diederich et al., 2008; Hugenschmidt, Mozolic, & Laurienti, 2009; Laurienti, Burdette, Maldjian, & Wallace, 2006; Mahoney et al., 2012), nos résultats, en accord avec ceux de Braem et collaborateurs (2014), renforcent l'idée d'une stratégie d'origine centrale visant à maintenir, si ce n'est à potentialiser, l'intégration des informations multisensorielles pour faire face au déclin sensoriel.

Ce phénomène pourrait être la conséquence d'une augmentation de la fenêtre temporelle dans laquelle se fait l'intégration multisensorielle avec l'âge. Les critères de relative synchronisation temporelle conditionnant l'intégration de plusieurs messages sensoriels seraient alors assouplis. Cela expliquerait le bénéfice issu de ce maintien de l'intégration multisensorielle observé dans certaines études comme celles mentionnées ci-dessus, mais aussi ses conséquences délétères quand les signaux sensoriels intégrés sont incongruents ou non pertinents (Diederich et al., 2008; Poliakoff, Ashworth, Lowe, & Spence, 2006; Setti et al., 2011). Bedard et Barnett-Cowan (2015) apportent une nuance à cette idée en soulignant que les changements liés à l'âge dans l'intégration multisensorielle pourraient dépendre de la tâche réalisée : en effet, ces auteurs observent une augmentation de la fenêtre temporelle dans laquelle se fait l'intégration audio-visuelle dans une tâche de jugement d'ordre temporel et lorsqu'ils observent le phénomène d'illusion *motion stream/bounce* (c'est-à-dire lorsque deux points en mouvement diagonale se rencontrent puis poursuivent leurs trajectoires, l'ajout d'une information auditive va influencer notre façon de percevoir la rencontre de ces points : est-ce qu'ils se croisent ou est ce qu'ils rebondissent l'un sur l'autre ?). Ce changement dans la fenêtre temporelle d'intégration rend les participants âgés plus susceptibles à cette illusion et les rend moins performants pour juger de l'ordre dans lequel se produisent les évènements. Mais cette augmentation de la fenêtre temporelle n'est pas observée dans une tâche de jugement de simultanéité audio-visuelle, les performances des adultes âgés n'étant alors pas différentes de celles des jeunes.

En dépit de la détérioration avérée des structures nerveuses centrales et périphériques des différents systèmes sensoriels, plusieurs changements dans l'activité cérébrale semblent participer à la compensation, au moins partielle, du déclin cognitif et moteur des personnes âgées. En effet, une augmentation de l'activité des réseaux cérébraux impliqués (Cabeza, Anderson, Locantore, & McIntosh, 2002; Ward & Frackowiak, 2003) et leur extension dans

les deux hémisphères (Ward, 2006) sont observés de manière corrélée aux performances motrices et cognitives des sujets âgés. Les résultats de notre étude sont cohérents avec l'idée de l'émergence de ce type de mécanismes compensatoires en kinesthésie. En effet, nous observons, en parallèle de l'illusion horaire de la main, une augmentation de l'activité motrice au niveau du muscle ECU (muscle qui serait normalement actif dans une véritable rotation de la main en sens horaire) chez les participants âgés par rapport aux participants jeunes, en réponse aux trois stimulations que nous utilisons. Cette réponse involontaire motrice est supposée provenir d'une transformation perceptivo-motrice au niveau central (Calvin-Figuière et al., 1999; Romaiguere et al., 2005). Plusieurs études ont établi un lien entre les illusions de mouvement induites par stimulation de la proprioception musculaire ou du tact, cette réponse motrice involontaire et l'activation des cortex sensoriels et moteurs (Kavounoudias et al., 2008; Naito, Ehrsson, Geyer, Zilles, & Roland, 1999; Romaiguere et al., 2003, 2005). Nous pouvons alors supposer que les réponses motrices plus importantes observées chez les personnes âgées témoignent d'une plus grande activation cérébrale du réseau sensori-moteur en accord avec les tendances qui ont déjà été observées chez les seniors dans des tâches motrices et cognitives.

Article relatif à la partie expérimentale III

Chancel, M., Landelle C, Blanchard C, Felician O, Guerraz M, Kavounoudias A.

Change in sensory reliance and preservation of multisensory integration with age for hand movement perception.

(unpublished)

Change in sensory reliance and preservation of multisensory integration with age for hand movement perception

Chancel M[1,4], Landelle C[1], Blanchard C[2], Felician O[3], Guerraz M[4], Kavounoudias A[1].

1. Aix-Marseille Univ. CNRS, LNIA UMR 7260, Marseille, France
2. University of Nottingham, School of Psychology, NG7 2RD Nottingham, UK
3. Aix-Marseille Univ, Inserm, INS, Marseille, France
4. Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LPNC, F-73000 Chambéry, France

Abstract

To perceive self-hand movements, the CNS relies on multiple sensory information mainly derived from vision, touch, and muscle proprioception. However how and to what extent the CNS relies on these sensory systems to build kinesthetic percepts when they all decline such as when aging? Illusory sensations of right hand rotation were induced by stimulating separately these three modalities at two intensity levels. A mechanical vibrator applied to the *pollicis longus* muscle, a textured disk and a visual pattern rotating under the participant's hand activated muscle proprioception, touch and vision, respectively. The perceptual responses of 19 healthy elderly adults (60-82 yrs) were compared to those of 12 young adults. In the young group, the three kinds of stimulation elicited similar kinesthetic illusions at each intensity level applied. Compared to those in the younger group, the same levels of stimulation applied in old adults elicited more salient and faster illusions for visual and tactile conditions but the illusions onset latency increased gradually with age. In contrast, the vibration-induced illusions were significantly less frequently evoked, less salient and more delayed in older adults. For the three modalities confounded, increasing the intensity level of stimulation resulted in a smaller increase of illusion velocity in old adults than in young adults. Lastly, a similar improvement of the perceptual responses was observed in older and young adults when several stimulations were combined. This study shows that reliance on sensory inputs for kinesthetic purposes is profoundly reshaped as early as 60 years old. Older

people rely more on visual and tactile afferents for perceiving self-hand movements than young adults likely due to relative greater muscle proprioception impairment. In addition, multisensory integration seems preserved but not enhanced to compensate for the declines of all the sensory systems with age.

Introduction

To perceive self-hand movements, the CNS relies on multiple sensory information mainly derived from vision, touch, and muscle proprioception (Tardy-Gervet et al. 1984; Collins et al. 2000; Breugnot et al. 2006; Blanchard et al. 2011; Aimonetti et al. 2012; Proske and Gandevia 2012; Guerraz et al. 2012; Blanchard et al. 2013; Chancel et al. 2016b; Chancel et al. 2016a). Aging is associated with decline in all these sensory systems at multiple levels from the peripheral receptors to the central processing of sensory afferents. Age-related changes in the optics of the eye (affecting corneal thickness, lens opacity, vitrous humor etc…) and the neural processing of visual inputs have been well documented (see reviews Spear 1993; Owsley 2011; Andersen 2012). Impairments of the somatosensory system, including touch and muscle proprioception, have also been well described through numerous neurophysiological studies conducted both in animals and humans (see reviews Ribeiro and Oliveira 2007; Shaffer and Harrison 2007; Goble et al. 2009). Studies show alterations, in the elderly, of structural properties and density of mechanoreceptors (Kararizou et al. 2005), as well as peripheral and central nerve conduction (Swash and Fox 1972; Dorfman and Bosley 1979). In the central nervous system, structural alterations such as the reduction of neuronal size, the number of synapses (Haug and Eggers 1991), the grey matter volume (Good et al. 2001; Resnick et al. 2003) including sub-cortical regions like the thalamus (Serbruyns et al. 2015) and the white matter especially the corpus callosum (Lebel et al. 2012) with advancing age have been clearly evidenced in human brain.

These peripheral and central sensory damages may account for the functional deficits shown in older individuals, such as a decreased ability to perceive a body movement passively imposed (Skinner et al. 1984; Kaplan et al. 1985; Madhavan and Shields 2005), or to detect a tactile stimulus applied on the skin surface (Desrosiers et al. 1999). It can also account for the altered sensori-motor skills exhibited after 65 years of age as evidence in visuo-motor

coordination tasks (Mapstone et al. 2006), fine manual dexterity (Desrosiers et al. 1999) or for postural control (Horak et al. 1989; Quoniam et al. 1995; Abrahamova and Hlavacka 2008) although these impaired motor activities may also be caused by a concomitant age-related deterioration of the motor system per se (Porter et al. 1995; Lindle et al. 1997; Reeves et al. 2006). Regarding visual motion perception, research showed that older observers are less able to detect motion (Owsley et al. 1983; Porciatti et al. 1999) to discriminate speed and direction of an external object (Ball and Sekuler 1986; Norman et al. 2003; Snowden and Kavanagh 2006; Bennett et al. 2007), and to perceive the direction of self-motion from optical flow (Warren et al. 1989; Haibach et al. 2009).

Most of the above mentioned studies examined the alteration of each sensory modality in isolation. However, it is well known that kinesthesia is by nature multisensory, any actual limb movement giving rise to multiple concomitant sensory inputs. Among them, cutaneous, muscular and visual inputs play a major role and several studies have stressed the need to integrate those convergent inputs to properly assess limb positions and movements in healthy young adults (Tardy-Gervet et al. 1986; van Beers et al. 2002; Cordo et al. 2011; Blanchard et al. 2011; Aimonetti et al. 2012; Guerraz et al. 2012; Blanchard et al. 2013; Chancel et al. 2016b). In addition, it is generally admitted that the different sensory modalities do not contribute equally to these integrative mechanisms. In accordance with the Bayesian framework, many modeling studies have provided evidences that the multisensory estimate of an event like self-body movements is given by the reliability-weighted average of each single-cue estimates (Reuschel et al. 2009; Fetsch et al. 2009; Vidal and Bülthoff 2010; Prsa et al. 2012; Chancel et al. 2016a).

Therefore, one can wonder to what extent age-related impairments in all sensory modalities are associated with a sensory reweighting to build a consistent percept, and/or whether enhancement of multisensory integration could at least partly overcome the sensory decline.

Recent studies have investigated the possibility of adaptive responses developed by the central nervous system in the elderly to compensate for sensory system deterioration, mostly based on visual-auditory paradigms (Laurienti et al. 2006; Diederich et al. 2008; Hugenschmidt et al. 2009; Mahoney et al. 2012; Diaconescu et al. 2013; de Boer-Schellekens and Vroomen 2014). Among them, Laurienti and colleagues (2006) found that despite inferior performance in older adults compared to younger adults during visual and auditory discrimination tasks performed in isolation, the gain of the bisensory responses observed when the two types of stimuli were simultaneously presented was greater for the older than

the younger group. Interestingly, these results suggest that older individuals may take greater advantage of redundant audio-visual stimuli than younger adults by increasing the efficiency of the integrative processing. This finding is consistent with the so-called "*inverse effectiveness principle"* established on the basis of multisensory neuron properties observed through neurophysiological recordings in the superior colliculi in cat (Stein et al. 1993; Wallace et al. 1993), and in the premotor (Colby et al. 1993; Duhamel et al. 1998) and parietal (Graziano 1999) cortex of monkey. These regions contain multisensory neurons that are sensitive to visual and tactile, and respond proportionally higher for weaker stimulation intensities. That is, for stimuli that would give rise to weak responses in isolation, a synchronous application of congruent stimulations results in an especially enhanced activation.

Although the beneficial impact of concomitant multisensory inputs for kinesthetic purpose in healthy young adults in now well documented (Blanchard et al. 2013; Collins; etc.), little is known about potential age-related changes in the way the central nervous system optimizes central integrative processing to overcome sensory system impairments. The present study aimed to investigate whether and how aging impacts elderly's ability to perceive self-hand movements on the basis of multisensory feedback from three different modalities: muscle proprioception, vision and touch. In particular, the question we addressed is to determine whether a sensory reweighting occurs and/or whether the multisensory processing of different kinesthetic cues is altered in elders when perceiving self-hand movement. To this end, illusory sensations of right hand rotation were induced by separately stimulating the three sensory modalities at two intensity levels. In a previous study performed in young adults, we already quantified the kinesthetic illusions induced by these three kinds of stimulation and the improvement of the perceptual responses elicited by combining congruent multisensory stimulation (Blanchard et al. 2013). We proposed here to conduct the same experiment in a group of 19 older adults (from 60 to 82 years old) to compare their perceptual performances to those of the young adult group when unisensory or multisensory stimulation were applied, and to estimate putative age-related changes in multisensory integration for kinesthetic purpose.

Method

Participants

Nineteen right-handed elderly individuals ranged in age from 61 to 88 years (4 men; mean: 71 +/- 7 yrs) took part in the experiment. Ten were below 70 years old (mean: 65 +/- 3yrs) and 9 were older than 70 (mean: 77 +/- 5yrs). None of them had history of neurological or muscular diseases. A 26-minimum MMS (Minimum Mental State) score was required to participate in the study as well as daily-life autonomy. Thirteen right-handed younger adults also participated to this study (5 men; mean: 29 +/- 10 yrs) and met the same exclusion criteria. They all gave their informed consent, conforming to the Helsinki declaration, and the experiment was approved by the local Ethics Committee (CCP Marseille Sud 1 #RCB 2010-A00359-30).

Stimuli (Fig. 1A)

Three kinds of stimulation were applied to the participants' right hand.

The muscle proprioceptive stimulation consisted in 0.5-mm peak-to-peak mechanical vibrations applied to the right *pollicis longus* tendon at two constant frequencies: 30 or 60Hz. Low-amplitude mechanical vibration applied on a muscle tendon is well known to activate specifically muscle spindle primary endings, as evidenced through microneurographic recordings (Roll and Vedel 1982; Fig. 1B).

Tactile stimulation was delivered by a motorized disk (40 cm in diameter) covered with cotton twill (8.5 ribs/cm). This texture was used since a microneurographic study has shown that it can efficiently activate cutaneous receptors without reaching a saturation plateau within the velocity range used in the present study (Breugnot et al. 2006). The disk rotated under the participant's right hand in a counterclockwise direction at two constant velocities: 10 or 30 °/s (Fig. 1C).

Visual stimulation consisted of a projection of a black and white pattern on the disk. To give the participant the feeling that the pattern was moving in the background, i.e. under his/her hand, a black mask adjusted to the size of each participant's hand was included in the video and prevented the pattern from being projected onto his/her hand. The pattern was

rotating around the participant's right hand with a constant counterclockwise angular velocity set at 10 or 30 °/s (Fig. 1D).

These three types of stimulation were delivered for nine seconds either separately (unimodal conditions) or simultaneously (multimodal condition) at two intensity levels (low or high). The intensity levels of the three stimulation were chosen based on a previous experiment performed in young adults showing that for the three sensory modality stimulated they efficiently induce illusions of clockwise self-hand rotation (Blanchard et al., 2013). The stimuli were delivered using a National Instruments card (NI PCI-6229) and a specifically designed software implemented in LabView (V.2010).

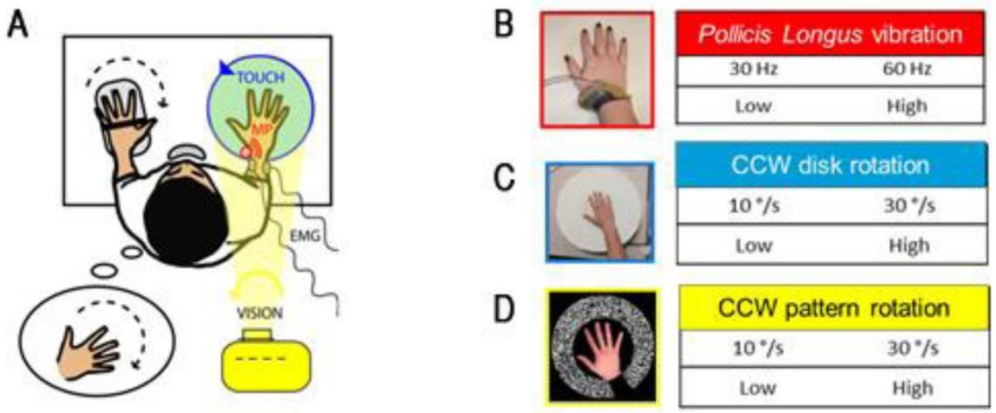


Figure 1: Experimental setup (A) and stimuli (B). The participants were exposed to a vibratory stimulation applied to the tendon of the pollicis longus muscle of their right wrist (B) and/or a counterclockwise rotation of a textured disk under their right hands (C) and/or a counterclockwise rotation of a visual scene displayed via a video projector around their right hands (D). The participants held a potentiometer in their left hands to copy any illusory sensation perceived in their rights hands. Angular deviation of the potentiometer and EMG signals from the right extensor carpi ulnaris (ECU) and pollicis longus (PL) muscles were recorded

Procedure

Participants sat on an adjustable chair in front of a fixed table with arm-rests immobilizing their forearms, their left hand resting on the table and their right hand on the motorized disk. A small abutment in the disk center placed between their index and middle finger kept their hand from moving with the disk when it rotated. Head movements were limited thanks to a chin- and chest-rest allowing participants to relax and sit comfortably. The experiment took place in the dark and participants wore headphones to block external noise, as well as shutter glasses partially occluding their visual field and reducing it to the disk

surface only. Although the experiment was carried out in darkness, participants were asked to close their eyes at the beginning of each trial, except for the conditions visual stimulation (visual alone, visuo-proprioceptive, visuo-tactile and trimodale combinations).

Pre-test phase/ Inclusion step

Before entering the study, older individuals had to accomplish an inclusion task in order to be ensured that they were able to estimate and copy a movement passively imposed. Indeed, the experimental task required to copy with the left hand an illusory movement perception of the right hand. It was therefore necessary to first assess the capacity of the elderly to copy with their left hand an actual passively-imposed movement of their right hand. For inclusion test, participants' right hand was attached to a mechanical disk and passively rotated in a clockwise direction, either at 5 °/s or at 10 °/s. Participants had to copy on real time the movement imposed to their right hand with their left hand attached to a potentiometer. Angular deviation recorded using the potentiometer gave access to the latency and velocity of the left hand movement. The velocity error of the movement copy was computed as the difference between velocities of the right hand/passive movement and the left hand/reproduction movement. Performances of the older group were compared to that of a younger group used as reference. Elderly people could not enter the study if his/her mean velocity error was distant from more than two standard deviations from the mean reference values obtained in the younger group. We also verified that the latencies before the beginning of the left hand movement were not significantly different between the younger and the older groups.

Experimental test

Participants included in the experiment then underwent a training session including 15 trials of each stimulation condition to get used to them and to be familiarized with the task.

Then experimental sessions were run including seven stimulation conditions randomly intermixed: three unisensory conditions (muscle proprioceptive P, tactile T, visual V), three bisensory conditions (proprio-tactile PT, visuo-proprioceptive VP, visuo-tactile VT) and one trisensory condition (visuo-tactilo-proprioceptive VTP). During each stimulation condition,

participants were asked to copy with the other hand and on real time any illusory movements they perceived. At the end of each trial, participants were also asked to rate the saliency of the illusory movement they perceived from 0 ("No sensation of movement was felt") to 4 ("A clear sensation of movement was perceived, as if it was real"). Each session consisted in six repetitions of the seven stimulation conditions performed at two intensity levels (7 conditions * 2 intensities * 6 trials). A total of three sessions of 15 minutes were performed on two different days (at the same time during the day).

To access the spatio-temporal characteristics of the illusions, participants were asked to copy on real time with their left hand attached to a potentiometer any perceived movement of their right stimulated hand. To facilitate the matching task, the axis of the potentiometer was collinear with the left wrist axis. Participants were asked to pay specific attention to the latency and the velocity of the perceived movement they had to copy. The potentiometer data were sampled at 1 kHz.

Surface electromyographic activity (EMG) was recorded from the extensor carpi ulnaris and pollicis longus muscles of the participants' right wrist (Delsys system – Bagnoli DE-2.1, Boston, MA, USA). Those muscles are antagonist muscles involved in actual clockwise and counterclockwise hand rotation, respectively. The electromyographic signals were pre-amplified (x1000), band-pass filtered (20-500 Hz) and sampled at 1 kHz.

Analogic signals were recorded using a National Instruments card (NI PCI-6229) piloted with a home-made software implemented in LabView (V.2010). Regardless of the experimental condition, the stimulation started 750 ms after the onset of the data acquisition period and lasted for nine seconds.

Data and statistical analysis

General assessment of stimulation

Occurrences of illusion, i.e. the percentage of illusory hand movements perceived by the participants with respect to the number of trials for each stimulation conditions, were computed. Participants were also asked to rate the saliency of their illusions on an analog scale range from 0 ("No sensation of movement was felt") to 4 ("A clear sensation of movement was perceived, as if it was real") after each trial. Mann-Whitney tests were used to

compare subjective ratings between young and older individuals. For each group, Wilcoxon tests were used to compare the subjective ratings reported the different stimulation conditions and intensities.

Potentiometric data

For each trial, the angular deviation recorded from the potentiometer was first centered on the mean initial hand position measured during the 750-ms phase prior to the stimulation onset. The direction, mean velocity, and latency of the illusions copied by the 32 participants were extracted from the centered data. Illusion's velocity (°/s) was calculated from the onset of the illusion up to the maximum angular deviation as measured with the potentiometer using a linear regression method. The response latency (ms) was automatically determined at + 2 standard deviations (SD) above the mean pre-stimulus level.

The velocities of perceptual responses induced by unimodal and multimodal stimulation at the two levels of intensity were compared within and between groups using one and two way ANOVAs followed by post-hoc LSD Fischer tests.

To estimate participant's ability to encode the increase in stimulation intensities, we computed the "rate of velocity increase" (RVI) which is the percentage of increase in illusion velocity between the high and the low level of stimulation as described in the following equation:

$$RVI = \frac{Velocity(high) - Velocity(low)}{Velocity(low)} \times 100$$

In addition, the proportional enhancement or depression of the multisensory responses over the best unisensory response was computed using the "multisensory index" (MSI) as defined by Stein et al. (2009):

$$MSI = \frac{Multisensory\ velocity - highest\ unisensory}{highest\ unisensory} \times 100$$

EMG Data

Each electromyographic recording was first rectified and centered on the mean motor activity calculated during the 750-ms phase prior to the stimulation onset. For each subject, we quantified the EMG responses in the *Extensor Carpi Ulnaris* (ECU) and *Pollicis Longus* (PL) muscles by calculating the root mean squared (RMS) value of the centered EMG data averaged over 6 trials.

One-way repeated-measured ANOVAs were run to test stimulation effects on the mean RMS values of EMG signals for 30 participants (EMG values were not exploitable for the other two participants because of a lack of electrode adhesiveness to the skin).

Results

Except for the proprioceptive stimulation condition, all the six other stimulation conditions tested at the two intensity levels confounded gave rise to an illusory perception of movement elicited in more than 92 % and 98 % of the trials in the older and younger participants, respectively (table 1). In all cases, when an illusion was reported, it was always oriented in the counter-clockwise direction, as expected (Fig. 2). The only noticeable difference between the older and younger groups concerned the occurrence of the proprioceptive illusions that dropped to 67 % in the older group. More precisely, three older participants and one young adult did not feel any illusion when a low-intensity proprioceptive stimulation was applied; only one of these older participants did not feel any illusion when a high-intensity proprioceptive stimulation was applied.

Table 1: Mean occurrence of illusion for each stimulation condition in the older and younger groups.

	ILLUSION OCCURRENCE						
	P	**T**	**V**	**PT**	**VP**	**VT**	**VTP**
Older	67%	98%	92%	100%	100%	100%	100%
Younger	98%	96%	98%	100%	100%	100%	100%

Illusory sensations induced by unisensory stimulation: comparisons within and between groups

Illusion saliency

On a scale from 0 to 4, proprioceptive, tactile and visual illusions were rated by the young participants on average at 1.96, 2.00, and 3.21 respectively for the low intensity stimulations, and at 2.85, 2.19, and 2.08, for the high intensity stimulations. Proprioceptive, tactile and visual illusions were rated by the older participants on average at 1.49, 3.33, and 3.08 respectively for the low intensity stimulations, and at 2.00, 3.45, and 3.11, for the high intensity stimulations

No significant difference was found between the two groups for the subjective rating, except for the tactile illusions that were perceived more salient by the older individuals compared to the young ones (Mann-Whitney tests: Low intensity: $p = 0.00084$; High intensity: $p = 0.00112$).

