Conscience de soi et contact interindividuel : études en électrophysiologie et magnétoencéphalographie

Nesrine Hazem

▶ **To cite this version:**

Nesrine Hazem. Conscience de soi et contact interindividuel : études en électrophysiologie et magnétoencéphalographie. Sciences cognitives. Sorbonne Université, 2018. Français. NNT : 2018SORUS087 . tel-02355718

HAL Id: tel-02355718
https://theses.hal.science/tel-02355718

Submitted on 8 Nov 2019

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.

Sorbonne Université

Ecole doctorale Cerveau Cognition Comportement

Institut du Cerveau et de la Moelle Epinière, Social and Affective Neuroscience Team

Laboratory of Human and Artificial Cognition (CHart-UPON EA4004), Université Paris Nanterre

Conscience de soi et Contact interindividuel :

Etudes en électrophysiologie et magnétoencéphalographie

Par Nesrine Hazem

Thèse de doctorat de Neurosciences Cognitives

Dirigée par Nathalie George et Laurence Conty

Présentée et soutenue publiquement le 25 juin 2018

Devant un jury composé de :

Dr. Nathalie George, Directrice de Recherche	Directrice
Pr. Laurence Conty, Professeure	Directrice
Pr. Patrik Vuilleumier, Professeur	Rapporteur
Dr. Antoine Lutz, Directeur de Recherche	Rapporteur
Pr. Lionel Naccache, Professeur	Examinateur
Dr. Catherine Pelachaud, Directrice de Recherche	Examinatrice

Except where otherwise noted, this work is licensed under
http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/

Remerciements

Je remercie tout particulièrement Nathalie George et Laurence Conty pour leur soutien, tant au niveau scientifique qu'humain. Je les remercie pour l'écoute et la confiance qu'elles m'ont accordées, pour m'avoir rassuré dans les périodes de difficultés et pour avoir eu la patience de répondre à mes nombreuses questions.

Je tiens également à remercier tous les anciens de l'équipe du LPN : Matias Baltazar, Amélie Jacquot, Désirée Lopis, Leila Kasmi, Anne-Lise Bohec, Valérie Millox, et Nikoletta Geronikola pour leur amitié, leur bonne humeur et leur soutien. Je voudrais aussi remercier les membres de l'équipe de Neurosciences Affectives et Sociales de l'ICM : Anna Fall, Morgan Beaurenaut, Mariana Babo-rebelo, Josefien Huijgen, Nicolas Vienney, José Luis Ulloa Fulgeri, Nicolas Burra, et Jean-Yves Rotgé pour les repas animés et les discussions au coin de la machine à café.

Je remercie l'équipe de la plateforme MEG du CENIR pour leur efficacité et leur disponibilité: Denis Schwartz, Christophe Gitton, Maximillien Chaumon, Jean-Didier Lemaréchal, Laurent Hugueville et Lydia Yahia-Cherif.

Je remercie le jury d'avoir accepté d'expertiser ce travail de thèse.

Sommaire

Remerciements 1
Sommaire 2
Partie théorique 4
Introduction 5
Chapitre 1 : Conceptions/Aspects théoriques 7
I. La conscience de soi un objet d'étude légitime pour les neurosciences ? 7
1. Le problème difficile : la dimension subjective de la conscience de soi 7
2. La réponse cognitiviste 8
3. L'approche de la cognition incarnée ou « embodied cognition» : le soi corporel 11
4. Conclusion : Peut-on étudier la conscience de soi en neurosciences ? 15
II. Qu'est-ce que le soi ? Qu'est-ce qu'avoir conscience de soi ? 16
1. Multiplicité du soi et de la conscience de soi 16
2. Le soi : un construit social ? 21
Chapitre 2 : l'intéroception au cœur des modèles neuroscientifiques actuels 31
I. La conscience corporelle : définitions et mesures 31
1. La conscience intéroceptive 31
2. Comment mesurer la conscience intéroceptive ? 33
3. La conscience proprioceptive et la perspective à la première personne dans la perception du corps 37
II. Influences des processus attentionnels descendants sur l'intéroception 41
Chapitre 3 : Le contact social 44
I. Le contact par le regard 44
1. Introduction 44
2. Les effets du contact par le regard sur la cognition humaine 46
3. L'activation de processus de référence à soi, un dénominateur commun des effets du contact par le regard 53
4. Influences cognitives descendantes lors de la perception d'un regard direct : un effet de la croyance d'être observé ? 55
II. Multimodalité sensorielle du contact social : l'audition et le toucher 61
1. L'audition 61
2. Le toucher 63
Chapitre 4 : Cerveau au repos et conscience de soi 69
I. Les réseaux de repos 69
1. Le réseau du mode par défaut et son lien avec la conscience de soi 71
2. Les mesures des contenus de pensée et de la conscience de soi dans les états de repos 72
3. Régions cérébrales impliquées dans le DMN 73
4. Le réseau exécutif central 76
5. Le réseau de la saillance, un chef d'orchestre 80
II. Rythmes cérébraux et conscience de soi 84
Objectifs de la thèse 89
Partie expérimentale 91
Méthodologie générale aux études 1 et 2 : mesure de la conscience corporelle 92
I. Introduction du protocole 92
II. Stimuli émotionnels 92
III. Procédure expérimentale 93
IV. Enregistrement et traitement de la réponse électrodermale 95

V. Calcul de la précision interoceptive 95
Etude 1 : Effet de la croyance d'être observé sur la conscience corporelle 97
I. Contexte 97
II. Méthodologie particulière 97
III. Résultats principaux 97
IV. Conclusion 98
Etude 2 : Effet du contact social dans les modalités sensorielles auditives et tactiles sur la conscience corporelle 108
I. Contexte 108
II. Méthodologie particulière 108
III. Résultats principaux 108
IV. Conclusion 109
Etude 3 : Effet du contact social sur la dynamique des réseaux cérébraux de repos 121
I. Contexte 121
II. Méthodologie particulière 122
III. Analyse des données 123
1. Traitement et analyse des données magnétoencéphalographiques 123
2. Traitement et analyse du questionnaire 124
IV. Résultats principaux 124
1. Modulation de la connectivité fonctionnelle des réseaux de repos par le contact social dans la bande de fréquence alpha 124
2. Modulation du contenu des pensées pendant la période de repos par le contact social 125
V. Conclusion 125
Partie discussion 182
I. Le contact social améliore-t-il la conscience corporelle ? 184
II. Spécificité des effets ? 189
III. Le rôle des processus descendants ? 192
IV. Les processus de référence à soi : des processus multiples ? 195
V. Questions ouvertes et perspectives 197
Conclusion 200
Bibliographie 201
Annexe 1 – Article de Baltazar et al. (2014) 249
Annexe 2 – Processus neuronaux à l'origine des rythmes du cerveau 257
Table des illustrations 259

Partie théorique

Introduction

Les êtres humains sont une espèce dite « consciente ». Nous sommes à priori capables de percevoir et identifier nos pensées, émotions, et actions présentes, ainsi que porter un regard réflexif sur nos expériences passées et qui nous sommes – ou tout du moins qui nous pensons être. Cette conscience de soi nous fournit des informations essentielles pour contrôler et ajuster nos comportements futurs aux contraintes du monde extérieur – sur la base de nos expériences passées (Lou, Changeux, & Rosenstand, 2016). Ce processus de contrôle conscient du soi est considéré comme un processus de métacognition – la cognition sur la cognition. La conscience de soi, et les processus métacognitifs qui en découlent, sont indispensables pour les apprentissages volontaires conscients, ainsi que la transmission des apprentissages entre individus, pierre fondatrice de nos sociétés organisées sur l'échange et la mise en commun des connaissances. Bien que quelques auteurs défendent que le phénomène conscient et les processus métacognitifs ne soient qu'illusion et/ou épiphénomène, la conscience de soi est majoritairement perçue comme un avantage phylogénique décisif acquis par les humains. L'émergence d'une conscience de soi chez l'être humain serait lié à sa nature profondément sociale. Un sens de l'identité, durant les premières années de la vie, se développerait par l'expérience d'être l'objet de l'attention d'autrui (Reddy, 2003). En faisant appel au soi, les interactions avec autrui façonneraient nos représentations de soi.

Qu'est-ce que le soi ? Qu'est-ce qu'avoir une conscience de soi ? Bien que ces questions aient été à l'origine de nombreux débats dans le champ de la philosophie de l'esprit, l'étude de la conscience de soi a jusqu'à récemment été considérée hors-champ par les sciences naturelles fautes d'outils conceptuels et expérimentaux (Chalmers, 1996). En effet, comment étudier un phénomène qui n'est accessible qu'à la personne qui l'expérimente ? Peut-on se reposer sur la retranscription verbale du contenu d'une expérience consciente subjective pour investiguer scientifiquement la conscience de soi ? Dans le premier chapitre de la partie théorique de cette thèse nous aborderons ces problématiques et nous verrons comment avec l'avènement des techniques d'imagerie et une évolution conceptuelle concernant la définition même du soi (« Self » en anglais), la conscience de soi est récemment devenue un objet d'étude légitime en neurosciences cognitives – voire même un thème majeur.

Les substrats cérébraux de la représentation et de la régulation du soi font désormais l'objet d'études de plus en plus nombreuses (pour revues, Christoff, Cosmelli, Legrand, & Thompson, 2011; Northoff & Bermpohl, 2004). Ces travaux ont placé le soi incarné au centre des modèles

actuelles neuroscientifiques (pour revues, Critchley & Harrison, 2013; Legrand, 2007; Park & Tallon-Baudry, 2014; Seth & Friston, 2016; Tsakiris & Critchley, 2016). Ces modèles envisagent les processus réflexifs de conscience de soi comme fondés sur la perception des informations afférentes provenant du corps. Les sensations corporelles seraient utilisées pour indexer les états psychologiques, les émotions et les expériences passées. La conscience de ces réponses corporelles serait alors un outil pour le contrôle du soi (Dunn et al., 2010). Les conceptions incarnées de la conscience de soi sont associées au développement d'approches opérationnelles. Les méthodologies pour mesurer la conscience de soi restent néanmoins variées et pour l'heure, il n'existe pas de consensus dans la littérature quant aux méthodologies à utiliser (Garfinkel, Seth, Barrett, Suzuki, & Critchley, 2015). Quels sont les protocoles qui ont été développés pour mesurer la conscience corporelle ? Quelles sont les bases cérébrales des différents processus de conscience corporelle mises en évidence par ces nouveaux protocoles ? Ces problématiques seront au cœur du second et du troisième chapitre de la partie théorique de cette thèse.

Par ailleurs ces travaux font ressortir l'intrication entre le soi et les processus liés à la cognition sociale – notre capacité à nous représenter les autres, leurs intentions, leurs actions et à interagir avec eux – tant au niveau psychologique (Heatherton, 2011) qu'anatomo-fonctionnel (Uddin, Iacoboni, Lange, & Keenan, 2007). De récents travaux ont notamment mis en évidence que la perception d'un regard direct – qui établit un contact visuel avec le sujet percevant – a un pouvoir réflexif : en orientant l'attention du sujet percevant sur lui-même, le regard direct permettrait d'augmenter la conscience de soi (Baltazar et al., 2014; Pönkänen, Alhoniemi, Leppänen, & Hietanen, 2011). Or, les interactions de la vie quotidienne s'appuient sur de multiples modalités sensorielles – en plus de la modalité sensorielle visuelle – incluant l'audition et le toucher. Ces modalités encore peu étudiées constituent des canaux tout aussi importants que le regard pour la signalisation sociale (Adolphs, 2003; Akhtar & Gernsbacher, 2008; Morrison, Löken, & Olausson, 2010). Le contact social par les modalités sensorielles auditive et tactile pourrait-il partager la propriété réflexive du regard direct ? Quels processus cognitifs – et quels mécanismes cérébraux – pourraient sous-tendre l'effet du contact social sur la conscience de soi ? Ces questions seront au cœur du troisième et du quatrième chapitre de la partie théorique de cette thèse.

Chapitre 1 : Conceptions/Aspects théoriques

La conscience de soi est souvent présentée comme étant « le plus grand mystère » et « probablement le plus grand obstacle de notre quête d'une compréhension scientifique de l'univers » (Chalmers, 1996, p. 9). Malgré le grand intérêt que porte la communauté scientifique à ce sujet, la conscience de soi a longtemps été considérée comme un non-sujet par les neuroscientifiques. Quand et comment la conscience de soi est-elle devenue un objet légitime d'étude en neurosciences ? Comment définit-on dans les modèles neuroscientifiques actuels le soi ? Comment définit-on la conscience de soi ? Ces problématiques sont au cœur de ce premier chapitre. Le caractère subjectif de la conscience de soi a été abordé de différentes manières par les diverses traditions philosophiques. Nous résumerons rapidement les mouvements qui ont été les plus influents avant d'aborder les visions cognitivistes, puis incarnées de la conscience de soi.

I. La conscience de soi un objet d'étude légitime pour les neurosciences ?

1. Le problème difficile : la dimension subjective de la conscience de soi

Jusqu'au début des années 80, la conscience de soi a été considérée comme un non-objet d'étude pour les scientifiques. La dimension subjective de la conscience – les qualia (au singulier, quale) – créeraient un fossé explicatif ("explanatory gap" en anglais, Levine, 1983), irrésoluble par les moyens scientifiques disponibles. Les philosophes de l'esprit désignent cette difficulté sous le terme de « problème difficile » (Chalmers, 1996).

David Chalmers fait ainsi la distinction entre deux types de problèmes posés par l'étude de la conscience. Les problèmes faciles consistent à devoir expliquer les caractéristiques et propriétés de la conscience ainsi que les substrats neuro-physiologiques impliqués, ce qui semble réalisable par l'expérimentation scientifique. D'après différents philosophes (Chalmers, 1996; Levine, 1983; McGinn, 1993; Nagel, 1974), les découvertes scientifiques sur l'instanciation de nos états mentaux dans un système nerveux donné – c'est-à-dire la résolution des problèmes faciles – ne pourront jamais nous renseigner sur la dimension subjective de la conscience, c'est-à-dire nos ressentis subjectifs que l'on nomme aussi qualia (Block, 1990; Nagel, 1974; Peacocke, 1983), ou autrement dit « l'effet que cela fait » d'être soi. Cela représente le problème difficile.

Pour illustrer ce problème, considérons la célèbre expérience de pensée imaginée par Nagel (1974) : Quel effet cela fait-il d'être une chauve-souris ? (« What is like to be a bat ? » en anglais). Les chauves-souris perçoivent leur environnement essentiellement par écholocation, cela leur permet de percevoir la taille, la forme, le mouvement, et la distance d'un objet. Cette forme de perception est tout à fait différente des sens que les humains possèdent. Nous savons comment un sonar fonctionne, et pourtant nous ne pouvons pas ressentir l'expérience subjective associée au fait de percevoir notre environnement avec un sonar. Au mieux nous ne pouvons qu'imaginer comment cela serait pour nous de nous comporter comme une chauve-souris. Nagel (1974) développe ainsi l'idée qu'il est impossible pour un humain d'imaginer quelle expérience subjective du monde la chauve-souris fait. Cette difficulté peut être généralisée à l'ensemble des ressentis subjectifs tels que la douleur, la faim, ou la peur. Ces expériences auraient un caractère subjectif spécifique qui serait au-delà de notre capacité à concevoir. Elles seraient connectées au point de vue unique de la personne qui l'expérimente (en perspective à la première personne), qu'une théorie objective d'explication de ce phénomène par des processus physiques abandonnerait nécessairement. Si nous ne pouvons analyser et investiguer les qualia, comment étudier scientifiquement la conscience de soi ? A l'inverse des phénomènes physiques qui peuvent être décrits avec précision par leurs propriétés physiques (par exemple : la température, le poids, la vitesse…), la conscience de soi possèderait un caractère ineffable.

Pour Chalmer (1996) le problème difficile doit aller au-delà de l'explication des processus sous-tendant le fonctionnement de la conscience de soi (problème facile) et doit expliquer comment la sensation subjective particulière associée au fait d'être soi peut émerger de l'activité de nos assemblées de neurones – ou pourquoi l'activité de notre cerveau nous fait ressentir quelque chose plutôt que rien ? Les problèmes faciles adressent ainsi les aspects fonctionnels de la conscience de soi, alors que le problème difficile se focalise sur l'aspect phénoménologique (ou subjectif) de la conscience : les qualia.

2. La réponse cognitiviste

Bien que répandue, la vision non-réductionniste de Chalmer (1996) du problème difficile de la conscience de soi n'a pas fait l'unanimité. Elle fût notamment vivement critiquée par les cognitivistes et les connexionnistes qui ont proposé des théories réductionnistes alternatives.

Le cognitivisme – mouvement dominant durant la deuxième moitié du XXème siècle – décrit les fonctions mentales par des computations selon un modèle de traitement de

l'information inspiré de l'informatique, dans lequel les représentations mentales[1] jouent un rôle déterminant (Fodor, 1983). Le connexionnisme est un mouvement lui aussi inspiré de l'informatique. Tout comme le cognitivisme il reconnait une place centrale aux représentations mentales dans la cognition humaine, mais à la différence du cognitivisme les processus cognitifs ne sont plus menés de manière séquentielle, sous le contrôle d'un agent central, mais en parallèle par des unités distribuées, connectées et autonomes (Clark, 1989; Rumelhart, McClelland, & PDP ResearchGroup, 1986). Les conceptions cognitivistes et connexionistes considèrent que nous n'avons pas d'expériences conscientes du monde réel, mais seulement de nos représentations internes de ce monde – c'est-à-dire d'une réplique plus ou moins correcte du monde.

Pour certains philosophes de la mouvance cognitiviste ou connexionniste, il n'y aurait pas de problème difficile de la conscience de soi car il n'y aurait pas de conscience de soi (pour revue voir par exemple, Ramsey, Stich, & Garan, 1990). Ce mouvement, appelé l'éliminativisme matérialiste, considère que les qualia sont des qualités intrinsèques, non-relationnelles[2] et non-fonctionnelles[3] de l'expérience d'être soi (Churchland, 1979; Dennett, 1991). Dans la perspective physicaliste et naturaliste adoptée par ces auteurs, tout objet aux propriétés non-fonctionnelles peut être nié, car tout objet réductible à des propriétés physiques peut être défini par son rôle causale (les états physiques sont causés par des choses, et causes d'autres choses). Ainsi si les qualia sont essentiels à la conscience de soi, cela amène à éliminer la conscience de notre ontologie. Ainsi pour les tenants de cette forme radicale de matérialisme, discuter la subjectivité est un non-sens et la conscience de soi un non-objet d'étude pour les sciences. Pour eux, seuls les problèmes faciles existent et lorsque nous aurons déterminé et décrit les substrats neuronaux de la conscience de soi, tout aura été dit sur la conscience de soi.

[1] Les représentations mentales sont des symboles cognitifs internes – ou les unités – par lesquels nous nous représenterions la réalité du monde. La nature des représentations mentales est toujours débattue à l'heure actuelle : pour certains il s'agirait de propositions syntaxiques et elle seraient donc amodales (e.g. Fodor, 1979), pour d'autres il s'agirait d'images mentales (e.g. Shepard, 1978) visuelles, auditives, tactiles, gustatives, voire même cross-modales (Spence & Deroy, 2013) ; pour d'autres encore les représentations mentales existeraient à la fois sous les formes de propositions syntaxiques et d'images mentales.

[2] En philosophie, une perception possède une qualité intrinsèque et non-relationnelle lorsqu'elle ne dépend pas essentiellement de sa relation à l'environnement. Par exemple, ma perception d'un objet particulier de l'environnement dépend nécessairement de la présence de cet objet dans l'environnement, sinon cela ne serait plus une perception de cet objet. En revanche, les sensations subjectives tels que la sensation d'être soi-même ne dépendrait que notre propre expérience et pas de relation à l'environnement.

[3] En philosophie, une perception possède une qualité non-fonctionnelle lorsqu'elle ne peut être définie par son rôle causale. Le fait par exemple que l'on puisse concevoir que des p-zombies pourraient exister montre que les qualia sont non-fonctionnels. Les p-zombies ou zombies philosophique est une célèbre expérience de pensée qui décrit des hypothétiques individus ne faisant pas l'expérience de qualia et dépourvus de conscience, mais qui auraient un physique et un comportement identique à des humains en possédant, les rendant indiscernables de ces derniers.

D'autres en revanche ont adopté des positions plus modérées quant à la fonction de la conscience de soi (et des états mentaux en général). Ce mouvement – que l'on retrouve sous le nom de fonctionnalisme matérialiste – ne nie pas l'existence d'états mentaux internes conscients, mais refuse la dimension subjective irréductible que l'on pourrait leur associer. Par exemple Metzinger (2003), dans son célèbre livre « Being no one » développe un argumentaire contre la conception du soi comme une entité. Pour lui, il n'y aurait pas de soi, seulement des représentations à travers le temps. L'expérience consciente vivide d'être un soi serait une sorte d'hallucination utile pour l'avantage phylogénétique que cela procurerait, en nous donnant un sentiment de continuité dans le temps afin de pouvoir planifier des actions – ou « *the best invention Mother Nature has made* » (Metzinger, 2003, p. 1).

Au sein des sciences cognitives, on peut aussi citer l'émergentisme. Ce mouvement défend l'idée qu'une configuration complexe et particulière d'éléments physiques peut produire quelque chose de plus que la somme de ses éléments. On parle alors de propriété émergente du système. On peut par exemple illustrer ce phénomène par les atomes qui s'assemblent pour former une molécule avec des propriétés propres et différentes des atomes qui la composent. Dans cette conception, la conscience de soi et les états mentaux sont interprétés comme le produit de l'intégration d'une multitude d'évènements neuronaux physicochimiques dans des circuits complexes. On peut identifier plusieurs conceptions de l'émergentisme, qui diffèrent par les critères évoqués pour différencier les propriétés émergentes des propriétés non-émergentes (Stephan, 1999). Pour les formes les plus fortes d'émergentisme – ou « synchronic emergentism » – les propriétés émergentes sont irréductibles aux propriétés de base du système duquel elles émergent : elles ne peuvent être ni expliquées, ni prédites à partir de leurs conditions sous-jacentes. Dans une forme plus modérée d'émergentisme – ou « diachronic emergentism » – les propriétés émergentes ne sont plus irréductibles mais elles conservent leur caractère imprédictible. En revanche, les formes plus faible d'émergentisme se placent dans un monisme physicaliste qui n'admet ni irréductibilité ni imprédictibilité des propriétés émergentes d'un système complexe. Ainsi les formes faible d'émergentisme ne reconnaissent pas l'existence d'un problème difficile tandis que les formes fortes d'émergentisme ont donné lieu à une nouvelle forme de dualisme – un dualisme des propriétés (i.e. en lieu et place du classique dualisme cartésien entre esprit et corps).

En résumé, les théories cognitivistes dominantes nient ou réduisent drastiquement le problème difficile de la conscience de soi. Nous allons voir dans la suite comment le concept de soi incarné (ou « embodiment » en anglais) introduit dans les années 80, a apporté une

nouvelle manière d'aborder le problème difficile – ou comment expliquer la sensation subjective d'être soi ? Cette approche incarnée de la cognition s'est imposée dans les modèles actuels des neurosciences, et a eu d'importantes répercussions. En introduisant la notion d'incorporation (« embeddedness » en anglais) dans le milieu environnant, elle a notamment fait émerger de nouvelles questions sur le rôle des relations interpersonnelles dans l'émergence du soi.

3. L'approche de la cognition incarnée ou « embodied cognition» : le soi corporel

« Ask not what's inside your head, but what your head's inside of » (Mace, 1977, p. 43).

Les théories représentationnelles des mouvances cognitivistes et connexionnistes ont été contestées au début des années 80. Des scientifiques ont développé une approche qui partage l'aspect moniste matérialiste et réductionniste des théories cognitivistes mais qui a contrario de ces dernières se caractérisent par une vision interactiviste de la cognition. L'approche « enactive » (par exemple, Kyselo, 2014; Maturana & Varela, 1987; Thompson & Varela, 2001) ou les approches « incarnées » («embodied» en anglais; par exemple, Allen & Friston, 2016; De Jaegher, Pieper, Clénin, & Fuchs, 2016; Gallese, 2014; Gyllensten, Skär, Miller, & Gard, 2010; Seth, 2013; Tsakiris & Critchley, 2016), avancent que les processus mentaux ne devraient pas être caractérisés en termes de processus internes ou de représentations – contrairement aux théories cognitivistes.

Ces courants de pensée influencés par les philosophes phénoménologistes (Merleau-Ponty, 1969; cité par Gallagher, 2010), partagent l'idée que l'expérience incarnée d'un agent avec son environnement joue un rôle fondamental. De nombreux concepts qui nous servent à penser le monde auraient pour origine nos expériences corporelles, et la fondation du sentiment même d'exister – ou sens subjectif du soi – résiderait dans la perception des informations afférentes provenant du corps (Cameron, 2001; Craig, 2010; Damasio, 2003; Vaitl, 1996). D'après ce courant, le fonctionnement du cerveau humain devrait être conceptualisé en termes de processus dynamiques liant la perception, la conscience corporelle, la conscience de l'environnement et le comportement. Ces théories, en donnant un rôle fondamental au lien entre corps et cognition, abolissent tout dualisme cartésien réhabilitant notamment le rôle et la place des émotions dans la cognition humaine (Damasio, 1996).

A l'origine de ces approches, on retrouve des chercheurs tels que Maturana et Varela (1987) et l'idée d'autopoïèse de l'organisme – ou « what takes place in the dynamics of the autonomy proper to living systems » (Maturana & Varela, 1980, p. 17). D'après ces auteurs, les

organismes vivants sont des systèmes autonomes et clos : ils possèdent des processus suffisants pour maintenir leur intégrité. Cela passe par un couplage structurel avec leur environnement – dans une perspective d'économie d'énergie – sous la forme d'adaptations dynamiques que l'on pourra appeler couplages sensori-moteurs. La cognition n'est plus entrevue comme une représentation symbolique désincarnée du monde, mais elle serait modelée par nos expériences incarnées et interactives avec le monde. On dira ainsi qu'un organisme vivant « enacte » le monde dans lequel il vit : ses actions participent à façonner son environnement, tout comme son environnement en retour façonne sa cognition. Nos capacités d'actions corporelles – et non des représentations symboliques amodales – sont pour ces chercheurs l'unité de base cognitive. Dans cette perspective, qui entrevoit l'organisme comme co-constitué par son environnement, le développement d'un sentiment subjectif de soi est perçu comme la résultante d'interactions incarnées interpersonnelles, que les auteurs qualifient d'intersubjectives (Gallagher, 2011; Kyselo, 2014; Thompson & Varela, 2001). Ce point sera développé dans la seconde partie de ce chapitre.

Dans cette lignée d'une vision du soi comme étant avant tout incarné, quelques années plus tard, Damasio (1999a) a développé l'idée d'un soi somatique – ou théorie des marqueurs somatiques. Sous le niveau symbolique, abstrait et linguistique de la conscience du soi « autobiographique », il existerait une autre forme de conscience corporelle. Le système nerveux central monitorerait constamment notre corps, produisant des cartes de premier ordre de nos états internes. Ces cartes donneraient à l'organisme de la stabilité par leur implication dans le maintien de l'homéostasie. Elles seraient générées inconsciemment dans différents endroits du cerveau, allant du tronc cérébral au cortex et constitueraient un proto-soi. A chaque fois que le proto-soi entrerait en relation avec un objet – qu'il soit réel ou imaginaire – une carte de second ordre des sensations du corps serait produite. Ces sensations de second ordre – la douleur, la chaleur, des démangeaisons, des variations de rythme cardiaque, de tensions musculaires – constitueraient une carte somatique du soi, ou conscience-noyau (« core-self » en anglais). Dans ce modèle, la conscience de soi est la capacité à se représenter cette carte de second ordre, c'est-à-dire les relations entre le proto-soi et notre environnement. Alors que les cartes de premier ordre produites par exemple par une image, une odeur, un toucher, n'ont pas de pertinence directe pour le soi, les sensations de second ordre encoderaient la signification pour le soi. Elles ne seraient pas des sensations requérant une interprétation mais seraient l'interprétation en elle-même. A travers cette carte de second ordre des sensations, un individu sentirait la situation présente et y répondrait. Cette carte serait ainsi un sens interne qui

« transmet un puissant message non-verbal à propos de la relation entre l'organisme et l'objet » (Damasio, 1999a, p. 125). Cette théorie se place dans la lignée des phénoménologistes qui avancent que le corps serait le miroir de notre être (Merleau-Ponty, 1969). En parallèle de ressentir le monde, nous pouvons nous ressentir en train de ressentir le monde. Dans ce modèle, la conscience de soi ne passe plus uniquement par une réflexivité sur nos états mentaux et aspects narratifs du soi, mais avant tout par une conscience de nos états corporels. Pour Damasio cette réflexivité corporelle pourrait prendre place sans conscience ou contrôle de soi délibéré : nous pouvons commencer à courir bien avant de réaliser que nous sommes effrayés. Autre illustration, lorsque nous ressentons de la douleur – si par exemple nous posons notre main par inadvertance sur une plaque chaude – nous bougeons automatiquement la main de manière à soulager la douleur. Pour Damasio, certaines de ces réponses ont été acquises au cours de la vie et sont basées sur notre environnement social et culturel, sur les apprentissages et expériences passées, alors que d'autres seraient encodées génétiquement. Bien que ces réactions puissent prendre place sans conscience, nous pouvons affecter ces boucles de rétroaction incarnées consciemment et délibérément. En cela, la conscience corporelle peut délibérément être augmentée, amenant à des modes améliorés de réflexivité sur le soi incarné.