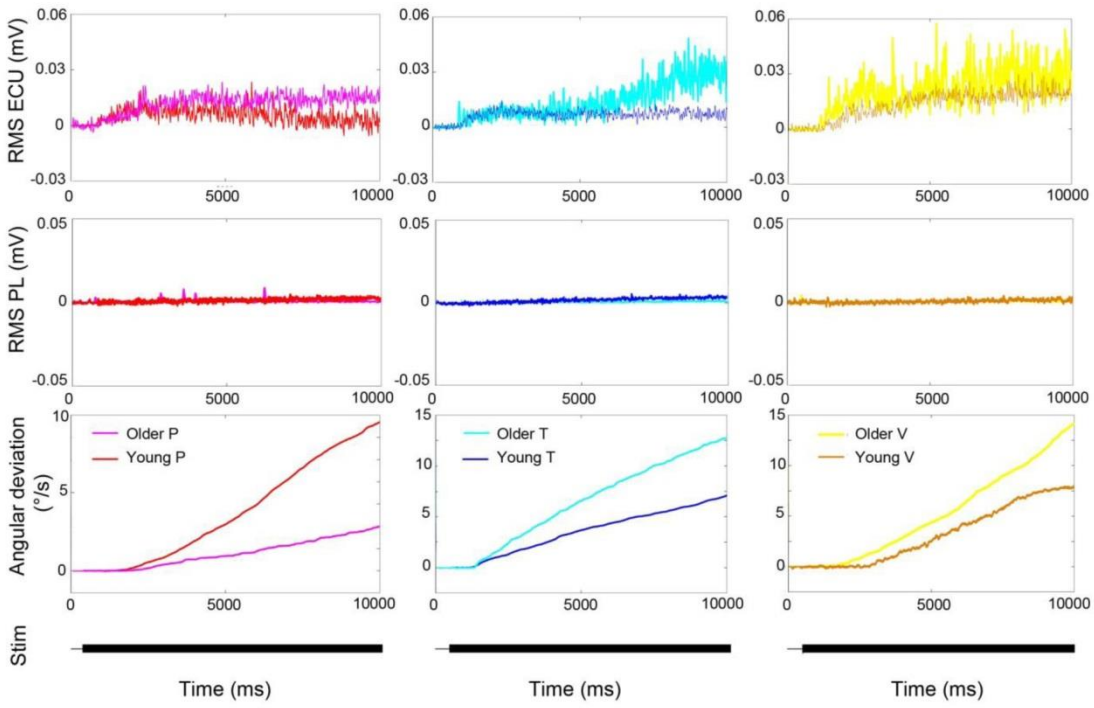


Figure 2: Typical recordings of clockwise angular deviation (°/s) copied by an older and a younger partticipants and raw EMG activity (mV) in the extensor carpi ulnaris (ECU) and the pollicis longus (PL) muscles during the three unisensory conditions. Muscle proprioceptive stimulation was a 60 Hz vibration (left panels); the disk and the visual scene rotated at 30 °/s (middle and right panels, respectively).

Illusion latencies

Note that, to avoid biases, trials for which participants did not felt an illusion were removed from this analysis. For the three unisensory stimulations confounded, young participants reported their illusory sensations with a mean latency of 1008 +/- 654 ms. Compared to the younger group, older individuals needed more time to copy with their left hand what they felt on their right stimulated hand (mean = 2773 +/- 2411 ms, $F(1, 29) = 15.17$, $p = .0005$). As shown in figure 3, significant interaction between age and modality was observed ($F(2, 58) = 6.39$, $p = .0031$). Post-hoc analysis confirmed that latencies were equivalent within the younger group whatever the sensory modality stimulated whereas on average, older individual latencies for tactile stimulation was significantly shorter than for visual and even more for proprioceptive stimulation. There was no significant difference between older and younger groups concerning the latencies in response to tactile stimulation (Fig. 3). A significant effect of intensity was observed for the three unisensory stimulations, i. e. latencies were on average longer in response to the low intensity stimulation than to the high intensity stimulation ($F(1, 29) = 7.16$, $p = .012$) (with no significant interactions between intensity x age ($F(1, 29) = 0.29$, $p = .59$) or intensity x modality ($F(2, 58) = 0.31$, $p = .74$) nor between age x modality x intensity ($F(2, 58) = 1.62$, $p = .21$).

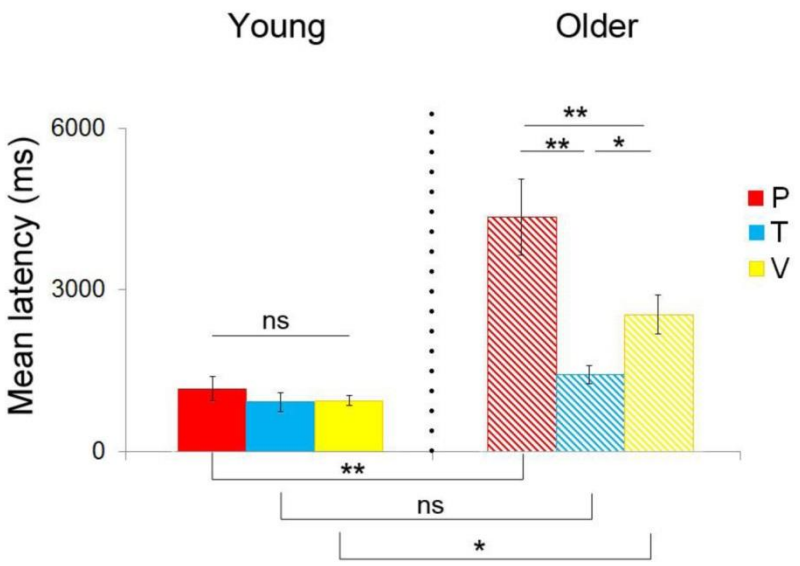


Figure 3: Mean Illusion latencies (+/- SEM) for young and older participants in response to muscle proprioceptive (red), tactile (blue) and visual stimulations for the two stimulation confounded. ns: p > .05; *: p< .05; **: p < .01; ***: p < .001.

Illusion velocities (Fig. 4)

Within the younger group, no significant difference was observed in the illusion velocities whatever the intensity of stimulation. On contrary, in the older group, tactile illusions were perceived faster than the visual ones, and both were faster than proprioceptive illusions for the low and the high intensity of stimulation (Fig. 4). Increasing the stimulation intensity leaded to a faster perceived illusion in the younger as well as in the older group ($F(1, 30) = 45.36$, $p < .00001$). However, for the same stimulation applied on the older and younger participants, illusions were not perceived at the same velocities depending on the sensory modality stimulated. More precisely, older individuals perceived significantly faster illusory movements than younger ones when touch or vision were stimulated (except for the visual illusion at the low intensity level which only tended to reach a significant higher value in the older group than in the younger one (V_{Low}:$p = .06$; V_{High}: $p = .048$; T_{Low}: $p = .0004$; T_{High}: $p = .0001$). This did not hold true for the proprioceptive stimulation for which illusion velocities did not significantly differed between the two groups at both intensity levels (P_{Low}: $p = .70$; P_{High}: $p = 0.34$).

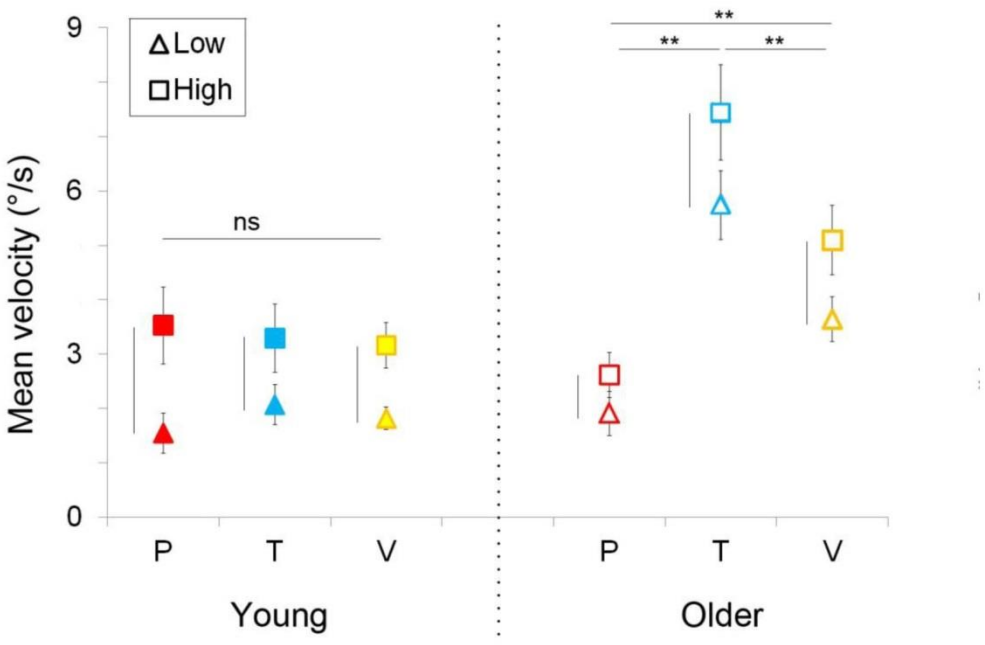


Figure 4: Mean illusion velocity (± SEM) perceived by the young and older participants in response to muscle proprioceptive (red), tactile (blue) and visual stimulations at low and high intensities. ns: $p > .05$; *: $p < .05$; **: $p < .01$; ***: $p < .001$.

13

The "rates of velocity increase" (RVI) were on average greater in the younger group than in the older one for all stimulation conditions confounded. Indeed, with respect to the illusion velocity perceived at the low intensity level, the increase in illusion velocity between the low and the high stimulation intensity was greater in the younger group (102 % versus 44 %, $F(1,25) = 7.599$, $p = .011$). Interestingly, it must be noticed that, for muscle proprioception stimulation, RVI were inversely correlated to age in the older group (Pearson $r = -0.70$, $p = .004$, Fig. 5) but not in the younger group ($r = .27$, $p = .40$). No significant correlation was found with age for the RVI obtained in the visual and tactile stimulation conditions.

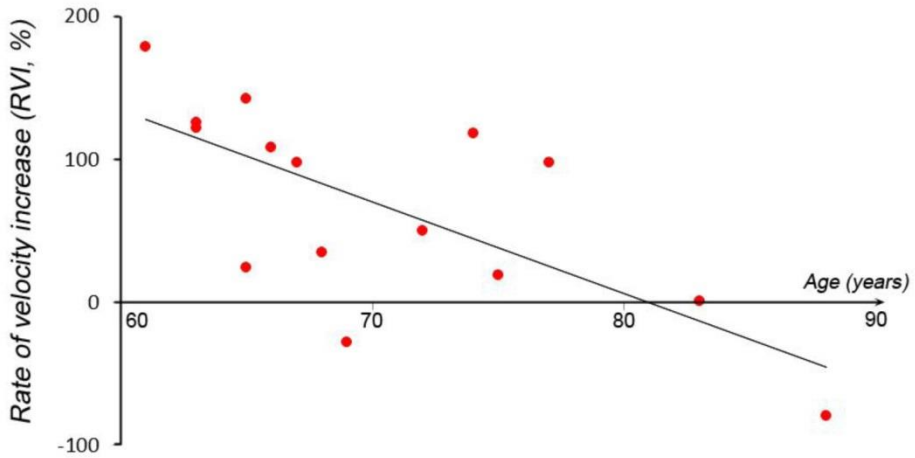


Figure 5: Relation between RVI and Age within the older group in the case of a proprioceptive stimulation.

EMG responses

Motor activity was recorded in the pollicis longus (PL) and the extensor carpi ulnaris (ECU) muscles of the participants' right wrist. No noticeable EMG activity was observed in the PL whatever the unisensory stimulation applied at any intensity levels. On the contrary, small EMG activities were observed in the ECU for almost all participants in at least one of the stimulation condition (only two participants, one younger and one older, never showed motor response in the ECU). In those participants who displayed involuntary motor responses in at least one condition, these responses occurred in 88 % , 88 % and 85 % of the trials within the young group and in 75 % , 63 % and 81 % of the trials within the older group for the tactile, visual, and proprioceptive stimulation, respectively. For the three unisensory conditions, the amplitude of those EMG responses was significantly higher in the older group

(mean RMS = 0.042 ± 0.05 mV) than in the younger group (mean RMS = 0.017 ± 0.03 mV) ($F(1, 28) = 5.62$, $p = .025$).

Illusory sensations induced by multisensory stimulation: comparison within and between groups

Illusion saliency

For the four multisensory stimulations, older as well as younger participants reported high subjective rates (on average > 3) and these rates were not significantly different between the two groups for the two intensity levels confounded except for the visuo-tactile illusions were more salient in the older individuals compared to the young ones (Mann-Whitney tests: Low intensity: $p = 0.0062$; High intensity: $p = 0.0019$). Within each group, no significant difference was observed between the different multisensory conditions.

Illusion latencies

Unlike unisensory stimulation, multisensory stimulation gave rise to illusory perceptions with similar latencies in the older group as well as in the younger group but shorter in the latter ($F(1, 30) = 9.16$, $p = .005$). In addition, within both groups, increasing the stimulation intensity of the multisensory conditions leaded to significant shorter latencies ($F(1, 30) = 14.79$, $p = .0006$). Indeed, across both groups, the mean latency was 1244 ± 812 ms when multisensory stimulation were delivered at the low intensity and of 1039 ±705 ms when they were delivered at the highest intensity (Table 2).

Table 2: Mean illusion latencies (± SD) in the older and the young group for low and high stimulation intensities in the multisensory conditions

Latencies (ms)	Low intensity				High intensity				
	PT	VP	VT	VTP	PT	VP	VT	VTP	
OLDER	1438 ± 188	1837 ± 233	1398 ± 167	1340 ± 200	1077 ± 134	1760 ± 161	1141 ± 180	1168 ± 137	Age main effect ($F(1, 30) = 9,16$, $p = .005$)
YOUNG	751 ± 171	978 ± 122	791 ± 139	935 ± 158	744 ± 136	816 ± 119	590 ± 190	552 ± 111	
	Intensity main effect ($F(1, 30) = 14.79$, $p = .0006$)								

Illusion velocities

Older individuals perceived faster illusions (mean = 6.40 +/- 2.89 °/s) than younger ones (mean = 3.32 +/- 2.11 °/s, $F(1, 30) = 15.43$, $p = .0005$) for the four multisensory stimulation confounded, and an increase intensity in any multisensory stimulation led to a significant increase in illusion velocities ($F(1, 10) = 99.09$, $p < .0001$). Nevertheless, the velocity increase between the low and the high intensities of stimulation (RVI) was smaller in the older group compared to the young one for all the multisensory stimulation conditions ($F(3, 90) = 2.86$, $p = .041$) except for the visuo-tactile conditions (Tukey post-hoc test: $p = .13$; Fig. 6).

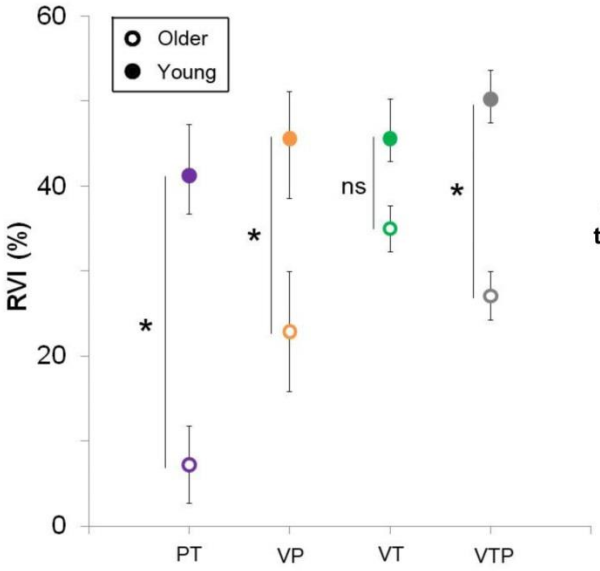


Figure 6 : Rate of illusion velocity increase (± SEM) between the low and the high level of stimulation intensity in the proprio-tactile (purple), visuo-proprioceptive (orange), visuo-tactile (green), and trisensory (grey) conditions. ns: p > .05; *: p< .05; **: p < .01; ***: p < .001.

Comparison between the various multisensory conditions did not reveal a significant difference within the younger group, except for the visuo-tactile condition which gave rise to significantly slower illusions than those obtained by the trisensory stimulation at the high stimulation intensity (Post-hoc test: $p = 0.02$). In other words, only a strong proprioceptive stimulation added to the visuo-tactile stimulation increased the velocity of the resulting illusions. On the contrary, in the older group, trisensory stimulation gave rise to stronger illusions with respect to the proprio-visual conditions, at low and high intensity levels. Indeed, adding a tactile stimulation to a visuo-proprioceptive one increased significantly the velocity of the illusions ($p = .000051$ and $p < .0001$ for low and high intensity respectively). The same

occurred when a high visual stimulation was added to a proprio-tactile stimulation (p = .00095). In addition, proprio-visual conditions at the two intensity levels always gave rise to significantly smaller illusions compared to the bisensory conditions including a tactile stimulation, i.e. the visuo-tactile or proprio-tactile conditions (Fig. 7).

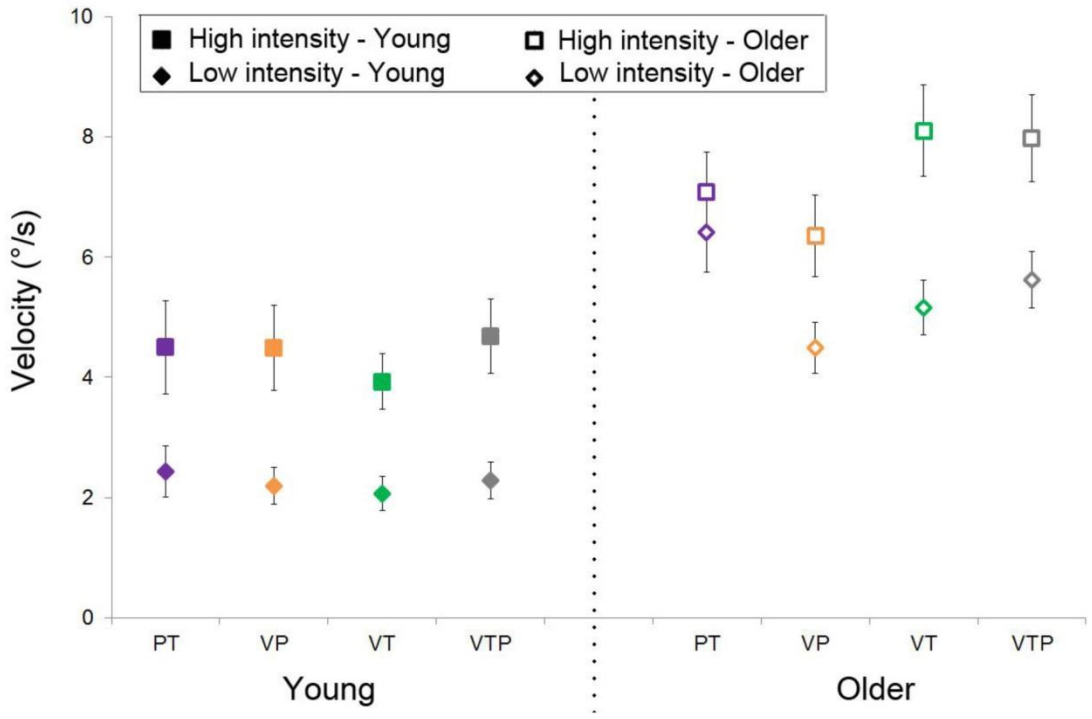


Figure 7: Mean illusion velocity (± SEM) perceived by the young and older participants in response to proprio-tactile (purple), proprio-visual (orange), visuo-tactile (green) and trisensory (grey) stimulations. ns: p > .05; *: p< .05; **: p < .01; ***: p < .001.

Multisensory index (MSI) for illusion latencies and illusion velocities

To quantify the improvement of the perceptual responses induced by the multisensory stimulation with respect to the most efficient unisensory stimulation, the multisensory index (MSI) was individually estimated for each multisensory condition. No significant differences were found between the MSI values of the two groups, for neither the latencies ($F(1, 30) = 2.23$, $p = .15$) nor the illusion velocities ($F(1, 30) = 0.0036$, $p = .85$)(Fig. 8).

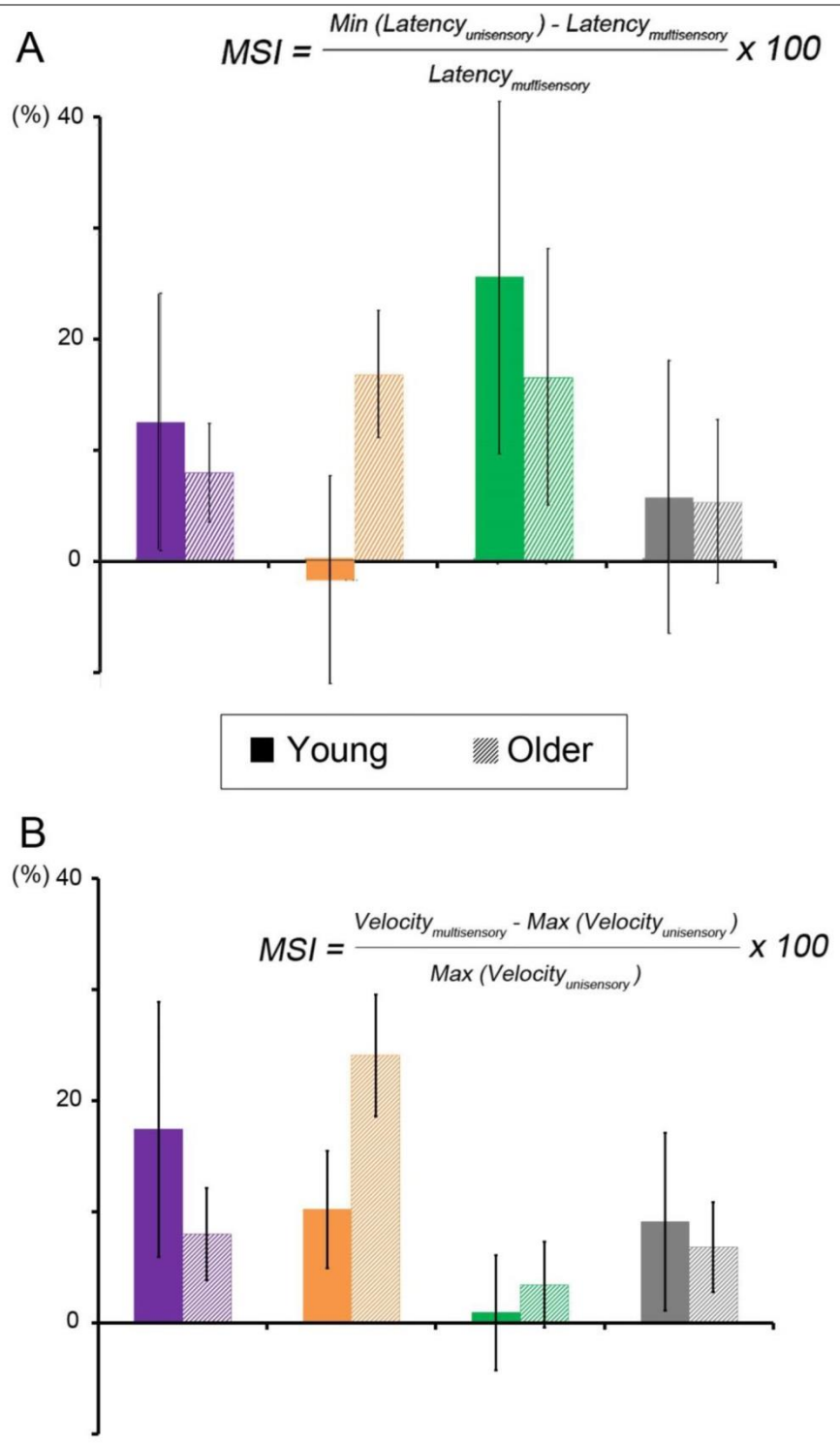


Figure 8: Mean (± SD) multiSensory Index (MSI) for illusion latencies (A) and velocities (B) in the young and older groups in response to proprio-tactile (purple), proprio-visual (orange), visuo-tactile (green) and trisensory (grey) stimulations. ns: p > .05; *: p< .05; **: p < .01; ***: p < .001.

18

Discussion

This study aimed to investigate changes with age in the relative contribution of muscle proprioception, touch, and vision to kinesthesia and their integration. To this end, we compared the latencies and perceived velocities of illusory movements of self-hand rotations induced by stimulating each of these sensory channels in isolation or in combination, both in a young group and an older group (above 60 years old).

Reshaping of sensory reliance across lifespan

Although all sensory systems are structurally impaired during aging (Desrosiers et al. 1999; Shaffer and Harrison 2007; Borel and Alescio-Lautier 2014), the extent of their deterioration may not be equivalent depending on the modality and the functional consequences for kinesthesia may differ. Results from the present study support this view.

One of the main findings of the present study is that the same proprioceptive stimulation applied in young or older participants did not elicited equivalent illusory movements. It was more difficult to elicit vibration-induced illusory sensations in older participants (mean occurrence 67% in the older group, 98% in the young group), and when they were present, proprioceptive illusions were delayed and less salient than those reported by young participants. In addition, the ratio between increase in proprioceptive stimulation intensity and increase of perceived velocity dropped down with age (as attested by a negative correlation of the RVI values with age).

A first explanation of this muscle proprioceptive impairment could be that the vibration stimulation used in the present study may not recruit muscle spindles endings with the same extend in older than young adults, due to physiological degradation of the skin and muscle tissues (cf skin and muscle elasticity deterioration…). If it was the case, motor consequences of muscle tendon vibration should also be altered in the same way as perceptual consequences. However, Quoniam et al. (1995) examined the tonic vibration reflex (TVR) induced by a 80 Hz vibration of the biceps and triceps muscles both in a young (20- to 44-year-old) and an older (60- to 86-year-old) group. This reflex is assumed to take the same pathways as the stretch reflex (mono and polysynaptic myotatic reflex). The latter authors showed that the latency and amplitude of TVR did not depend on the subjects' age. This result suggests that the alteration of the perceptual illusions observed in the present study cannot be

explained by a lesser activation of muscle spindles in elderly when muscle tendon vibration was applied.

As for muscle proprioceptive stimulation, increasing the intensity level of visual or tactile stimulation resulted in a smaller increase of illusion velocity in old adults in comparison with young adults. In addition, illusions elicited by visual stimulation in elderly were also delayed. Because it was not the case for the tactile stimulation for which response latencies did not differ between older and younger participants, alteration of the perceptual responses observed in the present study cannot be fully explained by a nonspecific effect as a general slowdown of central processing in elderly, nor by a deterioration of the motor system introducing difficulties in elderly to reproduce actively with their left hands what they perceived in their right hands. In addition, we made sure in a pre-testing session that older individuals included in this study were able to copy with their left hand a movement passively imposed to their right hand within the range of young participants' performances (to be included in the present study, latencies and velocities of the copy should not exceed the mean performance of the young group from more than two standard deviations). Therefore, a differential impairment in the sensory systems seems more likely responsible for the differential perceptual effects found in this study, suggesting a greater impairment of the muscle proprioceptive modality compared to the visual and the tactile ones for kinesthesia.

A question thus arises as to determine whether the perceptual differences observed between older and young adults result from peripheral and/or central processing changes. The degradation with age in structural properties and density of mechanoreceptors (Kararizou et al. 2005), and in peripheral and central nerve conduction have been widely reported in the literature (Swash and Fox 1972; Dorfman and Bosley 1979). Although a peripheral origin can account for the difficulty to induce proprioceptive illusions as well as for the delayed perceptual responses observed in elderly, it does not seem sufficient to explain all the present results. Indeed, a noteworthy finding is the fact that the illusory sensations induced by visual and tactile stimulation were found faster in older than young participants. Older participants also reported a greater saliency of the tactile illusions compared to the young group, and conversely, the young group reported greater saliency in proprioceptively-induced illusions than the older group. In addition, trisensory stimulation did not override bimodal conditions that already included a tactile or a high visual stimulation in older adults; conversely, only a proprioceptive stimulation added to a visuo-tactile stimulation improved significantly the perceptual responses in young participants. Altogether, these results rather support the

hypothesis of a central origin with changes in the sensory reliance in favor of touch and vision for kinesthetic purposes, likely due to a relative greater impairment of muscle proprioception. As reported in previous studies (Blanchard et al. 2013; Chancel et al. 2016a), the velocity of the visual and tactile illusions evoked in young healthy adults is very low compared to the velocity of the stimulation applied. These very low perceptual gains can be explained by the conflicting proprioceptive feedback indicating at the same time that the hand was not actually moving. Using a modeling Bayesian approach, Chancel et al. (2016a) have demonstrated that discrimination of illusory hand movement velocity based on visuo-tactile information is sub-optimal due to an unpredicted over-weighting of muscle proprioceptive information. Reversely, the strengthening of visual and tactile illusions in elderly despite the deterioration of those sensory systems might be explained by a weaker weight attributed to resting/immobility proprioception cues with respect to the moving visual or tactile cues.

The hypothesis that central strategies have been developed in the elderly to compensate for sensory deterioration are supported by several other studies. For instance, Peters et al., (2016) assessed the vestibular function in young and older individuals using a direction discrimination task of real and virtual self-rotations. On the whole, the authors observed elevated discrimination thresholds in older adults relative to/with respect to the younger ones, results that are in accordance with the well-known structural deterioration of the peripheral vestibular apparatus. However, elderly performed as well as young adults for some rotations imposed at a particular frequency. The authors concluded that a central frequency-specific processing gain may occur to compensate for the vestibular system degradation with age.

Changes in sensory reliance with age has also been reported for instance in semantic classification tasks, where visual dominance over audition has been specifically observed in the elderly (Diaconescu et al. 2013). Indeed, when participants have to judge whether presented stimuli belong to animate or inanimate categories, auditory object categorization is enhanced by concomitant presentation of congruent visual stimuli but this effect is not symmetric. Adding a congruent auditory stimulus does not increase the performance of older persons to categorize visual object. The authors concluded that elderly becomes more visually-dependent in categorization tasks compared to the young individuals.

Preservation of multisensory integration processing in elderly

The beneficial impact of multimodal stimulation in the elderly group was of the same order as that observed in the young group: improvements in latency and velocity illusion during multisensory conditions in comparison with the most efficient unisensory response did not significantly differed between the two groups, as attested by similar MSI values. Nevertheless, as for unisensory conditions, the performances of elderly in the four multisensory conditions remained lower than those of the young adults with greater illusion latencies and slower rate of illusion increase between the low and the high level of stimulation intensity. These results suggest that capacity of elderly to integrate multisensory information for kinesthesia seems preserved at least partly to compensate for sensory system impairments. These findings echoes the ones of Braem et al. (2014) who found that integration of visual and haptic inputs in subjective vertical perception follows Bayesian principles in young as well as in older individuals. Furthermore, during a sensorimotor task like maintaining upright balance, multisensory integration has been widely thought to be degraded in older adults relative to young adults. Stance perturbation provoked by a privation of one of the vestibular, proprioceptive or visual systems is generally found to be more severe in elderly people who respond with larger body excursions than young adults (Peterka and Black 1990; Whipple et al. 1993; Quoniam et al. 1995; Speers et al. 2002; Abrahamova and Hlavacka 2008); and this unstability is still greater in elderly when two sensory systems are simultaneously deprived (Horak et al. 1989; Whipple et al. 1993). However, the postural consequences induced by multisensory stimulation rather than deprivation have been poorly studied. By applying variable concomitant visual and tactile stimulation in upright standing subjects, Allisson et al. (2006) showed that older participants performed as well as young participants to adapt the relative weight of one sensory cue with respect to the other one, i.e. elderly demonstrated an intact inter-sensory reweighting to vision and touch for postural control. This last study put into question the general assumption that elders would have more difficulties to quickly adapt the weighting of the different sensory information to sudden environmental changes (‘sensory reweighting adaptation’) resulting in greater imbalance and risk of fall in elderly (Horak et al. 1989; Teasdale and Simoneau 2001).

In another context than that of the sensorimotor control and kinesthesia, previous studies have even reported a greater benefit from multisensory integration with age (Laurienti et al. 2006; Diederich et al. 2008; Hugenschmidt et al. 2009; Mahoney et al. 2012; Diaconescu et al. 2013; de Boer-Schellekens and Vroomen 2014). In particular, during visual

and auditory discrimination tasks, older individuals take greater advantage of redundant audio-visual stimuli than younger adults suggesting that by increasing the efficiency of the integrative processing, elderly may compensate for declines of the sensory systems. Nevertheless, when the different stimuli are temporally- or spatially-incongruent, the crossmodal benefit is no longer observed in older adults (Poliakoff et al. 2006; Setti et al. 2011). The fact that the time windows of integration has been found larger in older adults compared to young ones, it has been argued that it can facilitate multisensory integration resulting in a beneficial effect when stimuli are congruent and in distractibility and inadequate co-processing of incongruent stimuli in conflicting situations (Diederich et al. 2008; Setti et al. 2011). In addition, Bedard and Barnett-Cowan (2015) showed that age-related changes in audio-visual integration depend on the tasks: these authors observe a larger temporal binding window in the elderly during the temporal order judgment task and the stream/bounce illusion but not in the simultaneity judgment task.

All in all, these studies suggest that, for some specific tasks, preserving or facilitating the integrative processing of multisensory cues may help elderly to at least partly compensate for the structural degradation of the various sensory systems. Despite the alteration of the central structures like the reduction of grey matter (Good et al. 2001; Resnick et al. 2003) and white matter (Lebel et al. 2012) in the brain of elderly, neuroimaging studies have provided physiological evidences of compensatory mechanisms at the cerebral level. Indeed, functional neuroplastic changes occur within the aging brain and this modulation of brain activity can be correlated with cognitive and motor decline in old adults. The most general view is that older adults might first compensate for weak cognitive and motor deficits by increasing related brain network activity (Cabeza et al. 2002; Ward and Frackowiak 2003) and by extending activations into the ipsilateral hemisphere (Ward 2006). A general reduction of inhibitory phenomenon in the brain of elderly is supposed to facilitate such hemispheric asymmetrical reduction in particular between cortical sensorimotor regions in elders (HAROLD hypothesis). A consistent finding supporting this view is the fact that old participants showed stronger involuntary muscle responses than young adults during the clockwise illusions. Indeed, previous studies have already demonstrated in young adults that an involuntary motor response accompanied an illusory perception of hand movement regardless of the sensory modality stimulated (Blanchard et al. 2013). This tonic activity is known to occur in the muscle that would have been contracted if the movement was actually performed, i.e. the ECU muscle in the present study, and it is supposed to result from a perceptual-to-motor

transformation at a high central level (Calvin-Figuière et al. 1999; Romaiguere et al. 2005). In particular, Romaiguère et al. (2005) showed that a transcranial magnetic stimulation of the sensorimotor cortex during a vibration-induced illusion affects both illusory movement and the motor response associated. In addition, several neuroimaging studies have reported the concomitant activation of sensory- and motor-related brain regions during the illusions elicited by a proprioceptive (Naito et al. 1999; Romaiguere et al. 2003) or a tactile (Kavounoudias et al. 2008) stimulation. Therefore, the stronger muscle responses displayed by the old participants may reflect a stronger activation of the cerebral sensorimotor network, in accordance with cerebral over-activations already evidenced in elderly during a motor or a cognitive task.

To conclude, the present findings confirm that kinesthesia is impaired with aging likely due to the degradation of all the sensory systems. However, such degradation might not be equivalent depending on the sensory system and weights of sensory modalities might have changed as early as 60 years old: elderly people might rely more on visual and tactile afferents for perceiving self-hand movements than young adults due to a relative greater impairment of muscle proprioception. In addition, to partly compensate sensory declines, elderly capacity to integrate multisensory cues seems to be preserved if not enhanced. Future studies should be conducted to determine the neural basis of such multisensory reweighting.

References

Abrahamova D, Hlavacka F (2008) Age-related changes of human balance during quiet stance. Physiol Res 57:957–64.

Aimonetti JM, Roll JP, Hospod V, Ribot-Ciscar E (2012) Ankle joint movements are encoded by both cutaneous and muscle afferents in humans. Exp Brain Res 221:167–76.

Allison LK, Kiemel T, Jeka JJ (2006) Multisensory reweighting of vision and touch is intact in healthy and fall-prone older adults. Exp Brain Res 175:342–352.

Andersen GJ (2012) Aging and vision: changes in function and performance from optics to perception. Wiley Interdiscip Rev-Cogn Sci 3:403–410. doi: 10.1002/wcs.1167

Ball K, Sekuler R (1986) Improving visual perception in older observers. J Gerontol 41:176–82.

Bedard G, Barnett-Cowan M (2015) Impaired timing of audiovisual events in the elderly. Exp Brain Res 234:331–340. doi: 10.1007/s00221-015-4466-7

Bennett PJ, Sekuler R, Sekuler AB (2007) The effects of aging on motion detection and direction identification. Vis Res 47:799–809.

Blanchard C, Roll R, Roll JP, Kavounoudias A (2011) Combined contribution of tactile and proprioceptive feedback to hand movement perception. Brain Res 1382:219–29.

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.

Borel L, Alescio-Lautier B (2014) Posture and cognition in the elderly: Interaction and contribution to the rehabilitation strategies. Neurophysiol Clin Neurophysiol 44:95–107. doi: 10.1016/j.neucli.2013.10.129

Braem B, Honoré J, Rousseaux M, et al (2014) Integration of visual and haptic informations in the perception of the vertical in young and old healthy adults and right brain-damaged patients. Neurophysiol Clin Clin Neurophysiol 44:41–48. doi: 10.1016/j.neucli.2013.10.137

Breugnot C, M.A. B, Ribot-Ciscar E, et al (2006) Mechanical Discrimination of Hairy Fabrics from Neurosensorial Criteria. Text Res J 76:835–46.

Cabeza R, Anderson ND, Locantore JK, McIntosh AR (2002) Aging gracefully: compensatory brain activity in high-performing older adults. Neuroimage 17:1394–402.

Calvin-Figuière S, Romaiguère P, Gilhodes J-C, Roll J-P (1999) Antagonist motor responses correlate with kinesthetic illusions induced by tendon vibration. Exp Brain Res 124:342–350. doi: 10.1007/s002210050631

Chancel M, Blanchard C, Guerraz M, et al (2016a) Optimal visuo-tactile integration for velocity discrimination of self-hand movements. J Neurophysiol jn.00883.2015. doi: 10.1152/jn.00883.2015

Chancel M, Brun C, Kavounoudias A, Guerraz M (2016b) The kinaesthetic mirror illusion: How much does the mirror matter? Exp Brain Res. doi: 10.1007/s00221-015-4549-5

Colby CL, Duhamel JR, Goldberg ME (1993) Ventral intraparietal area of the macaque: anatomic location and visual response properties. J Neurophysiol 69:902–14.

Collins DF, Refshauge KM, Gandevia SC (2000) Sensory integration in the perception of movements at the human metacarpophalangeal joint. J Physiol 529 Pt 2:505–15.

Cordo PJ, Horn JL, Kunster D, et al (2011) Contributions of skin and muscle afferent input to movement sense in the human hand. J Neurophysiol 105:1879–88.

de Boer-Schellekens L, Vroomen J (2014) Multisensory integration compensates loss of sensitivity of visual temporal order in the elderly. Exp Brain Res 232:253–262. doi: 10.1007/s00221-013-3736-5

Desrosiers J, Hébert R, Bravo G, Rochette A (1999) Age-related changes in upper extremity performance of elderly people: a longitudinal study. Exp Gerontol 34:393–405.

Diaconescu AO, Hasher L, McIntosh AR (2013) Visual dominance and multisensory integration changes with age. NeuroImage 65:152–166. doi: 10.1016/j.neuroimage.2012.09.057

Diederich A, Colonius H, Schomburg A (2008) Assessing age-related multisensory enhancement with the time-window-of-integration model. Neuropsychologia 46:2556–2562.

Dorfman LJ, Bosley TM (1979) Age-related changes in peripheral and central nerve conduction in man. Neurology 29:38–44.

Duhamel JR, Colby CL, Goldberg ME (1998) Ventral intraparietal area of the macaque: congruent visual and somatic response properties. J Neurophysiol 79:126–36.

Fetsch CR, Turner AH, DeAngelis GC, Angelaki DE (2009) Dynamic Reweighting of Visual and Vestibular Cues during Self-Motion Perception. J Neurosci 29:15601–15612. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2574-09.2009

Goble DJ, Coxon JP, Wenderoth N, et al (2009) Proprioceptive sensibility in the elderly: degeneration, functional consequences and plastic-adaptive processes. Neurosci Biobehav Rev 33:271–8.

Good CD, Johnsrude IS, Ashburner J, et al (2001) A voxel-based morphometric study of ageing in 465 normal adult human brains. Neuroimage 14:21–36.

Graziano MS (1999) Where is my arm? The relative role of vision and proprioception in the neuronal representation of limb position. Proc Natl Acad Sci U A 96:10418–21.

Guerraz M, Provost S, NARISON R, et al (2012) Integration of visual and proprioceptive afferents in kinesthesia. Neuroscience 223:258–268. doi: 10.1016/j.neuroscience.2012.07.059

Haibach P, Slobounov S, Newell K (2009) Egomotion and vection in young and elderly adults. Gerontology 55:637–643. doi: 10.1159/000235816

Haug H, Eggers R (1991) Morphometry of the human cortex cerebri and corpus striatum during aging. Neurobiol Aging 12:336-8–5.

Horak FB, Shupert CL, Mirka A (1989) Components of postural dyscontrol in the elderly: a review. Neurobiol Aging 10:727–38.

Hugenschmidt CE, Mozolic JL, Laurienti PJ (2009) Suppression of multisensory integration by modality-specific attention in aging: NeuroReport 20:349–353. doi: 10.1097/WNR.0b013e328323ab07

Kaplan FS, Nixon JE, Reitz M, et al (1985) Age-related changes in proprioception and sensation of joint position. Acta Orthop 56:72–74. doi: 10.3109/17453678508992984

Kararizou E, Manta P, Kalfakis N, Vassilopoulos D (2005) Morphometric study of the human muscle spindle. Anal Quant Cytol Histol 27:1–4.

Kavounoudias A, Roll JP, Anton JL, et al (2008) Proprio-tactile integration for kinesthetic perception: An fMRI study. Neuropsychologia 46:567–75.

Laurienti PJ, Burdette JH, Maldjian JA, Wallace MT (2006) Enhanced multisensory integration in older adults. Neurobiol Aging 27:1155–1163. doi: 10.1016/j.neurobiolaging.2005.05.024

Lebel C, Gee M, Camicioli R, et al (2012) Diffusion tensor imaging of white matter tract evolution over the lifespan. NeuroImage 60:340–352. doi: 10.1016/j.neuroimage.2011.11.094

Lindle RS, Metter EJ, Lynch NA, et al (1997) Age and gender comparisons of muscle strength in 654 women and men aged 20–93 yr. J Appl Physiol 83:1581–1587.

Madhavan S, Shields RK (2005) Influence of age on dynamic position sense: evidence using a sequential movement task. Exp Brain Res 164:18–28. doi: 10.1007/s00221-004-2208-3

Mahoney JR, Verghese J, Dumas K, et al (2012) The effect of multisensory cues on attention in aging. Brain Res 1472:63–73. doi: 10.1016/j.brainres.2012.07.014

Mapstone M, Logan D, Duffy CJ (2006) Cue integration for the perception and control of self-movement in ageing and Alzheimer's disease. Brain J Neurol 129:2931–2944. doi: 10.1093/brain/awl201

Naito E, Ehrsson HH, Geyer S, et al (1999) Illusory arm movements activate cortical motor areas: a positron emission tomography study. J Neurosci 19:6134–44.

Norman JF, Ross HE, Hawkes LM, Long JR (2003) Aging and the perception of speed. Perception 32:85–96.

Owsley C (2011) Aging and vision. Vision Res 51:1610–1622. doi: 10.1016/j.visres.2010.10.020

Owsley C, Sekuler R, Siemsen D (1983) Contrast sensitivity throughout adulthood. Vis Res 23:689–99.

Peterka RJ, Black FO (1990) Age-related changes in human posture control: sensory organization tests. J Vestib Res Equilib Orientat 1:73–85.

Peters RM, Blouin J-S, Dalton BH, Inglis JT (2016) Older adults demonstrate superior vestibular perception for virtual rotations. Exp Gerontol 82:50–57. doi: 10.1016/j.exger.2016.05.014

Poliakoff E, Ashworth S, Lowe C, Spence C (2006) Vision and touch in ageing: Crossmodal selective attention and visuotactile spatial interactions. Neuropsychologia 44:507–517.

Porciatti V, Fiorentini A, Morrone MC, Burr DC (1999) The effects of ageing on reaction times to motion onset. Vis Res 39:2157–64.

Porter MM, Vandervoort AA, Lexell J (1995) Aging of human muscle: structure, function and adaptability. Scand J Med Sci Sports 5:129–142.

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

Prsa M, Gale S, Blanke O (2012) Self-motion leads to mandatory cue fusion across sensory modalities. J Neurophysiol 108:2282–2291. doi: 10.1152/jn.00439.2012

Quoniam C, Hay L, Roll JP, Harlay F (1995) Age effects on reflex and postural responses to propriomuscular inputs generated by tendon vibration. J Gerontol Biol Sci Med Sci 50:B155-65.

Reeves ND, Narici MV, Maganaris CN (2006) Myotendinous plasticity to ageing and resistance exercise in humans. Exp Physiol 91:483–498. doi: 10.1113/expphysiol.2005.032896

Resnick SM, Pham DL, Kraut MA, et al (2003) Longitudinal magnetic resonance imaging studies of older adults: a shrinking brain. J Neurosci Off J Soc Neurosci 23:3295–3301.

Reuschel J, Drewing K, Henriques DYP, et al (2009) Optimal integration of visual and proprioceptive movement information for the perception of trajectory geometry. Exp Brain Res 201:853–862. doi: 10.1007/s00221-009-2099-4

Ribeiro F, Oliveira J (2007) Aging effects on joint proprioception: the role of physical activity in proprioception preservation. Eur Rev Aging Phys Act 4:71–76.

Roll JP, Vedel JP (1982) Kinaesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. Exp Brain Res 47:177–90.

Romaiguere P, Anton JL, Roth M, et al (2003) Motor and parietal cortical areas both underlie kinaesthesia. Brain Res Cogn Brain Res 16:74–82.

Romaiguere P, Calvin S, Roll JP (2005) Transcranial magnetic stimulation of the sensorimotor cortex alters kinaesthesia. Neuroreport 16:693–7.

Serbruyns L, Leunissen I, Huysmans T, et al (2015) Subcortical volumetric changes across the adult lifespan: subregional thalamic atrophy accounts for age-related sensorimotor performance declines. Cortex J Devoted Study Nerv Syst Behav 65:128–138. doi: 10.1016/j.cortex.2015.01.003

Setti A, Finnigan S, Sobolewski R, et al (2011) Audiovisual temporal discrimination is less efficient with aging: an event-related potential study. NeuroReport 22:554–558. doi: 10.1097/WNR.0b013e328348c731

Shaffer SW, Harrison AL (2007) Aging of the somatosensory system: a translational perspective. Phys Ther 87:193–207.

Skinner HB, Barrack RL, Cook SD (1984) Age-related decline in proprioception. Clin Orthop Relat Res 208–11.

Snowden RJ, Kavanagh E (2006) Motion perception in the ageing visual system: minimum motion, motion coherence, and speed discrimination thresholds. Perception 35:9–24.

Spear PD (1993) Neural bases of visual deficits during aging. Vision Res 33:2589–2609. doi: 10.1016/0042-6989(93)90218-L

Speers RA, Kuo AD, Horak FB (2002) Contributions of altered sensation and feedback responses to changes in coordination of postural control due to aging. Gait Posture 16:20–30. doi: 10.1016/S0966-6362(02)00003-6

Stein BE, Meredith MA, Wallace MT (1993) The visually responsive neuron and beyond: multisensory integration in cat and monkey. Prog Brain Res 95:79–90.