Le modèle de conscience de soi proposé par Damasio est lui aussi un modèle déterministe réductionniste de la conscience de soi. Il avance que la conscience de soi découle d'une chaîne causale ayant pour origine des mécanismes biologiques simples permettant aux organismes vivant de préserver l'homéostasie de leur milieu interne à travers des interactions avec le milieu environnement. Les études expérimentales réalisées par Damasio ont ainsi participé à légitimer la conscience de soi comme objet d'étude scientifique, et la théorie des marqueurs somatiques a servi de base pour de nombreux neuroscientifiques afin de dépasser les problématiques liées à l'étude scientifique de la conscience de soi, et penser des protocoles adaptés. Dans les années 90, dans la lignée des théories de l'enaction ou des marqueurs somatiques, de nouvelles approches et théories du soi incarné émergent, que l'on pourra retrouver sous les termes par exemple de « cognition incarnée », « cognition située », « cognition distribuée », ou « cognition étendue ». Ces nouvelles approches ont su proposer une réponse matérialiste et réductionniste à la question de comment les états subjectifs – les qualia – pourraient influencer la matière, sans pour autant violer les principes de la physique, ni nier la dimension subjective de la conscience de soi.

Le concept de cognition incarnée est ainsi devenu particulièrement populaire dans la littérature des neurosciences et sciences cognitives durant les dix dernières années. En revanche,

il n'existe pas de consensus quant à ce que le terme « incarné » (ou « embodiment ») signifie pour les auteurs – c'est-à-dire à la place qu'ils donnent aux signaux corporels dans leurs modèles. Dans un effort de clarification, Goldman et de Vignemont (2009) ont par exemple délimité quatre questions permettant de distinguer les différentes positions existantes dans le domaine. Cette grille de lecture reprise et étendue par Gallagher (2011), classe les différentes conceptions de la cognition incarnée en cinq catégories (voir Figure 1) qui s'opposent principalement sur la nature des représentations mentales (existence ou non de représentations mentales, et leurs formats plus ou moins corporels). Dans les formes les plus fortes de théories incarnées ou « Radical embodiment », la cognition serait pour l'action et se construirait sur des contingences sensori-motrices, et non sur des représentations mentales symboliques. En revanche, dans les formes minimales de théories incarnées[4], les représentations mentales ont une place centrale sous la forme de « bodily contents » pour certains, ou de « bodily formats »[5] pour d'autres (Goldman & de Vignemont, 2009).

[4] Dans ces formes modérées de théories incarnées, la manipulation symbolique n'est pas complètement écartée mais elle est entrevue comme un autre niveau – supérieur – de propriété, qui, à un plus bas niveau, s'inscrit dans une réalité matérielle incarnée. On pourra ainsi noter que les formes les moins fortes de théories incarnées ne s'opposent pas à la perspective représentationnelle des approches cognitivistes ou connexionnistes classiques, alors que les formes les plus radicales de théories incarnées ne sont pas compatibles avec le cognitivisme classique.

[5] La différence entre les représentations mentales de type « bodily contents » et « bodily formats » réside dans la nature de ces représentations. Les représentations mentales de type « bodily contents » auraient un format amodal – c'est-à-dire purement symbolique – des états du corps. Les représentations mentales de type « bodily formats » sont des représentations des états du corps dans la modalité sensorielle dont est originaire l'information, qui sont donc liées au réseau neuronal qui encode l'information sensorielle – par exemple moteur, somato-sensoriel, affectif, ou intéroceptif.

Interpretation	*Minimal embodiment*	*Embodied functionalism*	*Biological embodiment*	*Embodied semantics*	*Radical (enactive) embodiment*
Sectors of cognition	Social cognition	Perception/action & higher-level cognition	Perception/ action	Higher-level cognition	Perception/ action, social cognition
Empirical evidence	Neuroscience (MNs, lesions)	Experimental psychology, robotics, engineering	Biology, experimental psychology	Linguistics, psychology, neuroscience, cultural anthropology	Developmental psychology, neuroscience, empirical psychology
Consistent with CC	Yes	Yes	Neutral	Neutral	No
Representations	Strong yes	Yes for "representation hungry" processes and minimal representations for action	Weak	Weak	No
Representatives	Goldman & De Vignemont	Clark, Wheeler, Rowlands	Shapiro, Beers	Johnson, Lakoff, Nuñez,	Varela, Thompson, Noë, Gallagher, Hutto

Figure 1. Différentes théories de l'incarnation

Les conceptions de la cognition incarnée peuvent être divisées en 5 catégories. L'intitulé « secteurs de la cognition » fait référence aux tâches cognitives qui seraient incarnées pour ces différents mouvements. L'intitulé « représentations » indique dans quelles théories les représentations mentales jouent un rôle. CC = Classical Computational internalist view.

Source : (Gallagher, 2011)

4. Conclusion : Peut-on étudier la conscience de soi en neurosciences ?

Les études expérimentales portant sur la conscience de soi se heurtent à la nature dite ineffable de la conscience de soi. Par définition, la conscience de soi n'est pas accessible à un observateur extérieur, il est donc nécessaire de recourir aux reports introspectifs des individus, ce qui n'est pas sans soulever quelques questionnements fondamentaux. L'expérience subjective privée de la conscience de soi est difficile à décrire avec le langage. En conséquence, la nature même des reports introspectifs ainsi que leur validité a donné lieu à de vifs débats au cours de l'histoire (Sackur, 2009).

En mettant les expériences subjectives incarnées au centre de la cognition, les courants incarnés de la cognition ont réhabilité l'introspection – et le récit à la première personne – comme objets d'étude scientifique (Lutz & Thompson, 2003; Paller & Suzuki, 2014). Et afin de pallier à l'aspect ineffable de l'introspection, ils ont développé des protocoles où ils ont par

exemple contraint les reports subjectifs des participants à un nombre limité d'options sur des échelles (Richter, Babo-Rebelo, Schwartz, & Tallon-Baudry, 2017), sur des questionnaires (Delamillieure et al., 2010), ou encore répété les conditions expérimentales jusqu'à ce que le participant détermine des catégories sémantiques stables pour retranscrire son expérience subjective (Lutz, Lachaux, Martinerie, & Varela, 2002).

En parallèle, l'avènement de l'imagerie cérébrale a également contribué au développement de l'étude de la conscience de soi. Les techniques d'imagerie ont offert des données objectivables à mettre en parallèle aux récits introspectifs des participants. Ces données ont par exemple pu confirmer que les différentes catégories sémantiques utilisées par les participants pour retranscrire des expériences subjectives correspondaient bien à des états neurophysiologiques différents (Lutz et al., 2002). L'imagerie cérébrale a ainsi facilité l'accès aux mécanismes cérébraux sous-tendant les différents processus de la conscience de soi. Par ailleurs, la mise en évidence d'une connectivité fonctionnelle importante, entre de multiples régions cérébrales distantes, lorsque nous sommes au repos (pour revue, Raichle, 2011), a multiplié l'intérêt des scientifiques pour l'investigation des processus cognitifs en jeux lorsque nous n'effectuons pas de tâche expérimentale. Ils se sont notamment attelés à caractériser le contenu de nos pensées au repos via l'introspection. Ils ont ainsi mis en évidence un mode de cognition centré sur le soi au repos. Ces résultats ont participé à faire de la cognition centrée sur le soi et de la conscience de soi des thèmes majeurs en neurosciences. Nous aborderons les réseaux de repos dans le quatrième chapitre de cette thèse.

En conclusion, le changement conceptuel opéré dans les années 80/90, ainsi que les avancées en imagerie cérébrale ont permis de réhabiliter la conscience de soi – et plus largement la conscience – comme objet d'étude scientifique légitime. Ainsi la subjectivité est devenue un sujet d'intérêt majeur pour les scientifiques (Block et al., 2014), avec des protocoles alliant retranscription subjective d'expériences perceptives ou réflexives – description d'états mentaux – avec des corrélats physiologiques (par exemple : battements cardiaques, respiration, influx gastrique, réponse électrodermale) ou cérébraux (par exemple en IRMf, MEG, EEG).

II. Qu'est-ce que le soi ? Qu'est-ce qu'avoir conscience de soi ?

1. Multiplicité du soi et de la conscience de soi

L'expression « conscience de soi » est employée pour faire référence à de nombreuses choses, ce qui peut créer de la confusion et des difficultés à son étude (Antony, 2001). La

conscience de soi, peut désigner notre capacité à la réflexivité sur nos intentions, ou sur les motivations de nos comportements, par l'introspection. Elle peut aussi faire référence au fait de porter attention à nos états internes corporels – douleur, faim… – ainsi qu'à nos états mentaux comme une émotion ou des souvenirs. Elle peut aussi tout simplement faire référence au fait d'être éveillé, par opposition au fait d'être assoupi ou dans un état « sans conscience » tel que le coma ou le sommeil. La conscience de soi est un concept constellaire qui implique non seulement des représentations et du contrôle de l'homéostasie physiologique (Damasio, 1999b), mais aussi l'expérience de posséder et de s'identifier à un corps particulier, l'émergence d'une perspective en première personne, l'intention et l'agentivité, des aspects mnésiques – ou lien narratif entre les souvenirs épisodiques à travers le temps – ainsi que des aspects métacognitifs. Il n'existe actuellement pas de définition consensuelle de la conscience de soi ou même du soi (Morin, 2006). Et bien que les neuroscientifiques puissent habituellement compter sur les philosophes pour leur fournir des définitions et catégorisations des objets du monde sur lesquelles se reposer pour opérationnaliser l'étude de ces différents concepts, la définition et la question de la nature même de la conscience de soi a été à l'origine de débat sans fin chez les philosophes de l'esprit, comme nous l'avons vu précédemment.

La plupart des auteurs distinguent plusieurs « formes » de soi avec des propriétés fonctionnelles différentes. La dichotomie la plus répandue dans la littérature s'opère entre un soi minimal et un soi narratif (Gallagher, 2000). Cette conception prend ses racines dans la distinction élaborée par William James à la fin du 19th siècle entre le « Je » – qui serait un sens subjectif de soi comme étant l'agent causal de nos expériences – et le « Moi » – qui serait le sens objectif du soi comme une entité unique intégrant notre récit narratif individuel ou « self-image » (James, 1890; cité par Tagini & Raffone, 2010).

Le « Je » appelé aussi « soi minimal » dans les modèles neuroscientifiques actuels, serait pré-réflexif. La pré-réfléxivité est un concept emprunté aux philosophes phénoménologistes (i.e. « pré-sujet » chez De Waelhens ; ou « cogitio pré-réfléxif ou tacite » chez Merleau-Ponty) et faisant référence à une expérience du soi dans le moment présent et non explicite. Il se caractériserait par une indistinction entre le sujet et l'objet, c'est-à-dire qu'il serait un soi en première perspective, sans réflexion sur lui-même en troisième perspective (voir Figure 2). Il reposerait sur un sens automatique d'agentivité et de propriété du corps (« ownership » en anglais). L'agentivité est le sens d'être à l'origine de nos actions, des mouvements de notre corps, ou de nos pensées. Elle se distingue du sens de propriété du corps qui fait référence au fait de ressentir que nous sommes le sujet d'une expérience. Par exemple, on peut ressentir que

son corps est en train de bouger et cela que nous soyons à l'origine du mouvement ou non, c'est-à-dire indépendamment du sentiment d'agentivité. Les protocoles expérimentaux d'illusion de la fausse main (ou « rubber hand illusion » en anglais) ont montré que nous pouvions dissocier ces deux sens en perturbant le sens de propriété du corps par une illusion tactile ou visuelle (Tsakiris, 2010; Van Stralen et al., 2014). Nous reviendrons plus en détail sur ces expériences dans le deuxième chapitre de la partie théorique de cette thèse. Soulignons que cette forme de soi minimal reposerait avant tout sur les informations afférentes provenant du corps – tels que les battements cardiaques, les signaux gastriques, le rythme respiratoire – et notamment proprioceptives (Gallagher, 2000).

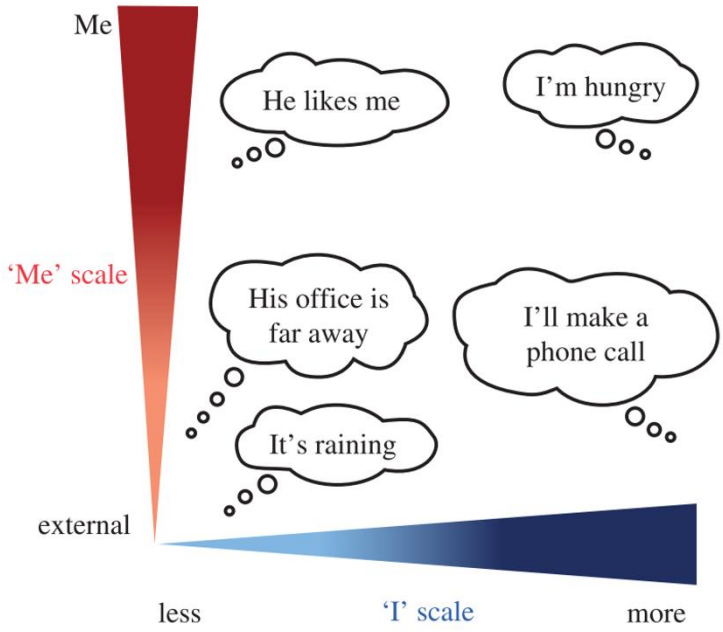


Figure 2. Exemples de pensées sur les deux dimensions du soi : le « Je » et le « Moi ».

L'échelle « Je » décrit l'engagement du participant en tant qu'agent des pensées. L'échelle « Moi » décrit le contenu des pensées, orientées vers soi-même ou vers un objet extérieur, évènement ou personne.

Source : (Babo-Rebelo, Richter, et al., 2016)

Le « Moi » ou soi narratif peut quant à lui être défini comme une construction autobiographique qui nous donnerait un sentiment subjectif d'identité et de continuité - ou le sentiment d'être la même personne que la veille. Ce soi est ainsi étendu dans le temps, liant nos expériences passées, présentes et futures. Cette conscience de soi serait pleinement réflexive et

consciente. La conscience de soi narrative selon les modèles peut être vue comme quelque chose de plus ou moins unitaire, comme par exemple, dans la théorie du soi distribué[6] (voir Figure 3; Gallagher, 2000).

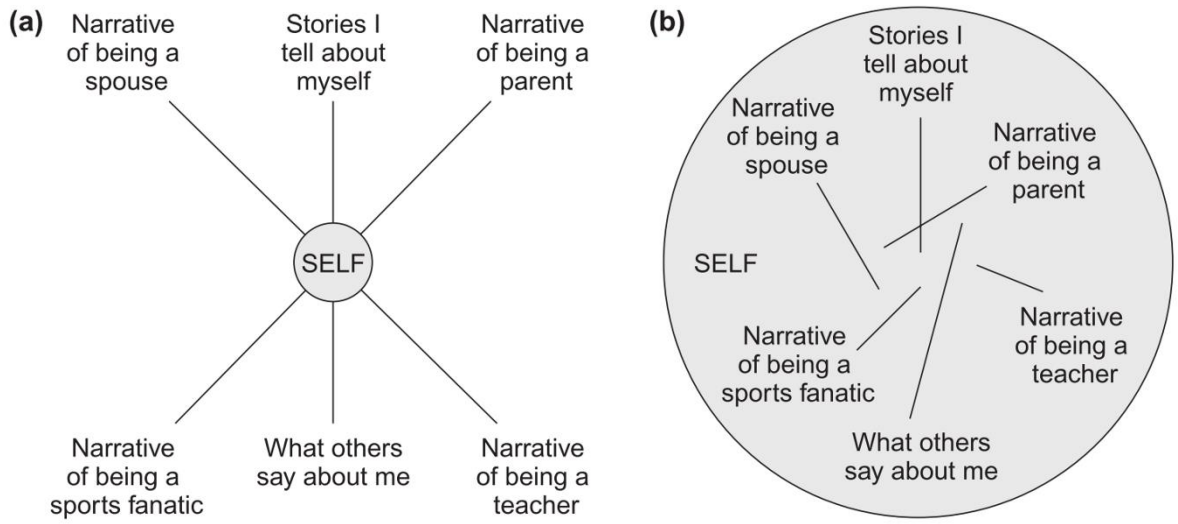


Figure 3. Deux modèles du soi narratif

Dans le modèle **(a)** le soi est défini comme un « centre de gravité narrative » abstrait, où les diverses histoires racontées à propos d'une personne, par lui-même ou d'autres, se rencontrent. Dans le modèle **(b)**, le soi n'est plus un centre abstrait mais plutôt étendu, décentré et distribué.

Source : (Gallagher, 2000)

Comme nous avons pu le voir dans la première partie de ce chapitre, on retrouve chez Damasio (1999a, 2010) les mêmes notions mais sous une terminologie différente. Pour Damasio, la dichotomie s'opère entre le « core-self » – qui s'apparente à un soi minimal corporel – et le soi « étendu » ou « autobiographique ». Selon lui, toutes nos actions et décisions découlent de l'état du métabolisme – c'est-à-dire des informations homéostatiques provenant du corps – et de nos émotions – ou état réel du corps modifié. Le corps a ainsi une importance centrale dans la théorie de Damasio.

La dichotomie entre le « Je » et le « Moi » peut par ailleurs être rapprochée de celle faite entre conscience phénoménale et conscience d'accès (par exemple, Block, 2007). La

[6] La découverte en imagerie cérébrale que les processus de référence à soi seraient sous-tendu par un ensemble de structures cérébrales distribuées et organisées en réseau, a amené l'idée que le soi ne serait pas une forme d'abstraction localisée – ou éventuellement un récit illusoire (Dennett, 1991) – dans un centre cérébral particulier, mais plutôt la somme de nos expériences réelles avec le monde – incluant contradictions et messages cachés – décentrées, distribuées et liées par des relations complexes.

conscience phénoménale est l'expérience présente et purement subjective associée à une expérience, une pensée, un sentiment. La conscience d'accès serait la capacité à raisonner, se refléter sur ses expériences passées, et avoir un sens de l'identité et du soi continu dans le temps.

Enfin on retrouve la distinction entre influences pré-refléxives inconscientes et soi réflexif conscient dans la théorie de l'espace de travail global de Baars (Baars, Ramsøy, & Laureys, 2003; Baars, 1996) – reprise et complétée par la suite (Dehaene & Naccache, 2001). Dans cette théorie, les influences inconscientes – qui seraient en compétition pour atteindre la conscience via la propagation d'activités sur des régions distribuées du cerveau – formeraient des « contextes ». Ces contextes nous placeraient soit dans une perspective en première personne – centrée sur le corps – soit dans une perspective allocentrique – centrée sur l'objet – par le biais de cartes cellulaires se trouvant dans le cortex pariétal (Baars et al., 2003). Le soi réflexif ou « observing self » est alors interprété comme un observateur des expériences conscientes afin de les sélectionner et de les interpréter (Baars, 1996), et pouvant être localisé dans les régions préfrontales (Baars et al., 2003). Baars et collaborateurs (2003, p. 672) illustrent leur théorie par la métaphore d'un théâtre: *« In the conscious spotlight on stage – the global workspace – an actor speaks, and his words and gestures are distributed to many unconscious audience members, sitting in the darkened hall. Different listeners understand the performance in different ways. But as the audience claps or boos in response, the actor can change his words, or walk off to yield to the next performer. Finally, behind the scenes, an invisible (unconscious) director and playwright try to exercise executive control over the actor and the spotlight. »*

Le soi minimal et le soi narratif serviraient des objectifs fonctionnels différents (Legrand, 2003). Le soi minimal en première perspective serait avant tout un soi pour l'action, afin d'interagir avec le monde et autrui. La prise de perspective en troisième personne du soi narratif, en revanche naîtrait d'une autoévaluation du soi en tant qu'objet, donnant lieu à des processus métacognitifs. Néanmoins, ces deux formes de soi ne seraient pas totalement isolées l'une de l'autre.

Tout d'abord, le soi narratif reposerait sur le soi minimal qui se développerait antérieurement – tant d'un point de vue phylogénétique que ontogénétique (Damasio, 1999b; Legrand, 2007; Tagini & Raffone, 2010; Zelazo & Frye, 1998). Des études développementales montrent l'on peut déceler des indices très précoces d'un « Je » dans le moment présent – sous la forme de processus de régulation de soi et de différenciation entre soi et autrui – qui seraient le résultat des expériences sensorielles et motrices néonatales (pour revue, Tagini & Raffone, 2010). En revanche les prémisses de la construction d'un soi narratif explicite – mesurés par la

reconnaissance de soi dans un miroir, des photos ou des vidéos – n'apparaissent que vers l'âge de 3 mois et s'élaboreraient sur les expériences incarnées en première personne vécues durant les premiers mois de la vie (Butterworth, 1992; Legerstee, Anderson, & Schaffer, 1998; cités par Tagini & Raffone, 2010). Par ailleurs dans une perspective phylogénétique, le soi minimal serait apparu avant. Les études en imagerie laissent penser que nous partageons avec de nombreuses autres espèces animales les structures cérébrales soutenant cette forme de conscience de soi (Panksepp & Northoff, 2009). En revanche, le soi narratif serait unique aux humains.

De plus, bien que les dimensions « Je » et « Moi » du soi sont associées à des structures cérébrales différentes, ces structures appartiennent au même réseau fonctionnel (le réseau du mode par defaut; Babo-Rebelo, Richter, et al., 2016; Babo-Rebelo, Wolpert, Adam, Hasboun, & Tallon-Baudry, 2016). De manière intéressante, ces études ont notamment montré que le « Je » tout comme le « Moi » seraient sous-tendus par le monitorage cérébral des informations afférentes provenant du corps. Le soi narratif serait ainsi lui aussi fondé sur des processus incarnés qui agiraient sur notre mémoire autobiographique (Damasio, 2010). De manière cohérente, il a par exemple été montré qu'attirer l'attention de participants sur des aspects corporels du soi (en leur montrant une photo de leur visage), tout comme sur des aspects narratifs (en leur montrant des mots les décrivant) améliore leur conscience corporelle (Ainley, Maister, Brokfeld, Farmer, & Tsakiris, 2013). Nous reviendrons plus en détail sur ces études dans le quatrième chapitre de cette thèse qui aborde les bases cérébrales du soi.

En conclusion, le soi est un concept multidimensionnel. Nous n'avons pas encore atteint de consensus quant à sa définition, cependant on note des points de convergence à travers les diverses définitions retrouvées dans la littérature. En conséquence, on distingue aussi plusieurs formes de conscience de soi. Etant donné que la conscience des informations afférentes provenant du corps semble être la base de toutes formes de conscience de soi – aussi bien du « Je » que du « Moi » – au cours des deux premières études expérimentales de cette thèse, je me suis essentiellement intéressée aux processus de conscience corporelle, qui seront abordés plus en détail au cours du second chapitre de la partie théorique de cette thèse.

2. Le soi : un construit social ?

La question de l'émergence de la conscience de soi, est sûrement la problématique la plus fondamentale en neurosciences cognitives et en psychologie, d'un point de vue à la fois développemental – ou ontogénétique – et phylogénétique (Rochat, 2003).

a. Aspect développemental

La proposition la plus répandue en réponse à cette question est liée à la nature profondément sociale de la conscience de soi. Mead (1934; cité par Gallup, 1998) défendait déjà l'idée que le sens de l'identité se développerait par les expériences sociales avec autrui. Les interactions avec autrui éveilleraient l'enfant à une variété de perspectives, intérêts, attitudes et objectifs qui seront parfois similaires parfois différents aux siens. L'enfant en réalisant qu'il est à la fois différent et semblables à ses conspécifiques, va graduellement définir et redéfinir les paramètres essentiels de son sens de l'identité (Decety & Chaminade, 2003). En faisant appel au soi, les interactions avec autrui créeraient une intersubjectivité, une sensation d'émerger à travers le regard d'autrui (Marchetti & Koster, 2014). Nous serions ainsi façonnés par les interactions que nous avons dans l'enfance précoce.

Dans cette perspective, la notion d'intersubjectivité (voir définition ci-dessous) héritée de la philosophie phénoménaliste a été reprise par la mouvance de la cognition incarnée pour expliquer le développement du soi (par exemple, Allen & Williams, 2011; De Jaegher et al., 2016; Marchetti & Koster, 2014). Ainsi que le dit Sartre (1946, pp. 66–67): « *Par le « Je pense », contrairement à la philosophie de Descartes, nous nous atteignons nous-mêmes en face de l'autre, et l'autre est aussi certain pour nous que nous-mêmes. Ainsi, l'homme qui s'atteint directement par le cogito découvre aussi tous les autres, et il les découvre comme la condition de son existence. Il se rend compte qu'il ne peut rien être (au sens où on dit qu'on est spirituel, ou qu'on est méchant, ou qu'on est jaloux) sauf si les autres le reconnaissent comme tel. […] L'autre est indispensable […] à la connaissance que j'ai de moi […] Ainsi découvrons-nous tout de suite un monde que nous appellerons l'intersubjectivité, et c'est dans ce monde que l'homme décide ce qu'il est et ce que sont les autres.* » En d'autres termes, l'intersubjectivité précéderait et conditionnerait la subjectivité. Le soi se définirait dans les interactions avec autrui : *« Autrui, c'est l'autre, c'est-à-dire le moi qui n'est pas moi »* ou *« autrui, c'est celui que je ne suis pas et qui n'est pas moi»* (Sartre, 1943, p. 275).

Dans la perspective incarnée, le soi est interprété comme étant la trace neuronale des expériences passées de l'organisme en interaction avec son milieu. Or notre environnement est avant tout social. Ainsi à un niveau ontologique, le concept de soi « situé » n'a pas uniquement servi à replacer la cognition dans un corps, mais aussi à souligner l'importance des interactions au cours de la vie avec l'environnement dans la construction du soi (voir Figure 4). La cognition

serait nécessairement située et intégrée dans un contexte donné, qui est essentiellement social pour les humains.

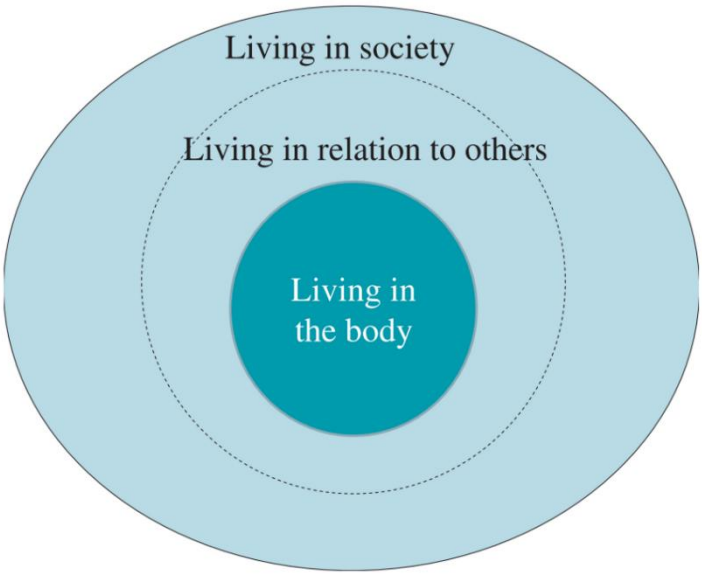


Figure 4. Un sens de l'identité situé

Le sens de l'identité s'établirait sous différentes perspectives. Tout d'abord par le sentiment d'incarnation, puis par un sens du soi construit dans les interactions avec autrui, et d'un soi intégré dans une société.

Source : (Gyllensten et al., 2010)

Les études développementales soutiennent la théorie que le soi se construirait dans les interactions sociales avec autrui (voir Figure 5). Elles suggèrent que le bébé montrerait dès les premières semaines de la vie un sens implicite de lui-même (Lagercrantz & Changeux, 2009). Par exemple, les bébés sont capables dès la naissance de distinguer leurs propres pleurs des pleurs d'un autre bébé (pour revue, Soltis, 2004). Par ailleurs, toujours dès la naissance, ils sont capables de discriminer une stimulation tactile réalisée par eux-mêmes d'une stimulation tactile réalisée par quelqu'un d'autre (Rochat & Hespos, 1997) . Le nouveau-né posséderait donc un sens de l'agentivité et percevrait son propre corps comme différencié. Cette forme de conscience minimale corporelle précoce, serait la base pour les premières interactions sociales incarnées, et la construction d'un concept de soi narratif ou « Moi ».

Dès 2 à 3 semaines après la naissance, on observe des prémisses de l'émergence d'une intersubjectivité, lors d'échanges réciproques entre le nouveau-né et son entourage – essentiellement par des comportements d'imitation (pour revue, Tomasello, 1995). Les

réponses imitatives des nouveaux nés sont spécifiques et non générales – c'est-à-dire qu'ils répondent par la même action du même organe (Meltzoff & Keith Moore, 1992). De plus, leurs comportements imitatifs persistent même lorsque l'on introduit un délai temporel entre le moment où le bébé perçoit l'action de l'adulte et le moment où il pourra répondre, ce qui suggère que ces comportements seraient plus que de simples réponses motrices pré-câblées et automatiques (Meltzoff & Moore, 1977). Dès 6 mois, le bébé manifeste ce que l'on a appelé un « sourire social » lors d'échanges face-à-face – par opposition aux sourires automatiques exprimés durant le sommeil ou après avoir été nourri (Dan Zahavi, 2015). Ce sourire social est interprété par les psychologues comme le début d'une *« co-awareness […] the awareness of self in relation to and through the eyes of others »* – c'est-à-dire au développement d'un sens du soi comme perçu par les autres.