Stein BE, Stanford TR, Ramachandran R, et al (2009) Challenges in quantifying multisensory integration: alternative criteria, models, and inverse effectiveness. Exp Brain Res 198:113–126. doi: 10.1007/s00221-009-1880-8

Swash M, Fox KP (1972) The effect of age on human skeletal muscle. Studies of the morphology and innervation of muscle spindles. J Neurol Sci 16:417–32.

Tardy-Gervet MF, Gilhodes JC, Roll JP (1984) Perceptual and motor effects elicited by a moving visual stimulus below the forearm: an example of segmentary vection. Behav Brain Res 11:171–84.

Tardy-Gervet M-F, Gilhodes J-C, Roll J-P (1986) Interactions between visual and muscular information in illusions of limb movement. Behav Brain Res 20:161–174. doi: 10.1016/0166-4328(86)90001-X

Teasdale N, Simoneau M (2001) Attentional demands for postural control: the effects of aging and sensory reintegration. Gait Posture 14:203–210. doi: 10.1016/S0966-6362(01)00134-5

van Beers RJ, Wolpert DM, Haggard P (2002) When Feeling Is More Important Than Seeing in Sensorimotor Adaptation. Curr Biol 12:834–837. doi: 10.1016/S0960-9822(02)00836-9

Vidal M, Bülthoff HH (2010) Storing upright turns: how visual and vestibular cues interact during the encoding and recalling process. Exp Brain Res 200:37–49. doi: 10.1007/s00221-009-1980-5

Wallace MT, Meredith MA, Stein BE (1993) Converging influences from visual, auditory, and somatosensory cortices onto output neurons of the superior colliculus. J Neurophysiol 69:1797–809.

Ward NS (2006) Compensatory mechanisms in the aging motor system. Ageing Res Rev 5:239–54.

Ward NS, Frackowiak RS (2003) Age-related changes in the neural correlates of motor performance. Brain 126:873–88.

Warren WH, Blackwell AW, Morris MW (1989) Age differences in perceiving the direction of self-motion from optical flow. J Gerontol 44:P147-153.

Whipple R, Wolfson L, Derby C, et al (1993) 10 Altered Sensory Function and Balance in Older Persons. J Gerontol 48:71–76. doi: 10.1093/geronj/48.Special_Issue.71

DISCUSSION GENERALE

Synthèse

La perception des mouvements de notre corps et de nos membres peut nous paraître simple et instinctive. Pourtant, lorsque l'on commence à s'intéresser aux sources sensorielles qui nourrissent notre kinesthésie et que l'on prend conscience de leurs imperfections, de leurs ambigüités, de leurs messages parfois conflictuels, des changements qui les affectent au cours de notre vie, on réalise combien le SNC doit déployer des stratégies performantes pour obtenir des percepts cohérents de nos propres mouvements et tenter d'optimiser ces percepts afin d'agir de la façon la plus appropriée avec notre environnement. C'est une partie de ces stratégies, de ces règles de l'intégration multisensorielle dans la construction des percepts kinesthésiques que ce travail de thèse a cherché à préciser.

En explicitant certains principes régissant l'intégration de la proprioception musculaire, du tact, et de la vision en kinesthésie, ce travail a révélé des règles communes à ces processus intégratifs et à ceux décrits dans la littérature s'agissant de la perception des objets dans l'environnement, mais il a aussi souligné certaines spécificités propres à la perception des mouvements du corps.

Nous avons dans un premier temps montré que l'intégration des entrées visuelles et tactiles, pour discriminer la vitesse de déplacement de nos membres, se fait en fonction de leur fiabilité relative et permet une amélioration de notre capacité à discriminer cette vitesse. En effet, un modèle bayésien basé sur une somme pondérée des estimations unisensorielles (*Maximum Likelihood Estimation model*) permet de prédire l'amélioration observée en condition bimodale de la discrimination de la vitesse d'un mouvement de la main par rapport aux performances observées en conditions unimodales. En cela, l'intégration visuo-tactile semble obéir, pour la kinesthésie, à des principes d'inférence statistique similaires à ceux intervenant dans le cadre de l'estimation de mouvement d'un objet extérieur à notre corps propre (Gori et al., 2011).

Cependant, nos travaux ont aussi permis de souligner certaines spécificités liées à la kinesthésie. Ainsi, le biais en faveur des informations proprioceptives musculaires observé dans notre étude en modélisation semble indiquer l'existence d'autres mécanismes d'interactions de nos sens, au-delà de la seule pondération des entrées sensorielles en fonction de leur fiabilité. En effet, nous expliquons le faible gain de nos illusions de mouvement

visuelles et tactiles par le conflit existant pour les participants entre l'information d'immobilité de leur main véhiculée, entre autre, par la proprioception musculaire, et l'information de mouvement générée par nos stimulations. Or, si le gain des illusions augmente en condition visuo-tactile par rapport aux conditions unisensorielles, cette augmentation semble sous-optimale, puisqu'elle est en deçà des prédictions issues du modèle bayésien que nous avons testé. La pondération des entrées sensorielles par leur fiabilité relative seule n'explique donc pas les résultats comportementaux que nous observons en condition bisensorielle. Nous postulons notamment l'existence d'un mécanisme de recalibration par lequel, en cas de conflit sensoriel entre retours proprioceptifs musculaires et visuels et/ou tactiles, l'estimation du mouvement issue de la vision et/ou du tact serait réalignée sur l'estimation proprioceptive (Block & Bastian, 2008). Les sens tactile et visuel étant également dévolus au codage des déplacements de l'environnent, ils sont porteurs d'une ambigüité qui, selon le contexte, semble rendre la contribution de la proprioception musculaire prédominante. Il nous faut cependant nuancer ce propos dans la mesure où, dans notre contexte expérimental, nous avons choisi de limiter le contenu des informations visuelles et tactiles à une simple information de déplacement de l'environnement en arrière-plan. Lors de mouvements naturels, d'autres messages cutanés et visuels informent le SNC du déplacement des segments corporels, de leur position angulaire, et vont contribuer à l'estimation fine de ces mouvements. En particulier, les étirements de la peau lors de déformations du corps liées aux mouvements sont codés par les mécanorécepteurs tactiles et constituent une source importante d'information dans l'estimation de nos mouvements (Aimonetti et al., 2007, Collins & Prochazka, 1996).

Dans une autre série d'expérimentations, nous avons donc réalisé des expériences à l'aide du paradigme miroir, qui expose le sujet à la vision totale d'un membre en mouvement. Le retour visuel ainsi manipulé est plus complexe que celui utilisé pour induire le phénomène de vection. Dans cette situation expérimentale de conflit visuo-proprioceptif, une illusion kinesthésique va être induite sous l'effet du stimulus visuel alors que la proprioception musculaire indique l'immobilité du segment pourtant perçu en mouvement. Traditionnellement, les études utilisant cette approche concluent donc à la contribution majeure de l'information visuelle à la kinesthésie.

L'originalité de notre travail a été de remettre en question l'origine purement visuelle de cette illusion. Nos travaux montrent en effet que les messages proprioceptifs musculaires issus du membre en mouvement vont être pris en compte dans l'estimation des mouvements

du membre caché. En utilisant le paradigme miroir, nous avons mis en évidence, d'une part, que la dégradation des afférences proprioceptives du bras en mouvement entraine une dégradation de l'illusion de déplacement de l'autre bras, et d'autre part, que cette illusion miroir peut être entretenue quelques secondes, une fois le retour visuel supprimé, par le seul mouvement du bras controlatéral. Des travaux antérieurs de Guerraz et al., (2012) avaient également démontré l'influence des informations proprioceptives musculaires issues du membre caché, une stimulation congruente ou incongruente appliquée sur les muscles de ce bras pouvant respectivement soit accélérer soit ralentir l'illusion de mouvement perçue. La perception de mouvement d'un membre semble donc inclure une prise en compte des informations proprioceptives musculaires d'origine à la fois ispi- et controlatérale. Ces derniers résultats soulignent encore la complexité de l'intégration sensorielle qui comprend une intégration intra- et inter-modale et confortent l'importance de la proprioception musculaire dans la perception de mouvement de notre corps et de nos membres.

A la lumière de ces derniers résultats, notre constat d'une proprioception musculaire relativement plus atteinte avec l'âge est particulièrement intéressant. Si la proprioception a une part si importante dans la construction de nos percepts kinesthésiques, quelles adaptations, quelles stratégies sont mises en place par le système nerveux central pour faire face à son déclin en plus du déclin des autres modalités sensorielles ? Notre dernière étude supporte l'hypothèse d'une repondération des entrées sensorielles en faveur du tact et de la vision et, en parallèle, une préservation de la capacité des individus à intégrer différents messages sensoriels. Dans des tâches audio-visuelles, il semblerait que les personnes âgées étendent leur capacité d'intégration des entrées pour compenser les déficits sensoriels (Liaurenti et al., 2006). Les stratégies et mécanismes adaptatifs développés au cours du déclin progressif des sens pourraient donc varier selon les modalités sensorielles en présence et/ou des tâches comportementales effectuées. Quoi qu'il en soit, cela suggère que la prise en compte des différents sens pour la kinesthésie comme pour d'autres tâches perceptives n'est pas figée mais va pouvoir s'adapter à l'altération physiologique des systèmes sensoriels. Des stratégies permettraient le maintien ou le renforcement de l'intégration multisensorielle, et/ou la repondération des entrées selon probablement leur degré d'atteinte relative, pour finalement compenser les déficits unisensoriels et améliorer le bénéfice perceptif que nous pouvons retirer avec l'âge. Ces stratégies ne restent néanmoins que des palliatifs dont l'efficacité est à relativiser notamment lorsque les déficits sensoriels s'aggravent avec l'avancée en âge.

Perspectives

- ***Vers un modèle idéal des mécanismes sous-tendant la kinesthésie chez l'Homme***

Prétendre à l'obtention d'un modèle parfait et complet de la kinesthésie humaine est évidemment illusoire, un modèle n'étant jamais qu'une approximation à visée heuristique, un reflet de ce que nous parvenons à saisir d'un fonctionnement et non une copie conforme de ce fonctionnement. Il est cependant louable de chercher à actualiser nos modèles, à les rendre plus performants. Un modèle efficace sera un modèle qui, sans prétendre mimer parfaitement la réalité, fournit des prédictions fiables et en adéquation avec nos comportements. Dès lors, on peut envisager de les utiliser pour rendre ces comportements plus adaptés ou bien encore trouver des moyens de pallier leurs dysfonctionnements. Dans cette optique, et à la suite des travaux présentés dans cette thèse, nous avons esquissé quelques perspectives fondamentales et cliniques de nos résultats dans le champ de la kinesthésie.

Un modèle idéal de la perception des mouvements d'un membre devrait anticiper la prise en compte de l'information proprioceptive controlatérale en répondant notamment aux questions suivantes : dans quelles mesures cette prise en compte est-elle systématique ? Concerne-t-elle tous les membres appariés ? Quels facteurs intéroceptifs (fatigue, douleur,…) et/ou extéroceptifs vont la moduler ? Des études supplémentaires pourraient par exemple être menées en ajoutant à nos designs expérimentaux basés sur l'illusion miroir une modulation du positionnement relatif des membres. Si l'on considère que cette intégration bilatérale des informations proprioceptives musculaires permet, entre autres, une meilleure synergie entre les bras lors d'une action bimanuelle coordonnée, alors un prérequis de cette intégration pourrait être que les bras se trouvent dans un même plan de l'espace. Introduire une distorsion dans le positionnement relatif des deux bras pourrait alors diminuer voire supprimer cette prise en compte du retour proprioceptif musculaire controlatéral dans l'estimation des déplacements de l'un des bras, de la même façon qu'un écart spatial trop important entre deux stimuli sensoriels diminue voir supprime leur intégration. On pourrait également envisager une approche plus complète de cette intégration multisegmentaire des afférences proprioceptives en considérant les retours issus des jambes. En effet, dans les activités locomotrices, les déplacements des membres supérieurs et inférieurs sont finement coordonnés et permettent par leur activité synergique la bonne exécution des déplacements du

corps. Dès lors, il ne serait donc pas aberrant que des mécanismes similaires de prise en compte de la proprioception musculaire issue de différents segments corporels participent conjointement à la construction du percept kinesthésique de chacun d'entre eux. A ce titre, la perception du balancement d'un bras fantôme chez les patients amputés d'un membre supérieur lors de la marche à pied est éloquant et pourrait constituer une démonstration clinique de cette intégration à la fois multisensorielle mais aussi multisegmentaire.

Par ailleurs, nous avons présenté une synthèse non exhaustive des nombreux travaux complémentaires permettant la conciliation des approches computationnelles, comportementales et électrophysiologiques concernant le mécanisme de pondération relative des entrées sensorielles en fonction de leur fiabilité. Un travail similaire devrait être fait pour le mécanisme de recalibration qui postule qu'en cas de conflit entre les messages issus de différentes sources sensorielles, ce conflit soit résolu, en partie au moins, par le réalignement des différentes estimations unisensorielles sur l'estimation issue de la modalité de référence dans la situation donnée (dans notre cas, il s'agit d'un réalignement de la vision et du tact sur la modalité proprioceptive musculaire). En effet, la complémentarité de ces deux mécanismes d'interaction multisensorielle a été étudiée ces dernières années (Smeets, Dobbelsteen, Grave, Beers, & Brenner, 2006; Zaidel, Ma, & Angelaki, 2013; Zaidel, Turner, & Angelaki, 2011), néanmoins les substrats neuronaux de la recalibration ainsi que les limites fonctionnelles de la recalibration sont bien moins connus que ceux de la pondération sensorielle. Les études s'intéressant à ce sujet, mêlant modélisation et comportement, suggèrent que la recalibration non supervisée (sans prise de conscience d'une erreur d'estimation) et la recalibration supervisée (les individus ont un retour sur leur erreur) agissent de concert pour moduler le comportement sensoriel humain (Zaidel et al., 2013). La recalibration supervisée serait alors motivée par un souci d'exactitude de la perception et non plus de précision comme c'est le cas dans le cas de l'intégration multisensorielle de type bayésien (Zaidel et al., 2011). Nous pouvons également citer quelques travaux s'intéressant à un cas particulier de recalibration sensorielle : le réalignement sensoriel en faveur de la vision dans le cas de conflit visuo-somesthésique au cours d'un mouvement volontaire (Bernier, Burle, Vidal, Hasbroucq, & Blouin, 2009; Lebar, Bernier, Guillaume, Mouchnino, & Blouin, 2015). En enregistrant les potentiels somato-sensoriels corticaux évoqués par la stimulation du nerf médian, Bernier et collaborateurs (2009) mettent en évidence une suppression corticale du traitement des informations somesthésiques dans S1 alors que les participants doivent réaligner vision et somesthésie pour réussir une tâche de dessin en miroir (relations vision/somesthésie changées

par rapport au dessin en vision directe). Toujours à partir d'études utilisant le dessin en miroir, l'enregistrement de potentiels évoqués cette fois par des stimuli visuels (VEP), une réponse augmentée aux entrées visuelles dans les régions inféro-pariétales postérieures, occipito-temporales et inféro-temporales a été mise en évidence quand les participants doivent adapter leur comportement moteur aux retours visuels fournis par le miroir (Lebar et al., 2015). Pour faire face aux changements dans les relations entre vision et somesthésie engendrés par le dessin en miroir, il semblerait donc que le traitement des informations visuelles soit facilité et celui des informations somesthésiques inhibé. La recalibration sensorielle pourrait ainsi être partiellement sous-tendue par un changement dans l'équilibre du traitement central des différentes entrées sensorielles.

Nous n'avons pas non plus abordé dans nos études les mécanismes potentiels présidant à l'élaboration de l'ensemble des règles et connaissances a priori, qui se construisent et sont sans cesse actualisées par expérience, et qui vont influencer notre perception kinesthésique finale. La construction et la sélection de Priors appropriés en parallèle de l'exécution d'une tâche multisensorielle est en effet une problématique à considérer pour avoir une idée plus précise du fonctionnement kinesthésique global chez l'Homme. Cela implique notamment d'inclure dans notre réflexion des éléments développementaux : nous avons souligné les profonds changements, centraux comme périphériques, survenant avec l'âge dans le domaine kinesthésique. Ce faisant, nous n'avons observé qu'une extrémité du spectre : le vieillissement. Une part importante des recherches en kinesthésie explore la mise en place et la maturation des systèmes sensoriels et de leur interaction chez l'enfant. Plusieurs études ont ainsi mis en évidence une intégration multisensorielle inefficace, immature chez le jeune enfant (Chen, Shore, Lewis, & Maurer, 2016; Cowie, Sterling, & Bremner, 2016; Dekker et al., 2015; Gori, Del Viva, Sandini, & Burr, 2008; Petrini, Caradonna, Foster, Burgess, & Nardini, 2016) qui va progressivement s'améliorer en avançant vers l'âge adulte. Comment sont implémentés au niveau cérébral ces processus intégratifs et leur évolution ? Comment apprenons-nous et mémorisons-nous progressivement des comportements intégratifs optimisés au cours du développement? Et comment les entretenons-nous en vieillissant, y compris quand nos sens eux-mêmes déclinent ?

Enfin, nous avons abordé les interactions entre sens uniquement au niveau cortical, négligeant de ce fait les interactions se produisant au niveau sous cortical ou médullaire. Ainsi par exemple, Roy et Cullen (2001) ont mis en évidence chez le singe une influence de la proprioception issue de la musculature du cou sur l'activité des noyaux vestibulaires. En effet,

ils ont observé que la réponse du noyau vestibulaire à un déplacement de la tête était modulée par une rotation volontaire de la tête par rapport au tronc, qui s'accompagne donc d'un message proprioceptif issu des muscles du cou, mais pas dans le cas où le singe déplace volontairement sa tête et son buste en même temps, dans la même direction. Ces auteurs en concluent que le traitement des informations vestibulaires dans les noyaux vestibulaires du tronc cérébral peut être modulé par les afférences proprioceptives musculaires. Des interactions similaires peuvent être observées entre systèmes visuels et sensori-moteurs lorsque l'on observe l'activité de certains neurones visuels pendant une saccade oculaire : certains de ces neurones répondent préférentiellement à une direction de mouvement ; une partie de ces neurones qui vont être spécifiquement activés par un mouvement de la scène visuelle (condition passive) ne vont plus répondre à un mouvement de même direction mais corolaire à une saccade (condition active), c'est-à-dire par un déplacement de l'œil (Thiele et al., 2002). Dans la condition active, le mouvement de la scène visuelle n'est donc pas détecté alors que le même mouvement déclenche un percept en condition passive. Il s'agit alors d'une modulation de la sensibilité d'une modalité sensorielle, la vision, par un changement sensori-moteur, une activité motrice au niveau de l'œil. Ce type d'influence d'une modalité sensorielle sur une autre au niveau sous cortical et/ou médullaire est à considérer lorsque l'on combine des stimulations sensorielles et que l'on compare ensuite les réponses en situation unisensorielle et multisensorielle : la réponse provenant d'un canal sensoriel pourrait être modifiée avant même de parvenir au SNC par le simple ajout d'un message sensoriel de nature différente, et le signal traité au niveau cortical sera alors différent entre les conditions uni et multisensorielles. Pour compléter les résultats que nous avons obtenus, nous pourrions en particulier nous questionner sur d'éventuels mécanismes de facilitation ou d'inhibition de la sensibilité des fuseaux neuromusculaires. En effet, ces capteurs musculaires possèdent une voie de contrôle efférente dite fusimotrice, qui permet d'ajuster la longueur de leurs fibres intrafusales, modulant ainsi leur sensibilité. Les afférences cutanées pourraient agir directement en modulant l'activité des motoneurones gamma de la voie fusimotrice au niveau médullaire, tout comme les afférences visuelles pourraient avoir une influence descendante sur ces mêmes motoneurones. En changeant la sensibilité des fuseaux neuromusculaires selon la présence ou non d'une autre entrée sensorielle, les messages afférents pour une même stimulation proprioceptive seraient de fait différents avant même d'être traités centralement. Cela pourrait partiellement au moins expliquer l'amélioration de la performance perceptive en condition multimodale. De telles influences multisensorielles au niveau médullaire ne semblent pas avoir été décrites chez l'Homme à ce jour.

Toutes ces questions commencent à être partiellement résolues par la convergence de multiples champs disciplinaires des sciences cognitives, mais le chemin est encore long avant de pouvoir dresser un portrait complet du fonctionnement intégratif en kinesthésie chez l'Homme.

- ***Promotion des techniques thérapeutiques multisensorielles et multisegmentaires***

L'utilisation de la thérapie miroir comme moyen de rééducation motrice est sujet à débat. En effet, il n'existe à ce jour aucune démonstration claire du bénéfice apporté par ce paradigme. Plus précisément, en prenant l'exemple d'hémiplégies d'origine centrale du membre supérieur, aucune n'étude n'a réussi à apporter la preuve d'un bénéfice systématique de cet outil thérapeutique par rapport à une rééducation basée sur la répétition d'actes moteurs bimanuels symétriques (Deconinck et al., 2014). Cependant, nos travaux peuvent peut-être fournir un début d'explication à cette absence de consensus et de résultats réguliers de la thérapie miroir.

En effet, on observe généralement deux modes de récupération après une lésion cérébrale : soit une hyperactivation de l'aire cérébrale controlatérale à l'aire lésée, soit un recrutement des aires péri-lésionnelles (pour revue voir Xerri, Zennou-Azogui, Sadlaoud, & Sauvajon, 2014). Sachant qu'il existe généralement une inhibition réciproque des cortex moteurs bilatéraux, une hyperactivation du cortex controlatéral à la lésion pourrait alors engendrer une sur-inhibition de l'hémisphère lésé, limitant le recours au deuxième mode de récupération par recrutement péri-lésionnel.

L'illusion miroir, émergeant de la convergence d'informations visuelles mais aussi proprioceptives bilatérales, va entrainer l'activation bilatérale des cortex sensori-moteurs. En cas de déséquilibre inter-hémisphérique, le recours à la thérapie miroir pourrait alors se révéler inefficace voir délétère en renforçant la sur-inhibition des régions péri-lésionnelles par le cortex moteur controlatéral. Toutefois, si la lésion de la zone corticale n'est que partielle, la thérapie miroir pourrait alors activer deux hémisphères sans créer de grand déséquilibre, et permettre le renforcement de la zone péri lésionnelle. Les conditions de son utilisation sont peut-être à redéfinir à la lumière de ce constat pour mieux établir dans quelles situations et pour quels patients cet outil peut réellement apporter un bénéfice.

- ***Inférence Bayésienne et kinesthésie : perspectives et applications possibles***

D'un point de vue appliqué, les approches bayésiennes et les récentes avancées sur leur implémentation cérébrale se sont révélées pertinentes notamment dans l'expérimentation sur des systèmes efficaces de vision artificielle (W. T. Freeman, Pasztor, & Carmichael, 2000; Howe, Leventon, & Freeman, 2000; Weiss & Freeman, 2001) ; on peut alors comprendre l'engouement que suscitent les études en modélisation bayésienne et les espoirs portés par ces courants dans le cadre du développement d'interfaces cerveau/machine, notamment au travers de l'implémentation d'algorithmes bayésiens sur des réseaux de neurones. Nombreux sont les domaines perceptifs qui pourraient bénéficier d'outils performants pour pallier les pertes fonctionnelles que subissent certains individus, suite à un traumatisme (accident, lésion,…) ou de façon chronique (dégénérescence pathologique ou même vieillissement sain). Si c'est dans le domaine de la vision que les prototypes sont les plus avancés, on peut espérer que bientôt d'autres modalités sensorielles suivront, dans le but par exemple de restaurer/renforcer la perception kinesthésique. Pour cela, comme pour répondre à la question fondamentale du fonctionnement cérébral, des études comme la nôtre contribuent à mieux comprendre les règles de l'intégration multisensorielle dans le cadre kinesthésique et à chercher une méthode pour les définir précisément et, par la suite, les mimer.