Par ailleurs vers l'âge de 2 mois on observe que les capacités attentionnelles de l'enfant évoluent, les enfants se mettent à fixer plus longtemps les yeux que les bords d'un visage leur faisant face (Haith, Bergman, & Moore, 1977). Par ailleurs, lorsqu'ils font face à un visage qui parle – comparé à un visage qui ne parle pas mais qui bouge – on observe une augmentation du temps de fixation sur la région des yeux du visage (Haith et al., 1977). Ceci indiquerait que la région des yeux aurait acquis une valeur particulière au cours des interactions sociales pour l'enfant et qu'il oriente en conséquence son attention vers cette région. Vers l'âge de 12 mois, on observe des comportements d'attention conjointe, ce qui initierait la perception d'autrui comme un être avec des ressources attentionnelles, et de soi-même comme l'objet de cette attention (Reddy, 2003). Sur cette base, au cours de la seconde année se développerait une conscience de soi comme l'objet de l'attention d'autrui. Les premiers signes de construction d'un concept de soi se manifesteraient au niveau comportemental par exemple via l'habilité de l'enfant à se reconnaitre dans un miroir[7] (pour une revue voir par exemple Povinelli, 1995).

Vers l'âge de 2-3 ans, on observe l'expression des premiers signes de conscience des aspects publics du soi – ou de notre apparence pour autrui. Les enfants à cet âge montrent un embarras face à un miroir ou dans des jeux compétitifs (Rochat, 2003). Or, comme nous avons pu le voir précédemment, à cet âge-là l'enfant est déjà capable de reconnaitre sa propre image dans un miroir, ainsi cet embarras ne peut être interprété comme la peur d'un autre enfant. Ceci, serait plutôt le signe d'une autoévaluation du soi en relation avec le monde social, c'est-à-dire de la

[7] On mesure classiquement la capacité à se reconnaître dans le miroir par le « Litmus mark test ». Il s'agit d'observer la propension et la capacité d'un enfant à retirer, lorsqu'il fait face à un miroir, un post-it rouge qui a été préalablement collé sans qu'il s'en aperçoive sur son front. Il est toutefois à noter que l'interprétation à donner à cette capacité chez l'enfant fait l'objet d'intenses débats dans le domaine (Mitchell, 1993).

peur de l'image que l'on projette à autrui et de la différence entre comment on se perçoit et comme les autres nous perçoivent vu de l'extérieur : *« They begin to have others in mind, existing « through » in addition to "with" others. »* (Rochat, 2004, p. 13). Le développement de cette notion d'être vu par autrui serait déterminant dans la construction du soi chez l'enfant. A cet âge-là débute ainsi les comportements de séduction chez l'enfant, ou des comportements de défiance (Dan Zahavi, 2015). Les enfants vont commencer à s'engager de manière active et sélective avec les gens qu'ils rencontrent. Ils montrent des préoccupations quant à la manière dont ils sont perçus et évalués par autrui : aimés ou rejetés – ou de comment ils se lient à autrui. Ainsi ils développent une conscience de soi « en relation avec autrui ».

A l'âge de 4-5 ans, on observe chez les enfants le développement de leur capacité à se représenter les états mentaux. Par exemple, ils sont capables d'inférer différentes caractéristiques tels que l'âge, le tempérament ou l'état émotionnel d'un autre individu en regardant un dessin qu'il a fait. Ils développent aussi la capacité à entrevoir des fausses croyances chez autrui (Wellman, Cross, & Watson, 2001)[8]. Le développement de leur capacité à se représenter les états mentaux d'autrui coïnciderait avec leurs capacités de métacognition : lorsqu'un enfant commence à comprendre qu'une autre personne possède une fausse croyance, en parallèle cela montre qu'il comprend que lui-même possède une croyance correcte (Rochat, 2003). Par ailleurs, vers le même âge se développe un concept du soi comme permanent dans le temps chez l'enfant. Ainsi face à une vidéo d'eux-mêmes prise au préalable, la majorité des enfants, à partir de l'âge de 4 ans, sont capables de répondre « moi » lorsqu'on leur demande qui est sur la vidéo (Povinelli, 2001). On observe ainsi une co-occurrence vers l'âge de 4-5 ans de la compréhension d'autrui et de l'expression et la reconnaissance de soi comme une entité continue dans le temps.

[8] Il est à noter qu'il n'y a pas de consensus dans le domaine quant à l'âge auquel l'enfant acquiert cette capacité à inférer des fausses croyances chez autrui (voir par exemple, Luo, 2011; Onishi & Baillargeon, 2005).

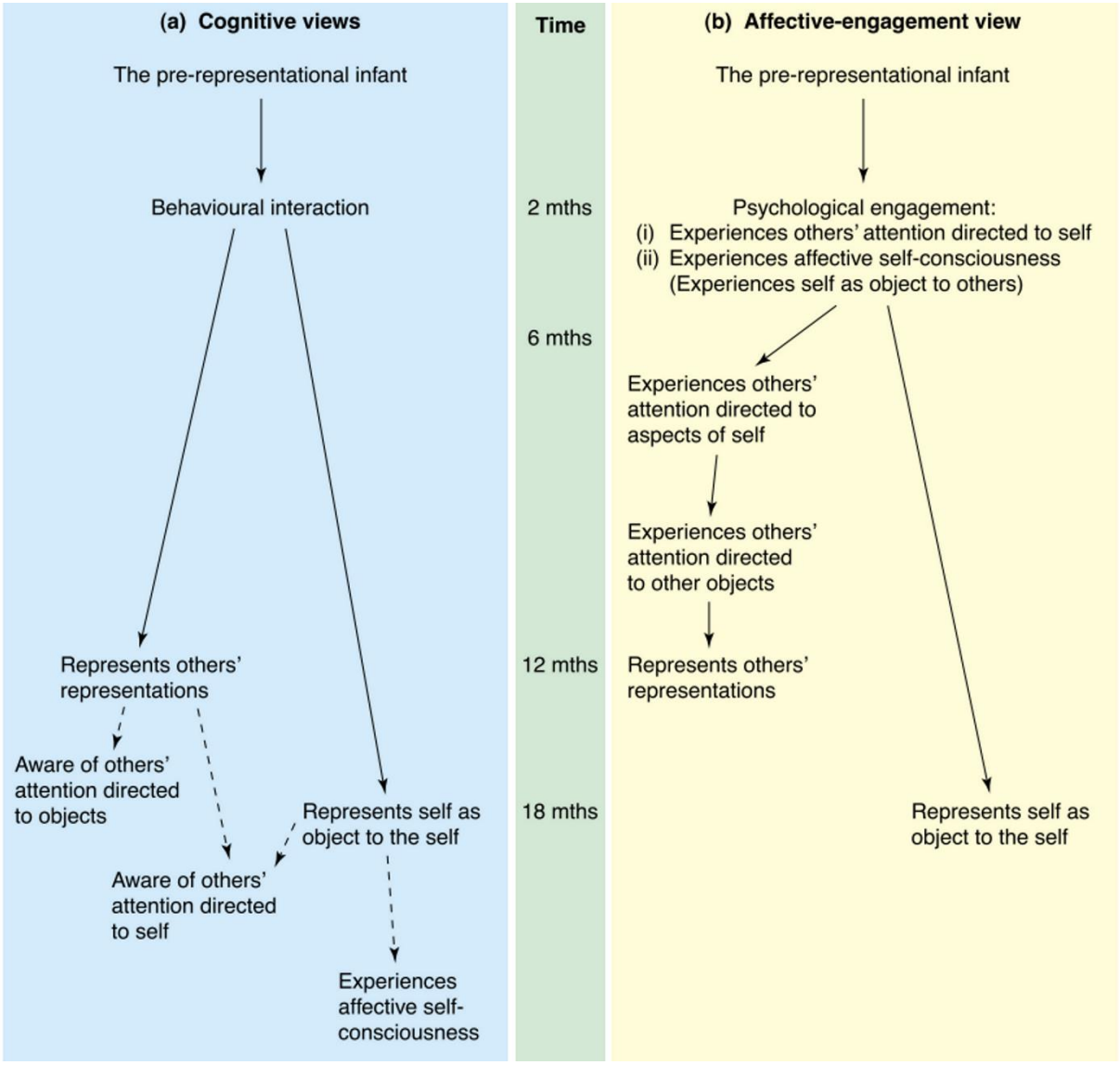


Figure 5. Deux modèles de la construction d'un sens du soi chez l'enfant

(a) Modèle cognitiviste conventionnel du développement d'un sens du soi chez l'enfant. **(b)** Modèle de l'engagement affectif. L'expérience du soi comme étant l'objet de l'attention d'autrui est supposé avoir lieu bien plus tôt, et constituer la base de la construction d'un sens du soi.

Source : (Reddy, 2003)

Ainsi la construction du soi serait inséparable de l'évolution dans le monde social durant les premières années de la vie, et des expériences incarnées de l'environnement social. L'hypothèse de l'interactivité entre environnement social et cognition, a aussi été étayée par les récentes découvertes concernant la plasticité du cerveau, un autre sujet central dans les neurosciences actuelles. Par le passé, le cerveau était pensé comme un organe dont la structure est prédéterminée par l'évolution biologique phylogénétique. Or, les travaux actuels ont montré

l'importance des influences ontogénétiques sur la structuration cérébrale, notamment les influences épigénétiques et environnementales. La configuration du cerveau est flexible, et se réorganise au cours de la vie – i.e. des apprentissages et expériences passées. Ainsi les neuroscientifiques et biologistes ne peuvent plus ignorer l'environnement social comme facteur d'influence du développement cérébral. Un cerveau humain dans un environnement dépourvu de contacts sociaux, d'interactions sociales, de perceptions sensorielles, d'émotions, ne pourra jamais se développer totalement.

Par ailleurs, de manière cohérente, les études en neurosciences ont montré que les mécanismes cérébraux par lesquels la conscience de soi se manifeste reposeraient en partie sur les mêmes substrats neuronaux que ceux sous-tendant les processus de cognition sociale (voir Figure 6; pour revues, Amft et al., 2015; Mars et al., 2012; Schilbach, Eickhoff, Rotarska-Jagiela, Fink, & Vogeley, 2008). Ainsi la conscience de soi serait un *« construct of the social machinery in the brain »* (Graziano & Kastner, 2011, p. 98).

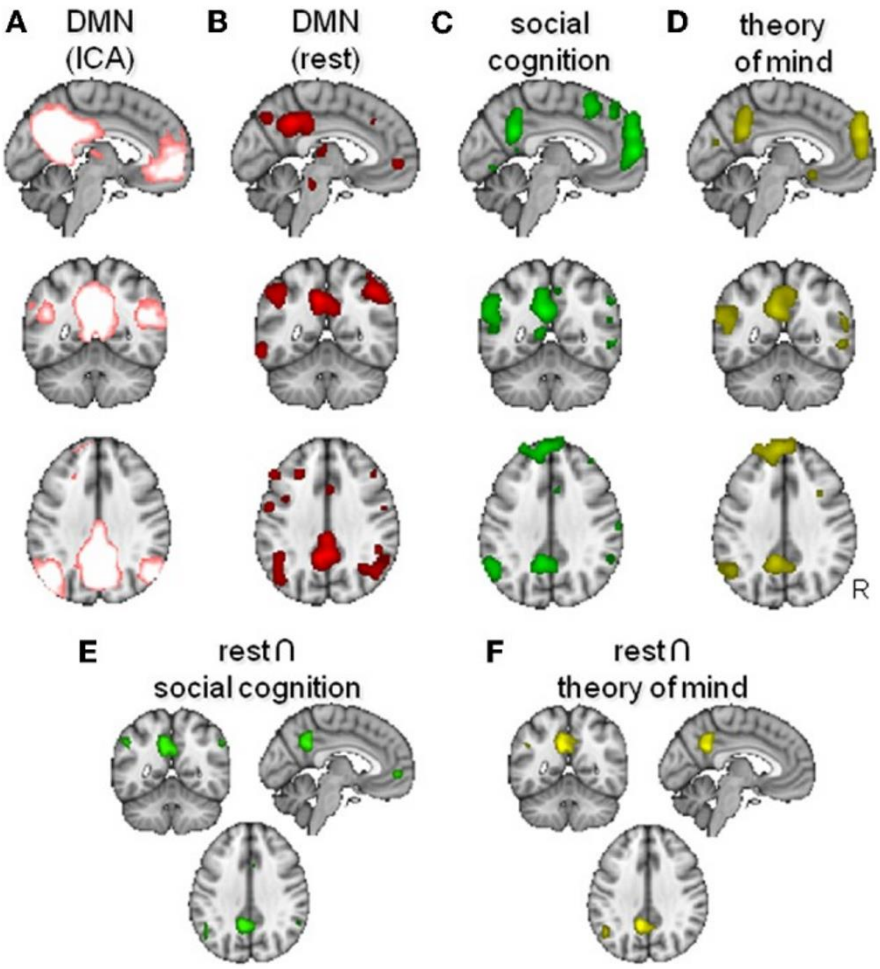


Figure 6. Chevauchement des régions du DMN (*Default Mode Network, ou Réseau du Mode par Défaut)* et des régions activées par les paradigmes de cognition sociale.

A. Régions du DMN, mises en évidence par une analyse en composante indépendante en fMRI. **B, C & D.** Cartes d'activations probables (likelihood) pendant des conditions de repos passif, des tâches de cognition sociale et des tâches de théorie de l'esprit. **E.** Cartes de conjonction des activités au repos et lors de tâches de cognition sociale **F.** Cartes de conjonction des activités au repos et lors de tâches de théorie de l'esprit.

Source : (Mars et al., 2012)

b. Le cerveau social et son origine phylogénétique

À un niveau phylogénétique, il y aurait eu une pression de sélection sur le développement des mécanismes cérébraux permettant la vie sociale (Dunbar, 1998; Lieberman, 2007): *« we are wired to be social »* (Castiello et al., 2010). Un soi réflexif à même de prendre conscience de ses besoins et d'anticiper les événements à venir, notamment les actions d'autrui, est un avantage évolutionnaire certain dans une société sociale complexe (Baumeister & Masicampo,

2010; Heatherton, 2011). Nos sociétés s'organisent en effet autour de comportements collectivistes à large échelle (Adolphs, 2009), où la survie dépend de l'existence des autres et notre capacité à interagir avec eux (Baumeister, 2011). A cet égard, le rôle du cerveau social[9] serait avant tout de pouvoir construire des modèles de théorie de l'esprit d'autrui – afin de pouvoir anticiper la réaction de nos congénères et réagir de manière adaptée.

La théorie de l'esprit, ou capacité à se représenter les états mentaux d'autrui, se développerait notamment à partir de notre capacité à inférer la direction de l'attention d'autrui, se développerait notamment à partir de notre capacité à inférer la direction de l'attention d'autrui (George & Conty, 2008; Itier & Batty, 2009; Nummenmaa & Calder, 2009). Des études ont ainsi montré que simplement déterminer si un regard est dirigé vers soi ou vers l'environnement active automatiquement des régions cérébrales impliquées dans la mentalisation alors même que de tels processus ne sont pas a priori requis par la tâche (Conty, N'Diaye, Tijus, & George, 2007; Kampe, Frith, & Frith, 2003; Schilbach et al., 2006; B Wicker, Michel, Henaff, & Decety, 1998). Notre machinerie cérébrale aurait évolué pour nous permettre une détection rapide des indices non-verbaux indiquant la direction de l'attention comme le regard en particulier (Emery, 2000; Langton, Watt, & Bruce, 2000). Du fait de la morphologie spécifique de l'œil humain avec sa large sclérotique dépigmentée – le regard est un indice qui permet de détecter aisément la direction de l'attention de l'humain (Kobayashi & Kohshima, 1997). On observe par exemple chez le nouveau-né, dès l'âge de 2 à 5 jours la capacité à discriminer différentes directions de regard (Farroni, Csibra, Simion, & Johnson, 2002). Cette capacité reposerait sur des circuits sous-corticaux – disponibles dès la naissance (Senju & Johnson, 2009).

La pression évolutive aurait ainsi avantagé les mécanismes cérébraux nécessaires pour percevoir et interpréter la direction de l'attention et les intentions d'autrui (Graziano & Kastner, 2011; Paller & Suzuki, 2014). Des neuroscientifiques défendent l'idée que cette capacité à détecter la direction de l'attention d'autrui serait la base du développement d'une conscience de soi chez l'humain (par exemple, Graziano & Kastner, 2011). Dans cette lignée, il est suggéré que détecter que l'attention d'autrui est portée sur nous, nous amènerait naturellement à porter notre propre attention sur nous-même (Conty, George, & Hietanen, 2016). Pour reprendre une

[9] Le cerveau social est un réseau de structures cérébrales impliquées dans le traitement des informations dites « sociales » telles que les visages, les regards, les mouvements biologiques ou les états mentaux (pour revue, Adolphs, 2009).

citation du célèbre poète Arthur Rimbaud : *« Je est quelqu'un d'autre »*, et être conscience de soi c'est être capable de devenir l'objet de sa propre attention (Gallup, 1998).

Chapitre 2 : l'intéroception au cœur des modèles neuroscientifiques actuels

Comme nous avons pu le voir dans le chapitre précédent, la conscience corporelle est au cœur des modèles actuels de la conscience de soi. Ces modèles envisagent les processus réflexifs de la conscience de soi comme incarnés, c'est-à-dire comme ayant pour origine la perception des informations afférentes provenant du corps. Ceci est associé au développement d'approches opérationnelles pour mesurer la conscience de soi. Les méthodologies restent néanmoins variées et pour l'heure, il n'existe pas de consensus dans la littérature quant aux méthodologies à utiliser (Garfinkel et al., 2015). Nous verrons dans ce chapitre les différents protocoles développés afin de mesurer les processus sous-tendant la conscience corporelle. Nous avons vu dans le chapitre précédent que la conscience de soi a souvent été définie en contrastant différents types de processus. Nous verrons dans ce chapitre comment cela s'est traduit au niveau opérationnel pour la conscience corporelle, et les bases cérébrales de ces différents processus.

I. La conscience corporelle : définitions et mesures

La conscience corporelle est classiquement définie comme la perception des informations afférentes provenant du corps et qui créent la sensation de l'état physiologique du corps (Barrett, Quigley, Bliss-Moreau, & Aronson, 2004; Cameron, 2001; Craig, 2002; Vaitl, 1996). Les auteurs distinguent parfois deux formes de conscience corporelle en fonction des signaux physiologiques sur lesquels elles se basent : une conscience intéroceptive se basant sur les informations viscérales provenant du corps – telles que par exemple : les fréquences respiratoire et cardiaque, la sudation, les signaux gastro-intestinaux et génito-urinaires – et une conscience des informations proprioceptives se basant sur les signaux afférents des muscles, tendons, ligaments et articulations et les signaux issus du système vestibulaire.

1. La conscience intéroceptive

Une récente revue des protocoles ayant investigué la conscience intéroceptive a mis en évidence qu'elle serait multidimensionnelle (Garfinkel & Critchley, 2013), un constat vérifié expérimentalement quelques années plus tard par la même équipe de recherche (Garfinkel et

al., 2015). La conscience intéroceptive serait composée de trois dimensions distinctes et dissociables (voir Figure 7) :

- La précision intéroceptive (« interoceptive accuracy » en anglais) – définie comme la précision objective dans la détection de sensations corporelles internes. Elle peut par exemple se mesurer par la performance à un test comportemental objectif de comptage de ses battements cardiaques.
- La sensibilité intéroceptive (« interoceptive sensibility » en anglais) – définie comme l'évaluation subjective de nos capacités intéroceptives et de notre tendance à orienter notre attention sur notre corps. Elle peut se mesurer par le biais de questionnaires ou d'interviews.
- La conscience intéroceptive en tant que telle (« interoceptive awareness » en anglais) – définie comme les capacités métacognitives de conscience corporelle, mesurée par la correspondance entre la précision interoceptive et notre confiance en cette précision.

	Interoceptive accuracy	Interoceptive sensibility	Interoceptive awareness
Definition	Objective accuracy in detecting internal bodily sensations	Self-perceived dispositional tendency to be internally self-focused and interoceptively cognisant	Metacognitive awareness of interoceptive accuracy
Example	Can you accurately report when your heart is beating?	To what extent do you believe you focus on and detect internal bodily sensations?	Do you "know" whether you are accurately or inaccurately assessing your heart-timing?
Mode of assessment	Assessed via objective tests of interoceptive accuracy	Assessed via subjective self-report measures probing perceived aptitude	Relationship between objective performance (interoceptive accuracy) and awareness of performance
Example	Behavioural performance accuracy during heartbeat detection/mental tracking tasks	Questionnaires, such as Porges Body Perception Questionnaire, or global self-report measures such as average confidence	Area under ROC curves mapping confidence onto accuracy

Figure 7. Trois dimensions de l'intéroception distinctes

La conscience intéroceptive serait composée de trois dimensions distinctes : la précision intéroceptive, la sensibilité intéroceptive et la conscience intéroceptive.

Source : (Garfinkel et al., 2015)

Avant la publication de ce modèle, de nombreux termes étaient utilisés de façon indifférenciée dans la littérature pour faire référence à la conscience corporelle, sans faire attention à la dimension réellement mesurée. En revanche, depuis la publication de ce modèle, le vocabulaire utilisé semble s'être uniformisé sur la base de la trichotomie que les auteurs ont élaborée.

Par ailleurs, la dissociation entre sensibilité intéroceptive et précision intéroceptive dans le modèle développé par Garfinkel et collaborateurs (2015) souligne qu'orienter son attention sur le soi – comme lorsque l'on donne pour consigne explicite aux participants de faire attention à leurs signaux physiologiques – ne signifie pas obligatoirement d'en avoir une perception correcte. En effet, être conscient de soi n'implique pas obligatoirement d'avoir une connaissance de soi. Ainsi on pourra par exemple tout à fait avoir une bonne sensibilité intéroceptive, mais une faible précision intéroceptive.

2. Comment mesurer la conscience intéroceptive ?

Le protocole le plus communément utilisé dans la littérature est sans doute le protocole élaboré par Schandry (1981), qui peut être considéré comme une mesure de la précision intéroceptive. Il s'agit d'une tâche de détection des battements cardiaques, qui requiert qu'un participant compte le nombre de fois qu'il perçoit son cœur battre durant une période de temps spécifique (non indiquée au participant). L'opération est répétée plusieurs fois (généralement entre 3 et 6 fois selon les études), sur des périodes de temps de différentes durées (allant souvent de 20 à 50 secondes). Bien que très répandue dans la littérature (Ainley et al., 2013; Ainley, Tajadura-Jiménez, Fotopoulou, & Tsakiris, 2012; Dunn et al., 2010; Durlik, Cardini, & Tsakiris, 2014; Krautwurst, Gerlach, Gomille, Hiller, & Witthöft, 2014; McCreary, 2014; Pollatos, Gramann, & Schandry, 2007; Pollatos, Schandry, Auer, & Kaufmann, 2007; Werner et al., 2013), la tâche de battement cardiaque a été dernièrement critiquée (Brener & Ring, 2016). La performance des participants à cette tâche serait liée à une estimation du temps conjuguée à leur croyance concernant leur fréquence cardiaque, plutôt qu'à leur capacité à percevoir leurs battements cardiaques (Phillips, Jones, Rieger, & Snell, 1999; Ring, Brener, Knapp, & Mailloux, 2015; Ring & Brener, 1996; Windmann, Schonecke, Fröhlig, & Maldener, 1999).

D'autres variantes de ce protocole se font par la discrimination plutôt que le comptage de ses battements cardiaques. Il s'agit alors pour le participant d'indiquer chaque nouveau battement cardiaque (par exemple en tapant une touche sur un clavier d'ordinateur ou en pressant un bouton relié à un polygraphe; Canales-Johnson et al., 2015; Ludwick-Rosenthal & Neufeld, 1985; McFarland, 1975), ou bien d'évaluer (Brener & Kluvitse, 1988; G. E. Jones, Collins, Dabkowski, & Jones, 1988; Whitehead, Drescher, Heiman, & Blackwell, 1977) ou d'ajuster (Carroll & Whellock, 1980; Gannon, 1980) la synchronie entre un stimulus extéroceptif (par exemple auditif ou visuel) et ses battements cardiaques. On observe de plus

mauvais scores en précision intéroceptive lorsqu'elle est évaluée par cette discrimination des battements cardiaques plutôt que par la tâche originale de comptage de battements cardiaques (Schulz, Lass-Hennemann, Sütterlin, Schächinger, & Vögele, 2013). Ces deux méthodes reposeraient sur des processus différents, la méthode originale impliquant uniquement le monitoring de signaux internes, alors que les tâches de discrimination requièrent l'intégration multimodale de signaux physiologiques internes et de stimuli externes (Phillips et al., 1999; Schulz et al., 2013).

Il est à noter que les tâches où l'on doit taper à chaque battement cardiaque ont elles aussi été critiquées pour les mêmes raisons que la tâche de comptage des battement cardiaques : les participants taperaient à une fréquence approximant la croyance qu'ils ont concernant leur fréquence cardiaque, plutôt que sur la base de la perception de leurs battements cardiaques (Flynn & Clemens, 1988). De plus cette méthode est peu recommandée car presser sur un bouton à chaque battement peut interférer avec la cardioception (Brener & Ring, 2016). Les tâches où l'on demande aux participants d'évaluer ou ajuster la synchronie entre stimuli externes et battements cardiaques, ont quant à elles été critiquées non pas sur des considérations méthodologiques, mais par rapport aux mauvais résultats des participants lors de ces tâches : en général seuls 25% d'entre eux obtiennent des scores significativement supérieurs à la chance (pour revue, Brener & Ring, 2016). Ces mauvais scores pourraient s'expliquer par une faible sensibilité de ces tâches pour mesurer la cardioception, ou peut-être tout simplement par de mauvaises capacités en cardioception de la plupart des participants.

On peut aussi retrouver dans la littérature des variantes du protocole de comptage des battements cardiaques de Schandry, où d'autres indices physiologiques que les battements cardiaques ont été utilisés. Des chercheurs ont par exemple demandés à des patients souffrant d'hypertension, d'hypotension et à des individus ayant une tension normale, d'évaluer leur pression sanguine (Fahrenberg, Franck, Baas, & Jost, 1995). Ils ont corrélé ces reports subjectifs à leur pression sanguine systolique. Leurs résultats n'ont montré aucune corrélation entre la pression sanguine des participants et leurs évaluations ; ils ont en revanche montré que les évaluations des participants corrélaient avec leur tension physique et leur activité physique. Ainsi, les jugements des participants dans cette étude étaient essentiellement basés sur des informations contextuelles et des inférences plutôt que la réelle perception de leur pression sanguine – i.e. des capacités intéroceptives. On voit ainsi que cette tâche souffre des mêmes critiques qui avaient été adressées à la tâche de comptage de ses battements cardiaques. Même en utilisant un autre indice physiologique – la pression sanguine – sur lequel les participants

ont sûrement moins de connaissances métacognitives que leur fréquence cardiaque, demander explicitement à un participant de se concentrer sur un indice physiologique en l'absence de stimulation ne donne pas une bonne mesure de sa capacité intéroceptive.

On peut aussi utiliser les réponses cutanées – ou réponses électrodermales – comme signal physiologique à estimer pour mesurer la précision intéroceptive. Des chercheurs ont par exemple demandé à des participants – souffrant d'un désordre généralisé anxieux ou contrôles – d'indiquer à l'écoute d'un signal acoustique s'ils avaient perçu une élévation de leur éveil physiologique dans le court laps de temps ayant précédé le son (Andor, Gerlach, & Rist, 2008). En parallèle, les chercheurs mesuraient les fluctuations de la conductance cutanée, afin d'évaluer la véracité de la réponse des participants. Les résultats ont montré que les participants souffrant d'anxiété étaient meilleurs à réaliser la tâche, bien qu'il n'y ait pas de différence dans leur niveau de conductance cutanée. Ces participants montraient un critère de réponse neutre, alors que les participants contrôles montraient un biais conservateur dans leurs réponses – c'est-à-dire une sous-estimation de leur éveil physiologique. Les changements autonomiques phasiques, seraient ainsi ignorés par les individus contrôles, tandis que les participants anxieux y feraient particulièrement attention. En accord avec ces résultats, des travaux en neuroimagerie ont montré une hyperactivation du cortex préfrontal ventral chez les adultes et adolescents souffrant de trouble généralisé anxieux (Hoehn-Saric, Schlund, & Wong, 2004; Monk et al., 2006). Ces résultats sont en accord avec la théorie des marqueurs somatiques qui avancent que le cortex préfrontal ventral serait la structure cérébrale qui donnerait du sens aux sensations physiologiques en liant les signaux corporels afférant et nos expériences passées – c'est-à-dire nos modèles internes – pour interpréter les situations présentes (Damasio, 1996).

Il est intéressant de souligner que ce protocole, tout comme la plupart des protocoles décrits auparavant, ont utilisé des tâches portant sur la perception de signaux internes en isolation de l'environnement pour mesurer la conscience corporelle. Cependant des tâches qui nécessitent que les participants contrôlent leurs signaux intéroceptifs sans stimulation externe de l'environnement ou sans changements physiologiques réels auxquels s'attendre, semblent artificielles. En effet, les états physiologiques indiquent une relation entre soi et l'environnement (Damasio, 1996). Le contrôle de ses états corporels est un mécanisme clé pour attribuer une valeur aux objets de notre environnement afin d'adapter nos décisions et de maximiser les résultats en fonction de nos préférences (Damasio & Carvalho, 2013). Ce point pourrait expliquer les mauvais résultats des participants obtenus dans l'étude d'Andor et ses collaborateurs (2008) par exemple, où les sujets devaient rapporter les fluctuations phasiques

non spécifiques de leur réponse électrodermale, c'est-à-dire évaluer des changements physiologiques qui n'étaient pas liés à l'apparition d'un stimulus. Les mauvaises performances des participants contrôles dans cette étude sont finalement en accord avec la dichotomie proposée par Damasio dans sa théorie des marqueurs somatiques (1999a), distinguant un proto-soi corporel inaccessible à la conscience, et une conscience de soi « noyau » (ou core-self), également corporelle mais accessible à la conscience, et qui représenterait les relations entre le proto-soi et notre environnement.