- ***Identifier les stratégies compensatrices liées à l'âge, les comprendre, les favoriser, les renforcer.***

Face au vieillissement de la population, l'assurance d'un vieillissement réussi et le maintien d'une autonomie des individus le plus longtemps possible sont des enjeux sociétaux primordiaux. Notre étude sur les évolutions du fonctionnement sensoriel en kinesthésie survenant au cours du vieillissement s'inscrit dans une démarche plus générale : identifier les stratégies compensatrices naturellement mises en place par le SNC pour compenser les déficits sensoriels. Nos observations expérimentales permettent d'envisager quelques pistes pour favoriser chez les personnes âgées une bonne perception de leurs mouvements, et, peut-être, limiter les chutes dont la prévalence est un des plus grands facteurs de risque au sein de cette population:

i) Renforcer et favoriser la mise en place de ces stratégies chez les séniors. Cela peut vouloir dire les inciter à utiliser le plus possible l'ensemble de leur sens, notamment leur tact, pour contrôler leurs déplacements. Plusieurs techniques d'ostéopathie et de kinésithérapie se focalisent aujourd'hui sur la prise de conscience des retours sensoriels en forçant les individus à prêter une plus grande attention à leurs sensations. Il s'agit implicitement d'entrainements perceptifs via les différents canaux sensoriels. Un entrainement tactile relativement précoce, avant d'observer les premiers signes de déclin au niveau de l'équilibre notamment, pourrait faciliter le recours à ce sens, renforçant ainsi la stratégie qui semble être privilégiée par le SNC. La question reste néanmoins ouverte de la possibilité de transférer au comportement quotidien les améliorations potentielles issues de tels entrainements.

ii) Aménager l'environnement dans lequel les seniors évoluent pour tirer profit au maximum de ce fonctionnement instinctif. L'élaboration de surfaces combinant un mélange de textures et de couleurs pour indiquer les changements de relief pourrait par exemple utiliser la préservation des capacités d'intégration multisensorielle pour fournir une information ayant plus de chance d'être traitée par les individus âgés.

iii) On peut enfin se demander s'il serait bénéfique de compléter ces stratégies par des stratégies alternatives qui ne seraient pas physiologiquement mises en place. Serait-il intéressant de pousser les seniors à entrainer spécifiquement leur proprioception puisque cette modalité sensorielle semble souffrir naturellement d'un déclin plus important ? Des études consistant en un entraînement sensori-moteur pendant plusieurs semaines de type maintien sur une planche en équilibre montrent une amélioration de la stabilité posturale (Waddington & Adams, 2004) ainsi qu'une meilleure discrimination de la vitesse de mouvement autour de l'articulation de la cheville (Westlake, Wu, & Culham, 2007) chez les groupes de seniors traités versus les groupes non traités. Toutefois, des études ciblant plus spécifiquement la sensibilité proprioceptive devraient être conduites afin de constater si un renforcement de cette modalité sensorielle ne pourrait pas conduire à la restauration d'un plus grand équilibre entre les poids sensoriels des différentes modalités, comme cela semble être le cas chez l'adulte jeune.

Bien évidemment, ce ne sont que des pistes en direction d'applications possibles des connaissances fondamentales acquises par les recherches s'intéressant à la population âgée. Des études ultérieures devraient permettent de conclure à l'efficacité et la pertinence de ces propositions.

Références

Abrahámová, D., Mancini, M., Hlavačka, F., & Chiari, L. (2009). The age-related changes of trunk responses to Achilles tendon vibration. *Neuroscience Letters*, *467*(3), 220–224. https://doi.org/10.1016/j.neulet.2009.10.041

Ackerley, R., & Kavounoudias, A. (2015). The role of tactile afference in shaping motor behaviour and implications for prosthetic innovation. *Neuropsychologia*, *79*, 192–205. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.06.024

Adamcova, N., & Hlavacka, F. (2007). Modification of human postural responses to soleus muscle vibration by rotation of visual scene. *Gait & Posture*, *25*(1), 99–105. https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2006.01.008

Adamo, D. E., Martin, B. J., & Brown, S. H. (2007). Age-related differences in upper limb proprioceptive acuity. *Perceptual And Motor Skills*, *104*(3), 1297–1309.

Adams, W. J., Banks, M. S., & van Ee, R. (2001). Adaptation to three-dimensional distortions in human vision. *Nature Neuroscience*, *4*(11), 1063–1064. https://doi.org/10.1038/nn729

Adams, W. J., Graf, E. W., & Ernst, M. O. (2004). Experience can change the "light-from-above" prior. *Nature Neuroscience*, *7*(10), 1057–1058. https://doi.org/10.1038/nn1312

Aimonetti, J. M., Roll, J. P., Hospod, V., & Ribot-Ciscar, E. (2012). Ankle joint movements are encoded by both cutaneous and muscle afferents in humans. *Exp Brain Res*, *221*(2), 167–76.

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. https://doi.org/10.1113/jphysiol.2006.123075

Alais, D., & Burr, D. (2004). The ventriloquist effect results from near-optimal bimodal integration. *Curr Biol*, *14*(3), 257–62.

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.

Albertsen, I. M., Temprado, J. J., Berton, E., & Heuer, H. (2014). Effect of haptic supplementation on postural control of younger and older adults in an unstable sitting task. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, *24*(4), 572–578. https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2014.03.005

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. https://doi.org/10.1007/s00221-005-0174-z

Allman, B. L., Keniston, L. P., & Meredith, M. A. (2009). Not just for bimodal neurons anymore: the contribution of unimodal neurons to cortical multisensory processing. *Brain Topogr*, *21*(3–4), 157–67.

Allman, B. L., & Meredith, M. A. (2007). Multisensory processing in "unimodal" neurons: cross-modal subthreshold auditory effects in cat extrastriate visual cortex. *J Neurophysiol*, *98*(1), 545–9.

Anacker, S., & Difabio, R. (1992). Influence of Sensory Inputs on Standing Balance in Community-Dwelling Elders with a Recent History of Falling. *Physical Therapy*, *72*(8), 575–581.

Anastasio, T. J., Patton, P. E., & Belkacem-Boussaid, K. (2000). Using Bayes' rule to model multisensory enhancement in the superior colliculus. *Neural Computation*, *12*(5), 1165–1187. https://doi.org/10.1162/089976600300015547

Andersen, G. J. (2012). Aging and vision: changes in function and performance from optics to perception. *Wiley Interdisciplinary Reviews-Cognitive Science*, *3*(3), 403–410. https://doi.org/10.1002/wcs.1167

Andersen, R. (2000). Coding of visual and auditory space in the posterior parietal cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11–11.

Barbin, J., Seetha, V., Casillas, J. M., Paysant, J., & Pérennou, D. (2016). The effects of mirror therapy on pain and motor control of phantom limb in amputees: A systematic review. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, *59*(4), 270–275. https://doi.org/10.1016/j.rehab.2016.04.001

Barrack, R. L., Skinner, H. B., Cook, S. D., & Haddad, R. J. (1983). Effect of articular disease and total knee arthroplasty on knee joint-position sense. *Journal of Neurophysiology*, *50*(3), 684–687.

Bastian, H. C. (1887). The "Muscular Sense"; Its Nature and Cortical Localisation. *Brain*, *10*(1), 1–89. https://doi.org/10.1093/brain/10.1.1

Beaule, V., Tremblay, S., & Theoret, H. (2012). Interhemispheric Control of Unilateral Movement. *Neural Plasticity*, 627816. https://doi.org/10.1155/2012/627816

Becker, W., Nasios, G., Raab, S., & Jurgens, R. (2002). Fusion of vestibular and podokinesthetic information during self-turning towards instructed targets. *Experimental Brain Research*, *144*(4), 458–474.

Bedard, G., & Barnett-Cowan, M. (2015). Impaired timing of audiovisual events in the elderly. *Experimental Brain Research*, *234*(1), 331–340. https://doi.org/10.1007/s00221-015-4466-7

Beer, J., Blakemore, C., Previc, F. H., & Liotti, M. (2002). Areas of the human brain activated by ambient visual motion, indicating three kinds of self-movement. *Exp Brain Res*, *143*(1), 78–88. https://doi.org/10.1007/s00221-001-0947-y

Bennett, P. J., Sekuler, R., & Sekuler, A. B. (2007). The effects of aging on motion detection and direction identification. *Vision Research*, *47*(6), 799–809. https://doi.org/10.1016/j.visres.2007.01.001

Bensmaia, S. J., Killebrew, J. H., & Craig, J. C. (2006). Influence of visual motion on tactile motion perception. *J Neurophysiol*, *96*(3), 1625–37.

Beppu, H., Suda, M., & Tanaka, R. (1984). Analysis of Cerebellar Motor Disorders by Visually Guided Elbow Tracking Movement. *Brain*, *107*(3), 787–809. https://doi.org/10.1093/brain/107.3.787

Berard, J., Fung, J., & Lamontagne, A. (2012). Impact of aging on visual reweighting during locomotion. *Clinical Neurophysiology*, *123*(7), 1422–1428. https://doi.org/10.1016/j.clinph.2011.11.081

Bergenheim, M., Ribot-Ciscar, E., & Roll, J. P. (2000). Proprioceptive population coding of two-dimensional limb movements in humans: I. Muscle spindle feedback during spatially oriented movements. *Exp Brain Res*, *134*(3), 301–10.

Bergman, E., Ulfhake, B., & Fundin, B. T. (2000). Regulation of NGF-family ligands and receptors in adulthood and senescence: correlation to degenerative and regenerative changes in cutaneous innervation. *The European Journal of Neuroscience*, *12*(8), 2694–2706.

Berkes, P., Orban, G., Lengyel, M., & Fiser, J. (2011). Spontaneous Cortical Activity Reveals Hallmarks of an Optimal Internal Model of the Environment. *Science*, *331*(6013), 83–87. https://doi.org/10.1126/science.1195870

Bernier, P.-M., Burle, B., Vidal, F., Hasbroucq, T., & Blouin, J. (2009). Direct Evidence for Cortical Suppression of Somatosensory Afferents during Visuomotor Adaptation. *Cerebral Cortex*, *19*(9), 2106–2113. https://doi.org/10.1093/cercor/bhn233

Bertelson, P. (1994). The Cognitive Architecture Behind Auditory-Visual Interaction in Scene Analysis and Speech Identification. *Cahiers De Psychologie Cognitive-Current Psychology of Cognition*, *13*(1), 69–75.

Bertelson, P., & Radeau, M. (1981). Cross-modal bias and perceptual fusion with auditory-visual spatial discordance. *Perception & Psychophysics*, *29*(6), 578–584. https://doi.org/10.3758/BF03207374

Berthoz, A., Pavard, B., & Young, L. (1975). Perception of Linear Horizontal Self-Motion Induced by Peripheral Vision (linearvection) - Basic Characteristics and Visual-Vestibular Interactions. *Experimental Brain Research*, *23*(5), 471–489.

Birznieks, I., Macefield, V. G., Westling, G., & Johansson, R. S. (2009). Slowly Adapting Mechanoreceptors in the Borders of the Human Fingernail Encode Fingertip Forces. *Journal Of Neuroscience*, *29*(29), 9370–9379.

Blanchard, C., Roll, R., Roll, J. P., & Kavounoudias, A. (2011). Combined contribution of tactile and proprioceptive feedback to hand movement perception. *Brain Res*, *1382*, 219–29.

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.

Block, H. J., & Bastian, A. J. (2011). Sensory weighting and realignment: independent compensatory processes. *Journal of Neurophysiology*, *106*(1), 59–70. https://doi.org/10.1152/jn.00641.2010

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. https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2006.09.010

Bogadhi, A. R., Montagnini, A., & Masson, G. S. (2013). Dynamic interaction between retinal and extraretinal signals in motion integration for smooth pursuit. *Journal of Vision*, *13*(13), 5. https://doi.org/10.1167/13.13.5

Bolton, C., Winkelma.rk, & Dyck, P. (1966). A Quantitative Study of Meissners Corpuscles in Man. *Neurology*, *16*(1), 1-.

Borel, L., & Alescio-Lautier, B. (2014). Posture and cognition in the elderly: Interaction and contribution to the rehabilitation strategies. *Neurophysiologie Clinique/Clinical Neurophysiology*, *44*(1), 95–107. https://doi.org/10.1016/j.neucli.2013.10.129

Botvinick, M., & Cohen, J. (1998). Rubber hands "feel" touch that eyes see. *Nature*, *391*(6669), 756–756. https://doi.org/10.1038/35784

Braddick, O. J., O'Brien, J. M. D., Wattam-Bell, J., Atkinson, J., Hartley, T., & Turner, R. (2001). Brain Areas Sensitive to Coherent Visual Motion. *Perception*, *30*(1), 61–72. https://doi.org/10.1068/p3048

Braem, B., Honoré, J., Rousseaux, M., Saj, A., & Coello, Y. (2014). Integration of visual and haptic informations in the perception of the vertical in young and old healthy adults and right brain-damaged patients. *Neurophysiologie Clinique = Clinical Neurophysiology*, *44*(1), 41–48. https://doi.org/10.1016/j.neucli.2013.10.137

Brandt, T., Dichgans, J., & Koenig, E. (1972). Perception of self-rotation (circular vection) induced by optokinetic stimuli. *Pflugers Arch*, *332*, Suppl 332:R98.

Bremmer, F., Klam, F., Duhamel, J. R., Ben Hamed, S., & Graf, W. (2002). Visual-vestibular interactive responses in the macaque ventral intraparietal area (VIP). *Eur J Neurosci*, *16*(8), 1569–86.

Bremmer, F., Schlack, A., Shah, N. J., Zafiris, O., Kubischik, M., Hoffmann, K., … Fink, G. R. (2001). Polymodal motion processing in posterior parietal and premotor cortex: a human fMRI study strongly implies equivalencies between humans and monkeys. *Neuron*, *29*(1), 287–96.

Bresciani, J.-P., Dammeier, F., & Ernst, M. O. (2006). Vision and touch are automatically integrated for the perception of sequences of events. *Journal of Vision*, *6*(5), 554–564. https://doi.org/10.1167/6.5.2

Breugnot, C., M.A., B., Ribot-Ciscar, E., Aimonetti, J. M., Roll, J. P., & Renner, M. (2006). Mechanical Discrimination of Hairy Fabrics from Neurosensorial Criteria. *Textile Research Journal*, *76*(11), 835–46.

Brodoehl, S., Klingner, C., Stieglitz, K., & Witte, O. W. (2013). Age-related changes in the somatosensory processing of tactile stimulation—An fMRI study. *Behavioural Brain Research*, *238*, 259–264. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2012.10.038

Brown, L. E., Rosenbaum, D. A., & Sainburg, R. L. (2003). Movement speed effects on limb position drift. *Experimental Brain Research*, *153*(2), 266–274. https://doi.org/10.1007/s00221-003-1601-7

Bruce, M. (1980). The Relation of Tactile Thresholds to Histology in the Fingers of Elderly People. *Journal of Neurology Neurosurgery and Psychiatry*, *43*(8), 730–734. https://doi.org/10.1136/jnnp.43.8.730

Brun, C., & Guerraz, M. (2015). Anchoring the "floating arm": Use of proprioceptive and mirror visual feedback from one arm to control involuntary displacement of the other arm. *Neuroscience*, *310*, 268–278. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2015.09.052

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. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2014.11.036

Bugnariu, N., & Fung, J. (2007). Aging and selective sensorimotor strategies in the regulation of upright balance. *Journal of Neuroengineering and Rehabilitation*, *4*, 19. https://doi.org/10.1186/1743-0003-4-19

Bullock-Saxton, J. E., Wong, W. J., & Hogan, N. (n.d.). The influence of age on weight-bearing joint reposition sense of the knee. *Experimental Brain Research*, *136*(3), 400–406. https://doi.org/10.1007/s002210000595

Burke, J. R., Kamen, G., & Koceja, D. M. (1989). Long-latency enhancement of quadriceps excitability from stimulation of skin afferents in young and old adults. *Journal of Gerontology*, *44*(5), M158–M163.

Burnett, L. R., Stein, B. E., Chaponis, D., & Wallace, M. T. (2004). Superior colliculus lesions preferentially disrupt multisensory orientation. *Neuroscience*, *124*(3), 535–547. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2003.12.026

Burnett, L. R., Stein, B. E., Perrault, T. J., & Wallace, M. T. (2006). Excitotoxic lesions of the superior colliculus preferentially impact multisensory neurons and multisensory integration. *Experimental Brain Research*, *179*(2), 325–338. https://doi.org/10.1007/s00221-006-0789-8

Bush, G., Luu, P., & Posner, M. I. (2000). Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(6), 215–222. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01483-2

Busse, L., Wade, A. R., & Carandini, M. (2009). Representation of Concurrent Stimuli by Population Activity in Visual Cortex. *Neuron*, *64*(6), 931–942. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2009.11.004

Butler, J. S., Smith, S. T., Campos, J. L., & Bülthoff, H. H. (2010). Bayesian integration of visual and vestibular signals for heading. *Journal of Vision*, *10*(11), 23. https://doi.org/10.1167/10.11.23

Calvert, G. A. (2001). Crossmodal processing in the human brain: insights from functional neuroimaging studies. *Cereb Cortex*, *11*(12), 1110–23.

Calvin-Figuière, S., Romaiguère, 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. https://doi.org/10.1007/s002210050631

Calvin-Figuiere, S., Romaiguere, P., & Roll, J. P. (2000). Relations between the directions of vibration-induced kinesthetic illusions and the pattern of activation of antagonist muscles. *Brain Res*, *881*(2), 128–38.

Campbell, K. L., Al-Aidroos, N., Fatt, R., Pratt, J., & Hasher, L. (2010). The effects of multisensory targets on saccadic trajectory deviations: eliminating age differences. *Experimental Brain Research*, *201*(3), 385–392. https://doi.org/10.1007/s00221-009-2045-5

Carandini, M., Heeger, D. J., & Movshon, J. A. (1997). Linearity and Normalization in Simple Cells of the Macaque Primary Visual Cortex. *The Journal of Neuroscience*, *17*(21), 8621–8644.

Casini, L., Romaiguere, 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 Res*, *1121*(1), 200–6.

Cauna, N., & Mannan, G. (1958). The Structure of Human Digital Pacinian Corpuscles (corpuscula-Lamellosa) and Its Functional Significance. *Journal of Anatomy*, *92*(1), 1-.

Chen, L., & Vroomen, J. (2013). Intersensory binding across space and time: A tutorial review. *Attention, Perception, & Psychophysics*, *75*(5), 790–811. https://doi.org/10.3758/s13414-013-0475-4

Chen, X., Yue, Z., & Gao, D. (2011). The time course of spatial and semantic processing between audition and vision: evidence from event-related potentials. *I-Perception*, *2*(4), 226–226.

Chen, Y.-C., Shore, D. I., Lewis, T. L., & Maurer, D. (2016). The development of the perception of audiovisual simultaneity. *Journal of Experimental Child Psychology*, *146*, 17–33. https://doi.org/10.1016/j.jecp.2016.01.010

Claxton, G. (1975). Why Cant We Tickle Ourselves. *Perceptual and Motor Skills*, *41*(1), 335–338.

Clemens, I. A. H., Vrijer, M. D., Selen, L. P. J., Gisbergen, J. A. M. V., & Medendorp, W. P. (2011). Multisensory Processing in Spatial Orientation: An Inverse Probabilistic Approach.

The Journal of Neuroscience, *31*(14), 5365–5377. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.6472-10.2011

Coello, Y., Milleville-Pennel, I., & Orliaguet, J. P. (2004). Position coding in a video-controlled pointing task with a rotated visual display: evidence for individual differences in visuo-proprioceptive interaction. *Neuroscience Letters*, *369*(3), 214–218. https://doi.org/10.1016/j.neulet.2004.07.066

Colledge, N., Cantley, P., Peaston, I., Brash, H., Lewis, S., & Wilson, J. (1994). Aging and Balance - the Measurement of Spontaneous Sway by Posturography. *Gerontology*, *40*(5), 273–278.

Collins, D. F., & Prochazka, A. (1996). Movement illusions evoked by ensemble cutaneous input from the dorsum of the human hand. *The Journal of Physiology*, *496*(3), 857–871. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1996.sp021733

Collins, D. F., Refshauge, K. M., & Gandevia, S. C. (2000). Sensory integration in the perception of movements at the human metacarpophalangeal joint. *J Physiol*, *529 Pt 2*, 505–15.

Cordo, P. J., Horn, J. L., Kunster, D., Cherry, A., Bratt, A., & Gurfinkel, V. (2011). Contributions of skin and muscle afferent input to movement sense in the human hand. *J Neurophysiol*, *105*(4), 1879–88.

Cowie, D., Sterling, S., & Bremner, A. J. (2016). The development of multisensory body representation and awareness continues to 10 years of age: Evidence from the rubber hand illusion. *Journal of Experimental Child Psychology*, *142*, 230–238. https://doi.org/10.1016/j.jecp.2015.10.003

Coxon, J. P., Goble, D. J., Impe, A. V., Vos, J. D., Wenderoth, N., & Swinnen, S. P. (2010). Reduced Basal Ganglia Function When Elderly Switch between Coordinated Movement Patterns. *Cerebral Cortex*, *20*(10), 2368–2379. https://doi.org/10.1093/cercor/bhp306

Curcio, C., Millican, C., Allen, K., & Kalina, R. (1993). Aging of the Human Photoreceptor Mosaic - Evidence for Selective Vulnerability of Rods in Central Retina. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, *34*(12), 3278–3296.

Dadarlat, M. C., O'Doherty, J. E., & Sabes, P. N. (2015). A learning-based approach to artificial sensory feedback leads to optimal integration. *Nature Neuroscience*, *18*(1), 138–144. https://doi.org/10.1038/nn.3883

de Boer-Schellekens, L., & Vroomen, J. (2014). Multisensory integration compensates loss of sensitivity of visual temporal order in the elderly. *Experimental Brain Research*, *232*(1), 253–262. https://doi.org/10.1007/s00221-013-3736-5

Debnath, R., & Franz, E. A. (2016). Perception of hand movement by mirror reflection evokes brain activation in the motor cortex contralateral to a non-moving hand. *Cortex*, *81*, 118–125. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2016.04.015

Deconinck, F. J., Smorenburg, A. R., Benham, A., Ledebt, A., Feltham, M. G., & Savelsbergh, G. J. (2014). Reflections on mirror therapy a systematic review of the effect of mirror visual feedback on the brain. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, 1545968314546134.

Degraaf, B., Wertheim, A., Bles, W., & Kremers, J. (1990). Angular Velocity, Not Temporal Frequency Determines Circular Vection. *Vision Research*, *30*(4), 637–646. https://doi.org/10.1016/0042-6989(90)90074-U

Dejong, B., Shipp, S., Skidmore, B., Frackowiak, R., & Zeki, S. (1994). The Cerebral-Activity Related to the Visual-Perception of Forward Motion in-Depth. *Brain*, *117*, 1039–1054.

Dekker, T. M., Ban, H., van der Velde, B., Sereno, M. I., Welchman, A. E., & Nardini, M. (2015). Late Development of Cue Integration Is Linked to Sensory Fusion in Cortex. *Current Biology*, *25*(21), 2856–2861. https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.09.043

DeLoss, D. J., Pierce, R. S., & Andersen, G. J. (2013). Multisensory Integration, Aging, and the Sound-Induced Flash Illusion. *Psychology and Aging*, *28*(3), 802–812. https://doi.org/10.1037/a0033289

Desrosiers, J., Hébert, R., Bravo, G., & Rochette, A. (1999). Age-related changes in upper extremity performance of elderly people: a longitudinal study. *Experimental Gerontology*, *34*(3), 393–405.

Diaconescu, A. O., Hasher, L., & McIntosh, A. R. (2013). Visual dominance and multisensory integration changes with age. *NeuroImage*, *65*, 152–166. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.09.057

Diederich, A., Colonius, H., & Schomburg, A. (2008). Assessing age-related multisensory enhancement with the time-window-of-integration model. *Neuropsychologia*, *46*(10), 2556–2562.