Ainsi, confronter des participants avec des objets du monde extérieur et leur demander d'évaluer les réactions corporelles induites par ces objets apparaît comme un moyen plus naturel d'étudier la conscience de soi. C'est pourquoi, afin de mesurer la conscience intéroceptive dans les deux premières études de cette thèse, nous avons développé un protocole (Baltazar et al., 2014; Hazem, George, Baltazar, & Conty, 2017) durant lequel les participants devaient estimer leur niveau d'éveil corporel en réponse à des images émotionnelles (de valence et d'intensité variables). Ce report subjectif a été corrélé à leur réponse électrodermale aux images émotionnelles – enregistrée de manière concomitante – pour une mesure de leur précision intéroceptive. Nous décrirons en détail ce protocole dans la partie expérimentale de la thèse.

Une autre manière d'évaluer la conscience intéroceptive est en utilisant uniquement des reports subjectifs. Dans la trichotomie proposée par Garfinkel et collaborateurs (2015), on désigne les processus intéroceptifs mesurés ainsi sous le nom de sensibilité intéroceptive. On demandera par exemple aux participants leur confiance dans leurs jugements intéroceptifs au cours d'une tâche[10] (Ehlers, Breuer, Dohn, & Fiegenbaum, 1995) – ou de remplir un questionnaire (par exemple Multidimensional Assessment of Interoceptive Awareness (MAIA) Mehling et al., 2012; Body Perception Questionnaire Porges, 1993). Il s'agit ici de mesurer la croyance subjective d'un participant dans ses performances intéroceptives ainsi que le degré d'attention porté à leurs signaux intéroceptifs.

Certains protocoles ont combiné une mesure de la précision intéroceptive des participants – en utilisant la tâche de comptage des battements cardiaques – et une mesure de leur confiance dans leur réponses (par exemple Khalsa et al., 2008). Cette méthodologie permet d'obtenir une mesure de la dimension métacognitive de la conscience corporelle – dénommée « interoceptive awareness » dans le modèle de Garfinkel et collaborateurs (2015). Cette dimension serait ainsi

[10] Ici les rapports subjectifs ne sont pas comparés ou corrélés à des mesures physiologiques objectives, comme par exemple lors de la mesure de la précision intéroceptive ou de la méta-conscience intéroceptive.

quantifiée par la relation entre les capacités intéroceptives réelles (i.e. la véracité de ses réponses), et celles perçues par le participant (i.e. son niveau de confiance).

Pour conclure, il faut souligner que si les trois dimensions du modèles de Garfinkel et collaborateurs (2015) semblent dissociables et distinctes, elles ne sont pas totalement indépendantes. Ainsi, en utilisant un modèle statistique de type GLM (« General linear modeling » en anglais), ces auteurs ont montré que la précision intéroceptive serait le concept de base sur lequel reposeraient les deux autres dimensions de la conscience corporelle. Ils ont par ailleurs mis en évidence la primauté de la précision intéroceptive, en montrant que la relation entre les trois dimensions de l'intéroception émergerait uniquement quand un seuil de précision intéroceptive serait dépassé. C'est pour cette raison que nous avons choisi la précision intéroceptive – plutôt que la sensibilité intéroceptive ou des capacités en métacognition intéroceptive – comme proxy de la conscience corporelle, dans les deux premières expériences de cette thèse.

3. La conscience proprioceptive et la perspective à la première personne dans la perception du corps

Pour certains, une manière idéale d'investiguer les théories incarnées de la cognition est de comparer une condition où le participant possède un corps à une condition où il n'en posséderait pas. L'expérience de posséder un corps (« experience of body ownership » en anglais ; EBO) fait référence à l'expérience subjective que certaines parties de notre monde font parties de notre corps (Seth, 2013). On peut faire la distinction entre l'EBO lié à une partie du corps (par exemple notre main) ou un sens global d'identification comme un corps tout entier.

Bien évidement on ne peut strictement déposséder quelqu'un de son corps. En revanche, via une illusion perceptive (visuelle ou tactile) on peut donner l'illusion à quelqu'un qu'un objet externe fait partie de son corps, comme par exemple une fausse main (Botvinick & Cohen, 1998; Ehrsson, Holmes, & Passingham, 2005; Moguillansky, O 'regan, & Petitmengin, 2013; Tsakiris & Haggard, 2005). Dans ces protocoles dits de Rubber Hand Illusion ou illusion de main artificielle, la stimulation tactile synchrone d'une fausse main – que le participant peut voir – et de sa propre main – que le participant ne peut pas voir (voir Figure 8a) crée chez le participant l'expérience subjective que la fausse main lui appartient. Le participant fait alors l'expérience d'un drift proprioceptif : il attribue de manière incorrecte la fausse main à une partie de son corps. Le conflit entre informations visuelles et somatosensorielles perturbe ainsi l'unité spatiale entre le soi et le corps. Une analyse en composante principale des rapports

subjectifs introspectifs au cours d'une expérience d'illusion de main artificielle a révélé que l'expérience subjective d'incarnation serait liée à trois composantes : l'ownership, la location et l'agentivité (Longo, Schüür, Kammers, Tsakiris, & Haggard, 2008). Seules les deux premières composantes, c'est-à-dire l'expérience subjective que ce corps est le nôtre (ownership) et que nous nous trouvons à la même position que celle où se trouve notre corps (location), permettraient de prédire le déplacement proprioceptif vers la fausse main suite à la stimulation tactile synchrone. La sensation que nous sommes capables de mouvoir et contrôler les membres de notre corps (agentivité) n'est en revanche pas ou peu perturbée par l'illusion de main artificielle : les participants ne se sentent pas capables de bouger et contrôler la fausse main.

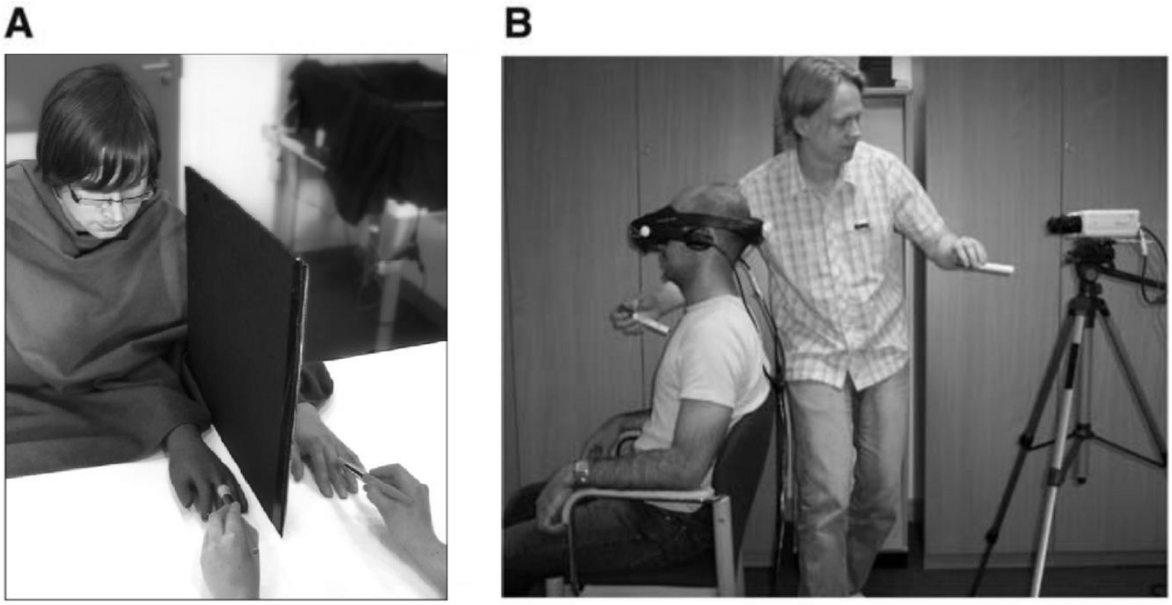


Figure 8. Exemple d'installations expérimentales utilisées pour créer l'illusion de main artificielle (A) et l'illusion de hors-corps (B).

(A) Le participant observe une main artificielle être touchée avec un pinceau, pendant que sa propre main (qui lui est invisible) est touchée de la même manière. **(B)** Le participant observe en direct, dans un casque de réalité virtuelle, son corps vu de derrière en première perspective, comme s'il était assis derrière lui-même. L'expérimentateur touche alors simultanément, avec deux batônnets en plastique, la poitrine du participant (que le participant ne peut pas voir) et la poitrine du corps illusoire.

Source **(A)** : (Maister et al., 2013)

Source **(B)** : (Ehrsson, 2007)

En utilisant des mécanismes de conflits multisensoriels similaires, il est aussi possible de créer une expérience de hors-corps (« Out-of-Body Experience ») : une personne éveillée voit alors son corps à partir d'une localisation en dehors de son corps (Ehrsson, 2007; Lenggenhager, Tadi, Metzinger, & Blanke, 2007; Petkova & Ehrsson, 2008). Cet état peut être obtenu en faisant par exemple visionner à un participant – dans un casque de réalité virtuelle – une vidéo en direct de son corps vu de derrière en première perspective, comme s'il était assis derrière lui-même (Ehrsson, 2007). L'expérimentateur touche alors simultanément, avec deux bâtonnets en plastique, la poitrine du participant (que le participant ne peut pas voir) et la poitrine du corps illusoire (voir Figure 8b). Comme pour l'illusion de main artificielle, l'illusion perceptive de hors-corps serait d'une part liée à la perspective visuelle en première personne, qui fournit des informations concernant la localisation du corps et met à jour les informations proprioceptives en conséquence. Elle serait d'autre part liée à la corrélation temporelle entre les informations visuelles du corps illusoire, et les informations tactiles provenant de son propre corps. C'est un

exemple d'intégration des informations extéroceptives et intéroceptives dans nos expériences incarnées avec notre environnement. Ces expériences constituent ainsi un argument en faveur de la vision d'un soi situé et incarné, qui se construit dans les interactions avec son environnement, en intégrant les informations afférentes provenant de son corps et les informations extéroceptives.

La réalisation de ces protocoles en imagerie cérébrale, a mis en évidence que l'expérience de posséder un corps serait associée à des activités du cortex prémoteur multisensoriel, des régions pariétales postérieures (Ehrsson, Spence, & Passingham, 2004), et de l'insula postérieure droite (Tsakiris, Hesse, Boy, Haggard, & Fink, 2007). On observe parfois aussi l'activité des régions cingulaires antérieures, du cortex moteur supplémentaire (SMA), et du cervelet (pour revue, Ramakonar, Franz, & Lind, 2011). Ces régions cérébrales seraient impliquées dans l'intégration des signaux visuels et somatosensoriels. Le sentiment de propriété du corps serait lié à la détection de la congruence entre des signaux multisensoriels provenant du corps et des signaux provenant de l'environnement. Dans le cas d'une incongruence de ces signaux comme lors des expériences d'illusion de main artificielle et de hors-corps, un drift proprioceptif aurait lieu afin de diminuer l'erreur de prédiction – c'est à dire l'incongruence entre les prédictions proprioceptives de notre cerveau quant à la position de notre corps et les signaux perceptifs reçus. Par ailleurs, on peut noter que l'implication de régions motrices dans la construction d'un sens du « Je » – c'est-à-dire du soi-sujet en première perspective – est en faveur de la vision que ce soi minimal serait avant tout un soi pour l'action, afin d'interagir avec le monde et autrui (voir chapitre 1).

Pour finir, il est intéressant de noter que la précision intéroceptive – mesurée par la performance à une tâche de comptage des battements cardiaques – prédit la malléabilité des représentations corporelles : les participants avec de faibles scores de précision intéroceptive montrent une illusion d'ownership plus importante pendant la tâche d'illusion de main artificielle (Tsakiris, Tajadura-Jiménez, & Costantini, 2011). Ceci suggère que les informations intéroceptives pourraient moduler l'intégration des perceptions multisensorielles et corporelles, pointant une fois de plus l'importance fonctionnelle des processus de précision intéroceptive dans la conscience corporelle.

II. Influences des processus attentionnels descendants sur l'intéroception

Le cerveau humain réaliserait un type de codage dit prédictif (« predictive coding » en anglais). Il s'agit d'une stratégie de traitement de données par laquelle les signaux sont représentés par des modèles génératifs[11]. L'utilité fonctionnelle de ce type de computation serait de faciliter ou inhiber les différentes voies de communication cérébrales (Haider, Duque, Hasenstaub, & McCormick, 2006). Les neurones seraient excités ou inhibés en continue afin de contrôler leur réactivité aux stimuli à venir. Cette forme de préparation cognitive pourrait s'apparenter à ce que les sciences cognitives désignent sous le terme de processus descendant (ou « top-down » en anglais).

Jusqu'à présent la perspective du codage prédictif avait surtout été appliquée aux perceptions extéroceptives (vision, audition…) et à l'action. Cependant, une des caractéristiques les plus pertinentes du monde pour un organisme particulier est l'organisme en lui-même (pour revue, Apps & Tsakiris, 2014). La théorie du codage prédictif a ainsi récemment été étendue à l'intéroception, sous le nom de théorie de « l'inférence active intéroceptive ». La conscience des informations afférentes provenant du corps – ou conscience intéroceptive – serait elle aussi influencée par les aprioris et attentes. Dans la perspective du codage prédictif un organisme doit maintenir des modèles prédictifs bien adaptés de son propre corps physique (sa position, sa morphologie…) et de ses conditions physiologiques internes. Ceci impliquerait de générer des modèles – des causes de ces signaux – « les plus probables d'être moi » à travers les dimensions intéroceptives et extéroceptives (Apps & Tsakiris, 2014). Le codage prédictif serait alors implémenté par des architectures fonctionnelles hiérarchiques dans lesquelles les signaux ascendants viscéraux-sensoriels transmettent des erreurs de prédictions, et les signaux descendants (liés aux prédictions ou « priors ») des prédictions de nos modèles internes de référence. Cette hiérarchie cérébrale s'étendrait des projections viscérales afférentes à des régions sous-corticales comme l'amygdale, et des régions du cortex telles que l'insula et le cortex antérieur cingulaire jusqu'au cortex orbitofrontal (Ainley, Apps, Fotopoulou, & Tsakiris, 2016; Barrett & Simmons, 2015; pour revue, Seth, 2013). Pour certains, le cortex insulaire antérieur jouerait un rôle central au sein de cette hiérarchie en tant que comparateur des informations afférentes et descendantes (Ainley et al., 2016), mais cette

[11] Un modèle génératif est un model probabilistique qui lie les causes cachées et les données, usuellement spécifiés en termes de probabilités (d'observer certaines données étant données leurs causes) préalables sur ces causes. Les modèles génératifs peuvent être utilisés pour générer des inputs en l'absence de stimulations externes.

vision est contestée par d'autres qui conçoivent ces processus comme plus distribués le long de cette hiérarchie (Barrett & Simmons, 2015; Seth & Friston, 2016).

L'inférence active est une extension de la théorie du codage prédictif mais aussi du principe de l'énergie libre[12] : elle postule que les agents peuvent réduire les erreurs de prédictions – c'est-à-dire les discordances entre les états sensoriels perçus en direct et les prédictions descendantes de nos modèles internes – en mettant à jour nos modèles internes (par la perception) ou en réalisant des actions. Par exemple, lorsque l'on plonge dans une piscine par une journée chaude d'été, on observe une diminution de la température corporelle. Cette erreur de prédiction entre la température corporelle prédite et la temporelle corporelle perçue, peut être résolue en adaptant nos modèles internes (l'eau parait rapidement moins froide) ou par l'action, via un comportement moteur volontaire comme sortir de l'eau ou des réflexes autonomes comme la fermeture des capillaires de la peau (Ainley et al., 2016). En d'autres termes, les erreurs de prédictions intéroceptives et proprioceptives, peuvent soit amener à réviser nos modèles internes par des processus ascendants vers les régions corticales, ou bien faire de ces prédictions une réalité en engageant des réflexes ou des comportements moteurs par des processus descendants. C'est pour cette raison que l'on dira que ces inférences sont actives. La théorie de l'inférence intéroceptive active est ainsi en faveur d'une vision énactiviste de la cognition humaine : c'est à dire qu'un organisme vivant « enacte » le monde dans lequel il vit, que ces actions participent à façonner son environnement, tout comme son environnement en retour façonne sa cognition.

La théorie computationnelle de l'inférence intéroceptive active est supportée par des résultats expérimentaux. Elle expliquerait d'une part les résultats obtenus lors de la tâche d'illusion de main artificielle : l'erreur de prédiction entre les informations proprioceptives de la position du bras et les informations visuo-tactiles – de la vision d'un autre bras caressé de manière congruente à notre main – engendrerait un drift proprioceptif – c'est à dire une mise à jour de nos modèle internes proprioceptifs (Tsakiris & Haggard, 2005). Nos expériences corporelles subjectives pourraient aussi influencer nos modèles internes cognitifs. Par exemple, l'expérience d'incarnation d'un bras d'une couleur de peau différente de la nôtre, au cours d'un protocole d'illusion de main artificielle, influence positivement par la suite nos biais envers l'exogroupe auquel la fausse main pourrait appartenir (Maister, Sebanz, Knoblich, & Tsakiris,

[12] Le principe de l'énergie libre est une généralisation du codage prédictif qui postule que les organismes minimisent la limite haute de l'entropie du signal sensoriel (l'énergie libre). Sous des hypothèses spécifiques, l'énergie libre se traduit en erreur de prédiction.

2013). La théorie de l'inférence intéroceptive active expliquerait aussi les importantes différences interindividuelles observées entre les participants au niveau des capacités intéroceptives, ainsi que les modulations de nos capacités à l'intéroception selon le contexte (Ainley et al., 2016). On observe par exemple que la nuit, lorsque la précision de la vision décline, la précision relative des erreurs de prédiction dans les autres modalités sensorielles ainsi que dans l'intéroception s'améliore (pour revue, Pezzulo, 2014). De manière similaire, selon le contexte, la précision relative des signaux intéroceptifs – qui module notre capacité à obtenir de bons scores à une tâche de détection de ses battements cardiaques par exemple – pourrait varier. Elle pourrait par exemple s'améliorer dans les cas où notre attention envers des informations pertinente pour le soi est augmentée (Ainley et al., 2013).

En conclusion, les modèles computationnels du cerveau comme une machine prédictive, décrivent les processus intéroceptifs comme des processus d'inférence active. Leurs modèles défendent un rôle clé des aprioris – sous la forme de processus descendants[13] – de manière concomitante aux signaux corporels viscéraux-sensoriels ascendants (Barrett & Simmons, 2015). L'ensemble des travaux sur les processus attentionnels et perceptifs ont montré que dans l'environnement riche et complexe comme celui du monde social dans lequel nous vivons, notre attention s'oriente sur les stimuli les plus pertinents, qui gagnent en priorité un accès à la conscience. Comme nous avons pu le voir dans le chapitre précédent, ces stimulus sont constitués en particulier par les interactions avec nos congénères, qui durant les premières années de la vie sont un facteur clé d'influence du développement cérébral, et notamment de la construction d'un sens du soi. Nous avons aussi pu voir que le sens du soi est avant tout incarné : il reposerait sur la perception des informations afférentes provenant du corps. Dans cette perspective, le contact social pourrait-il – par des influences descendantes et du fait de son importance tout au long de la vie et dans les apprentissages – augmenter la précision intéroceptive ?

[13] Comme nous avons pu le voir au cours de ce chapitre ces processus descendants se manifesteraient par des oscillations dans les bandes de fréquences lentes alors que les processus ascendants se manifesteraient plutôt dans la bande de fréquence gamma (pour revue voir par exemple, Donner & Siegel, 2011).

Chapitre 3 : Le contact social

Les humains sont des animaux fondamentalement sociaux. Nos sociétés s'organisent autour de comportements collectivistes à large échelle (Adolphs, 2009), où la survie dépend de l'existence des autres et de notre capacité à interagir avec eux (Baumeister, 2011). Nous signalons notre intention de communiquer et interprétons les états mentaux d'autrui par le biais d'indices sociaux : un regard, une expression faciale, ou encore un geste destiné à autrui. Nous sommes particulièrement attentifs à ces indices qui sont essentiels pour comprendre les intentions d'autrui et agir au mieux dans notre environnement social. Il a été récemment proposé que le contact social[14] – c'est-à-dire la perception d'indices sociaux signalant que l'attention d'autrui est orientée vers soi, bien souvent dans une intention de communiquer – pourrait moduler la conscience de soi chez l'adulte. Les quelques études étayant cette hypothèse ont exclusivement manipulé le contact par le regard. Nous les présenterons dans la première partie de ce chapitre. Nous verrons ensuite l'importance qu'ont les modalités sensorielles auditives et tactiles dans le contact social, bien que leur étude ait souvent été négligée par les neuroscientifiques en comparaison à celle de la modalité visuelle.

I. Le contact par le regard

"The significance of eyes in human relationship fascinated writers and philosophers (as well as scientist) for centuries" (Kleinke, 1986, p. 78)

1. Introduction

Le regard est un indice social particulièrement important. Bien que la région des yeux constitue une partie restreinte du visage, on peut en extraire une quantité importante d'informations (pour revue, Itier & Batty, 2009). On peut ainsi percevoir le faux sourire de son patron par l'absence de rides autour des yeux, tandis que le regard dévié[15] d'un ami peut nous informer que quelque chose ne va pas. Plus que d'autres traits faciaux, les yeux sont centraux à tous les aspects de la communication interindividuelle tels que les émotions, la direction de l'attention ou l'identité. La direction du regard en particulier est au service de plusieurs

[14] En accord avec sa définition, on peut noter que l'expression « contact social » ne fait pas référence à la même chose qu'interaction sociale (i.e. un échange réciproque entre plusieurs personnes). Le contact social peut conduire à une interaction sociale mais pas obligatoirement. En revanche, une interaction sociale est toujours initiée par un contact social.

[15] Un regard non orienté vers soi est qualifié de regard dévié dans la littérature.

fonctions sociales complexes telles que la régulation des interactions, la facilitation de la communication et l'expression de relations de dominance ou d'intimité (George & Conty, 2008; Itier & Batty, 2009; Kleinke, 1986). Chez l'être humain, une lecture rapide de la direction du regard de nos congénères est possible du fait de la morphologie spécifique et unique de notre œil. Sa large sclérotique dépigmentée, apparue au cours de l'évolution humaine, faciliterait la détection de la direction vers laquelle le regard est orienté (voir Figure 9; Kobayashi & Kohshima, 1997). Cette évolution aurait offert un avantage biologique pour la survie, par une facilitation de la communication et des interactions sociales, basée sur le simple décodage de la direction du regard (Emery, 2000).

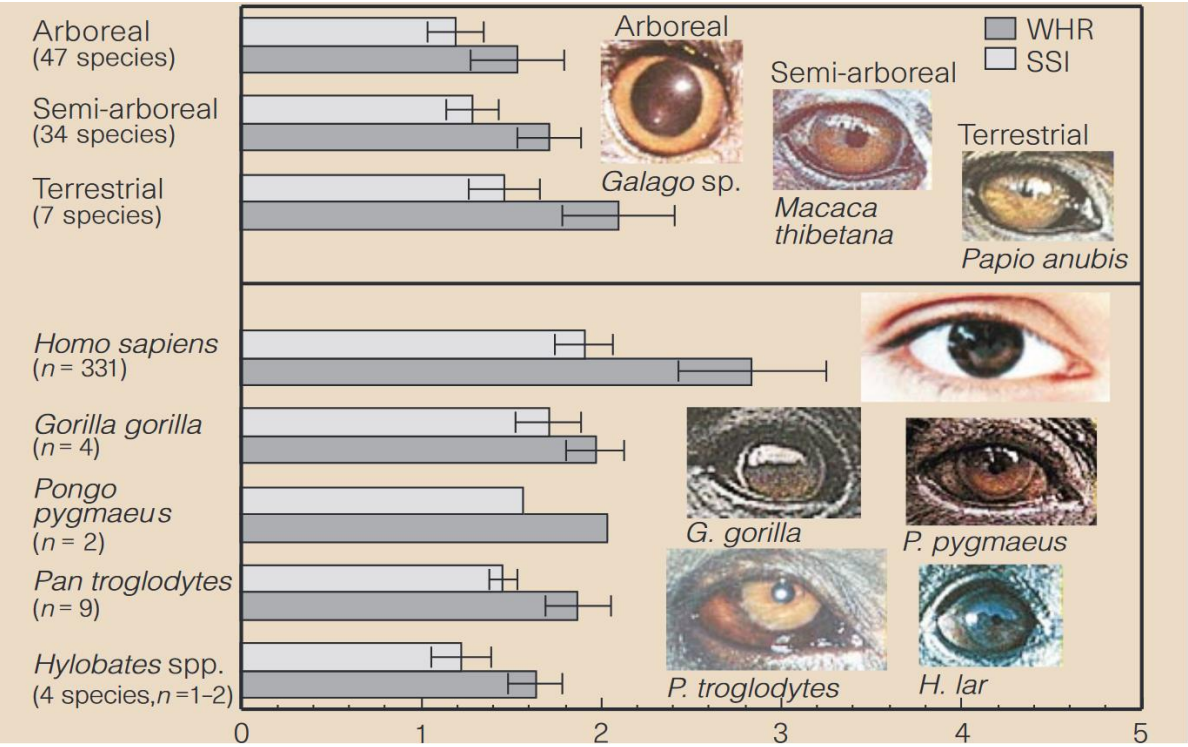


Figure 9. Comparaison de la taille de la sclérotique de différentes espèces de primates.

Variation de la distance entre les coins de l'œil (WHR, en gris foncé) et du diamètre de l'iris (SSI, en gris clair). Les valeurs sont indiquées en moyenne ± écart-type.

Source : (Kobayashi & Kohshima, 1997)

Parmi les différentes directions de regard possibles, celle qui est dirigée vers le visage, et particulièrement vers les yeux d'un interlocuteur et établit ainsi un contact avec lui/elle, occupe une place privilégiée. Le regard direct – i.e. orienté vers soi – est un signal visuel saillant pour la plupart des mammifères. Pour une majorité d'espèces, la perception d'un regard direct provoque une réponse aversive, probablement parce qu'il est un signal saillant de menace

potentielle (Emery, 2000). Chez certains primates, en revanche, le contact par le regard est un élément pivot dans l'élaboration de comportements sociaux complexes et peut faire l'objet d'un traitement visuel privilégié. Chez l'humain, les études développementales montrent une orientation et un traitement préférentiels des visages avec un regard direct dès le début de la vie (Farroni et al., 2002; Farroni, Johnson, & Csibra, 2004; Farroni, Menon, & Johnson, 2006). Par ailleurs, chez l'adulte, le contact par le regard est connu pour moduler de façon bénéfique de nombreux processus cognitifs subséquents ou concomitants à la perception du regard (pour revues, Conty et al., 2016; Senju & Johnson, 2009, 2010). Depuis 30 ans, les chercheurs ont investigué les processus cognitifs liés au traitement du regard direct à travers de nombreuses tâches et situations sociales, et ont révélé un large éventail d'effets sur la cognition et le comportement humain, spécifiques à cette direction particulière de regard. Du fait de leur complexité, ces processus sont pourtant encore loin d'être compris.

2. Les effets du contact par le regard sur la cognition humaine

De nombreux travaux ont mis en évidence que la simple observation d'un regard orienté vers soi – qu'il soit sous la forme d'une photo, une vidéos, et même parfois un schéma – produit une variété d'effets, pour la plupart bénéfiques, sur la cognition et le comportement humain (Senju & Johnson, 2009). Ces effets ont été longtemps dénommés effets du contact par le regard dans la littérature, mais on retrouvera désormais aussi le terme de « Watching Eyes Effects » pour souligner que la plupart de ces effets ont été répertoriés en utilisant des images de regard, plutôt qu'avec un vrai contact par le regard[16] – i.e. partager un regard direct avec un autre agent social en direct (par exemples, Conty et al., 2016; Nettle, Harper, et al., 2013; Oda, Kato, & Hiraishi, 2015; Pfattheicher & Keller, 2015). Au cours des dernières années, les chercheurs en sciences humaines ont manifesté un intérêt grandissant pour ces effets, multipliant les protocoles pour tester des potentiels effets du regard direct. Cependant les propositions théoriques pour expliquer ces effets n'ont pu expliquer ni la variété ni la spécificité des effets reportés. Récemment, Conty et ses collaborateurs (2016) ont proposé de les classer en cinq grandes catégories : la capture attentionnelle, la facilitation mnésique, la modulation de la perception d'autrui, l'activation de comportements prosociaux et l'augmentation de la conscience de soi. Nous verrons au cours de ce chapitre comment cette classification a pu mettre

[16] Ces effets sont classiquement mis en évidence en comparant les effets de la présentation d'un regard direct à ceux d'un regard dévié – ou regard orienté vers l'environnement. On note toutefois que les protocoles auront parfois recours à des yeux fermés plutôt qu'un regard dévié.

en lumière une proposition théorique à même d'expliquer de manière unifiée les effets du contact par le regard.

Capture attentionnelle. De nombreuses données indiquent que le regard direct capture l'attention chez l'être humain dès le plus jeune âge. Dès 2 jours il a été observé un biais d'exploration visuelle en faveur du regard direct comparé à d'autres directions de regard (Farroni et al., 2002, 2006). Des effets similaires ont été observés de manière consistante à différents âges (4 mois : Farroni et al., 2002; 10 ans : Senju, Kikuchi, Hasegawa, Tojo, & Osanai, 2008; âge adulte : Conty, Gimmig, Belletier, George, & Huguet, 2010). En particulier, il a été montré que l'on détecte plus rapidement et mieux la direction d'un regard lorsqu'il s'agit d'un regard direct que d'une autre direction de regard (Conty, Tijus, Hugueville, Coelho, & George, 2006). De plus, il été montré à l'aide d'un protocole de suppression interoculaire par flashs continus, un accès privilégié à la conscience perceptive du regard direct comparé au regard dévié (Stein, Senju, Peelen, & Sterzer, 2011). La capture attentionnelle par le regard direct aurait lieu avant sa perception consciente et favoriserait ensuite l'accès du regard direct à la conscience. De manière consistante, on observe que réaliser une tâche nécessitant de porter son attention sur un stimulus adjacent à un visage affichant un regard direct augmente les temps de réactions (Conty et al., 2010), à contrario d'une tâche nécessitant d'orienter son attention sur le visage (Böckler, van der Wel, & Welsh, 2014).

D'après Senju et Johnson (2009), le regard direct bénéficierait d'un traitement privilégié par la voie sous-corticale de détection des visages – impliquant notamment le colliculus supérieur, le pulvinar et l'amygdale (voir Figure 10). Cette voie sous-tendrait la capture attentionnelle induite par le regard direct[17] : elle permettrait de détecter rapidement un regard direct, et modulerait ensuite l'activité des régions du réseau du cerveau social sur lesquelles elle projette directement ou indirectement – incluant le cortex orbito-frontal, le sillon temporal supérieur, le cortex préfrontal médian et le gyrus fusiforme. D'après Senju et Johnson, l'implication de cette voie sous-corticale expliquerait les divers effets du contact par le regard sur la cognition humaine. Cependant, bien que le modèle fournisse une explication neuronale pertinente des effets du contact par le regard, il ne permet pas d'expliquer pourquoi les effets du regard direct sur la cognition humaine sont spécifiques – une explication des effets du regard direct par une activation de l'ensemble du cerveau social supposerait une variété d'effets du

[17] L'activation de la voie sous-corticale de détection des visages par le regard direct serait liée aux propriétés bas niveau de ce stimulus visuel – c'est-à-dire les informations basses fréquences liées à la configuration de la luminance de la sclérotique.

regard direct touchant tous les domaines de la cognition sociale, c'est-à-dire quasiment tous les domaines cognitifs. Or le regard direct ne module pas les performances dans n'importe quel type de tâche, mais seulement dans certains processus cibles que nous allons maintenant détailler.

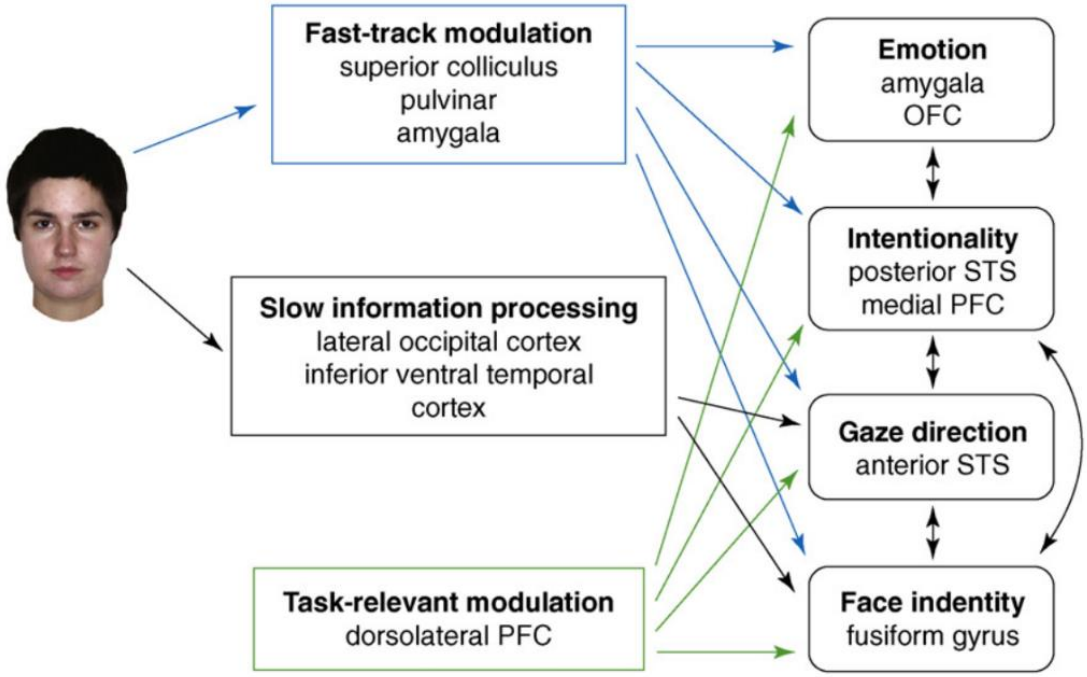


Figure 10. Le modèle du « fast-track modulator »

Illustration du modèle proposé par Senju et Johnson (2009) pour expliquer les effets du contact par le regard. Un regard direct serait initialement détecté par une voie sous-corticale, qui projette sur des régions variées du réseau du cerveau social (lignes bleues). Le signal provenant de cette voie sous-corticale interagit ensuite avec les modulations contextuelles basées sur les demandes de la tâche et sur le contexte sociale (lignes vertes) pour moduler la réponse de ces régions aux entrées à venir à partir de la voie corticale (ligne noire). La description de ces voies est basée sur des analyses précédentes du traitement cortical et sous-corticale des visages et de l'attention descendante volontaire.

Source : (Senju & Johnson, 2009)

Facilitation mnésique. La présentation d'un regard direct améliore le codage incident des éléments concomitants au regard. Il facilite la mémorisation des visages (Conty & Grèzes, 2012; Hood, Macrae, Cole-davies, & Dias, 2003; Macrae, Hood, Milne, Rowe, & Mason, 2002; Mason, Hood, & Macrae, 2004; Vuilleumier, George, Lister, Armony, & Driver, 2005), mais aussi des discours (Fullwood & Doherty-Sneddon, 2006; Otteson & Otteson, 1980; Sherwood, 1987) et des instructions (Fry & Smith, 1975). L'effet bénéfique du regard direct sur la mémoire

ne se limite donc pas à des informations visuo-spatiales – ce qui auraient pu s'expliquer par un effet de capture attentionnelle visuelle.

Par ailleurs, ces effets de facilitation mnésique émergent de manière précoce au cours du développement. On observe une facilitation de la reconnaissance des visages préalablement encodés avec un regard direct chez les enfants âgés de 6 à 11 ans (Smith, Hood, & Hector, 2006). Des protocoles d'habituation/réaction à la nouveauté ont également montré que les bébés âgés de 4 à 8 mois sont capables de discriminer des nouveaux visages par rapport à des visages auxquels ils ont été préalablement familiarisés, uniquement lorsque les visages présentaient un regard direct lors de la familiarisation. Les enfants montrent aussi un effet bénéfique du regard direct sur la mémorisation d'informations verbales (Otteson & Otteson, 1980), et numériques (Falck-Ytter, Carlström, & Johansson, 2015). Par ailleurs, l'échange d'un regard direct entre des bébés de 6 mois et un adulte, comparé à d'autres signaux attentionnels non sociaux (comme par exemple l'apparition soudaine d'une fleur), a augmenté le nombre de comportement de suivi du regard de l'adulte (Senju & Csibra, 2008). Le regard direct a servi d'indice social pour guider l'attention des bébés vers des événements et les objets du monde extérieur, et a ainsi conduit les bébés à explorer visuellement leur environnement de manière plus importante. Le regard direct pourrait ainsi faciliter, de manière précoce au cours du développement, les apprentissages en signalant les informations importantes dans l'environnement – par exemple en indiçant la situation présente comme pertinente pour le soi ou les informations subséquentes au regard direct lorsqu'il s'oriente ensuite vers un objet.

Modulation de la perception d'autrui. Le regard direct a aussi une influence sur les représentations que nous avons d'autrui, et représente même un facteur saillant dans la formation d'impressions sur les personnes (Cook & Smith, 1975). Il induit là aussi un effet positif en entrainant une évaluation plus favorable des individus établissant de nombreux contacts par le regard (Brooks, Church, & Fraser, 1986; Droney & Brooks, 1993; Napieralski, Brooks, & Droney, 1995). Ainsi, lorsque le nombre de contacts par le regard augmente, un individu est jugé plus sympathique, puissant, mûr, crédible et efficace (Knackstedt & Kleinke, 1991). Une augmentation de la quantité de contacts par le regard générée par un orateur augmente significativement la crédibilité que lui attribue son auditoire en termes de qualification et d'honnêteté (Beebe, 1974). Par ailleurs, les effets de la direction du regard sur la perception d'autrui ont aussi un impact sur la prise de décision liée à ces impressions, comme par exemple la probabilité d'être embauché (Amalfitano & Kalt, 1977).

Activation des comportements prosociaux. De nombreuses études montrent que la perception d'un regard direct favoriserait les comportements prosociaux. Le contact par le regard favorise les comportements imitatifs automatiques[18] (Wang, Newport, & Hamilton, 2011), ce qui faciliterait les interactions sociales en reflétant des intentions affiliatives (Chartrand & Bargh, 1999). La simple présence de l'image d'un regard direct est également connue pour activer des comportements altruistes. Une image de regard direct – comparée à des images contrôles, peut rendre des individus plus réticents à s'accaparer des ressources pour eux-mêmes (Baillon, Selim, & van Dolder, 2013; Oda, Niwa, Honma, & Hiraishi, 2011), plus enclins à partager leurs propres ressources dans des jeux économiques (Haley & Fessler, 2005; Nettle, Harper, et al., 2013; Rigdon, Ishii, Watabe, & Kitayama, 2009) et dans le monde réel (Bateson, Nettle, & Roberts, 2006; K. L. Powell, Roberts, & Nettle, 2012), moins susceptibles de voler une bicyclette (Nettle, Nott, & Bateson, 2012) ou de salir un espace commun (Ernest-Jones, Nettle, & Bateson, 2011). De plus, ces effets ont lieu même lorsque les participants n'avaient pas conscience d'avoir vu une image de regard direct.

Amélioration de la conscience de soi. Différents auteurs ont suggéré que le contact par le regard devrait pouvoir moduler la conscience de soi et plus particulièrement l'améliorer (par exemple, Argyle, 1975). Un tel effet n'a été investigué expérimentalement que récemment. Une étude princeps de Pönkänen, Peltola et Hietanen (2011) a montré que la présentation d'une personne affichant un regard direct à des participants, comparée à une personne avec un regard dévié, augmente les cotations sur une échelle mesurant la conscience de soi publique. Cette échelle mesure l'attention portée sur des aspects du soi facilement visibles par autrui – par exemple : « Immédiatement, je me sens concerné par la façon dont on me perçoit ». Le regard direct rendrait donc les participants plus sensibles aux aspects publiques du soi.

Cependant, qu'en est-il de l'effet du regard direct sur d'autres aspects du soi ? Comme nous avons pu le voir dans les premiers chapitres de cette thèse, une dimension importante du soi est la conscience des informations provenant du corps – une conscience que l'on peut qualifier de privée car accessible uniquement à celui qui l'expérimente. Afin d'investiguer cette question, nous avons – au cours d'une expérience à laquelle j'ai collaboré avant le début de ma thèse – testé l'hypothèse d'une amélioration de la conscience intéroceptive par le regard direct (Baltazar et al., 2014; voir Annexe 1). Nous avons demandé aux participants d'évaluer

[18] L'expression réfère ici au « mimicry » ou « effet caméléon » qui consiste en l'imitation inconsciente des expressions faciales, postures et actions d'autrui.

l'intensité de leurs réactions physiologiques induites par la présentation d'images émotionnelles. Les participants n'évaluaient pas la composante cognitive de l'émotion : ils avaient pour instruction de se concentrer sur leurs réactions corporelles et d'évaluer l'intensité des changements corporels internes induits par l'image. En parallèle, nous avons enregistré la réponse électrodermale évoquée par ces images pour avoir une mesure objective de l'activité physiologique réelle. En effet, la réponse électrodermale est un bon indicateur du niveau d'éveil19 corporel (Lang, Bradley, & Cuthbert, 2008). C'est un indice physiologique objectif dépendant du système végétatif autonome sur lequel nous n'avons a priori pas ou peu de contrôle cognitif possible (Bradley, Codispoti, Cuthbert, & Lang, 2001; Lang, Greenwald, Bradley, & Hamm, 1993). Dans cette expérience, l'image émotionnelle était précédée d'une autre image, dite « contexte ». Il s'agissait d'une croix de fixation, d'un visage avec un regard dévié ou d'un visage présentant un regard direct. L'objectif de cette étude était d'investiguer l'influence de cette image contextuelle sur la précision intéroceptive des participants – i.e. leur précision dans l'évaluation de leurs réactions physiologiques, prise comme proxy de la conscience corporelle (voir chapitre 2). Nous avons pour cela calculé les corrélations obtenues entre l'intensité de la réponse électrodermale et les évaluations subjectives fournies par les participants, essai par essai, pour chacun des types de contexte. Les résultats ont montré une corrélation plus importante entre ces deux variables suite à la perception d'un regard direct, comparé aux autres conditions de contexte (voir Figure 11). La perception d'un regard direct a donc amené les participants à évaluer avec plus de précision l'intensité de leurs réactions corporelles en réponse aux images émotionnelles. Le regard direct améliore donc aussi la conscience d'informations privées du soi, telles que les informations afférentes provenant du corps.

[19] L'éveil (i.e. « Arousal » en anglais) est l'état cognitif et corporel, caractérisé par des réactions physiologiques du système végétatif autonome, qui peut induire un ressentit d'excitation ou rendre plus alerte.

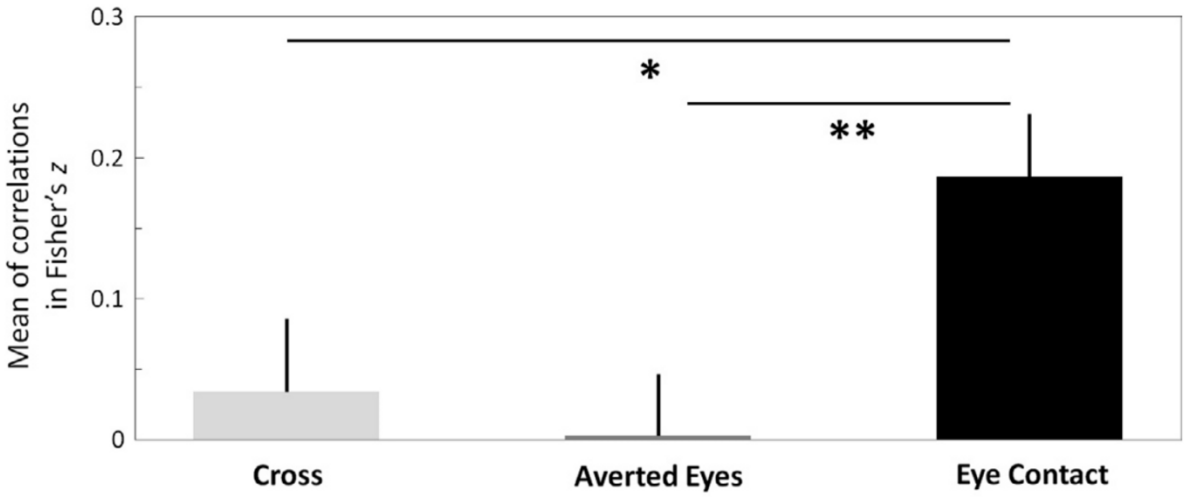


Figure 11. Amélioration de la précision intéroceptive par le regard direct.

Corrélations moyennes (exprimées en z de Fisher) entre l'évaluations fournie par les participants de l'intensité de leurs réactions physiologiques, et l'intensité de leurs réponses électrodermales aux images émotionnelles. Les corrélations ont été calculées au niveau intra-individuel (en inter-essai). Les différences significatives sont indiquées par des astérisques (* : p<.05 ; ** : p<.01). Les valeurs de corrélation sont globalement plus élevées dans la condition regard direct que dans les autres conditions contrôles (croix de fixation et regard dévié).

Source : (Baltazar et al., 2014)

Un aspect important de cette expérience est qu'elle nous a permis de tester l'hypothèse de l'éveil cortical comme facteur potentiel de confusion pour expliquer l'effet de conscience intéroceptive : l'effet du regard direct n'était pas associé à une réponse électrodermale moyenne plus intense en condition de regard direct par rapport aux autres conditions. Ceci est important car un niveau d'excitation important peut former un signal corporel saillant provenant du corps et pourrait ainsi intrinsèquement attirer l'attention vers le soi (Fan et al., 2012). En conséquence, pour tirer la conclusion d'une amélioration de la conscience de soi, il est nécessaire de contrôler le niveau d'excitation induit par les différentes conditions expérimentales. Cette préoccupation est particulièrement pertinente lorsque l'on utilise le contact par le regard, qui est connu pour moduler le niveau d'éveil (Helminen, Kaasinen, & Hietanen, 2011), bien que cet effet semble se limiter à des conditions d'interactions réelles (J. K. Hietanen, Leppänen, Peltola, Linna-Aho, & Ruuhiala, 2008; Pönkänen, Peltola, et al., 2011).

En résumé, la perception d'un regard direct, lors d'un contact social réel ou sur photographie, est rapportée de façon robuste comme modulant différents processus cognitifs et comportements élaborés pendant ou juste après le traitement du regard direct. Le point commun à ces effets pourrait être un biais de traitement en référence à soi. Les études qui ont investigué

les effets du contact par le regard ont jusqu'à présent négligé une caractéristique fondamentale du regard direct : sa particularité est avant tout qu'il est orienté vers soi. Il indique que nous sommes l'objet de l'attention d'autrui. Le regard direct pourrait ainsi activer des processus de référence à soi (pour revue des processus de référence à soi, Northoff et al., 2006), c'est-à-dire susciter l'expérience subjective que le contexte présent est fortement lié à notre propre personne, et activer ainsi un mode de cognition centrée sur le soi et un traitement des informations en lien avec le soi. En faisant appel au soi, le contact interindividuel créerait une intersubjectivité, une sensation d'émerger via le regard d'autrui (Marchetti & Koster, 2014). De tels effets pourraient intervenir dans les premières années de la vie, et joueraient un rôle fondamental dans l'acquisition des représentations du soi, des autres et de l'environnement (Reddy, 2003), comme nous avons pu le voir au cours du premier chapitre.

3. L'activation de processus de référence à soi, un dénominateur commun des effets du contact par le regard

Un ensemble de preuves expérimentales étaye l'hypothèse que les effets du contact par le regard sur la cognition humaine seraient liés à l'activation de processus de référence à soi. Tout d'abord une étude a récemment montré qu'échanger un contact par le regard avec quelqu'un – comparé à observer quelqu'un qui regarde vers le bas – augmente l'utilisation des pronoms à la première personne au cours de tâches linguistiques (J. O. Hietanen & Hietanen, 2017). Le recours plus fréquent à des pronoms faisant référence à soi – i.e. pronoms à la première personne : Je, Moi et Mon – témoigne directement de l'activation d'un mode de cognition centré sur le soi (pour revue, Vogeley et al., 2004).

Par ailleurs, comme évoqué précédemment, la perception d'un regard direct peut moduler les activités de différentes régions du « cerveau social », classiquement activées durant les tâches de cognition sociale telles que la perception de visages (Haxby, Hoffman, & Gobbini, 2000), la perception de mouvements biologiques du visage et du corps (Allison, Puce, & McCarthy, 2000), la perception d'actions humaines (Pelphrey & Morris, 2006) ou encore des tâches de théorie de l'esprit (Frith & Frith, 2006). Le contact par le regard serait initialement et automatiquement détecté par une voie sous-corticale qui modulerait l'activation de ce cerveau social, afin de traiter l'information sensorielle l'accompagnant (Senju & Johnson, 2009). La perception d'un regard direct active ainsi ensemble de régions corticales et sous-corticales du cerveau social incluant : le cortex préfrontal médial (mPFC), le gyrus temporal supérieur (STS), le gyrus cingulaire et l'amygdale (Adolphs, 2009; Nummenmaa & Calder, 2009; Senju &

Johnson, 2009). De manière intéressante on note que ce réseau partage de nombreuses régions avec le réseau du mode par défaut– qui serait le siège des processus de référence à soi. Nous reviendrons plus en détail sur ce réseau dans quatrième chapitre de cette thèse.

Un ensemble d'études récentes indique qu'encoder des stimuli en référence à soi agit comme une 'glue' associative pour la perception, la mémoire et la prise de décision (Sui & Humphreys, 2015). Des études ont ainsi montré – de manière plus ou moins directe – que ce mode de cognition centré sur le soi améliore les performances mnésiques (Symons & Johnson, 1997), les comportements prosociaux (Cikara, Jenkins, Dufour, & Saxe, 2014), la perception positive des objets (Leary, 2007), et la conscience de soi (Sui & Humphreys, 2015), ce qui est analogue aux effets du regard direct sur la cognition.

Ainsi, les effets du contact par le regard sur la mémoire, la perception d'autrui, les comportements prosociaux et la conscience de soi seraient médiés par l'activation de processus de référence à soi. En augmentant la pertinence d'une scène sociale pour le soi, le regard direct activerait des processus d'encodage accrus de l'information contextuelle disponible (Conty & Grèzes, 2012; pour revue, Csibra & Gergely, 2009), expliquant les effets de facilitation mnésique du regard direct. De plus, le soi est souvent caractérisé comme étant plus intense au niveau subjectif émotionnel, et les objets et événements associés au soi caractérisés comme émotionnellement plus colorés (Northoff et al., 2006) et positifs (Mezulis, Abramson, Hyde, & Hankin, 2004). Ces processus seraient activés et influenceraient l'évaluation d'autrui lors de la perception d'un regard direct, expliquant son influence sur la perception d'autrui. Par ailleurs, le fait d'être regardé par un congénère activerait des mécanismes automatiques de sélection du comportement (pro)social optimal, probablement afin de se préserver de conséquences sociales négatives pour le soi (Burnham & Hare, 2007; Nettle, Cronin, & Bateson, 2013), expliquant les effets prosociaux du contact par le regard. Enfin, en activant un mode de cognition orienté vers le soi, le regard direct pourrait améliorer les processus de conscience de soi, qu'ils soient des aspects publiques ou intéroceptifs du soi (J. O. Hietanen & Hietanen, 2017; Conty et al., 2016).

En conclusion, comme proposé par Conty et ses collaborateurs (2016), l'activation de processus de référence à soi par le regard direct est la seule hypothèse qui semble pouvoir, pour l'heure, rendre compte de l'ensemble des effets du contact par le regard, ainsi que de leur spécificité (voir Figure 12).

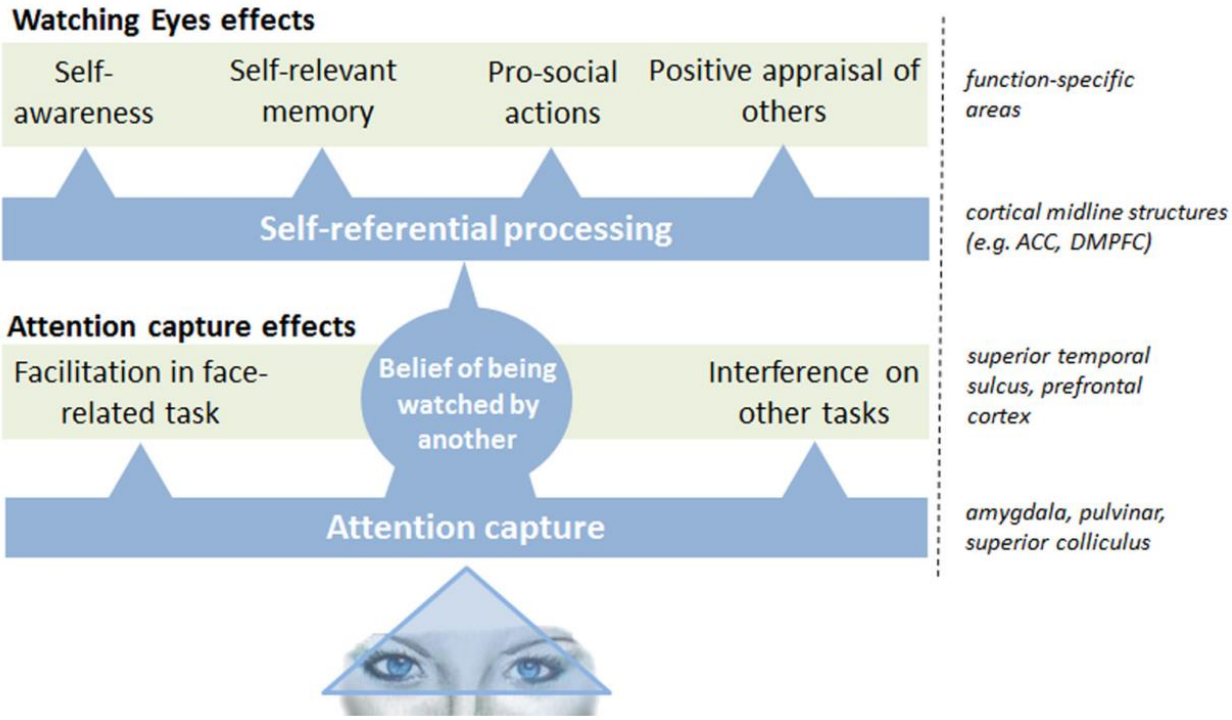


Figure 12. Le modèle de traitement du regard direct proposé par Conty, George et Hietanen (2016)

Le regard direct capture l'attention de la personne qui le perçoit, facilitant ainsi la perception du visage et interférant avec les performances cognitives à d'autres tâches concurrentes. Le regard direct active aussi automatiquement la croyance d'être regardé par quelqu'un d'autre (i.e. la croyance que l'attention d'autrui est orientée vers soi). Ce qui résulte en l'activation de processus de référence à soi, à l'origine d'effets secondaires sur la cognition : les effets du contact par le regard.

Source : (Conty et al., 2016)

4. Influences cognitives descendantes lors de la perception d'un regard direct : un effet de la croyance d'être observé ?

Comme nous avons déjà pu l'évoquer précédemment, la plupart des expériences réalisées sur le regard direct – et citées dans cette thèse – ont été réalisées en utilisant de simples photographies de regard – et non un contact réel avec un autre individu. Dans cette situation, on peut s'interroger sur les processus cognitifs à l'origine des effets du contact par le regard : les effets du contact par le regard sont-ils liés à des influences cognitives ascendantes – i.e. la perception des attributs physiques bas niveau du regard direct – ou sont-ils liés à des influences cognitives descendantes – i.e. la croyance que l'attention d'une autre personne est orienté sur soi ? En d'autres termes, comment expliquer qu'un regard direct sous la forme d'une photographie (voire sous la forme schématique; par exemple, Rigdon et al., 2009; pour revue,

Risko, Laidlaw, Freeth, Foulsham, & Kingstone, 2012) puisse engager des processus de référence à soi ?

La perception des stimuli sociaux – tel qu'un visage, un regard, un toucher – a souvent été considérée comme un processus purement ascendant par lequel les humains utilisent un signal social pour attribuer des opinions, des perceptions ou des attitudes à autrui (pour revue, Teufel, Fletcher, & Davis, 2010). Dans cette perspective, un flux d'informations unidirectionnel du stimulus vers les systèmes de mentalisation conditionnerait l'attribution d'états mentaux à autrui. Les processus de mentalisation opèreraient une analyse sensorielle complète, sans pour autant moduler en retour les processus perceptifs. Cependant quelques résultats expérimentaux récents remettent en question cette vision. Il est notamment suggéré que les traitements perceptifs bas niveau d'un stimulus social pourraient être modulés par des attributions d'états mentaux via des processus descendants.

Teufel et ses collaborateurs (2009) ont par exemple montré un effet de se croire observé sur les effets d'adaptation à la direction du regard. Les protocoles d'adaptation à la direction du regard ont été développés suite à la découverte, dans le sillon temporal supérieur (STS) de singes macaques, de cellules codant une direction de regard spécifique (Perrett, Hietanen, Oram, Benson, & Rolls, 1992). Dans ces protocoles, on observe une diminution de la réponse des neurones du STS répondant sélectivement à une direction du regard spécifique, après une exposition prolongée à cette direction de regard (Calder, Jenkins, Cassel, & Clifford, 2008; Jenkins, Beaver, & Calder, 2006). Cet effet est désigné par le terme effet d'adaptation. Au niveau comportemental, ce phénomène d'adaptation se manifeste par un biais de jugement de la direction du regard : un regard dévié à droite paraitra moins dévié sur la droite suite à la présentation répétée d'autres regards déviés sur la droite.

Lors d'une première phase – appelée phase d'adaptation – Teufel et ses collaborateurs (2009) ont exposé les participants à des vidéos d'un expérimentateur regardant toujours dans la même direction (à gauche ou à droite ; Figure 13a). Ils ont fait croire aux participants qu'il s'agissait d'une connexion vidéo en direct avec un individu se trouvant dans une pièce adjacente. Sur ces vidéos, l'expérimentateur portait une paire de lunettes jaune ou bleue. Les participants étaient amenés à croire que l'on pouvait voir à travers l'une des deux paires mais pas l'autre. Ainsi, une paire de lunettes signalait que l'expérimentateur pouvait les voir contrairement à l'autre. Dans une seconde phase – appelée phase test – les participants devaient juger la direction du regard d'un autre individu qui ne portait pas de lunettes. Les résultats ont montré un biais de jugement de la direction du regard durant la phase test (i.e. un effet

d'adaptation comportemental) plus important dans la condition où l'expérimentateur portait des lunettes permettant de voir durant la phase d'adaptation (Figure 13b). Ainsi, l'attribution d'un état mental « il/elle voit » à l'individu portant les lunettes – et la croyance d'être observé qui en découle – semble avoir modulé l'effet d'adaptation, suggérant que les processus de mentalisation influencent le traitement de bas niveau de la direction du regard.