Diener, H., Dichgans, J., Bacher, M., & Gompf, B. (1984). Quantification of Postural Sway in Normals and Patients with Cerebellar Diseases. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *57*(2), 134–142. https://doi.org/10.1016/0013-4694(84)90172-X

Dietz, V., Macauda, G., Schrafl-Altermatt, M., Wirz, M., Kloter, E., & Michels, L. (2015). Neural Coupling of Cooperative Hand Movements: A Reflex and fMRI Study. *Cerebral Cortex*, *25*(4), 948–958. https://doi.org/10.1093/cercor/bht285

Dimitriou, M., & Edin, B. B. (2010). Human Muscle Spindles Act as Forward Sensory Models. *Current Biology*, *20*(19), 1763–1767. https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.08.049

Dohle, C., Pullen, J., Nakaten, A., Kust, 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. https://doi.org/10.1177/1545968308324786

Dokka, K., Kenyon, R. V., Keshner, E. A., & Kording, K. P. (2011). Self versus environment motion in postural control. *PLoS Comput Biol*, *6*(2), e1000680.

Doumas, D. M., Pearson, C. L., Elgin, J. E., & McKinley, L. L. (2008). Adult Attachment as a Risk Factor for Intimate Partner Violence The "Mispairing" of Partners' Attachment Styles. *Journal of Interpersonal Violence*, *23*(5), 616–634. https://doi.org/10.1177/0886260507313526

Downar, J., Crawley, A. P., Mikulis, D. J., & Davis, K. D. (2000). A multimodal cortical network for the detection of changes in the sensory environment. *Nat Neurosci*, *3*(3), 277–83.

Duclos, C., Roll, R., Kavounoudias, A., & Roll, J.-P. (2007). Cerebral correlates of the "Kohnstamm phenomenon": An fMRI study. *Neuroimage*, *34*(2), 774–783. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.06.050

Duffy, C., & Wurtz, R. (1991). Sensitivity of Mst Neurons to Optic Flow Stimuli .1. a Continuum of Response Selectivity to Large-Field Stimuli. *Journal of Neurophysiology*, *65*(6), 1329–1345.

Duhamel, J. R., Colby, C. L., & Goldberg, M. E. (1998). Ventral intraparietal area of the macaque: congruent visual and somatic response properties. *J Neurophysiol*, *79*(1), 126–36.

Edin, B. B., & Johansson, N. (1995). Skin strain patterns provide kinaesthetic information to the human central nervous system. *The Journal of Physiology*, *487*(1), 243–251. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1995.sp020875

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), 875–7.

Eklund, G. (1972). Position sense and the state of contraction: the effects of vibration. *J Neurol Neurosurg Psychiatry*, *35*(5), 606–11.

Engel, A. K., Fries, P., & Singer, W. (2001). Dynamic predictions: Oscillations and synchrony in top–down processing. *Nature Reviews Neuroscience*, *2*(10), 704–716. https://doi.org/10.1038/35094565

Ernst, M. O., & Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature*, *415*(6870), 429–33.

Ernst, M. O., & Bülthoff, H. H. (2004). Merging the senses into a robust percept. *Trends in Cognitive Sciences*, *8*(4), 162–169. https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.02.002

Essick, G. K., & Edin, B. B. (1995). Receptor encoding of moving tactile stimuli in humans. II. The mean response of individual low-threshold mechanoreceptors to motion across the receptive field. *J Neurosci*, *15*(1 Pt 2), 848–64.

Feldman, A. G., & Latash, M. I. (1982). Inversions of vibration-induced senso-motor events caused by supraspinal influences in man. *Neuroscience Letters*, *31*(2), 147–151. https://doi.org/10.1016/0304-3940(82)90107-0

Ferrell, W., Crighton, A., & Sturrock, R. (1992). Age-Dependent Changes in Position Sense in Human Proximal Interphalangeal Joints. *Neuroreport*, *3*(3), 259–261. https://doi.org/10.1097/00001756-199203000-00011

Fetsch, C. R., DeAngelis, G. C., & Angelaki, D. E. (2013). Bridging the gap between theories of sensory cue integration and the physiology of multisensory neurons. *Nature Reviews Neuroscience*, *14*(6), 429–442. https://doi.org/10.1038/nrn3503

Fetsch, C. R., Turner, A. H., DeAngelis, G. C., & Angelaki, D. E. (2009). Dynamic Reweighting of Visual and Vestibular Cues during Self-Motion Perception. *The Journal of Neuroscience*, *29*(49), 15601–15612. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2574-09.2009

Fitzpatrick, R., & McCloskey, D. I. (1994). Proprioceptive, visual and vestibular thresholds for the perception of sway during standing in humans. *The Journal of Physiology*, *478*(1), 173–186. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1994.sp020240

Formaggio, E., Storti, S. F., Galazzo, I. B., Gandolfi, M., Geroin, 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. https://doi.org/10.1186/1743-0003-10-24

Forner-Cordero, A., Steyvers, M., Levin, O., Alaerts, K., & Swinnen, S. P. (2008). Changes in corticomotor excitability following prolonged muscle tendon vibration. *Behavioural Brain Research*, *190*(1), 41–49. https://doi.org/10.1016/j.bbr.2008.02.019

Freeman, E., & Driver, J. (2008). Direction of Visual Apparent Motion Driven Solely by Timing of a Static Sound. *Current Biology*, *18*(16), 1262–1266. https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.07.066

Freeman, T. C. A., Champion, R. A., & Warren, P. A. (2010). A Bayesian Model of Perceived Head-Centered Velocity during Smooth Pursuit Eye Movement. *Current Biology*, *20*(8), 757–762. https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.02.059

Freeman, W. T., Pasztor, E. C., & Carmichael, O. T. (2000). Learning low-level vision. *International Journal of Computer Vision*, *40*(1), 25–47. https://doi.org/10.1023/A:1026501619075

Freides, D. (1974). Human information processing and sensory modality: Cross-modal functions, information complexity, memory, and deficit. *PSYCHOLOGICAL BULLETIN*, *81*(5), 284–310. https://doi.org/10.1037/h0036331

Frtusova, J. B., Winneke, A. H., & Phillips, N. A. (2013). ERP Evidence That Auditory-Visual Speech Facilitates Working Memory in Younger and Older Adults. *Psychology and Aging*, *28*(2), 481–494. https://doi.org/10.1037/a0031243

Fundin, B. T., Silos-Santiago, I., Ernfors, P., Fagan, A. M., Aldskogius, H., Dechiara, T. M., … Rice, F. L. (1997). Differential Dependency of Cutaneous Mechanoreceptors on

Neurotrophins, trk Receptors, and P75 LNGFR. *Developmental Biology*, *190*(1), 94–116. https://doi.org/10.1006/dbio.1997.8658

Geldard, F. A., & Sherrick, C. E. (1972). The Cutaneous "Rabbit": A Perceptual Illusion. *Science*, *178*(4057), 178–179. https://doi.org/10.1126/science.178.4057.178

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. *J Neurophysiol*, *105*(2), 910–22.

Gerardin, E., Sirigu, A., Lehericy, S., Poline, J. B., Gaymard, B., Marsault, C., … Le Bihan, D. (2000). Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cereb Cortex*, *10*(11), 1093–104.

Gilhodes, J., Roll, J., & Tardy-Gervet, M. F. (1986). Perceptual and Motor Effects of Agonist-Antagonist Muscle Vibration in Man. *Experimental Brain Research*, *61*(2), 395–402.

Girshick, A. R., Landy, M. S., & Simoncelli, E. P. (2011). Cardinal rules: visual orientation perception reflects knowledge of environmental statistics. *Nature Neuroscience*, *14*(7), 926-U156. https://doi.org/10.1038/nn.2831

Goble, D. J., Coxon, J. P., Impe, A. V., Geurts, M., Doumas, M., Wenderoth, N., & Swinnen, S. P. (2011). Brain Activity during Ankle Proprioceptive Stimulation Predicts Balance Performance in Young and Older Adults. *The Journal of Neuroscience*, *31*(45), 16344–16352. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4159-11.2011

Goble, D. J., Coxon, J. P., Van Impe, A., Geurts, M., Van Hecke, W., Sunaert, S., … Swinnen, S. P. (2012). The neural basis of central proprioceptive processing in older versus younger adults: An important sensory role for right putamen. *Human Brain Mapping*, *33*(4), 895–908. https://doi.org/10.1002/hbm.21257

Goble, D. J., Coxon, J. P., Wenderoth, N., Van Impe, A., & Swinnen, S. P. (2009). Proprioceptive sensibility in the elderly: degeneration, functional consequences and plastic-adaptive processes. *Neurosci Biobehav Rev*, *33*(3), 271–8.

Goldreich, D. (2007). A Bayesian Perceptual Model Replicates the Cutaneous Rabbit and Other Tactile Spatiotemporal Illusions. *Plos One*, *2*(3), e333. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000333

Goldreich, D., & Tong, J. (2013). Prediction, postdiction, and perceptual length contraction: a Bayesian low-speed prior captures the cutaneous rabbit and related illusions. *Consciousness Research*, *4*, 221. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00221

Good, C. D., Johnsrude, I. S., Ashburner, J., Henson, R. N. A., Friston, K. J., & Frackowiak, R. S. J. (2001). A Voxel-Based Morphometric Study of Ageing in 465 Normal Adult Human Brains. *NeuroImage*, *14*(1), 21–36. https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0786

Goodwin, G. M., McCloske.Di, & Matthews, P. B. (1972). Proprioceptive Illusions Induced By Muscle Vibration - Contribution By Muscle-Spindles To Perception. *Science*, *175*(4028), 1382-.

Gori, M., Del Viva, M., Sandini, G., & Burr, D. C. (2008). Young Children Do Not Integrate Visual and Haptic Form Information. *Current Biology*, *18*(9), 694–698. https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.04.036

Gori, M., Mazzilli, G., Sandini, G., & Burr, D. (2011). Cross-sensory facilitation reveals neural interactions between visual and tactile motion in humans. *Perception Science*, *2*, 55. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00055

Grafton, S. T., Fagg, A. H., Woods, R. P., & Arbib, M. A. (1996). Functional anatomy of pointing and grasping in humans. *Cerebral Cortex*, *6*(2), 226–237. https://doi.org/10.1093/cercor/6.2.226

Graziano, M. S., & Gross, C. G. (1998). Spatial maps for the control of movement. *Curr Opin Neurobiol*, *8*(2), 195–201.

Grefkes, C., & Fink, G. R. (2005). The functional organization of the intraparietal sulcus in humans and monkeys. *J Anat*, *207*(1), 3–17.

Grigg, P., Finerman, G., & Riley, L. (1973). Joint-Position Sense After Total Hip-Replacement. *Journal of Bone and Joint Surgery-American Volume, A 55*(5), 1016–1025.

Grigg, P., Hoffman, A., & Fogarty, 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. *Journal of Physiology-London*, *489*(2), 593–602.

Gu, Y., Angelaki, D. E., & DeAngelis, G. C. (2008). Neural correlates of multisensory cue integration in macaque MSTd. *Nature Neuroscience*, *11*(10), 1201–1210. https://doi.org/10.1038/nn.2191

Gu, Y., Watkins, P. V., Angelaki, D. E., & DeAngelis, G. C. (2006). Visual and Nonvisual Contributions to Three-Dimensional Heading Selectivity in the Medial Superior Temporal Area. *The Journal of Neuroscience*, *26*(1), 73–85. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2356-05.2006

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*. Retrieved from http://smartscitech.com/index.php/TTND/article/view/518

Guerraz, M., & Bronstein, A. M. (2008). Mechanisms underlying visually induced body sway. *Neurosci Lett*, *443*(1), 12–6.

Guerraz, M., Provost, S., NARISON, R., Brugnon, A., Virolle, S., & Bresciani, J.-P. (2012). Integration of visual and proprioceptive afferents in kinesthesia. *Neuroscience*, *223*, 258–268. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2012.07.059

Guerreiro, M. J. S., & Van Gerven, P. W. M. (2011). Now you see it, now you don't: evidence for age-dependent and age-independent cross-modal distraction. *Psychology and Aging*, *26*(2), 415–426. https://doi.org/10.1037/a0021507

Guest, S., & Spence, C. (2003). Tactile dominance in speeded discrimination of textures. *Experimental Brain Research*, *150*(2), 201–207.

Haans, A., IJsselsteijn, W. A., & de Kort, Y. A. W. (2008). The effect of similarities in skin texture and hand shape on perceived ownership of a fake limb. *Body Image*, *5*(4), 389–394. https://doi.org/10.1016/j.bodyim.2008.04.003

Hagbarth, K. E., & Eklund, G. (1966). Motor effects of vibratory stimuli in man. In R. Granit (Ed.), *Muscular afferents and motor control* (Vol. Nobel symposium I, pp. 117–186). Stockholm: Almqvist and Wiksell.

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. *Cereb Cortex*, *19*(1), 176–86. https://doi.org/10.1093/cercor/bhn068

Hagura, N., Takei, T., Hirose, S., Aramaki, Y., Matsumura, M., Sadato, N., & Naito, E. (2007). Activity in the posterior parietal cortex mediates visual dominance over kinesthesia. *J Neurosci*, *27*(26), 7047–53. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0970-07.2007

Haibach, P., Slobounov, S., & Newell, K. (2009). Egomotion and vection in young and elderly adults. *Gerontology*, *55*(6), 637–643. https://doi.org/10.1159/000235816

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. https://doi.org/10.1007/s00221-014-3911-3

Han, J., Waddington, G., Adams, R., Anson, J., & Liu, Y. (2016). Assessing proprioception: A critical review of methods. *Journal of Sport and Health Science*, *5*(1), 80–90. https://doi.org/10.1016/j.jshs.2014.10.004

Hauert, C. A., Deiber, M. P., & Thut, G. (2002). Interhemispheric motor coordination. *Revue De Neuropsychologie*, *12*(2), 241–274.

Haug, H., & Eggers, R. (1991). Morphometry of the human cortex cerebri and corpus striatum during aging. *Neurobiol Aging*, *12*(4), 336-8–5.

Hay, L., Bard, C., Fleury, M., & Teasdale, N. (1996). Availability of visual and proprioceptive afferent messages and postural control in elderly adults. *Experimental Brain Research*, *108*(1), 129–139.

Hecht, D., & Reiner, M. (2009). Sensory dominance in combinations of audio, visual and haptic stimuli. *Experimental Brain Research*, *193*(2), 307–314. https://doi.org/10.1007/s00221-008-1626-z

Held, R., Dichigans, J., & Bauer, J. (1975). Characteristics of moving visual scenes influencing spatial orientation. *Vision Res*, *15*(3), 357–65.

Helmholtz, H. von. (1867). *Handbuch der physiologischen Optik*. Voss.

Heuninckx, S., Wenderoth, N., Debaere, F., Peeters, R., & Swinnen, S. P. (2005). Neural Basis of Aging: The Penetration of Cognition into Action Control. *The Journal of Neuroscience*, *25*(29), 6787–6796. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1263-05.2005

Heuninckx, S., Wenderoth, N., & Swinnen, S. P. (2008). Systems neuroplasticity in the aging brain: recruiting additional neural resources for successful motor performance in elderly persons. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *28*(1), 91–99. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3300-07.2008

Hillis, J. M., Ernst, M. O., Banks, M. S., & Landy, M. S. (2002). Combining sensory information: mandatory fusion within, but not between, senses. *Science*, *298*(5598), 1627–30.

Hlavacka, F., Mergner, T., & Krizkova, M. (1996). Control of the body vertical by vestibular and proprioceptive inputs. *Brain Res Bull*, *40*(5–6), 431–4.

Holmes, N. P., Crozier, G., & Spence, C. (2004). When mirrors lie: "Visual capture" of arm position impairs reaching performance. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *4*(2), 193–200. https://doi.org/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. https://doi.org/10.3758/BF03208768

Holmes, N. P., & Spence, C. (2005). Visual bias of unseen hand position with a mirror: spatial and temporal factors. *Experimental Brain Research*, *166*(3–4), 489–497. https://doi.org/10.1007/s00221-005-2389-4

Holst, E., & Mittelstaedt, H. (1950). Das reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften*, pp. 464–476.

Hospod, V., Aimonetti, J. M., Roll, J. P., & Ribot-Ciscar, E. (2007). Changes in human muscle spindle sensitivity during a proprioceptive attention task. *Journal Of Neuroscience*, *27*(19), 5172–5178.

Howe, N. R., Leventon, M. E., & Freeman, W. T. (2000). Bayesian reconstruction of 3D human motion from single-camera video. In S. A. Solla, T. K. Leen, & K. R. Muller (Eds.), *Advances in Neural Information Processing Systems 12* (Vol. 12, pp. 820–826). Cambridge: M I T Press.

Hua, T. M., Li, X. R., He, L. H., Zhou, Y. F., Wang, Y. C., & Leventhal, A. G. (2006). Functional degradation of visual cortical cells in old cats. *Neurobiology of Aging*, *27*(1), 155–162. https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2004.12.012

Hugenschmidt, C. E., Mozolic, J. L., & Laurienti, P. J. (2009). Suppression of multisensory integration by modality-specific attention in aging: *NeuroReport*, *20*(4), 349–353. https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e328323ab07

Hwang, S., Agada, P., Kiemel, T., & Jeka, J. J. (2014). Dynamic reweighting of three modalities for sensor fusion. *PloS One*, *9*(1), e88132. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088132

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. https://doi.org/10.1038/35003194

Ivers, R. Q., Cumming, R. G., Mitchell, P., & Attebo, K. (1998). Visual Impairment and Falls in Older Adults: The Blue Mountains Eye Study. *Journal of the American Geriatrics Society*, *46*(1), 58–64. https://doi.org/10.1111/j.1532-5415.1998.tb01014.x

Iwasaki, T., Goto, N., Goto, J., Ezure, H., & Moriyama, H. (2003). The aging of human Meissner's corpuscles as evidenced by parallel sectioning. *Okajimas Folia Anatomica Japonica*, *79*(6), 185–189.

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. https://doi.org/10.1113/jphysiol.2010.192336

Jiang, J., Heller, K., & Egner, T. (2014). Bayesian modeling of flexible cognitive control. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *46, Part 1*, 30–43. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2014.06.001

Johansson, G. (1973). Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception & Psychophysics*, *14*(2), 201–211.

Johansson, R., Landstrom, U., & Lundstrom, R. (1982a). Responses of Mechanoreceptive Afferent Units in the Glabrous Skin of the Human Hand to Sinusoidal Skin Displacements. *Brain Research*, *244*(1), 17–25. https://doi.org/10.1016/0006-8993(82)90899-X

Johansson, R., Landstrom, U., & Lundstrom, R. (1982b). Sensitivity to Edges of Mechanoreceptive Afferent Units Innervating the Glabrous Skin of the Human Hand. *Brain Research*, *244*(1), 27–32. https://doi.org/10.1016/0006-8993(82)90900-3

Johansson, R. S. (1978). Tactile sensibility in the human hand: receptive field characteristics of mechanoreceptive units in the glabrous skin area. *The Journal of Physiology*, *281*(1), 101–125. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1978.sp012411

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. *J Physiol (Lond)*, *286*, 283–300.

Johansson, R., & Vallbo, A. (1983). Tactile Sensory Coding in the Glabrous Skin of the Human Hand. *Trends in Neurosciences*, *6*(1), 27–32. https://doi.org/10.1016/0166-2236(83)90011-5

Johnson, M. E., Mille, M.-L., Martinez, K. M., Crombie, G., & Rogers, M. W. (2004). Age-related changes in hip abductor and adductor joint torques. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, *85*(4), 593–597.

Jones, K. E., Wessberg, J., & Vallbo, \AAke B. (2001). Directional tuning of human forearm muscle afferents during voluntary wrist movements. *The Journal of Physiology*, *536*(2), 635–647.

Jurgens, R., & Becker, W. (2006). Perception of angular displacement without landmarks: evidence for Bayesian fusion of vestibular, optokinetic, podokinesthetic, and cognitive information. *Experimental Brain Research*, *174*(3), 528–543.

Kalaska, J. (1988). The Representation of Arm Movements in Postcentral and Parietal Cortex. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, *66*(4), 455–463.

Kalisch, T., Ragert, P., Schwenkreis, P., Dinse, H. R., & Tegenthoff, M. (2009). Impaired Tactile Acuity in Old Age Is Accompanied by Enlarged Hand Representations in Somatosensory Cortex. *Cerebral Cortex*, *19*(7), 1530–1538. https://doi.org/10.1093/cercor/bhn190

Kammers, M. P., Verhagen, L., Dijkerman, H. C., Hogendoorn, H., De Vignemont, F., & Schutter, D. J. (2009). Is this hand for real? Attenuation of the rubber hand illusion by transcranial magnetic stimulation over the inferior parietal lobule. *J Cogn Neurosci*, *21*(7), 1311–20. https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21095

Kaneko, F., Blanchard, C., Lebar, N., Nazarian, B., Kavounoudias, A., & Romaiguère, P. (2015). Brain regions associated to a kinesthetic illusion evoked by watching a video of one's own moving hand. *PloS One*, *10*(8), e0131970.

Kaplan, F. S., Nixon, J. E., Reitz, M., Rindfleish, L., & Tucker, J. (1985). Age-related changes in proprioception and sensation of joint position. *Acta Orthopaedica*, *56*(1), 72–74. https://doi.org/10.3109/17453678508992984

Kararizou, E., Manta, P., Kalfakis, N., & Vassilopoulos, D. (2005). Morphometric study of the human muscle spindle. *Anal Quant Cytol Histol*, *27*(1), 1–4.

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), 567–75.

Kavounoudias, A., Roll, R., & Roll, J. P. (1998). The plantar sole is a "dynamometric map" for human balance control. *Neuroreport*, *9*(14), 3247–52.

Kavounoudias, A., Roll, R., & Roll, J. P. (1999). Specific whole-body shifts induced by frequency-modulated vibrations of human plantar soles. *Neurosci Lett*, *266*(3), 181–4.

Kavounoudias, A., Roll, R., & Roll, J. P. (2001). Foot sole and ankle muscle inputs contribute jointly to human erect posture regulation. *J Physiol*, *532*(Pt 3), 869–78.

Keetels, M., & Vroomen, J. (2007). No effect of auditory–visual spatial disparity on temporal recalibration. *Experimental Brain Research*, *182*(4), 559–565. https://doi.org/10.1007/s00221-007-1012-2

Kersten, D., Mamassian, P., & Yuille, A. (2004). Object Perception as Bayesian Inference. *Annual Review of Psychology*, *55*(1), 271–304. https://doi.org/10.1146/annurev.psych.55.090902.142005

Kilbreath, S. L., & Heard, R. C. (2005). Frequency of hand use in healthy older persons. *Australian Journal of Physiotherapy*, *51*(2), 119–122. https://doi.org/10.1016/S0004-9514(05)70040-4

Kingdom, F. A. A., & Prins, N. (2016). *Psychophysics: A Practical Introduction*. Academic Press.

Kitazaki, M., & Sato, T. (2003). Attentional modulation of self-motion perception. *Perception*, *32*(4), 475–484. https://doi.org/10.1068/p5037

Kito, T., Hashimoto, T., Yoneda, T., Katamoto, S., & Naito, E. (2006). Sensory processing during kinesthetic aftereffect following illusory hand movement elicited by tendon vibration. *Brain Research*, *1114*(1), 75–84. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2006.07.062

Kleinschmidt, A., Thilo, K. V., Buchel, C., Gresty, M. A., Bronstein, A. M., & Frackowiak, R. S. J. (2002). Neural correlates of visual-motion perception as object- or self-motion. *Neuroimage*, *16*(4), 873–882.

Klemen, J., & Chambers, C. D. (2012). Current perspectives and methods in studying neural mechanisms of multisensory interactions. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *36*(1), 111–133. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.04.015

Knill, D. C. (2003). Mixture models and the probabilistic structure of depth cues. *Vision Research*, *43*(7), 831–854. https://doi.org/10.1016/S0042-6989(03)00003-8

Knill, D. C., & Pouget, A. (2004). The Bayesian brain: the role of uncertainty in neural coding and computation. *Trends in Neurosciences*, *27*(12), 712–719. https://doi.org/10.1016/j.tins.2004.10.007

Kording, K. P., Beierholm, U., Ma, W. J., Quartz, S., Tenenbaum, J. B., & Shams, L. (2007). Causal inference in multisensory perception. *PLoS One*, *2*(9), e943.

Körding, K. P., & Wolpert, D. M. (2004). Bayesian integration in sensorimotor learning. *Nature*, *427*(6971), 244–247. https://doi.org/10.1038/nature02169

Kovács, G., Raabe, M., & Greenlee, M. W. (2008). Neural Correlates of Visually Induced Self-Motion Illusion in Depth. *Cerebral Cortex*, *18*(8), 1779–1787. https://doi.org/10.1093/cercor/bhm203

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. https://doi.org/10.1038/nn1420

Lackner, J., & DiZio, P. (1984). Some efferent and somatosensory influences on body orientation and oculomotor control. In *Sensory expeirience, adaptation and perception* (L. Spillman & B. R. Wooten, pp. 281–301).