Par ailleurs, Teufel et ses collaborateurs (2013) ont reproduit un protocole d'adaptation à la direction du regard identique excepté qu'ils ont informé les observateurs du fait qu'ils visionnaient des vidéos préenregistrées plutôt que de les convaincre qu'ils étaient regardés par une véritable personne en direct. Contrairement à l'expérience où les participants se croyaient en contact direct avec un individu (Teufel et al., 2009), il n'y a pas eu de modulation de l'effet d'adaptation par le contexte en phase d'adaptation (lunettes permettant de voir / lunettes ne permettant pas de voir ; Figure 13b). Les participants étant informés qu'ils n'étaient pas face à une personne en direct, aucun contexte n'a activé la croyance d'être observé dans cette seconde expérience.

Ces deux expériences sont une preuve expérimentale en faveur de l'idée que des traitements perceptifs peuvent être influencés par des processus de mentalisation. Par ailleurs, des résultats similaires ont été trouvés avec un protocole d'orientation attentionnelle par la direction de la tête (Teufel, Alexis, Clayton, & Davis, 2010). Pour manipuler l'attribution d'états mentaux par les participants, les auteurs ont appliqué la même procédure que Teufel et ses collaborateurs (2009) – c'est-à-dire conjuguer des vidéos supposées en direct, et un contraste entre des lunettes permettant de voir et des lunettes ne permettant pas de voir. On observe une diminution significative de la tendance à regarder dans la direction vers laquelle l'individu dans les vidéos tourne la tête lorsqu'il porte les lunettes ne permettant pas de voir, comparé aux lunettes permettant de voir. Les auteurs ont ainsi montré que la tendance automatique à regarder dans la direction vers laquelle une personne oriente son attention est modulée par l'attribution d'un état mental « il/elle voit », c'est-à-dire par des processus descendants de mentalisation.

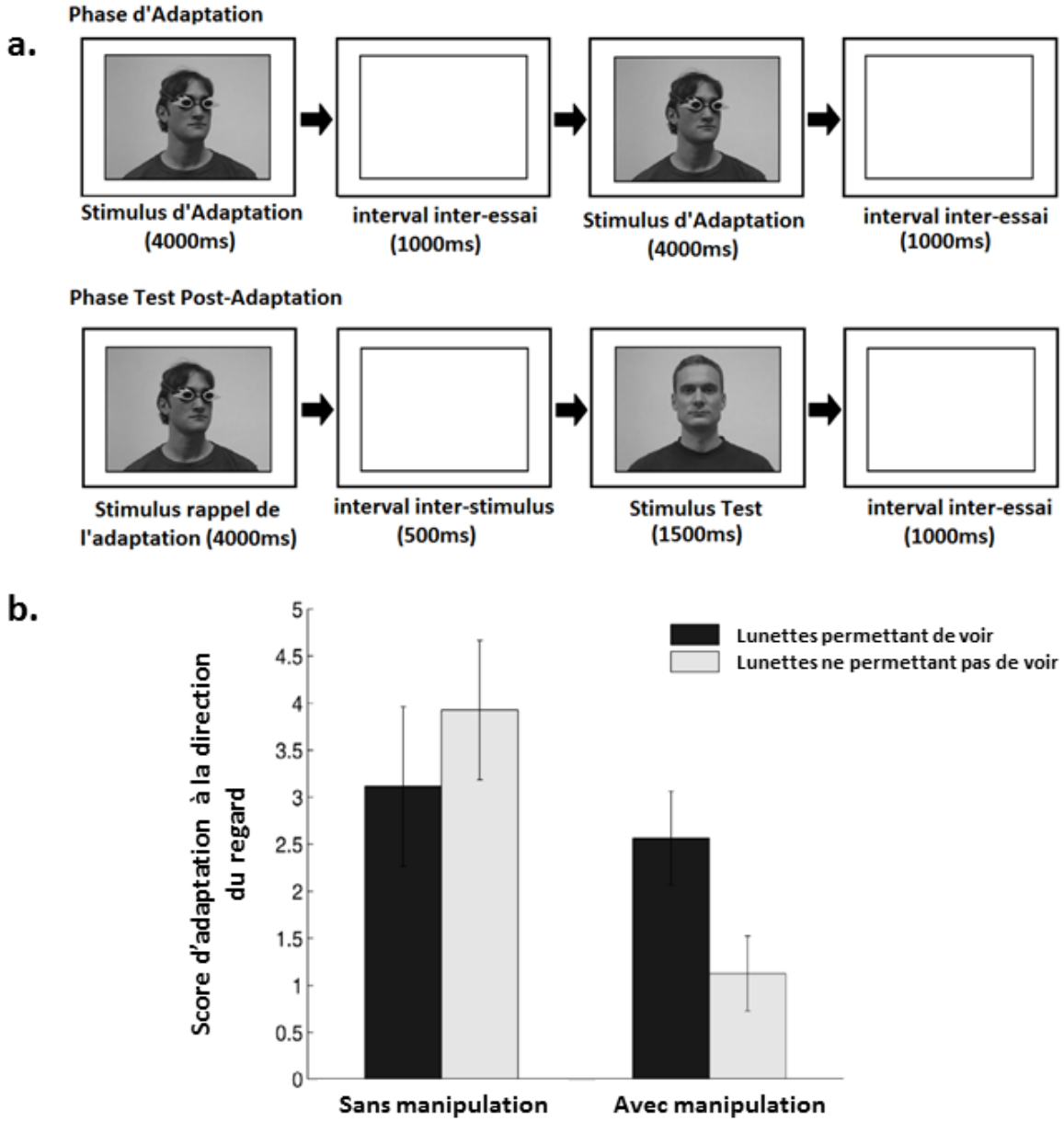


Figure 13. Modulation de l'effet d'adaptation à la direction du regard par la croyance d'être observé.

A. Procédure expérimentale employée par Teufel et ses collaborateurs (2009 ; 2013). L'expérience a consisté en une phase d'adaptation suivie d'une phase test post-adaptation. La phase d'adaptation a consisté en la présentation répétée d'une direction de regard spécifique (indiquée par la direction de la tête). Chaque essai de la phase test a consisté en la présentation d'un stimulus test regardant vers la gauche, droit devant lui, ou vers la droite, précédé d'un stimulus rappel de l'adaptation. Les participants devaient juger la direction du regard du stimulus test.

B. Effets d'adaptation mesurés par Teufel et ses collaborateurs (2009 ; 2013). Les résultats à gauches sont ceux d'un échantillon de participants qui a été adapté et testé avec des vidéos préenregistrées et présentées telles quelles (Teufel et al., 2013), et ceux de droite d'un échantillon de participants qui a été adapté et testé avec les mêmes vidéos mais en leur faisant croire à une interaction en direct avec une personne réelle (Teufel et al., 2009).

Source : (Teufel et al., 2013)

De tels résultats posent la question de la place des processus de mentalisation dans les effets du contact par le regard sur la cognition humaine. L'activation de processus de référence à soi par le regard direct pourraient être dépendante de l'attribution d'un état mental « il/elle voit » au regard direct – c'est à dire la croyance que quelqu'un porte sur attention sur soi. Cette hypothèse converge avec le résultat de Pönkänen et ses collaborateurs (2011) qui rapportent une amélioration de la conscience de soi publique suite à la perception d'un regard direct uniquement lorsque le regard est perçu lors d'un contact social en direct – par opposition à des vidéos préenregistrées (les participants étaient mis au courant qu'il s'agissait de vidéos préenregistrées). Mais alors, comment expliquer que de nombreuses études ont mis en évidence des effets de la perception d'une simple photographie de regard direct (par exemples, Bateson et al., 2006; Conty et al., 2006; Vuilleumier et al., 2005), et notamment sur la conscience corporelle (Baltazar et al., 2014) ? Cette question revient à s'interroger sur le degré d'enracinement des processus de la mentalisation (ici, le fait de penser être observé) dans un stimulus tel que le regard.

Les stimuli sociaux ont des propriétés de différents niveaux : un niveau perceptif que l'on peut considérer comme bas niveau – i.e. les propriétés physiques perceptives du stimulus – et un niveau plus élevé correspondant aux états mentaux associés à ces stimuli. Il y a une dépendance complexe entre ces différents niveaux. Typiquement, une personne avec des yeux ouverts peut voir tandis qu'une personne avec des yeux fermés ne peut pas voir. Les humains auraient ainsi une forte tendance à interpréter de tels stimuli – même présentés sur photographies – en termes d'états mentaux associés (Wykowska, Wiese, Prosser, & Müller, 2014). Cependant, assimiler des yeux ouverts ou fermés avec l'habilité ou l'inhabilité de voir signifie confondre l'état mental en lui-même et sa possible, mais pas nécessaire, manifestation externe (Teufel, Fletcher, et al., 2010). Les études montrant que, dans de simples tâches de discrimination de la direction du regard, le regard direct active automatiquement des régions cérébrales impliquées dans la mentalisation (Conty et al., 2007; Kampe et al., 2003; Schilbach et al., 2006; Bruno Wicker, Perrett, Baron-cohen, & Decety, 2002) – alors même que de tels processus ne sont a priori pas exigés par la tâche – sont en accord avec l'idée que le stimulus physique « regard direct » est intrinsèquement associé avec l'état mental « il/elle (me) voit ». Ainsi, en utilisant de tels stimuli il est impossible de déterminer si ce sont les différences perceptives entre les stimuli ou les différences en termes d'attribution d'états mentaux associés à ces stimuli qui sont responsables des effets observés.

En résumé, la perception sociale serait caractérisée par une relation bidirectionnelle et interactive entre les mécanismes neuronaux sous-tendant les traitements sensoriels basiques des informations sociales et ceux du système de la mentalisation (Teufel, Fletcher, et al., 2010). En conséquence, le traitement des stimuli sociaux ne pourrait pas être dissocié, à l'état naturel, de leurs représentations en termes d'états mentaux. La plupart des effets classiques du contact par le regard ont ainsi été découverts en manipulant de simples photographies (voir des schémas) de visages ou de regards. De tels stimuli véhiculeraient intrinsèquement les deux niveaux, propriétés physiques du stimulus et états mentaux associés.

Cette association étroite entre l'état mental « il/elle (me) voit » et le regard direct pourrait avoir été mise en place au cours de l'évolution de l'espèce humaine et suite à un apprentissage accru au cours du développement ontogénique individuel. Ainsi, ces processus de mentalisation automatiques[20] face à un regard direct pourraient activer des processus de référence à soi, même lorsqu'il s'agit d'une simple photographie de regard (Conty et al., 2016).

Par ailleurs, ces processus descendants de mentalisation expliquent aussi pourquoi on n'observe parfois pas d'effet du regard direct avec des photos (par exemple J. K. Hietanen et al., 2008; J. O. Hietanen & Hietanen, 2017; Pönkänen, Peltola, et al., 2011). L'association d'un regard direct à la croyance d'être observé pourrait être brisée expérimentalement : lorsque les participants sont confrontés à ces deux conditions expérimentales (en direct/photographie) au cours d'une même session expérimentale par exemple. Autrement dit, lorsqu'on oppose des images à une observation en direct par une personne réelle au sein d'un même protocole, il est possible que les images n'activent pas – ou activent beaucoup moins – de processus de mentalisation. En d'autres termes, dans ces expériences photos (J. K. Hietanen et al., 2008; J. O. Hietanen & Hietanen, 2017; Pönkänen, Peltola, et al., 2011), la croyance d'être observé par une photographie pourrait avoir été incidemment désamorcée par la comparaison avec une situation de contact social réelle.

Il est donc difficile de déterminer si ce sont les caractéristiques physiques du regard direct ou la croyance d'être regardé qui est responsable des effets du contact par le regard. Il est cependant possible de dépasser ce problème, et dénouer un éventuel rôle de la mentalisation des contributions des traitements perceptifs du regard direct, en gardant des stimuli physiquement similaires et en manipulant uniquement l'interprétation par l'observateur de ces

[20] Automatique signifie ici qui se réalise en l'absence de contrôle intentionnel.

stimuli en termes d'états mentaux. Cette démarche est au cœur de ma première étude de thèse (Hazem et al., 2017), qui sera présentée dans la partie expérimentale de cette thèse.

II. Multimodalité sensorielle du contact social : l'audition et le toucher

Les interactions de la vie quotidienne s'appuient sur de multiples modalités sensorielles – en plus de la modalité visuelle – incluant l'audition et le toucher. Ces modalités, peu étudiées constituent pourtant des canaux tout aussi importants pour la signalisation sociale (Adolphs, 2003; Akhtar & Gernsbacher, 2008; Morrison et al., 2010). Le regard direct ne constitue donc pas le seul signal social capable d'indiquer que l'attention d'autrui est orienté sur soi. Le contact social peut en effet s'établir aussi bien par un regard direct, qu'un toucher, ou en appelant son interlocuteur. Le contact social par les modalités sensorielles auditives et tactile partage-il les propriétés du regard direct – i.e. une capacité à activer des processus de référence à soi ? Généraliser les effets du contact par le regard sur la conscience de soi à d'autres modalités sensorielles étayerait solidement l'hypothèse du rôle du contact social dans l'émergence de la conscience de soi.

1. L'audition

Tout comme la modalité visuelle, la modalité auditive fournit des signaux sociaux saillants (Adolphs, 2003). Entendre son propre prénom en particulier, par sa signification personnelle intrinsèque, pourrait induire une conscience de soi améliorée (Ainley et al., 2013; Perrin et al., 2005). Cependant cet effet n'a jamais été formellement testé.

L'écoute de son propre prénom est capable de capturer automatiquement l'attention, et cela même en l'absence de perception consciente (Perrin et al., 2006; Pfister, Pohl, Kiesel, Kunde, & Cohen, 2012). Le célèbre effet « cocktail party » montre que les participants peuvent détecter leur propre prénom même lorsqu'il est incorporé dans un canal auditif ignoré (Moray, 1959; Wood & Cowan, 1995). De plus, la présentation auditive du propre prénom – comparé à d'autres stimuli contrôles auditifs – produit une P300 d'amplitude augmentée pendant des tâches de type « oddball » (Berlad & Pratt, 1995; Folmer & Yingling, 1997). On interprète classiquement une augmentation de l'amplitude de la P300 comme reflétant une augmentation des processus attentionnels engagés (pour revue, Polich, 2007).

Tout comme pour le regard direct, la sensibilité à l'écoute de son propre prénom apparait très tôt au cours du développement ontogénique. Le propre prénom est un indice construit

socialement, étant donné qu'il est donné par autrui. Cependant, il acquiert un sens très tôt par la répétition. Dès 4 à 5 mois d'âge, les enfants préfèrent entendre leur propre prénom plutôt que celui de quelqu'un d'autre (Mandel, Jusczyk, & Pisoni, 1995), et l'utilise comme indice social pour guider leur attention vers les événements et les objets du monde extérieur (Parise, Friederici, & Striano, 2010). Le « parler bébé » – i.e. le langage destiné à un bébé, qui se caractérise classiquement par un changement de voix et une exagération de la prononciation – d'une mère motive l'exploration oculaire de l'environnement chez les bébés de 6 mois, tout comme le contact par le regard le fait (Senju & Csibra, 2008).

La sensibilité précoce au propre prénom s'observe au niveau cérébral dans le cortex préfrontal dorsal gauche chez des enfants de 5 mois, en spectroscopie par proche infrarouge (Near-Infrared Spectroscopie ou NIRS; Grossmann, Parise, & Friederici, 2010). De manière intéressante, on observe lors de la présentation de visages avec un regard direct des activités dans des régions du cortex préfrontal dorsal gauche adjacentes à celles activées par l'écoute du propre prénom, chez le même groupe d'enfants. De plus, des analyses corrélationnelles révèlent que les enfants qui répondent de manière sensible au regard direct avec des activités dans une région préfrontale donnée montre une probabilité plus importante de répondre à l'écoute de leur propre prénom par des activités dans une région préfrontale adjacente. Ces résultats suggèrent que les réponses aux signaux sociaux communicatifs dans ces deux régions pourraient être liées fonctionnellement, et peut-être même un précurseur développemental important d'une intégration, à un âge plus avancé, des signaux communicatifs dirigés vers le soi sous une forme plus abstraite et indépendante de la modalité sensorielle. En effet, chez l'adulte, l'écoute de son propre prénom et la vision d'un visage affichant un regard direct recrutent des régions préfrontales communes (Kampe et al., 2003). Ces régions sont localisées dans les régions préfrontales médiales droites et dans le pôle temporal gauche, et sont impliquées dans l'attribution d'états mentaux à autrui[21] (Frith & Frith, 2006). De plus, on observe un recrutement de ces régions bien que les participants ont reçu pour consigne de presser un bouton lorsqu'ils détectent un visage avec un regard clos et non ceux avec des regard direct, ou un nom de famille et non leur propre prénom (Kampe et al., 2003). Les processus de mentalisation engagés par l'écoute de son prénom, tout comme pour le regard direct, pourraient donc être activés de

[21] Par ailleurs, on note que les participants dans l'expérience de Kampe et ses collaborateurs (2003) rapportent lors d'un debriefing à la suite de l'expérience s'être sentis observés face aux regards directs, et avoir eu l'impression d'être appelé par quelqu'un dans un environnement bruyant comme un pub lorsqu'ils ont entendu leur propre prénom. Les auteurs notent d'ailleurs que plusieurs participants ont tenté de se retourner lorsque leur prénom a été appelé.

manière automatique – i.e. en l'absence d'intentionnalité ou d'attention volontairement portée à ces stimuli.

Par ailleurs, on remarque que l'écoute de son prénom, tout comme pour la perception d'un regard direct, active des régions cérébrales appartenant au réseau du mode par défaut, un réseau supposé être le siège des processus de référence à soi (Northoff et al., 2006). Le message initialement communiqué par ces deux signaux sociaux – « mon attention est orientée sur toi » ferait intrinsèquement référence à soi de par la nature de ce message (Kampe et al., 2003). De plus, on observe que les patterns d'activités BOLD associés à l'écoute du propre prénom et à l'écoute du prénom de la personne la plus signifiante dans sa vie (pour 4 participants leur mère, pour 7 participants leur meilleur(e) ami(e), pour 7 participants leur compagnon, pour 3 participants leur époux(se), et pour 3 participants leur frère ou sœur) sont similaires[22] (Tacikowski et al., 2011). Ces résultats supportent l'idée que les mécanismes cérébraux activés par la perception du propre prénom seraient liés à son degré de référence à soi.

Ainsi bien que le regard direct et l'écoute de son propre prénom différent dans la modalité sensorielle par laquelle ils passent, et dans la plupart de leur caractéristiques sensorielles bas niveau, ils induisent des effets attentionnels similaires, et activent chez l'adulte des régions cérébrales communes, liées à des processus de mentalisation. Cela renforce l'idée que l'écoute du propre prénom comme la vision d'un regard direct pourraient activer des processus de référence à soi via des influences cognitives descendantes de mentalisation.

2. Le toucher

« Touch is ten times stronger than verbal or emotional contact, and it affects damned near everything we do. No other sense can arouse you like touch… We forget that touch is not only basic to our species, but the key to it. » (Field, 2001, p. 57; cité par Gallace & Spence, 2010).

Le toucher est le premier de nos sens à se développer, et notre premier mode de contact avec le monde (pour revue, Gallace & Spence, 2010). La peau représente ainsi notre plus ancien et plus large organe sensoriel. Le contact social physique joue un rôle majeur dans la communication (Hertenstein, Verkamp, Kerestes, & Holmes, 2006), dans notre bien être émotionnel (Coan, Schaefer, & Davidson, 2006; Ditzen et al., 2007) et fournit probablement

[22] On observe l'activation du même réseau bilatéral fronto-temporal et limbique pour les deux types de stimuli, avec une différence uniquement au niveau du gyrus frontal inférieur droit qui s'active spécifiquement pour le propre prénom (Tacikowski et al., 2011). De manière consistante, l'activation du gyrus frontal inférieur droit serait effectivement liée au traitement de stimuli liés aux soi – comme une image de son visage ou l'écoute de sa propre voix - indépendamment de la modalité sensorielle (Kaplan, Aziz-Zadeh, Uddin, & Iacoboni, 2008).

une contribution clé dans la formation d'un concept de soi incarné (McGlone, Wessberg, & Olausson, 2014).

De manière intéressante, le contact social par le toucher induit des effets cognitifs et comportementaux similaires à ceux induit par le contact par le regard. Le toucher social favorise les comportements prosociaux de manière robuste au travers des études. Il s'agit du célèbre « effet Midas » : être toucher par un autre individu – qu'il nous soit familier ou non – active une variété de comportements prosociaux. On observe ainsi, suite à un toucher social : une augmentation des pourboires d'une serveuse (Crusco & Wetzel, 1984), une amélioration du nombre de ventes effectuées par un vendeur (Hornik, 2010), la restitution d'argent oublié dans une cabine téléphonique (Kleinke, 1977), le don d'une cigarette (Joule & Guéguen, 2007), du volontariat pour une œuvre de charité (M. Goldman, Kiyohara, & Pfannensteil, 1985) ou la signature d'une pétition (Willis & Hamm, 1980). Le toucher social module aussi la perception d'autrui en induisant des évaluations plus positives. On observe par exemple qu'un toucher sur la main lorsque des étudiants viennent rendre un livre à la bibliothèque, améliore leur évaluation de la bibliothèque (Fisher, Rytting, & Heslin, 1976), ou qu'un toucher réalisé par un vendeur de voiture améliore notre évaluation du vendeur (Erceau & Guéguen, 2007). De manière intéressante, ces effets ont lieu bien que la plupart du temps les participants ne se souviennent pas avoir été touchés. Enfin, une expérience a mis en évidence en utilisant une échelle de Likert, une amélioration de la conscience de soi publique suite à un toucher social (Wilhelm, Kochar, Roth, & Gross, 2001).

Tout comme pour le regard direct, la sensibilité au toucher social apparait très tôt au cours du développement ontogénique. C'est le premier de nos sens à émerger in utéro et le plus fortement développé à la naissance. C'est une des formes les plus fondamentale et précoce de communication entre parents et enfants (Gallace & Spence, 2010). Les déprivations tactiles précoces affectent le développement socio-cognitif avec des effets à long terme, même dans le cas de soins normaux par la suite (A. B. W. Fries, Ziegler, Kurian, Jacoris, & Pollak, 2005). D'un autre côté, seulement quelques minutes additionnelles de stimulations tactiles par jours montre un ensemble d'effets développementaux positifs (pour revue, Ardiel & Rankin, 2010).

Un type spécifique de toucher humain est connu pour activer une classe particulière de fibre nerveuse afférentes : les « C-tactile afferents (CTs) ». Il s'agit de fibres non-myélinisées et mechano-sensibles qui innervent les régions poilues de la peau humaine (comme par exemple les avant-bras ou les jambes), et représentent la majorité des fibres tactiles afférentes chez les primates. Les CTs ont été décrites comme représentant la voie sensorielle du toucher social

(Morrison et al., 2010), étant donné qu'elles répondent uniquement aux stimulations tactiles qui présentent les caractéristiques d'une caresse humaine : un toucher doux et lent sur la peau. Elles s'opposent ainsi aux fibres afférentes myélinisées tactiles A et B qui sous-tendent les touchers discriminatifs[23] (Björnsdotter, Morrison, & Olausson, 2010). Le sens du toucher se diviserait ainsi en deux voies neuronales : une voie pour la discrimination tactile, et une voie socio-affective (voir Figure 14). La voie socio-affective encoderait la valence positive et la pertinence pour le soi des touchers sociaux de type caresse[24] (Essick et al., 2010; Liljencrantz & Olausson, 2014; Morrison et al., 2011).

[23] Les touchers discriminatifs sont les sensations tactiles – par exemple la pression, les vibrations, la texture, le mouvement – permettant de discriminer et identifier des stimuli externes en encodant leurs propriétés spatiales et temporelles. La voie neuronale véhiculant ces informations se caractérise par une vitesse de conduction importante, permettant de discriminer rapidement ces stimuli afin d'ouvrir des perceptives d'action rapides sur notre environnement.

[24] Ce type de toucher lent et doux – qui correspond pour nous désormais à une caresse – a pu être préservé par l'évolution car il serait lié aux rituels d'allo-toilettage des primates(pour une revue voir Dunbar, 2010). Les primates passent en effet une grande partie de leur temps à toiletter – enlever les poux, brindilles et autres saletés du pelage – des membres de leur groupe. Cette pratique ne serait pas liée qu'à des soucis d'hygiène. La quantité de temps passée à réaliser ces comportements s'expliquerait par le lien social et la réduction de la tension au sein du groupe qu'apporterait ce type de rituels.

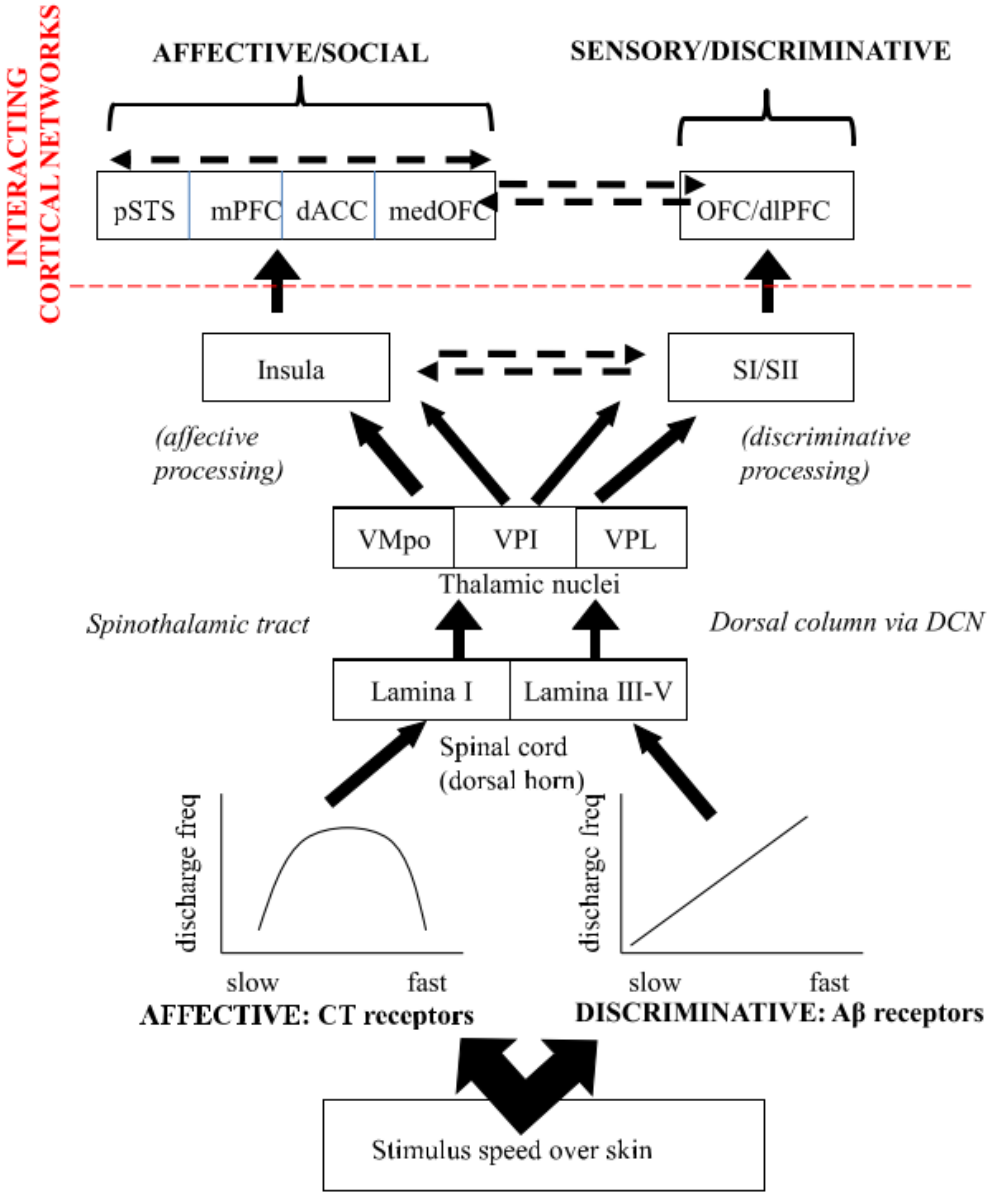


Figure 14. Les deux voies du toucher : socio-affective et discriminative.

Les récepteurs des CTs répondent à une courbe en forme de U inversé telle que le stimulus adéquat pour les activer correspond à un toucher affiliatif ou affectif. En revanche, la fréquence des décharges neuronales des voies afférentes A et B augmentent linéairement avec la vitesse du toucher – répondant ainsi à des propriétés physiques du stimulus. Au sein du cortex, les connexions réciproques entre l'insula postérieur, l'insula moyen, et le cortex somatosensoriel secondaire peuvent permettre la modulation mutuelle des traitements affectifs et sensoriels. Les projections ascendantes à partir de l'insula incluent le réseau du cerveau social, alors que celles à partir de SI/SII n'incluent que les régions générales OFC et dlPFC. Les lignes en pointillés indiquent les voies présumées. VMpo : Noyau postérieur ventromédial ; VPI : noyau inférieur ventropostérieur ; OFC : cortex orbitofrontal ; dlPFC : cortex préfrontal dorsolatéral ; SI/SII : cortex somatosensoriels primaire et secondaire.

Source : (McGlone et al., 2014)

La peau représente une frontière naturelle entre notre environnement extérieur et soi. Elle occupe ainsi une position unique pour recevoir à la fois des signaux corporels internes (par exemple la chaleur émanant de notre corps), mais aussi externes (par exemple un toucher social; Serino & Haggard, 2010). En codant spécifiquement les informations ayant une pertinence socio-affective, la voie neuronale afférente CT filtrerait les stimuli pertinents à travers « le bruit » du flux d'informations tactiles véhiculées par les différents types de récepteurs (mécano-sensibles, thermosensibles, nocicepteurs...; Björnsdotter et al., 2010). Ces informations seraient transmises à l'insula afin d'intégrer les signaux corporels – liés à des stimulations internes et/ou externes – ayant une valeur socio-affective. De par le rôle de l'insula dans les processus intéroceptifs, comme nous avons pu le voir dans le second chapitre, le contact social par le toucher pourrait influencer nos représentations subjectives corporelles. Durant les protocoles d'illusion de la fausse main, on observe ainsi qu'un toucher réalisé à une vitesse optimale pour activer les CTs (3cm/s), comparé à des touchers plus rapides ou plus lents, augmente le drift proprioceptif – c'est-à-dire le sentiment subjectif d'incarnation de la fausse main (Crucianelli, Metcalf, Fotopoulou, & Jenkinson, 2013; Van Stralen et al., 2014). Un toucher sur une région non glabre – et donc présentant des CTs – comparé à une région glabre du corps, améliore aussi l'effet d'illusion de la fausse main (Van Stralen et al., 2014). Ces données suggèrent que la voie neuronale CT codant spécifiquement les touchers socio-affectifs pertinents joue un rôle dans la modulation de nos représentations corporelles.

Cependant les processus ascendants de la voie neuronale afférente CTs ne peuvent expliquer à eux seuls l'ensemble des effets du contact social tactile. D'une part une grande partie des études citées précédemment n'ont pas été réalisées avec un toucher à même d'activer cette voie neuronale. D'autres part les effets du toucher social observés au cours de ces expériences est modulé par l'identité, le genre et l'âge de la personne touchée et de la personne touchant (pour revue, Gallace & Spence, 2010; Morrison et al., 2010), très probablement par des influences cognitives descendantes. Dans la vie quotidienne, l'activation de processus de mentalisation suite à la perception d'un signal social orienté vers soi est essentielle afin de distinguer par exemple un toucher lié à quelqu'un qui nous est rentré dedans accidentellement, de quelqu'un qui cherche à communiquer avec nous, et de réagir ainsi de manière adaptée à la situation. Les processus de mentalisation nous permettent d'attribuer un état mental « son attention est orientée vers moi » ou « il veut communiquer » à cet individu, qui pourrait activer des processus de référence à soi. On observe par exemple que la fréquence des échanges tactiles entre une mère et son enfant de 5 ans, prédit l'activité dans des régions cérébrales du réseau du mode par

défaut impliquées dans les processus de mentalisation – le sulcus temporal supérieur postérieur droit (rSTS) et la jonction pariéto-temporale (TPJ) – lors d'enregistrement IRMf au repos (Brauer, Xiao, Poulain, Friederici, & Schirmer, 2016). De plus, les enfants ayant reçu le plus de toucher maternels, montrent une connectivité améliorée de ces régions avec le mPFC, une structure clé du réseau du mode par défaut, associée à des processus de références à soi (par exemple, Gusnard, Akbudak, Shulman, & Raichle, 2001; pour revue, Buckner et al., 2008).

En conclusion, on retrouve des effets cognitifs et comportementaux communs à ceux induit par un contact par le regard suite à un toucher social et à l'écoute de son prénom. Ceci suggère que le contact social par les modalités sensorielles auditive et tactile pourrait partager la propriété réflexive du contact par le regard, et activer des processus de référence à soi. En revanche, il est à noter qu'une grande partie des catégories d'effets induits par le contact par le regard, n'ont pas encore été testés sur les modalités sensorielles auditive et/ou tactile, et notamment l'effet d'amélioration de la conscience de soi. Pour cette raison, au cours de la seconde étude de la partie expérimentale de cette thèse, nous avons testé au cours de deux expériences distinctes l'effet d'entendre son prénom prononcé par quelqu'un d'autre, et l'effet d'être touché par quelqu'un d'autre sur la conscience corporelle.

Enfin, les études en neuroimagerie montrent des structures cérébrales communes au réseau impliqué dans le traitement des signaux sociaux – ou « cerveau social » – et le réseau qui seraient le siège des processus de référence à soi – ou réseau du mode par défaut (pour revues, Amft et al., 2015; Mars et al., 2012; Schilbach et al., 2008). Le contact social pourrait ainsi augmenter les processus liés au soi en modulant les activités de ce réseau. Cette problématique a motivé la troisième étude de la partie expérimentale de ma thèse. Elle aura pour objectif d'investiguer l'effet d'un contexte social et écologique de contact interpersonnel sur la dynamique des réseaux cérébraux impliqués dans la balance entre processus d'orientation de l'attention vers des signaux internes ou externes.

Enfin, les études développementales – réalisées sur le regard direct, le toucher social ou l'écoute de son prénom – pointent la sensibilité précoce à ces différents types de signaux de contact social et leur importance dans le développement de l'enfant. Ceci étaye notre hypothèse que les propriétés de références à soi du contact social pourraient jouer un rôle essentiel dans l'émergence d'une conscience de soi chez l'enfant.

Chapitre 4 : Cerveau au repos et conscience de soi

Comme nous avons pu le voir au cours des chapitres précédents, les processus de référence à soi – ou cognition orientée sur le soi[25] – seraient sous-tendus par le réseau cérébral dit du « mode par défaut ». Nous aborderons plus en détail au cours de ce chapitre les fonctions cognitives et les régions cérébrales associées à ce réseau. Nous nous intéresserons notamment aux interactions entre le réseau du mode par défaut et deux autres réseaux cérébraux fonctionnels, impliqués eux aussi dans la balance entre processus d'orientation de l'attention vers des signaux internes ou externes.

I. Les réseaux de repos

Au niveau cérébral, la conscience – et notamment la conscience de soi – serait un phénomène complexe émergeant de l'interaction entre plusieurs régions cérébrales interconnectées sous la forme de réseaux (voir par exemple, Vanhaudenhuyse et al., 2011). Ces réseaux cérébraux se caractérisent par une activité hautement coordonnée entre des régions cérébrales distantes. Les études ayant popularisé ces réseaux ont été réalisées lors d'enregistrements aux repos – c'est-à-dire que les activités cérébrales des participants ont été enregistrées en l'absence de tâche à réaliser – ainsi ces réseaux ont été appelés « réseaux de repos ». On dénombre pour l'heure au moins sept réseaux de repos (Raichle, 2011): le réseau du mode par défaut, le réseau central exécutif, le réseau de la saillance, le réseau visuel, le réseau sensori-moteur, le réseau attentionnel dorsal et le réseau auditif (voir Figure 15). Dans cette thèse, nous nous intéresserons tout particulièrement à trois d'entre eux, pour leur implication dans les phénomènes d'orientation de l'attention vers des signaux internes ou externes, et donc potentiellement pour leur lien avec le phénomène de conscience de soi : le réseau de la saillance, le réseau du mode par défaut et le réseau centrale exécutif.

[25] Il est à noter que l'on retrouvera parfois les termes de processus de référence à soi, de cognition orientée sur le soi, ou encore de cognition dirigée vers l'intérieur, pour désigner les processus associés au réseau du mode par défaut. La limite conceptuelle dans la littérature entre ces différentes terminologies n'est pas claire. Au cours de cette thèse nous utiliserons donc ces termes en rapport avec les auteurs cités.

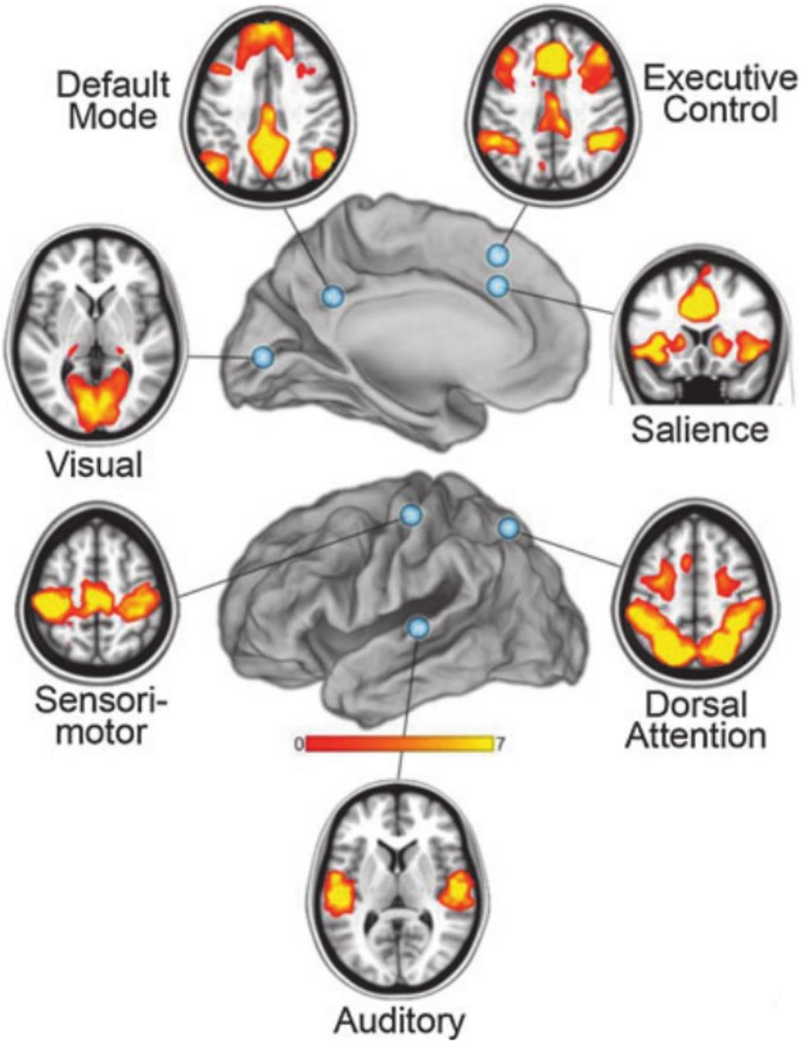


Figure 15. Les réseaux de repos

Patterns de spatiaux de sept réseaux de repos extraits par l'analyse en IRMf des fluctuations au repos des activités BOLD d'un unique participant. BOLD : blood oxygen level dependent ; IRMf : imagerie par résonnance magnétique fonctionnelle.

Source : (Raichle, 2011)

Les réseaux de repos ont été mis en évidence tout d'abord en tomographie par émission de positons (TEP), en contrastant des tâches passives et des tâches actives (Mazoyer et al., 2001; Raichle et al., 2001; Shulman et al., 1997), et par la suite par des analyses de connectivité fonctionnelle lorsque les participants sont au repos, à l'aide de l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf; Biswal, Yetkin, Haughton, & Hyde, 1995; De Luca, Beckmann, De Stefano, Matthews, & Smith, 2006; Eryilmaz, Van De Ville, Schwartz, & Vuilleumier, 2011), la magnétoencéphalographie (MEG; Brookes et al., 2011; de Pasquale et

al., 2010) et de l'électroencéphalographie (EEG; Sockeel, Schwartz, Pélégrini-Issac, & Benali, 2016). En combinant l'IRMf et l'imagerie par tenseur de diffusion (DTI), van den Heuvel et ses collaborateurs (2009) ont montré que cette connectivité fonctionnelle serait sous-tendue par une connectivité anatomique, à travers des faisceaux de matière blanche interconnectant les régions cérébrales constituant ces réseaux[26].

1. Le réseau du mode par défaut et son lien avec la conscience de soi

Le réseau du mode par défaut ou « Default Mode Network » (DMN) constitue un des réseaux de repos les plus célèbres. Ce réseau à particulièrement attiré l'attention des neuroscientifiques, une fois découvert que la connectivité fonctionnelle entre les régions le constituant était plus importante au repos que lors de tâches actives (du moins de tâches ne faisant pas appel au soi; Andrews-Hanna, Reidler, Huang, & Buckner, 2010; M. D. Fox et al., 2005; Raichle et al., 2001; Shulman et al., 1997)). C'est de ce constat que ce réseau a hérité du nom de « mode par défaut » (Raichle et al., 2001). Il a aussi été mis en évidence que plus la tâche à réaliser était difficile – et donc plus elle nécessitait une allocation des ressources attentionnelles sur des stimuli externes, plus on observait une réduction de la connectivité au sein de ce réseau (McKiernan, Kaufman, Kucera-Thompson, & Binder, 2003).

Par ailleurs, de nombreuses études ont montré que le DMN – ou tout du moins une partie du DMN[27] – était plus actif lors de tâche impliquant des processus de référence à soi[28] : par exemple, lors de la perception de stimuli liés au soi comparée à la perception de stimuli non liés au soi (Qin & Northoff, 2011); lors de tâches de jugements d'adjectifs de traits de personnalité nous correspondant versus correspondant à d'autres (Kelley et al., 2002) ; lors de tâches d'introspection où l'on donne aux participants la consigne explicite de penser à eux-mêmes (D'Argembeau et al., 2005); ou encore lors de tâches faisant appel à des souvenirs autobiographiques, de la programmation de tâches futures, de la mémoire prospective, ou du

[26] Ils ont identifié des faisceaux de matière blanche dans au moins huit des neufs réseaux de repos identifiés à l'heure actuelle dont : le réseau du mode par défaut, le réseau de la saillance, les réseaux moteurs et visuels, et deux réseaux frontaux-pariétaux latéralisés.

[27] Il ne s'agit pas toujours des mêmes régions selon les tâches. Par ailleurs il est à noter que l'on observe aussi lors de tâches de référence à soi des activités dans des régions n'appartenant pas au DMN - comme par exemple dans l'insula, ou des régions sous-corticales comme les colliculi ou la substance grise périaqueducale (PAG; pour une revue voir Northoff et al., 2006).

[28] On définit les processus de références à soi comme les processus concernant des stimuli dont on fait l'expérience comme étant fortement liés à notre personne, qu'ils soient intéroceptifs ou extéroceptifs, et quelle que soit la modalité sensorielle par laquelle ils sont perçus (Northoff et al., 2006). Ce qui unifie alors ces stimuli est l'expérience subjective, ou phénoménale, que l'on a qu'ils sont liés au soi (par exemple : une photo de notre maison, l'écoute de notre prénom, l'odeur des madeleines que notre mère nous faisait étant petit(e), …).

raisonnement de type théorie de l'esprit (Spreng & Grady, 2010; pour revue, Buckner & Carroll, 2007).

La fonction de ce réseau a ainsi été assimilée à des processus d'orientation de l'attention sur des signaux internes – à contrario de stimuli externes – c'est-à-dire sur le soi (Davey, Pujol, & Harrison, 2016; Spreng & Grady, 2010; Vanhaudenhuyse et al., 2011; pour revues, Knyazev, 2013; Menon & Uddin, 2010; Northoff et al., 2006). La connectivité importante au repos de ce réseau est alors interprétée comme reflétant une attention orientée sur le soi lorsque nous sommes au repos ou dans une situation d'ennui – i.e. dans les situations où nos ressources attentionnelles sont peu mobilisées. Notre cognition s'établirait ainsi spontanément sur un mode intrinsèquement « égocentré ». Durant l'éveil, au repos, le cerveau serait constamment dans un état d'exploration interne via le réseau du mode par défaut.

2. Les mesures des contenus de pensée et de la conscience de soi dans les états de repos

Les découvertes liées aux états de repos ont donné lieu au développement de nouvelles méthodes pour étudier cette cognition spontanée ou « flux de conscience » observés lors des états de repos (James, 1890; cité par Buckner, Andrews-Hanna, & Schacter, 2008) – que l'on retrouve aussi sous les noms de « mind-wandering », « stimulus-independent thoughts», « task-unrelated thoughts » ou pensées non-orientées vers un but. Pour générer des pensées spontanées, on distingue deux variantes de protocole (pour revues, Fox et al., 2015; Gruberger, Ben-Simon, Levkovitz, Zangen, & Hendler, 2011). La première est de ne pas donner de tâche à exécuter au participant, et de tout simplement le laisser penser librement à ce qu'il désire durant un certain laps de temps (Vanhaudenhuyse et al., 2011). L'autre méthode est de mettre le participant dans une situation d'ennui, en lui donnant par exemple une tâche répétitive et simple à réaliser – c'est-à-dire mobilisant peu de ressources attentionnelles – afin d'induire des pensées spontanées non liées à la tâche en cours (Allen et al., 2013; Baird, Smallwood, Lutz, & Schooler, 2014; Christoff, Gordon, Smallwood, Smith, & Schooler, 2009; pour revue, Schooler et al., 2011).

Il existe ensuite différentes manières plus ou moins directes d'obtenir une mesure du contenu des pensées spontanées du participant. Dans le cas des mesures « on-line », on demande au participant d'indiquer le contenu de ses pensées sur différentes échelles lorsqu'apparait une sonde de pensée – prenant le plus souvent la forme d'un stimulus visuel et/ou sonore (par exemple, Christoff et al., 2009; Vanhaudenhuyse et al., 2011). De manière

moins fréquente, on peut aussi demander au participant d'indiquer lui-même les moments où il a des pensées spontanées en pressant une touche (Bastian & Sackur, 2013; Braboszcz & Delorme, 2011). On peut aussi utiliser des indices indirects associés à la présence de pensées spontanées, par exemple : l'augmentation pendant les tâches de go/no-go des temps de réponse, du nombre d'erreur ou une diminution de la consistance de phase du signal cérébral en réponse à des stimuli perceptifs en MEG ou en EEG (Baird et al., 2014).

Une étude réalisé sur 5000 personnes, âgés de 18 à 88 ans, et provenant de 83 pays différents révèle que ces pensées spontanées occupent près de la moitié du temps passé à penser dans la vie de tous les jours (Killingsworth & Gilbert, 2010). Mais quel rôle fonctionnel peuvent-elles bien jouer ? Près de la moitié des pensées spontanées seraient orientées sur le futur, et serviraient à planifier et anticiper les buts à long-terme pertinents pour le soi (Baird, Smallwood, & Schooler, 2011), ce qui expliquerait pourquoi on observe régulièrement des activités du DMN – et notamment du cortex préfrontal médian (mPFC), du lobe temporal médian (MTL) et du cortex cingulaire postérieur (PCC) – pendant les pensées spontanées (pour revue, Smallwood, Brown, Baird, & Schooler, 2012). Ainsi, durant les périodes où l'environnement extérieur ne surcharge pas nos ressources attentionnelles, cette cognition spontanée nous permettrait de nous extraire de notre environnement immédiat pour anticiper le futur.

3. Régions cérébrales impliquées dans le DMN

Les régions associées aux DMN peuvent varier un peu d'une étude à l'autre[29]. Les régions que l'on retrouve le plus classiquement dans la littérature sont les cortex préfrontaux médian, ventral et dorsal (vmPFC et dmPFC ; incluant les régions de Brodmann (BA) 24/32ac, 10m/10r/10p, 9), les cortex cingulaires postérieur et rétrosplenial (PCC/Rsp ; BA 23/31, 29/30), le précuneus (BA 7m), le cortex temporal latéral (LTC ; BA 21), et les régions pariétales inférieures bilatérales autour de la jonction temporo-pariétal (TPJ ; BA 39, 40). Au-delà de ces nœuds principaux, d'autres zones sont régulièrement associées au DMN telles que la formation hippocampique incluant les cortex entorhinal et parahippocampique, le lobe temporal médian, et des régions le long du cortex temporal latéral s'étendant jusqu'au pôle temporal.

[29] Il est peu surprenant que l'on ne retrouve pas exactement les mêmes régions d'une étude à l'autre car ces études n'utilisent pas toujours les mêmes paradigmes pour caractériser le DMN, ni les mêmes méthodes mathématiques pour les analyses de connectivité fonctionnelle: analyses de connectivité guidées par des hypothèses (comme par exemple les techniques de type seed-based, avec différentes régions sources ou seed utilisées selon les études), ou bien analyses de connectivité basées sur les données (comme par exemple celles basées sur des techniques de décomposition du signal en composantes indépendantes).

Plutôt que comme une structure unitaire, le DMN serait à entrevoir comme un ensemble de sous-réseaux interconnectés qui convergent sur des nœuds clés – ou « hubs » (pour revue, Buckner, Andrews-Hanna, & Schacter, 2008). Le lobe temporal médian fournirait des informations mnésiques liées à nos expériences passées (des « priors » en anglais). Le cortex préfrontal médian faciliterait l'utilisation flexible de ces informations mnésiques dans la construction de simulations mentales pertinentes pour le soi – pour par exemple planifier le futur, naviguer dans les interactions sociales, et maximiser l'utilité des moments quand nous ne sommes pas engagés avec le monde extérieur. Ces deux sous-systèmes convergeraient sur d'importants nœuds d'intégration, incluant notamment le PCC (voir Figure 16).

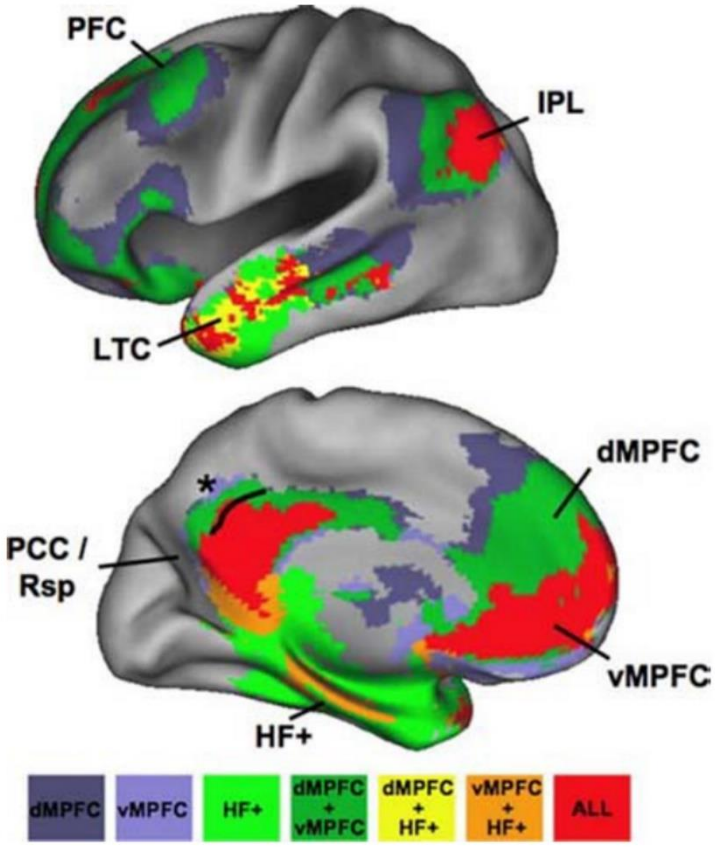


Figure 16. Nœuds clés et sous-systèmes au sein du DMN

Ces cartes spatiales ont été réalisées par des analyses de connectivité fonctionnelle en IRMf en utilisant trois régions sources différentes (dmPFC, vmPFC, ou la formation hippocampique incluant une portion du cortex hippocampal: HF+) sur 40 participants. Les cartes sont seuillées à r = .07. On remarque que le PCC/Rsp, IPL et vmPFC représente des nœuds anatomiques clés au sein du DMN auxquels toutes les autres régions sont connectées. Le dmPFC et le HF+ sont fortement corrélés à ces régions clés, en revanche ils ne sont pas connectés entre eux, indiquant qu'ils appartiennent à des sous-réseaux distincts.

Source : (Buckner et al., 2008)

Au sein du DMN, le PCC constituerait ainsi une structure cérébrale d'intérêt majeur. Une étude en IRMf a comparé les activités du DMN au repos avec celles durant une tâche impliquant des processus de référence à soi (Davey et al., 2016). Cette étude a montré en utilisant des méthodes de modélisation causale dynamique ou « dynamic causal modeling » (DCM), que dans le modèle optimal identifié par leur analyse, les processus de référence à soi étaient liés aux activités du PCC et modérés par le mPFC. De manière cohérente, une autre étude en DTI a montré l'existence de faisceaux de matière blanche entre le PCC et le mPFC (Greicius, Supekar, Menon, & Dougherty, 2009).

Le cortex préfrontal médian a régulièrement été associé à des processus de références à soi (par exemple Gusnard, Akbudak, Shulman, & Raichle, 2001; pour revue, Buckner et al., 2008). Le mPFC est l'une des régions cérébrales avec la plus importante activité métabolique au repos (Raichle et al., 2001). Il serait impliqué dans le soi narratif ou autobiographique (Gusnard et al., 2001). On peut distinguer au moins deux régions au sein du mPFC qui serviraient des fonctions différentes : une partie dorsale (dmPFC) et une partie ventrale (vmPFC). Le rôle spécifique à attribuer à ces sous-divisions du mPFC n'est pour l'heure pas clair dans la littérature. Il est suggéré que la partie dorsale pourrait répondre plus à autrui alors que la partie ventrale plus au soi (Denny, Kober, Wager, & Ochsner, 2012; Wagner, Haxby, & Heatherton, 2012). Pour d'autres neuroscientifiques, la différenciation entre ces deux sous-structures serait liée à la temporalité de la situation nécessitant des processus de référence à soi (Andrews-Hanna, Reidler, Sepulcre, Poulin, & Buckner, 2010). Au sein du DMN, un sous-système constitué du dmPFC, de TPJ, du cortex temporal latéral et du pôle temporal serait plus actif dans les situations de jugements de référence à soi à propos de situations présentes ou d'états-mentaux. Alors qu'un sous-système constitué du vmPFC, des lobes temporaux médians, du lobule pariétal inférieur et du cortex rétrosplenial serait plus actif lors de situations de jugements épisodique à propos de situations futures liées au soi. Pour d'autres encore, la distinction fonctionnelle entre ces deux sous-régions du mPFC serait liée aux demandes attentionnelles et affectives de la tâche impliquant des processus de référence à soi : le dmPFC serait engagé lors d'opérations cognitives complexes alors que le vmPFC serait associé à des processus émotionnels ou affectifs (Gusnard et al., 2001). Le soi est effectivement souvent caractérisé comme étant plus intense au niveau subjectif émotionnel, et les objets et événements associés au soi caractérisés comme émotionnellement plus colorés (Northoff et al., 2006).

Enfin, de manière consistante avec les théories du soi incarné, l'élaboration d'un sentiment subjectif du soi au sein du DMN serait lié à la supervision (« monitoring » en anglais) des états du corps. Un étude en MEG a récemment montré que la réponse cérébrale évoquée par les battements cardiaques, lorsque des participants sont au repos, covarie au sein du DMN avec la perception subjective de soi mesurée par des échelles (Babo-Rebelo, Richter, et al., 2016). Pour la sensation subjective en première personne d'être l'agent de ses pensées (le « Je »), cet effet a été observé dans le précuneus ventral. Pour la sensation subjective d'être le sujet de ses pensées (le « Moi »), cet effet a été observé dans le vmPFC. Ces résultats ont par ailleurs été répliqués lors de la reproduction de ce protocole en électroencéphalographie intracrânienne (iEEG) sur cinq patients épileptiques[30] (Babo-Rebelo, Wolpert, et al., 2016). Ainsi, même si les études mettent en évidence que la sensation subjective d'être soi serait sous-tendue par un ensemble de régions cérébrales – le DMN – traitant les stimuli de la manière la plus transmodale qu'il soit (Margulies et al., 2016), elle serait bien fondamentalement basée sur la supervision des signaux internes provenant du corps tels que les battements cardiaques.

4. Le réseau exécutif central

Les processus d'attention orientée sur des stimuli de l'environnement extérieur seraient quant à eux sous-tendu par le réseau exécutif central « Central Executif Network » (CEN), dont les principaux nœuds incluent le cortex préfrontal latéral dorsal (dlPFC) et le cortex postérieur pariétal (PPC; par exemple, Vanhaudenhuyse et al., 2011). Les rapports subjectifs de participants d'une conscience orientée vers l'extérieur ont montré une corrélation en IRMf avec des régions cérébrales associées à ce réseau : le lobule pariétal inférieur bilatéral et le dlPFC. Par ailleurs, on observe des activités des régions fronto-pariétales associées à ce réseau lors de tâches de perception de stimuli extéroceptifs demandant d'importantes ressources attentionnelles à travers les différentes modalités sensorielles – par exemple visuelle, auditive, somesthésique, ou olfactive – et lors de comportements dirigés vers un but (Cabeza & Nyberg, 2000; Corbetta & Shulman, 2002). Plus ces tâches mobilisent des ressources cognitives importantes, plus les activités au sein de ce réseau sont importantes.

Bien que les recherches des dernières années aient pu montrer des corrélations temporelles négatives entre le DMN et les réseaux liés à des tâches extéroceptives (M. D. Fox et al., 2005;

[30] Il est à noter que cette étude a aussi montré un effet de la sensation subjective d'être l'agent de ses pensées sur les activités au sein de l'insula antérieur droit (rAI). Cependant cette différence ne sort que lors d'analyse centrée sur une région d'intérêt (ROI) - et pas lors d'analyses sur tout le cerveau comme pour le vmPFC et le précuneus ventral. De plus, la taille d'effet est 3.6 fois inférieur pour les effets observés dans le rAI comparée aux effets observés dans le précuneus ventral, et 5 fois inférieur comparée aux effets observés dans le vmPFC.

Vanhaudenhuyse et al., 2011), de récentes études suggèrent que le DMN et les réseaux impliquant des processus extéroceptifs – notamment le CEN – pourrait ne pas avoir des activités complètement antagonistes (Christoff et al., 2009; Dixon, Fox, & Christoff, 2014; Utevsky, Smith, & Huettel, 2014). En fonction des ressources mobilisées, la cognition orientée vers l'intérieur et la cognition orientée vers l'extérieur seraient parfois en compétition, mais pourraient à d'autres moments coexister sans interférence (Dixon et al., 2014). La cognition tournée vers l'intérieur et la cognition tournée vers l'extérieur ne seraient ainsi pas antagonistes de manière inhérente. En particulier, ces deux types de cognition pourraient coexister avec des interférences minimales lors de processus involontaires étant donné que ces processus ne sont pas contraints par des ressources cognitives limitées. En revanche, plus le niveau d'intentionnalité nécessaire serait important, plus la compétition entre ces deux types de cognition serait importante, du fait de nos capacités limitées en traitement intentionnel. En accord avec ce point de vue, on observe lors des processus cognitifs volontaires – qu'ils impliquent une attention orientée vers l'extérieur ou vers l'intérieur – des activités au sein du cortex latéral préfrontal (voir Figure 17). A contrario, lors de processus nécessitant des niveaux d'intentionnalité moindre, on observe que la cognition orientée vers l'intérieur et la cognition orientée vers l'extérieur sont sous-tendues par des réseaux cérébraux largement distincts.