Ladavas, E., di Pellegrino, G., Farne, A., & Zeloni, G. (1998). Neuropsychological evidence of an integrated visuo-tactile representation of peripersonal space in humans. *European Journal of Neuroscience*, *10*, 254–254.

Ladwig, S., Sutter, C., & Müsseler, J. (2013). Intra- and intermodal integration of discrepant visual and proprioceptive action effects. *Experimental Brain Research*, *231*(4), 457–468. https://doi.org/10.1007/s00221-013-3710-2

Lakatos, P., Chen, C.-M., O'Connell, M. N., Mills, A., & Schroeder, C. E. (2007). Neuronal Oscillations and Multisensory Interaction in Primary Auditory Cortex. *Neuron*, *53*(2), 279–292. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2006.12.011

Landy, M. S., Maloney, L. T., Johnston, E. B., & Young, M. (1995). Measurement and modeling of depth cue combination: in defense of weak fusion. *Vision Research*, *35*(3), 389–412. https://doi.org/10.1016/0042-6989(94)00176-M

Lappe, M., Bremmer, F., & van den Berg, A. V. (1999). Perception of self-motion from visual flow. *Trends In Cognitive Sciences*, *3*(9), 329–336.

Laurens, J., & Droulez, J. (2007). Bayesian processing of vestibular information. *Biol Cybern*, *96*(4), 389–404.

Laurienti, P. J., Burdette, J. H., Maldjian, J. A., & Wallace, M. T. (2006). Enhanced multisensory integration in older adults. *Neurobiology of Aging*, *27*(8), 1155–1163. https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2005.05.024

Laurienti, P., Kraft, R., Maldjian, J., Burdette, J., & Wallace, M. (2004). Semantic congruence is a critical factor in multisensory behavioral performance. *Experimental Brain Research*, *158*(4). https://doi.org/10.1007/s00221-004-1913-2

Lebar, N., Bernier, P.-M., Guillaume, A., Mouchnino, L., & Blouin, J. (2015). Neural correlates for task-relevant facilitation of visual inputs during visually-guided hand movements. *NeuroImage*, *121*, 39–50. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.07.033

Lederman, S. J., Thorne, G., & Jones, B. (1986). Perception of texture by vision and touch: Multidimensionality and intersensory integration. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *12*(2), 169–180.

Lee, D., & Lishman, J. (1977). Vision - Most Efficient Source of Proprioceptive - Information for Balance Control. *Agressologie*, *18*, 83–94.

Leuba, G., & Garey, L. (1987). Evolution of Neuronal Numerical Density in the Developing and Aging Human Visual-Cortex. *Human Neurobiology*, *6*(1), 11–18.

Lévêque, J.-L., Dresler, J., Ribot-Ciscar, E., Roll, J.-P., & Poelman, C. (2000). Changes in Tactile Spatial Discrimination and Cutaneous Coding Properties by Skin Hydration in the Elderly. *Journal of Investigative Dermatology*, *115*(3), 454–458. https://doi.org/10.1046/j.1523-1747.2000.00055.x

Liu, J.-X., Eriksson, P.-O., Thornell, L.-E., & Pedrosa-Domellöf, F. (2005). Fiber Content and Myosin Heavy Chain Composition of Muscle Spindles in Aged Human Biceps Brachii. *Journal of Histochemistry & Cytochemistry*, *53*(4), 445–454. https://doi.org/10.1369/jhc.4A6257.2005

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. https://doi.org/10.1152/jn.00817.2002

Logothetis, N. K., & Wandell, B. A. (2004). Interpreting the BOLD Signal. *Annual Review of Physiology*, *66*(1), 735–769. https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.66.082602.092845

Lopez, C., Blanke, O., & Mast, F. W. (2012). The human vestibular cortex revealed by coordinate-based activation likelihood estimation meta-analysis. *Neuroscience*, *212*, 159–179. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2012.03.028

Lord, S. R. (2006). Visual risk factors for falls in older people. *Age and Ageing*, *35 Suppl 2*, ii42-ii45. https://doi.org/10.1093/ageing/afl085

Lord, S. R., & Ward, J. A. (1994). Age-associated Differences in Sensori-motor Function and Balance in Community Dwelling Women. *Age and Ageing*, *23*(6), 452–460. https://doi.org/10.1093/ageing/23.6.452

Lotze, M., & Halsband, U. (2006). Motor imagery. *Journal of Physiology-Paris*, *99*(4–6), 386–395. https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2006.03.012

Ma, W. J., Beck, J. M., Latham, P. E., & Pouget, A. (2006). Bayesian inference with probabilistic population codes. *Nature Neuroscience*, *9*(11), 1432–1438. https://doi.org/10.1038/nn1790

Macaluso, E., & Driver, J. (2001). Spatial attention and crossmodal interactions between vision and touch. *Neuropsychologia*, *39*(12), 1304–16.

Mach, E. (1875). *Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen*. Leipzig. Germany.

MacNeilage, P. R., Ganesan, N., & Angelaki, D. E. (2008). Computational Approaches to Spatial Orientation: From Transfer Functions to Dynamic Bayesian Inference. *Journal of Neurophysiology*, *100*(6), 2981–2996. https://doi.org/10.1152/jn.90677.2008

Madhavan, S., & Shields, R. K. (2005). Influence of age on dynamic position sense: evidence using a sequential movement task. *Experimental Brain Research*, *164*(1), 18–28. https://doi.org/10.1007/s00221-004-2208-3

Mahoney, J. R., Verghese, J., Dumas, K., Wang, C., & Holtzer, R. (2012). The effect of multisensory cues on attention in aging. *Brain Research*, *1472*, 63–73. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2012.07.014

Maldjian, J. A., Gottschalk, A., Patel, R. S., Pincus, D., Detre, J. A., & Alsop, D. C. (1999). Mapping of secondary somatosensory cortex activation induced by vibrational stimulation: an fMRI study. *Brain Research*, *824*(2), 291–295. https://doi.org/10.1016/S0006-8993(99)01126-9

Mamassian, P., & Landy, M. S. (2001). Interaction of visual prior constraints. *Vision Research*, *41*(20), 2653–2668. https://doi.org/10.1016/S0042-6989(01)00147-X

Manchester, D., Woollacott, M., Zederbauer-Hylton, N., & Marin, O. (1989). Visual, vestibular and somatosensory contributions to balance control in the older adult. *Journal of Gerontology*, *44*(4), M118-127.

Mapstone, M., Logan, D., & Duffy, C. J. (2006). Cue integration for the perception and control of self-movement in ageing and Alzheimer's disease. *Brain: A Journal of Neurology*, *129*(Pt 11), 2931–2944. https://doi.org/10.1093/brain/awl201

Martin, B. J., & Park, H. S. (1997). Analysis of the tonic vibration reflex: Influence of vibration variables on motor unit synchronization and fatigue. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, *75*(6), 504–511. https://doi.org/10.1007/s004210050196

Mast, F. W., Berthoz, A., & Kosslyn, S. M. (2001). Mental imagery of visual motion modifies the perception of roll-vection stimulation. *Perception*, *30*(8), 945–957. https://doi.org/10.1068/p3088

Matthews, P. B. C. (1966). The reflex excitation of the soleus muscle of the decerebrate cat caused by vibration applied to its tendon. *The Journal of Physiology*, *184*(2), 450–472. https://doi.org/10.1113/jphysiol.1966.sp007926

Matthews, P. B. C. (1972). *Mammalian muscle receptors and their central actions*. Edward Arnold.

McCloskey, D. (1973). Differences Between Senses Of Movement And Position Shown By Effects Of Loading And Vibration Of Muscles In Man. *Brain Research*, *61*(OCT26), 119–131.

McGlone, F., & Reilly, D. (2010). The cutaneous sensory system. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *34*(2), 148–159. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.08.004

Melzer, I., Benjuya, N., & Kaplanski, J. (2004). Postural stability in the elderly: a comparison between fallers and non-fallers. *Age and Ageing*, *33*(6), 602–607. https://doi.org/10.1093/ageing/afh218

Mendelson, J. R., & Wells, E. F. (2002). Age-related changes in the visual cortex. *Vision Research*, *42*(6), 695–703. https://doi.org/10.1016/S0042-6989(01)00307-8

Meredith, M., & Stein, B. (1986). Visual, Auditory, and Somatosensory Convergence on Cells in Superior Colliculus Results in Multisensory Integration. *Journal of Neurophysiology*, *56*(3), 640–662.

Merriman, N. A., Whyatt, C., Setti, A., Craig, C., & Newell, F. N. (2015). Successful balance training is associated with improved multisensory function in fall-prone older adults. *Computers in Human Behavior*, *45*, 192–203. https://doi.org/10.1016/j.chb.2014.12.017

Metral, M., Chancel, M., Brun, C., Luyat, M., Kavounoudias, A., & Guerraz, M. (2015). Kinaesthetic mirror illusion and spatial congruence. *Experimental Brain Research*. https://doi.org/10.1007/s00221-015-4220-1

Miall, R. C., & Wolpert, D. M. (1996). Forward Models for Physiological Motor Control. *Neural Networks*, *9*(8), 1265–1279. https://doi.org/10.1016/S0893-6080(96)00035-4

Miller, J. (1982). Divided attention: Evidence for coactivation with redundant signals. *Cognitive Psychology*, *14*(2), 247–279.

Mitzdorf, U. (1985). Evoked potentials and current source densities in the cat visual cortex. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *61*(3), S179. https://doi.org/10.1016/0013-4694(85)90690-X

Mitzdorf, U. (1987). Properties of the Evoked Potential Generators: Current Source-Density Analysis of Visually Evoked Potentials in the Cat Cortex. *International Journal of Neuroscience*, *33*(1–2), 33–59. https://doi.org/10.3109/00207458708985928

Miwa, T., Miwa, Y., & Kanda, K. (1995). Dynamic and static sensitivities of muscle spindle primary endings in aged rats to ramp stretch. *Neuroscience Letters*, *201*(2), 179–182. https://doi.org/10.1016/0304-3940(95)12165-X

Montagnini, A., Mamassian, P., Perrinet, L., Castet, E., & Masson, G. S. (2007). Bayesian modeling of dynamic motion integration. *Journal of Physiology-Paris*, *101*(1–3), 64–77. https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2007.10.013

Mon-Williams, M., & Bingham, G. P. (2011). Discovering affordances that determine the spatial structure of reach-to-grasp movements. *Experimental Brain Research*, *211*(1), 145–160. https://doi.org/10.1007/s00221-011-2659-2

Moran, D. W., & Schwartz, A. B. (1999). Motor cortical activity during drawing movements: Population representation during spiral tracing. *Journal of Neurophysiology*, *82*(5), 2693–2704.

Morgan, M. L., DeAngelis, G. C., & Angelaki, D. E. (2008). Multisensory integration in macaque visual cortex depends on cue reliability. *Neuron*, *59*(4), 662–673. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2008.06.024

Mountcastle, V. B., LaMotte, R. H., & Carli, G. (1972). Detection thresholds for stimuli in humans and monkeys: comparison with threshold events in mechanoreceptive afferent nerve fibers innervating the monkey hand. *Journal of Neurophysiology*, *35*(1), 122–136.

Munzert, J., Hohmann, T., & Hossner, E.-J. (2010). Discriminating throwing distances from point-light displays with masked ball flight. *European Journal of Cognitive Psychology*, *22*(2), 247–264. https://doi.org/10.1080/09541440902757975

Naito, E. (2002). Perceptual Distortion of Intrapersonal and Near-Personal Space Sensed by Proprioception. *Perceptual and Motor Skills*, *94*(2), 499–505. https://doi.org/10.2466/pms.2002.94.2.499

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. *J Neurosci*, *19*(14), 6134–44.

Nevitt, M., Cummings, S., Kidd, S., & Black, D. (1989). Risk-Factors for Recurrent Nonsyncopal Falls - a Prospective-Study. *Jama-Journal of the American Medical Association*, *261*(18), 2663–2668. https://doi.org/10.1001/jama.261.18.2663

Newell, F. N., Ernst, M. O., Tjan, B. S., & Bulthoff, H. H. (2001). Viewpoint dependence in visual and haptic object recognition. *Psychological Science*, *12*(1), 37–42. https://doi.org/10.1111/1467-9280.00307

Noorani, I., & Carpenter, R. H. S. (2016). The LATER model of reaction time and decision. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *64*, 229–251. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.02.018

Norman, J. F., Payton, S. M., Long, J. R., & Hawkes, L. M. (2004). Aging and the perception of biological motion. *Psychol Aging*, *19*(1), 219–25.

O'Connor, K. W., Loughlin, P. J., Redfern, M. S., & Sparto, P. J. (2008). Postural adaptations to repeated optic flow stimulation in older adults. *Gait & Posture*, *28*(3), 385–391. https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2008.01.010

Ohshiro, T., Angelaki, D. E., & DeAngelis, G. C. (2011). A normalization model of multisensory integration. *Nature Neuroscience*, *14*(6), 775-U281. https://doi.org/10.1038/nn.2815

Oie, K. S., Kiemel, T., & Jeka, J. J. (2002). Multisensory fusion: simultaneous re-weighting of vision and touch for the control of human posture. *Brain Res Cogn Brain Res*, *14*(1), 164–76.

Ostwald, S., Snowdon, D., Rysavy, S., Keenan, N., & Kane, R. (1989). Manual Dexterity as a Correlate of Dependency in the Elderly. *Journal of the American Geriatrics Society*, *37*(10), 963–969.

Owsley, C. (2011). Aging and vision. *Vision Research*, *51*(13), 1610–1622. https://doi.org/10.1016/j.visres.2010.10.020

Pai, Y.-C., Rymer, W. Z., Chang, R. W., & Sharma, L. (1997). Effect of age and osteoarthritis on knee proprioception. *Arthritis & Rheumatism*, *40*(12), 2260–2265. https://doi.org/10.1002/art.1780401223

Palmisano, S., Allison, R. S., Schira, M. M., & Barry, R. J. (2015). Future challenges for vection research: definitions, functional significance, measures, and neural bases. *Frontiers in Psychology*, *6*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00193

Palmisano, S., & Gillam, B. (1998). Stimulus eccentricity and spatial frequency interact to determine circular vection. *Perception*, *27*(9), 1067–77.

Patel, M., Fransson, P. A., Karlberg, M., Malmstrom, E. M., & Magnusson, M. (2010). Change of Body Movement Coordination during Cervical Proprioceptive Disturbances with Increased Age. *Gerontology*, *56*(3), 284–290. https://doi.org/10.1159/000265750

Peiffer, A. M., Mozolic, J. L., Hugenschmidt, C. E., & Laurienti, P. J. (2007). Age-related multisensory enhancement in a simple audiovisual detection task. *Neuroreport, 18*(10), 1077–1081.

Penfield, W., & Jasper, H. (1954). *Epilepsy and the functional anatomy of the human brain* (Brown). Boston: Little.

Perrinet, L. U., & Masson, G. S. (2007). Modeling spatial integration in the ocular following response using a probabilistic framework. *Journal of Physiology-Paris, 101*(1–3), 46–55. https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2007.10.011

Petrini, K., Caradonna, A., Foster, C., Burgess, N., & Nardini, M. (2016). How vision and self-motion combine or compete during path reproduction changes with age. *Scientific Reports, 6*, 29163. https://doi.org/10.1038/srep29163

Petrini, K., Dahl, S., Rocchesso, D., Waadeland, C. H., Avanzini, F., Puce, A., & Pollick, F. E. (2009). Multisensory integration of drumming actions: musical expertise affects perceived audiovisual asynchrony. *Experimental Brain Research, 198*(2–3), 339–352. https://doi.org/10.1007/s00221-009-1817-2

Pickard, C. M., Sullivan, P. E., Allison, G. T., & Singer, K. P. (2003). Is there a difference in hip joint position sense between young and older groups? *Journals of Gerontology Series a-Biological Sciences and Medical Sciences, 58*(7), 631–635.

Poliakoff, E., Ashworth, S., Lowe, C., & Spence, C. (2006). Vision and touch in ageing: Crossmodal selective attention and visuotactile spatial interactions. *Neuropsychologia, 44*(4), 507–517.

Previc, F. H., Liotti, M., Blakemore, C., Beer, J., & Fox, P. (2000). Functional imaging of brain areas involved in the processing of coherent and incoherent wide field-of-view visual motion. *Exp Brain Res, 131*(4), 393–405.

Prochazka, A. (2015). Sensory control of normal movement and of movement aided by neural prostheses. *Journal of Anatomy*, *227*(2), 167–177. https://doi.org/10.1111/joa.12311

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. https://doi.org/10.1152/physrev.00048.2011

Prsa, M., Gale, S., & Blanke, O. (2012). Self-motion leads to mandatory cue fusion across sensory modalities. *Journal of Neurophysiology*, *108*(8), 2282–2291. https://doi.org/10.1152/jn.00439.2012

Prsa, M., Jimenez-Rezende, D., & Blanke, O. (2015). Inference of perceptual priors from path dynamics of passive self-motion. *Journal of Neurophysiology*, *113*(5), 1400–1413. https://doi.org/10.1152/jn.00755.2014

Pyykko, I., Koskimies, K., Starck, J., Pekkarinen, J., & Inaba, R. (1988). Evaluation of Factors Affecting Sensory Neural Hearing-Loss. *Acta Oto-Laryngologica*, 155–158.

Quiton, R. L., Roys, S. R., Zhuo, J., Keaser, M. L., Gullapalli, R. P., & Greenspan, J. D. (2007). Age-related changes in nociceptive processing in the human brain. In M. J. DeLeon, D. A. Snider, & H. Federoff (Eds.), *Imaging and the Aging Brain* (Vol. 1097, pp. 175–178). Oxford: Blackwell Publishing.

Quoniam, C., Hay, L., Roll, J. P., & Harlay, F. (1995). Age effects on reflex and postural responses to propriomuscular inputs generated by tendon vibration. *J Gerontol A Biol Sci Med Sci*, *50*(3), B155-65.

Raab, D. H. (1962). Division of Psychology: Statistical Facilitation of Simple Reaction Times. *Transactions of the New York Academy of Sciences*, *24*(5 Series II), 574–590. https://doi.org/10.1111/j.2164-0947.1962.tb01433.x

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. https://doi.org/10.1093/brain/awp135

Raz, N., Gunning-Dixon, F., Head, D., Rodrigue, K. M., Williamson, A., & Acker, J. D. (2004). Aging, sexual dimorphism, and hemispheric asymmetry of the cerebral cortex: replicability of regional differences in volume. *Neurobiology of Aging*, *25*(3), 377–396. https://doi.org/10.1016/S0197-4580(03)00118-0

Reijniers, J., Vanderelst, D., Jin, C., Carlile, S., & Peremans, H. (2014). An ideal-observer model of human sound localization. *Biological Cybernetics*, *108*(2), 169–181. https://doi.org/10.1007/s00422-014-0588-4

Reuschel, J., Drewing, K., Henriques, D. Y. P., Rösler, F., & Fiehler, K. (2009). Optimal integration of visual and proprioceptive movement information for the perception of trajectory geometry. *Experimental Brain Research*, *201*(4), 853–862. https://doi.org/10.1007/s00221-009-2099-4

Ribot-Ciscar, E., Hospod, V., Roll, J. P., & Aimonetti, J. M. (2009). Fusimotor Drive May Adjust Muscle Spindle Feedback to Task Requirements in Humans. *Journal Of Neurophysiology*, *101*(2), 633–640.

Richardson, J. K., & AshtonMiller, J. A. (1996). Peripheral neuropathy - An often-overlooked cause of falls in the elderly. *Postgraduate Medicine*, *99*(6), 161-.

Riecke, B. (2009). Cognitive and higher-level contributions to illusory self-motion perception ("vection") - Does the possibility of actual motion affect vection ? *The Japaneese Journal of Psychonomic Science*, (1), 135–139.

Roach, N. W., Heron, J., & McGraw, P. V. (2006). Resolving multisensory conflict: a strategy for balancing the costs and benefits of audio-visual integration. *Proceedings of the Royal Society*

of London B: Biological Sciences, *273*(1598), 2159–2168. https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3578

Roll, J. P., Albert, F., Thyrion, 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.

Roll, J. P., Gilhodes, J. C., & Tardy-Gervet, M. F. (1980a). Effects of vision on tonic vibration response of a muscle or its antagonists in normal man. *Experientia*, *36*(1), 70–2.

Roll, J. P., Gilhodes, J. C., & Tardy-Gervet, M. F. (1980b). Perceptive and motor effects of muscular vibrations in the normal human: demonstration of a response by opposing muscles. *Arch Ital Biol*, *118*(1), 51–71.

Roll, J. P., & Vedel, J. P. (1982). Kinaesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. *Exp Brain Res*, *47*(2), 177–90.

Roll, J., Vedel, J., & Ribot, E. (1989). Alteration of Proprioceptive Messages Induced by Tendon Vibration in Man - a Microneurographic Study. *Experimental Brain Research*, *76*(1), 213–222.

Roll, R., Kavounoudias, A., & Roll, J. P. (2002). Cutaneous afferents from human plantar sole contribute to body posture awareness. *Neuroreport*, *13*(15), 1957–61.

Romaiguere, P., Anton, J. L., Roth, M., Casini, L., & Roll, J. P. (2003). Motor and parietal cortical areas both underlie kinaesthesia. *Brain Res Cogn Brain Res*, *16*(1), 74–82.

Romaiguere, P., Calvin, S., & Roll, J. P. (2005). Transcranial magnetic stimulation of the sensorimotor cortex alters kinaesthesia. *Neuroreport*, *16*(7), 693–7.

Rosas, P., Wagemans, J., Ernst, M. O., & Wichmann, F. A. (2005). Texture and haptic cues in slant discrimination: reliability-based cue weighting without statistically optimal cue combination. *Journal of the Optical Society of America a-Optics Image Science and Vision*, *22*(5), 801–809. https://doi.org/10.1364/JOSAA.22.000801

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*(2), 104–108. https://doi.org/10.1080/02844310510006187

Rowland, B., Stanford, T., & Stein, B. (2007). A Bayesian model unifies multisensory spatial localization with the physiological properties of the superior colliculus. *Experimental Brain Research*, *180*(1), 153–161. https://doi.org/10.1007/s00221-006-0847-2

Roy, J. E., & Cullen, K. E. (2001). Selective Processing of Vestibular Reafference during Self-Generated Head Motion. *The Journal of Neuroscience*, *21*(6), 2131–2142.

Ruben, J., Schwiemann, J., Deuchert, M., Meyer, R., Krause, T., Curio, G., … Villringer, A. (2001). Somatotopic organization of human secondary somatosensory cortex. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *11*(5), 463–473.

Runeson, S., & Frykholm, G. (1981). Visual-Perception of Lifted Weight. *Journal of Experimental Psychology-Human Perception and Performance*, *7*(4), 733–740. https://doi.org/10.1037/0096-1523.7.4.733

Schmolesky, M. T., Wang, Y., Pu, M., & Leventhal, A. G. (2000). Degradation of stimulus selectivity of visual cortical cells in senescent rhesus monkeys. *Nature Neuroscience*, *3*(4), 384–390. https://doi.org/10.1038/73957

Schutz, M., & Kubovy, M. (2009). Causality and cross-modal integration. *JOURNAL OF EXPERIMENTAL PSYCHOLOGY-HUMAN PERCEPTION AND PERFORMANCE*, *35*(6), 1791–1810. https://doi.org/10.1037/a0016455

Setti, A., Finnigan, S., Sobolewski, R., McLaren, L., Robertson, I. H., Reilly, R. B., … Newell, F. N. (2011). Audiovisual temporal discrimination is less efficient with aging: an event-related potential study. *NeuroReport*, *22*(11), 554–558. https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e328348c731

Shaffer, S. W., & Harrison, A. L. (2007). Aging of the somatosensory system: a translational perspective. *Physical Therapy*, *87*(2), 193–207.

Sheldon, J. (1963). Effect of Age on Control of Sway. *Gerontologia*, *5*(3), 129-.

Sherrington, C. S. (1906). *The integrative action of the nervous system* (Yale University Press). New Haven, CT, USA.

Skinner, H. B., Barrack, R. L., & Cook, S. D. (1984). Age-related decline in proprioception. *Clin Orthop Relat Res*, (184), 208–11.

Slutsky, D. A., & Recanzone, G. H. (2001). Temporal and spatial dependency of the ventriloquism effect. *Neuroreport*, *12*(1), 7–10. https://doi.org/10.1097/00001756-200101220-00009

Smeets, J. B. J., Dobbelsteen, J. J. van den, Grave, D. D. J. de, Beers, R. J. van, & Brenner, E. (2006). Sensory integration does not lead to sensory calibration. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*(49), 18781–18786. https://doi.org/10.1073/pnas.0607687103

Smith, A. T., & Wall, M. B. (2008). Sensitivity of human visual cortical areas to the stereoscopic depth of a moving stimulus. *J Vis*, *8*(10), 1 1-12. https://doi.org/10.1167/8.10.1

Sober, S. J., & Sabes, P. N. (2003). Multisensory integration during motor planning. *Journal of Neuroscience*, *23*(18), 6982–6992.

Sotiropoulos, G., Seitz, A. R., & Seriès, P. (2014). Contrast dependency and prior expectations in human speed perception. *Vision Research*, *97*, 16–23. https://doi.org/10.1016/j.visres.2014.01.012

Spear, P. D. (1993). Neural bases of visual deficits during aging. *Vision Research*, *33*(18), 2589–2609. https://doi.org/10.1016/0042-6989(93)90218-L

Spence, C., Levitan, C. A., Shankar, M. U., & Zampini, M. (2010). Does Food Color Influence Taste and Flavor Perception in Humans? *Chemosensory Perception*, *3*(68–84). https://doi.org/10.1007/s12078-010-9067-z

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. https://doi.org/10.1037/h0055479

Stein, B. E., Meredith, M. A., & Wallace, M. T. (1993). Chapter 8 The visually responsive neuron and beyond: multisensory integration in cat and monkey. In S. M. and T. O. T.P. Hicks (Ed.), *Progress in Brain Research* (Vol. 95, pp. 79–90). Elsevier. Retrieved from http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0079612308603593

Stein, B. E., Meredith, M. A., & Wallace, M. T. (1993). The visually responsive neuron and beyond: multisensory integration in cat and monkey. *Prog Brain Res*, *95*, 79–90.

Stein, B. E., Scott Huneycutt, W., & Alex Meredith, M. (1988). Neurons and behavior: the same rules of multisensory integration apply. *Brain Research*, *448*(2), 355–358. https://doi.org/10.1016/0006-8993(88)91276-0

Stein, B. E., Stanford, T. R., Ramachandran, R., Perrault, T. J., & Rowland, B. A. (2009). Challenges in quantifying multisensory integration: alternative criteria, models, and inverse effectiveness. *Experimental Brain Research*, *198*(2–3), 113–126. https://doi.org/10.1007/s00221-009-1880-8

Stephen, J. M., Knoefel, J. E., Adair, J., Hart, B., & Aine, C. J. (2010). Aging-related changes in auditory and visual integration measured with MEG. *Neuroscience Letters*, *484*(1), 76–80. https://doi.org/10.1016/j.neulet.2010.08.023

Stevens, J. C., Alvarez-Reeves, M., Dipietro, L., Mack, G. W., & Green, B. G. (2003). Decline of tactile acuity in aging: a study of body site, blood flow, and lifetime habits of smoking and physical activity. *Somatosensory & Motor Research*, *20*(3–4), 271–279. https://doi.org/10.1080/08990220310001622997

Stevens, J. C., & Choo, K. K. (1996). Spatial acuity of the body surface over the life span. *Somatosensory & Motor Research*, *13*(2), 153–166.

Stocker, A. A., & Simoncelli, E. P. (2006). Noise characteristics and prior expectations in human visual speed perception. *Nature Neuroscience*, *9*(4), 578–585. https://doi.org/10.1038/nn1669

Strupp, M., Arbusow, V., Pereira, C. B., Dieterich, M., & Brandt, T. (1999). Subjective straight-ahead during neck muscle vibration: effects of ageing. *Neuroreport*, *10*(15), 3191–3194.

Sunaert, S., Hecke, P. V., Marchal, G., & Orban, G. A. (1997). Motion-responsive regions of the human brain. *Experimental Brain Research*, *127*(4), 355–370. https://doi.org/10.1007/s002210050804

Suzuki, K., Garfinkel, S. N., Critchley, H. D., & Seth, A. K. (2013). Multisensory integration across exteroceptive and interoceptive domains modulates self-experience in the rubber-hand illusion. *Neuropsychologia*, *51*(13), 2909–2917. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2013.08.014

Swash, M., & Fox, K. P. (1972). The effect of age on human skeletal muscle. Studies of the morphology and innervation of muscle spindles. *J Neurol Sci*, *16*(4), 417–32.

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), 177–195. https://doi.org/10.1016/S0166-4328(02)00266-8

Tamè, L., Braun, C., Holmes, N. P., Farnè, A., & Pavani, F. (2016). Bilateral representations of touch in the primary somatosensory cortex. *Cognitive Neuropsychology*, *33*(1–2), 48–66. https://doi.org/10.1080/02643294.2016.1159547

Tamè, L., Braun, C., Lingnau, A., Schwarzbach, J., Demarchi, G., Li Hegner, Y., … Pavani, F. (2012). The Contribution of Primary and Secondary Somatosensory Cortices to the Representation of Body Parts and Body Sides: An fMRI Adaptation Study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *24*(12), 2306–2320. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00272

Tamè, L., Farnè, A., & Pavani, F. (2011). Spatial coding of touch at the fingers: Insights from double simultaneous stimulation within and between hands. *Neuroscience Letters*, *487*(1), 78–82. https://doi.org/10.1016/j.neulet.2010.09.078

Tardy-Gervet, M. F., Gilhodes, J. C., & Roll, J. P. (1984). Perceptual and motor effects elicited by a moving visual stimulus below the forearm: an example of segmentary vection. *Behav Brain Res*, *11*(2), 171–84.

Tassinari, H., Hudson, T. E., & Landy, M. S. (2006). Combining priors and noisy visual cues in a rapid pointing task. *Journal of Neuroscience*, *26*(40), 10154–10163. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2779-06.2006

Taylor, J. L. (2013). Kinesthetic inputs. In *Neuroscience in the 21st Century* (pp. 931–964). New York: Springer.

Teasdale, N., & Simoneau, M. (2001). Attentional demands for postural control: the effects of aging and sensory reintegration. *Gait & Posture*, *14*(3), 203–210. https://doi.org/10.1016/S0966-6362(01)00134-5

Teasdale, N., Stelmach, G., Breunig, A., & Meeuwsen, H. (1991). Age-Differences in Visual Sensory Integration. *Experimental Brain Research*, *85*(3), 691–696.

Thelen, D. G., Brockmiller, C., Ashton-Miller, J. A., Schultz, A. B., & Alexander, N. B. (1998). Thresholds for sensing foot dorsi- and plantarflexion during upright stance: effects of age and velocity. *The Journals of Gerontology. Series A, Biological Sciences and Medical Sciences*, *53*(1), M33-38.

Thiele, A., Henning, P., Kubischik, M., & Hoffmann, K.-P. (2002). Neural Mechanisms of Saccadic Suppression. *Science*, *295*(5564), 2460–2462. https://doi.org/10.1126/science.1068788

Tideiksaar, R. (1990). Falling in Old-Age - Its Prevention and Treatment. *Gerontologist*, *30*(3), 420–422.

Tinetti, M. E. (2003). Preventing Falls in Elderly Persons. *New England Journal of Medicine*, *348*(1), 42–49. https://doi.org/10.1056/NEJMcp020719

Tootell, R. B. H., Mendola, J. D., Hadjikhani, N. K., Ledden, P. J., Liu, A. K., Reppas, J. B., … Dale, A. M. (1997). Functional Analysis of V3A and Related Areas in Human Visual Cortex. *The Journal of Neuroscience*, *17*(18), 7060–7078.

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. https://doi.org/10.1093/cercor/bhp271

Trick, G. L., & Silverman, S. E. (1991). Visual sensitivity to motion Age-related changes and deficits in senile dementia of the Alzheimer type. *Neurology*, *41*(9), 1437–1437. https://doi.org/10.1212/WNL.41.9.1437

Troje, N. F. (2013). What Is Biological Motion? Definition, Stimuli, and Paradigms. In M. D. Rutherford & V. A. Kuhlmeier (Eds.), *Social Perception* (pp. 13–36). The MIT Press. Retrieved from http://mitpress.universitypressscholarship.com/view/10.7551/mitpress/9780262019279.001.0001/upso-9780262019279-chapter-2

Trommershäuser, J., Körding, K. P., & Landy, M. S. (Eds.). (2011). *Sensory cue integration*. New York, NY: Oxford Univ. Press.

Tsakiris, M. (2010). My body in the brain: a neurocognitive model of body-ownership. *Neuropsychologia*, *48*(3), 703–12. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2009.09.034

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. https://doi.org/10.1007/s00221-012-3281-7

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. https://doi.org/10.1016/S0960-9822(02)00836-9

van Dam, L. C., Parise, C. V., & Ernst, M. O. (2014). Modeling Multisensory Integration. *Sensory Integration and the Unity of Consciousness*, 209.

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. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017742

van Ee, R., Adams, W. J., & Mamassian, P. (2003). Bayesian modeling of cue interaction: bistability in stereoscopic slant perception. *Journal of the Optical Society of America a-Optics Image Science and Vision*, *20*(7), 1398–1406. https://doi.org/10.1364/JOSAA.20.001398

Van Impe, A., Coxon, J. P., Goble, D. J., Wenderoth, N., & Swinnen, S. P. (2009). Ipsilateral coordination at preferred rate: Effects of age, body side and task complexity. *NeuroImage*, *47*(4), 1854–1862. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.06.027

Vatakis, A., & Spence, C. (2008). Evaluating the influence of the "unity assumption" on the temporal perception of realistic audiovisual stimuli. *Acta Psychologica*, *127*(1), 12–23. https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2006.12.002

Vega-Bermudez, F., & Johnson, K. O. (2004). Fingertip skin conformance accounts, in part, for differences in tactile spatial acuity in young subjects, but not for the decline in spatial acuity with aging. *Perception & Psychophysics*, *66*(1), 60–67. https://doi.org/10.3758/BF03194861

Verdu, E., Ceballos, D., Vilches, J. J., & Navarro, X. (2000). Influence of aging on peripheral nerve function and regeneration. *Journal of the Peripheral Nervous System*, *5*(4), 191–208. https://doi.org/10.1046/j.1529-8027.2000.00026.x

Verrillo, R. (1979). Change in Vibrotactile Thresholds as a Function of Age. *Sensory Processes*, *3*(1), 49–59.

Verschueren, S. M. P., Brumagne, S., Swinnen, S. P., & Cordo, P. J. (2002). The effect of aging on dynamic position sense at the ankle. *Behavioural Brain Research*, *136*(2), 593–603.

Vidal, M., & Bülthoff, H. H. (2010). Storing upright turns: how visual and vestibular cues interact during the encoding and recalling process. *Experimental Brain Research*, *200*(1), 37–49. https://doi.org/10.1007/s00221-009-1980-5

Vingerhoets, R. a. A., Medendorp, W. P., & Van Gisbergen, J. a. M. (2008). Body-tilt and visual verticality perception during multiple cycles of roll rotation. *Journal of Neurophysiology*, *99*(5), 2264–2280. https://doi.org/10.1152/jn.00704.2007

Vroomen, J., & Stekelenburg, J. (2011). Perception of intersensory synchrony in audiovisual speech: Not that special. *Cognition*, *118*(75–83). https://doi.org/10.1016/j.cognition.2010.10.002

Waddington, G. S., & Adams, R. D. (2004). The effect of a 5-week wobble-board exercise intervention on ability to discriminate different degrees of ankle inversion, barefoot and wearing shoes: A study in healthy elderly. *Journal of the American Geriatrics Society*, *52*(4), 573–576. https://doi.org/10.1111/j.1532-5415.2004.52164.x

Wang, H., Xie, X., Li, X., Chen, B., & Zhou, Y. (2006). Functional degradation of visual cortical cells in aged rats. *Brain Research*, *1122*(1), 93–98. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2006.09.010

Ward, N. S. (2006). Compensatory mechanisms in the aging motor system. *Ageing Res Rev*, *5*(3), 239–54.

Ward, N. S., & Frackowiak, R. S. (2003). Age-related changes in the neural correlates of motor performance. *Brain*, *126*(Pt 4), 873–88.

Warren, W. H., Blackwell, A. W., & Morris, M. W. (1989). Age differences in perceiving the direction of self-motion from optical flow. *Journal of Gerontology*, *44*(5), P147-153.

Wei, K., Stevenson, I. H., & Körding, K. P. (2010). The uncertainty associated with visual flow fields and their influence on postural sway: Weber's law suffices to explain the nonlinearity of vection. *Journal of Vision*, *10*(14), 4. https://doi.org/10.1167/10.14.4

Weiskrantz, L., Elliott, J., & Darlington, C. (1971). Preliminary observations on tickling oneself. *Nature*, *230*(5296), 598–599.

Weiss, Y., & Freeman, W. T. (2001). Correctness of Belief Propagation in Gaussian Graphical Models of Arbitrary Topology. *Neural Computation*, *13*(10), 2173–2200. https://doi.org/10.1162/089976601750541769

Weiss, Y., Simoncelli, E. P., & Adelson, E. H. (2002). Motion illusions as optimal percepts. *Nature Neuroscience*, *5*(6), 598–604. https://doi.org/10.1038/nn0602-858

Welch, R. B., & Warren, D. H. (1980). Immediate perceptual response to intersensory discrepancy. *Psychological Bulletin*, *88*(3), 638–667.

Welch, R., Warren, D., With, R., & Wait, J. (1980). Visual capture - The effects of compellingness and the assumption of unity. *BULLETIN OF THE PSYCHONOMIC SOCIETY*, *16*(3), 168–168.

Westlake, K. P., Wu, Y., & Culham, E. G. (2007). Sensory-specific balance training in older adults: effect on position, movement, and velocity sense at the ankle. *Physical Therapy*, *87*(5), 560–568. https://doi.org/10.2522/ptj.20060262

Wichmann, F. A., & Hill, N. J. (2001). The psychometric function: II. Bootstrap-based confidence intervals and sampling. *Perception & Psychophysics*, *63*(8), 1314–1329. https://doi.org/10.3758/BF03194545

Wilkinson, L. K., Meredith, M. A., & Stein, B. E. (1996). The role of anterior ectosylvian cortex in cross-modality orientation and approach behavior. *Exp Brain Res*, *112*(1), 1–10.

Williams, T., & Williams, M. (1982). Assessment of the Elderly for Long-Term Care. *Journal of the American Geriatrics Society*, *30*(1), 71–75.

Wolpert, D. M., & Ghahramani, Z. (2000). Computational principles of movement neuroscience. *Nature Neuroscience*, *3*, 1212–1217.

Wolsley, C. J., Buckwell, D., Sakellari, V., & Bronstein, A. M. (1996). The effect of eye/head deviation and visual conflict on visually evoked postural responses. *Brain Research Bulletin*, *40*(5–6), 437–441. https://doi.org/10.1016/0361-9230(96)00139-6

Wozny, D. R., Beierholm, U. R., & Shams, L. (2008). Human trimodal perception follows optimal statistical inference. *Journal Of Vision*, *8*(3). Retrieved from ://000255975800024

Wozny, D. R., & Shams, L. (2011). Computational characterization of visually induced auditory spatial adaptation. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, *5*, 75. https://doi.org/10.3389/fnint.2011.00075

Xerri, C., Zennou-Azogui, Y., Sadlaoud, K., & Sauvajon, D. (2014). Interplay between intra- and interhemispheric remodeling of neural networks as a substrate of functional recovery after stroke: Adaptive versus maladaptive reorganization. *Neuroscience*, *283*, 178–201. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2014.06.066

Yang, Y., Liang, Z., Li, G., Wang, Y., & Zhou, Y. (2009). Aging affects response variability of V1 and MT neurons in rhesus monkeys. *Brain Research*, *1274*, 21–27. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2009.04.015

Zaidel, A., Ma, W. J., & Angelaki, D. E. (2013). Supervised Calibration Relies on the Multisensory Percept. *Neuron*, *80*(6), 1544–1557. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.09.026

Zaidel, A., Turner, A. H., & Angelaki, D. E. (2011). Multisensory Calibration Is Independent of Cue Reliability. *Journal of Neuroscience*, *31*(39), 13949–13962. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2732-11.2011

Zaidell, L. N., Mileva, K. N., Sumners, D. P., & Bowtell, J. L. (2013). Experimental Evidence of the Tonic Vibration Reflex during Whole-Body Vibration of the Loaded and Unloaded Leg. *PLoS ONE*, *8*(12), e85247. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085247

Zampini, M., & Spence, C. (2010). Assessing the Role of Sound in the Perception of Food and Drink. *Chemosensory Perception*, *3*(1), 57–67. https://doi.org/10.1007/s12078-010-9064-2

Zhu, X. M., Brown, B., Rife, L., & Craft, C. M. (2006). Slowed photoresponse recovery and age-related degeneration in cones lacking G protein-coupled receptor kinase 1. In J. G. Hollyfield, R. E. Anderson, & M. M. LaVail (Eds.), *Retinal Degenerative Diseases* (Vol. 572, pp. 133–139). Berlin: Springer-Verlag Berlin.

Ziemann, U., & Hallett, M. (2001). Hemispheric asymmetry of ipsilateral motor cortex activation during unimanual motor tasks: further evidence for motor dominance. *Clinical Neurophysiology*, *112*(1), 107–113. https://doi.org/10.1016/S1388-2457(00)00502-2

Annexe

Dans le cadre de ma thèse, j'ai participé à la réalisation de deux études ayant fait l'objet de publications dont je suis respectivement 3ème et 2ème auteur. Dans cette partie, vous trouverez les références et résumés de ces articles, par ailleurs cités dans ce manuscrit.

- Etude 1:

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

- Etude 2:

Metral M, **Chancel M**, Brun C, et al (2015)

Kinaesthetic mirror illusion and spatial congruence.

Exp Brain Res 233:1463–1470. doi: 10.1007/s00221-015-4220-1

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. LUYAT[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, LNIA 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 Chambery 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 (Gilhodes et al., 1986; Oullier et al., 2009) and bimanual coupling, that is, coupling between the two hands constrained in spatial or temporal terms (Swinnen, 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

Exp Brain Res (2015) 233:1463–1470
DOI 10.1007/s00221-015-4220-1

RESEARCH ARTICLE

Kinaesthetic mirror illusion and spatial congruence

Morgane Metral · Marie Chancel · Clémentine Brun · Marion Luyat · Anne Kavounoudias · Michel Guerraz

Received: 9 October 2014 / Accepted: 28 January 2015 / Published online: 11 February 2015
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2015

Abstract Position sense and kinaesthesia are mainly derived from the integration of somaesthetic and visual afferents to form a single, coherent percept. However, visual information related to the body can play a dominant role in these perceptual processes in some circumstances, and notably in the mirror paradigm. The objective of the present study was to determine whether or not the kinaesthetic illusions experienced in the mirror paradigm obey one of the key rules of multisensory integration: spatial congruence. In the experiment, the participant's left arm (the image of which was reflected in a mirror) was either passively flexed/extended with a motorized manipulandum (to induce a kinaesthetic illusion in the right arm) or remained static. The right (unseen) arm remained static but was positioned parallel to the left arm's starting position or placed in extension (from 15° to 90°, in steps of 15°), relative to the left arm's flexed starting position. The results revealed that the frequency of the illusion decreased only slightly as the incongruence prior to movement onset between the reflected left arm and the hidden right arm grew and remained quite high even in the most incongruent settings. However, the greater the incongruence between the visually and somaesthetically specified positions of the right forearm (from 15° to 90°), the later the onset and the lower the perceived speed of the kinaesthetic illusion. Although vision dominates perception in a context of visuoproprioceptive conflict (as in the mirror paradigm), our results show that the relative weightings allocated to proprioceptive and visual signals vary according to the degree of spatial incongruence prior to movement onset.

Keywords Kinaesthesia · Spatial congruence · Mirror illusion · Multisensory integration

M. Metral · M. Chancel · C. Brun · M. Guerraz
LPNC, CNRS, Univ. Savoie Mont Blanc, 7300 Chambéry, France

M. Metral · M. Luyat
PSITEC, Univ. Lille, 59653 Villeneuve d'Ascq, France

M. Chancel · A. Kavounoudias
LNIA UMR 7260, Aix-Marseille Univ. CNRS, Marseille, France

M. Guerraz (✉)
Laboratory of Psychology and NeuroCognition,
UMR 5105, CNRS – University Savoie Mont Blanc,
BP 1104, 73011 Chambery Cedex, France
e-mail: Michel.guerraz@univ-savoie.fr

Introduction

Reflection of a 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. Indeed, Guerraz et al. (2012) and Metral et al. (2013) observed that mirror reflection of an arm moved passively by a motorized manipulandum induces consistent, vivid kinaesthetic illusions of movement of the hidden, static arm in the direction of mirror displacement. The occurrence of this visually induced kinaesthetic illusion confirms that visual afferents are of prime importance in sensing both limb position and limb movement.

However, position sense and kinaesthesia are not exclusively derived from visual afferents; somaesthetic afferents (notably type Ia and II sensory endings; Goodwin et al. 1972; Teasdale et al. 1993; for a review, see Proske and Gandevia 2012) and cutaneous afferents (Collins and

Thèse de doctorat

Marie CHANCEL

Communauté UNIVERSITÉ Grenoble Alpes

Étude des règles de l'intégration multisensorielle en kinesthésie et de leur évolution liée à l'âge: Approches Psychophysiques & Modélisation Bayésienne

Au quotidien, notre système nerveux central utilise et intègre de multiples informations sensorielles pour percevoir de façon cohérente et efficace les mouvements de notre corps et de nos membres. Une littérature abondante a décrit chacune des contributions des entrées sensorielles visuelle, proprioceptive musculaire ou encore tactile dans l'émergence de cette perception, appelée kinesthésie. Mais des questions demeurent quant aux principes régissant l'intégration de ces différents sens à des fins kinesthésiques.

Revisitant un phénomène illusoire classiquement considéré comme d'origine purement visuelle, le paradigme miroir, nous avons étudié l'influence possible de la proprioception musculaire issue d'un membre sur la perception des mouvements du membre controlatéral. Nos résultats montrent en effet que cette illusion de mouvement d'un bras caché derrière un miroir, créée par la réflexion du bras controlatéral en mouvement dans ce miroir, émerge de la prise en compte des informations visuelles mais également des afférences proprioceptives en provenance du bras mobilisé. Dans un deuxième temps, pour estimer plus précisément les contributions relatives et interactions entre différentes modalités, nous appliquons des stimulations sensorielles spécifiques des entrées visuelles, tactiles et/ou proprioceptives musculaires, induisant des sensations illusoires de mouvement de la main chez des sujets parfaitement immobiles. En combinant méthode psychophysique et modélisation bayésienne, nous démontrons que l'intégration des informations visuelles et tactiles permet d'optimiser la capacité à discriminer la vitesse des mouvements de la main ; Toutefois, la perception kinesthésique demeure biaisée en faveur des informations proprioceptives musculaires chez des sujets adultes jeunes. En revanche, testés chez des individus âgés de plus de 60 ans, ces mêmes stimulations révèlent un changement de pondération relative entre ces trois différentes entrées en faveur des afférences d'origine tactile et visuelle, probablement dû à une altération plus importante de la sensibilité proprioceptive musculaire au cours du vieillissement.

Cette thèse souligne donc la contribution majeure de la proprioception musculaire dans la construction des percepts multisensoriels kinesthésiques chez l'adulte jeune. Toutefois, des stratégies de repondération sensorielle et de préservation des mécanismes intégratifs permettraient de compenser au moins partiellement les déficits liés au déclin avéré des systèmes sensoriels chez l'adulte âgé.

Mots clefs : Kinesthésie, intégration multisensorielle, modélisation bayésienne, vieillissement, psychophysique, illusion