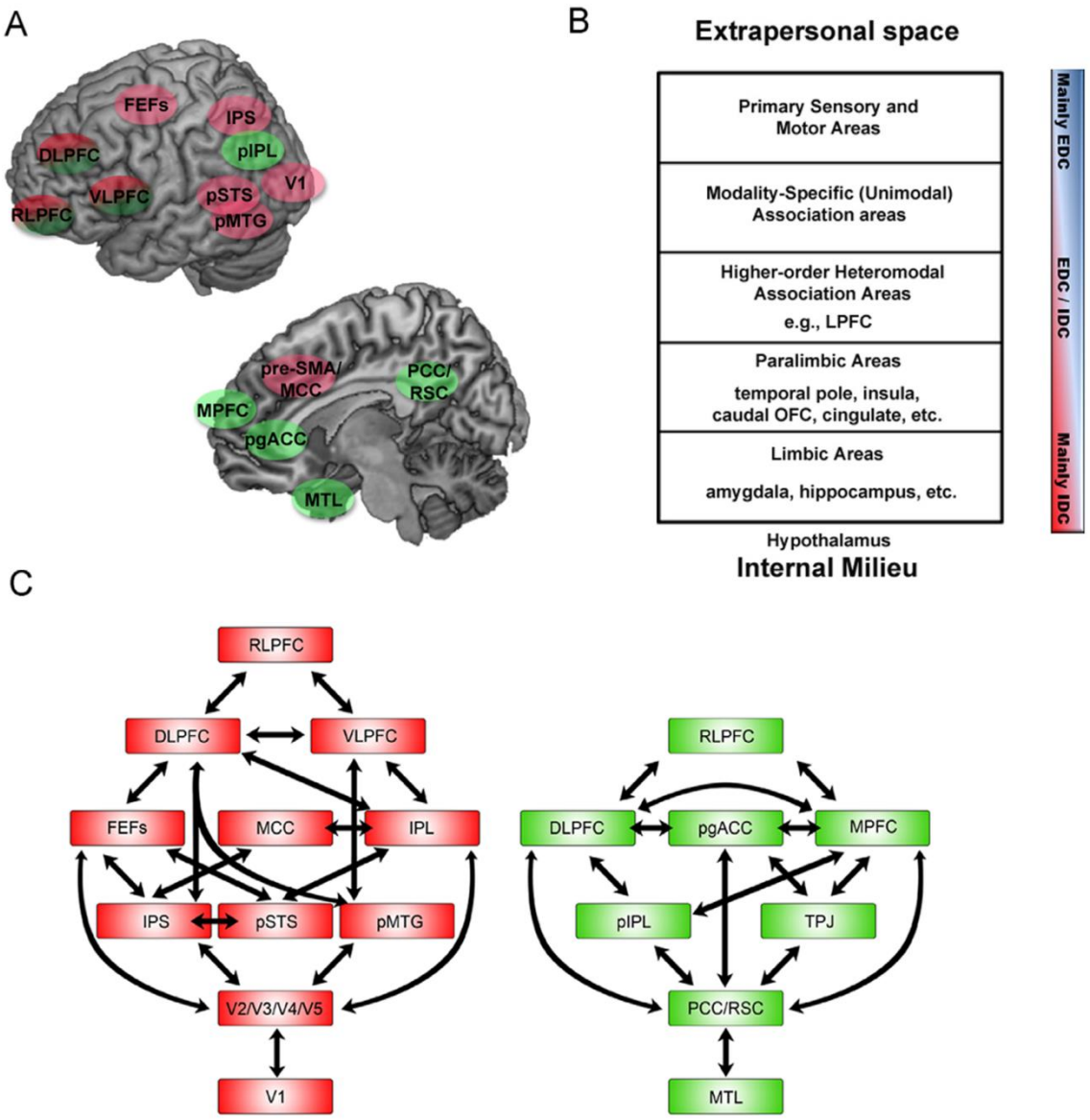


Figure 17. Illustration des voies neuronales de la cognition orientée vers l'intérieur et de la cognition orientée vers l'extérieur

A. Les régions cérébrales impliquées dans la cognition orientée vers l'extérieur (en rouge) et la cognition orientée vers l'intérieur (en vert). Les régions du lPFC sont en rouge et vert pour indiquer leur implication dans les deux types de cognition.

B. Ségrégation et convergence de la cognition orientée vers l'extérieur (EDC) et de la cognition orientée vers l'intérieur (IDC). Les traitements de ces deux types de cognitions débutent avec des structures neurales ségrégées et convergent ensuite sur des régions associatives hétéromodales (incluant le lPFC).

C. Model schématique de l'organisation de la cognition orientée vers l'extérieur (en rouge) et de la cognition orientée vers l'intérieur (en vert). IPS = sillon intrapariétal, pMTG = gyrus temporal moyen postérieur, pSTS = sillon temporal supérieur postérieur, IPL = lobule pariétal inférieur, MCC = cortex cingulaire moyen, FEFs = Frontal Eye Fields , DLPFC = cortex préfrontal dorsolatéral, VLPFC = cortex préfrontal ventrolatéral, RLPFC = cortex préfrontal rostrolatéral, MPFC = cortex préfrontal médian, MTL = lobe temporal médian, PCC/RSC = cortex cingulaire postérieur / cortex rétrosplenial, TPJ = jonction temporopariétale, pIPL = lobule pariétal inférieur postérieur, pgACC = cortex cingulaire antérieur prégénual.

Source : (Dixon et al., 2014)

Le précuneus serait par ailleurs une région qui montrerait de la connectivité fonctionnelle à la fois avec le DMN et le CEN (Leech, Kamourieh, Beckmann, & Sharp, 2011; Utevsky et al., 2014). Cette région, pourtant entrevue comme une des structures clés du DMN, montre une connectivité fonctionnelle améliorée avec un ensemble de régions fronto-pariétales dans l'hémisphère droit, associées au CEN, lors de la performance à différentes tâches actives (impliquant de la perception de stimuli extéroceptifs et de la prise de décision) comparées au repos en IRMf (Utevsky et al., 2014). En revanche, au repos, on observe une connectivité entre le précuneus et le DMN plus importante qu'au cours des tâches. Il est à noter que la magnitude de l'effet observé est plus importante pour le DMN, suggérant que le précuneus serait bien impliqué préférentiellement dans la cognition orientée vers l'intérieur. De plus, bien que le PCC – dans ses parties ventrale et dorsale – et le précuneus soient parfois confondus dans les études, ils ne représenteraient pas une région unitaire. Ces régions cérébrales montrent en effet des patterns de connectivité avec le reste du DMN différents (Leech et al., 2011). Lorsque la difficulté d'une tâche de mémoire de travail augmente, la connectivité fonctionnelle entre la partie ventrale du PCC et le DMN diminue, alors qu'en parallèle sa connectivité avec le CEN augmente. En revanche, la partie dorsale du PCC/précuneus montre un pattern de connectivité opposé. En définitif, la connectivité observée entre le PCC/précuneus et deux réseaux impliqués dans la cognition orientée vers l'intérieur et la cognition orientée vers l'extérieur respectivement, suggère que cette région serait impliquée dans l'intégration de ces deux types d'informations. Bien que la fonction du précuneus ne soit pour l'instant pas bien comprise, il est suggéré qu'il pourrait soutenir des processus du type imagerie visuo-spatiale, rappel en mémoire épisodique, prise de perspective en première personne, et agentivité (Cavanna & Trimble, 2006).

Pour illustrer le type de situations dans lesquelles la cognition orientée vers l'intérieur et la cognition orientée vers l'extérieur pourraient coexister, Dixon et ses collaborateurs (2014, p. 322) prennent très justement en exemple le contexte des interactions sociales : *"While engaged in a conversation, attention may be directed externally to the words being spoken by a friend, but simultaneously directed internally to inferences about their mental state and interpretations of the meaning of their words."*

En conclusion, la cognition orientée vers l'extérieur et la cognition orientée vers l'intérieur sont soutenues par des réseaux cérébraux fonctionnels dont les activités ne sont pas complétement antagonistes, selon la difficulté de la tâche et les ressources cognitives disponibles. Ces deux types de cognition incluent une variété d'états cognitifs qui diffèrent sur

de multiples dimensions – dont notamment l'intentionnalité. Ainsi, certains de ces états pourraient coexister, par exemple au cours des interactions sociales, alors que d'autres ne le pourraient pas. Mais comment le switch entre ces deux modes de cognition s'opère-t-il alors ?

5. Le réseau de la saillance, un chef d'orchestre

Les réseaux de repos sont désormais pensés comme étant non-stationnaires (Brookes et al., 2014; de Pasquale et al., 2010); ils seraient constamment en train de se former et de se dissoudre passant rapidement d'un mode de cognition à un autre – i.e. tour à tour orienté vers le soi ou/et vers des stimuli externes. Le réseau de la saillance (« salience network » en anglais ou SN) – constitué du cortex insulaire frontal droit (rFIC ; qui inclut le cortex préfrontal ventrolatéral et la partie antérieur de l'insula) et de l'ACC (Sridharan, Levitin, & Menon, 2008a) – serait le chef d'orchestre organisant la balance entre attention orientée vers le soi et attention orientée vers l'extérieur, sur la base d'informations intéroceptives et somatosensorielles (pour revues, Bressler & Menon, 2010; Menon & Uddin, 2010; Uddin, 2014).

Une étude princeps dans la caractérisation de cette dynamique a montré en IRMf une coactivation significative du SN ainsi que du CEN, conjuguée à une déactivation du DMN, quand les participants perçoivent des évènements auditifs saillants (Sridharan et al., 2008a). En utilisant des analyses de causalité de type causalité de Granger, ces auteurs ont montré un rôle causal et critique du réseau rFIC-ACC, et en particulier du rFIC dans le switch entre le CEN et le DMN. Ils ont par ailleurs répliqué ces résultats au cours d'une tâche visuelle de type « oddball »[31] et au cours d'enregistrements au repos. Ainsi le rôle du rFIC dans la balance entre les différents modes de cognition, ne serait pas dépendant des tâches ou de la modalité sensorielle testées. Cette région initierait les signaux de contrôles appropriés pour engager l'ACC et le CEN, et ainsi initier les processus de contrôle attentionnel haut-niveau et de mémoire de travail, tout en désengageant d'autres systèmes non pertinents pour réaliser la tâche. La balance entre cognition orientée vers l'intérieur et cognition orientée vers l'extérieur se ferait sur la base de la saillance des stimuli. De nombreuses études en imagerie à travers différents types de tâches ont en effet montré que les régions FIC et ACC du SN, répondent au degré de saillance subjective, qu'elle soit cognitive, homéostatique, ou émotionnelle (pour revue, Menon & Uddin, 2010).

[31] Au cours des protocoles de type « oddball » on présente classiquement une séquence d'événements (auditifs ou visuels) représentant un certain nombre de catégorie de stimuli qui varient le long d'une dimension donnée (par exemple : la fréquence, la familiarité, la pertinence pour la tâche, la pertinence pour le soi…).

Le rôle du SN dans la balance entre un mode de cognition orienté vers l'intérieur et un mode de cognition orienté vers l'extérieur pourrait s'expliquer par les particularités anatomiques de ce réseau. Le cortex insulaire est connecté à de multiples régions associatives sensorielles, motrices, et limbiques (voir Figure 18; Craig, 2009). Il est la première cible corticale des influences viscérosensorielles ascendantes – qui sont à la base de nos capacités intéroceptives (pour revues, Craig, 2002; Critchley & Harrison, 2013).

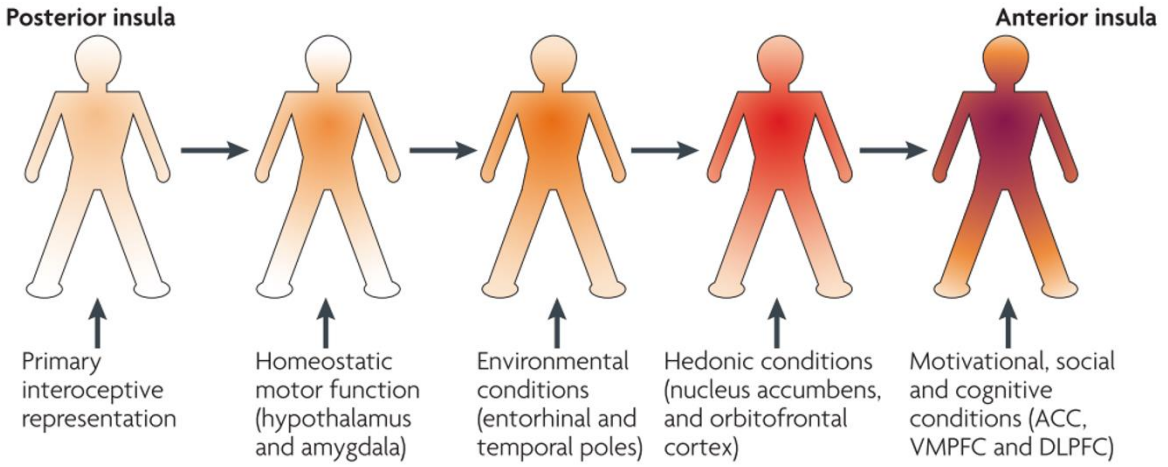


Figure 18. Fonctions supposées de l'insula

Modèle proposant l'intégration des activités saillantes dans l'insula, progressant de l'insula postérieur (à gauche) jusqu'à l'insula antérieur (à droite). Les représentations intéroceptives primaires des sensations afférentes provenant du corps fournissent une fondation somatotopique, qui est ancrée par les effets homéostatiques associés sur les fonctions cardio-respiratoires, comme indiqué par le foyer des couleurs dans la poitrine. L'intégration inclue successivement les activités homéostatiques, environnementales, hédoniques, motivationnelles, sociales et cognitives pour produire un 'moment émotionnel global' qui représente le soi doué de sensations à un moment donné.

Source : (Craig, 2009)

Le cortex insulaire est une région complexe qui présente plusieurs subdivisions (dorsale antérieure : dAIC, ventrale antérieure : vAIC, et postérieure : pIC), qui montrent des patterns distincts de coactivation avec d'autres régions cérébrales selon les tâches (voir Figure 19; Uddin, 2015). Le dAIC semble être l'unique sous-division de l'insula qui est activée de manière consistante au travers des tâches, ce qui suggère qu'elle jouerait un rôle dans l'intégration fonctionnelle multimodale. Cette partie de l'insula dans l'hémisphère droit montre des coactivations avec les cortex associatifs, incluant le lPFC, les cortex pariétaux supérieurs, et le gyrus cingulaire moyen. De manière consistante, l'influence causale du dAIC sur le CEN et le

DMN a été montrée dans une étude combinant IRMf et stimulation magnétique transcranienne (Sridharan, Levitin, & Menon, 2008b), ainsi que par des analyses de modélisation causale dynamique (DCM) en IRMf (Goulden et al., 2014).

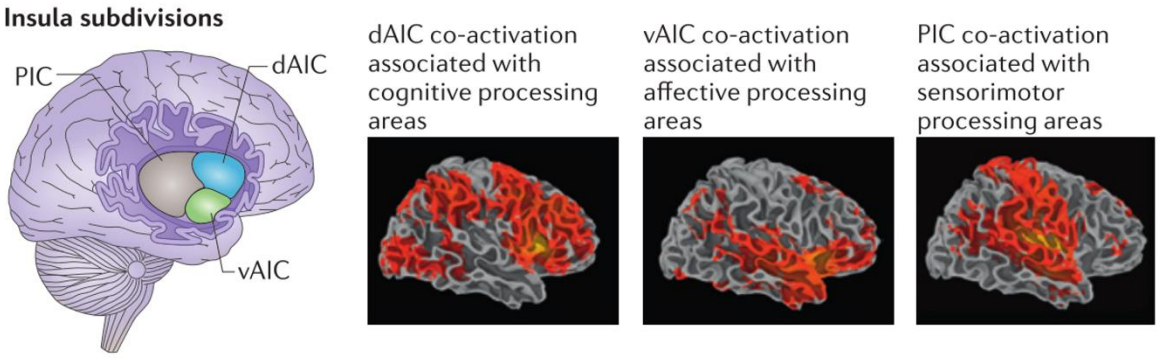


Figure 19. Profils de co-activation des sous-divisions de l'insula

Activations de l'insula (dans les catalogues de la base de données NeuroSynth) associées aux domaines de différentes tâches, incluant la mémoire de travail, le langage, la vision, l'attention, et les émotions. Les analyses de co-activation déterminent quelles régions cérébrales sont statistiquement probables d'être actives au même moment (par exemple durant la même tâche). Les sous-divisions fonctionnelles de l'insula montrent des patterns partiellement distincts de co-activation à travers les différentes tâches utilisées. Le cortex insulaire antérieur dorsal (dAIC) tend à se co-activer avec le cortex associatif fronto-pariétal (qui serait impliqué dans la médiation des processus cognitifs), le cortex insulaire antérieur ventral (vAIC) avec les cortex limbiques (qui seraient impliqués dans la médiation des processus affectifs) et le cortex insulaire postérieur (PIC) avec le cortex somatosensoriel (qui serait impliqué dans la médiation des processus sensorimoteurs).

Source : (Uddin, 2015)

L'ACC quant à lui partage de nombreuses connections anatomiques avec le FIC. Ils forment ainsi un réseau anatomique étroitement couplé et idéalement placé pour intégrer les informations provenant de multiples régions cérébrales (pour revue, Craig, 2002). De plus, le FIC et l'ACC partagent une particularité architectonique unique[32] : la présence de neurones von Economo (Butti, Santos, Uppal, & Hof, 2013). Ces larges neurones en forme de fuseau permettraient la communication rapide entre des régions éloignées de notre cerveau. Ils serviraient de relai rapide des informations traitées dans le SN vers les régions frontales et temporales (Butti et al., 2013; Uddin, 2014), afin de permettre une évaluation rapide des situations complexes, notamment les situations sociales. Ces neurones constitueraient ainsi la

[32] Il est toutefois à noter que l'on aurait récemment aussi identifié des neurones von Economo au sein du cortex préfrontal dorsolatéral (BA 9; Fajardo et al., 2008).

base neurale du signal de contrôle cognitif généré par le réseau de la saillance, qui activerait le CEN et désactiverait le DMN.

Le développement ontogénique des neurones von Economo est particulièrement intéressant : seul 15% de ces neurones (par rapport au nombre maximal qui sera atteint à l'âge adulte) sont présents à la naissance. Le pic de neurones von Economo dans le réseau de la saillance est atteint dans le rFIC vers l'âge de 8 mois, et on observe ensuite une rapide diminution de leur nombre jusqu'à l'âge de 4 ans, où on observe alors une quantité de neurones von Economo similaire à celle présente chez les adultes (Allman et al., 2010)[33]. Comme noté par Butti et ses collaborateurs (2013), l'âge durant lequel cette sélection neuronale se réalise dans le rFIC coïncide avec le moment où l'on observe des signes du développement d'une conscience de soi chez l'enfant, qui signalerait le début d'une individuation, et la définition d'un sens du soi versus autrui. Par ailleurs, il y a 30% de plus de neurones von Economo dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche. L'ensemble de ces résultats pourrait expliquer le rôle critique du rFIC dans la perception consciente des informations intéroceptives et dans leur intégration lors des processus de décision (pour revue, voir Craig, 2009; Critchley, 2005).

Il est à noter que bien que la grande majorité des études pointent l'insula comme une structure cérébrale essentielle à la conscience intéroceptive, il a été récemment montré des capacités intéroceptives préservées chez un patient avec des lésions bilatérales de l'insula et des cortex cingulaires (Khalsa, Rudrauf, Feinstein, & Tranel, 2009; Philippi et al., 2012). Les informations intéroceptives chez ce patient pourraient passer par les voies somatosensorielles tactiles. Sur la base de ces résultats, les auteurs ont proposé une redéfinition de l'intéroception pour y inclure, « toutes les informations afférentes qui proviennent de n'importe où et partout dans le corps » – et notamment via la peau, qui est pour l'heure classiquement considérée comme transmettant des informations extéroceptives. De plus, une méta-analyse réalisée via la plateforme Neurosynth – qui répertorie 11400 études d'imageries – montre que les activités du DMN sont spécifiques au soi alors que les activités de l'insula antérieur droit sont associées au soi mais aussi présentes dans plusieurs autres paradigmes non liés au soi (Babo-Rebelo, Wolpert, et al., 2016).

En conclusion le réseau de la saillance, et en particulier le rFIC, jouerait un rôle essentiel dans la détection des stimuli internes et externes saillants afin de moduler le 'switch' dynamique

[33] La diminution du nombre de VENs dans les autres régions du SEN s'opère essentiellement après l'âge de 4 ans.

entre attention orientée vers l'extérieur et attention orientée vers l'intérieur. Il serait à l'origine des signaux de contrôles clés en réponse à des stimuli ou à des événements, qui initieraient des processus de contrôle cognitif hiérarchisés, afin de recruter le CEN et désengager le DMN (voir Figure 20).

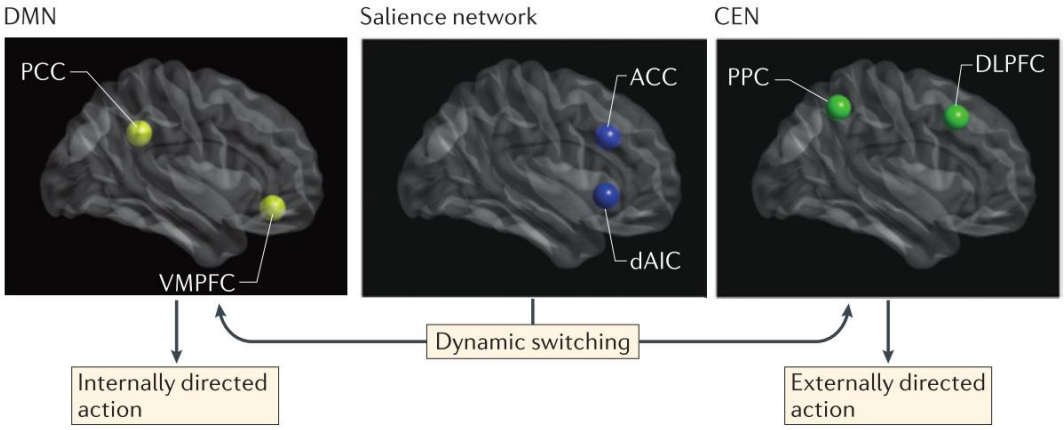


Figure 20. Le réseau de la saillance : un rôle de coordination entre le réseau du mode par défaut et le réseau exécutif central.

Les signaux de saillance sont intégrés dans le réseau de la saillance (en bleu), qui inclut le cortex insulaire antérieur dorsal (dAIC) et le cortex cingulaire antérieur (ACC). Les signaux provenant du dAIC influencent de manière causale les signaux dans le DMN (en jaune) – dont les régions clés sont le cortex cingulaire postérieur (PCC) et le cortex préfrontal ventromédial (vmPFC) – et dans le CEN (en vert), dont les régions clés sont dans le cortex pariétal postérieur (PPC) et le cortex préfrontal dorsolatéral (dlPFC). Le DMN et le CEN supportent la cognition orientée vers l'intérieur (ou vers le soi) et la cognition orientée vers l'extérieur (ou orientée vers un but) respectivement. Le réseau de la saillance joue le rôle de médiateur dans le 'switch' entre une activation du DMN ou du CEN pour guider les réponses appropriées aux stimuli saillants. Les travaux récents suggèrent que le dAIC droit serait spécifiquement la région cérébrale qui assiste le 'switch' entre les deux réseaux.

Source : (Uddin, 2015)

II. Rythmes cérébraux et conscience de soi

Au début des années 2000, la grande majorité des études réalisées sur les réseaux de repos l'ont été en IRMf. Cependant, ces études présentent une limitation importante : le signal hémodynamique (« BOLD » en anglais : Blood oxygen level dependant) enregistré en IRMf, constitue une mesure indirecte des activités neuronales. De plus, la résolution temporelle limitée de l'IRMf ne permet pas de caractériser la dynamique des processus neuronaux en jeux. En revanche, l'excellente résolution temporelle et la nature directe des enregistrements des activités électrophysiologiques neuronales en EEG ou en MEG – à la milliseconde près –

permet l'investigation de la dynamique des réseaux de repos et de leurs contenus spectraux. Avec le développement ces dernières années de méthodes en EEG et en MEG afin d'investiguer la connectivité fonctionnelle au repos – par exemple l'isolation des réseaux de repos avec des analyses en composantes indépendantes (Aoki et al., 2015; Brookes et al., 2011; Nugent, Robinson, Coppola, Furey, & Zarate, 2015; Ramkumar, Parkkonen, & Hyvärinen, 2014) ou des analyses de corrélations de type seed-based (de Pasquale et al., 2010; Hipp, Hawellek, Corbetta, Siegel, & Engel, 2012) – un tout nouvel ensemble d'informations a été rendu accessible aux chercheurs et a fait émerger de nouvelles questions.

L'étude des réseaux de repos en EEG et MEG a mis en évidence que la dynamique temporelle des activités des populations de neurones entraineraient des oscillations électriques (mesurables en EEG) ou magnétiques (mesurables en MEG) dans des bandes de fréquences situées entre 1 et 100 Hz[34], et qui refléteraient différents phénomènes d'interactions entre régions cérébrales : locaux et longue distance (voir Figure 21; pour revues, Donner & Siegel, 2011; Pascal Fries, 2005; Siegel, Donner, & Engel, 2012; Varela, Lachaux, Rodriguez, & Martinerie, 2001; voir Annexe 2 pour une synthèse sur la génération de ces rythmes). Ces synchronisations transitoires entre des populations de neurones pourraient sous-tendre la formation des réseaux de repos.

[34] Les réseaux de repos ont été caractérisé en IRMf à des fréquences de fluctuations du signal BOLD lentes (<0.1 Hz). Pour l'heure il est difficile de se prononcer sur la nature de ces fluctuations lentes, car la dynamique du couplage neurovasculaire est peu comprise (Liu, 2013). Il est toutefois suggéré qu'il pourrait exister une relation entre l'amplitude des oscillations neuronales capturées par l'EEG et la MEG et les fluctuations lentes observées en IRMf (pour revue, Cabral, Kringelbach, & Deco, 2014).

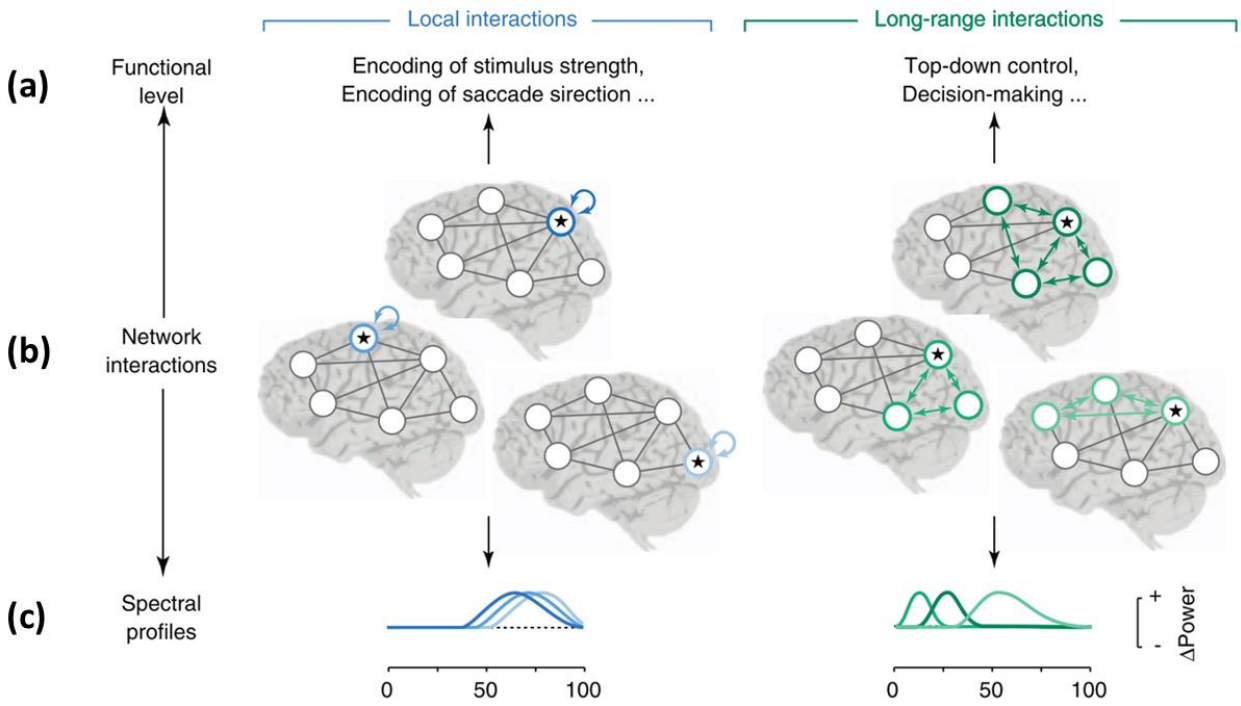


Figure 21. Interactions de réseaux mettant en forme les profils spectraux de fonctions cognitives.

Ce graphique représente les populations neuronales locales, dans le cortex, engagées dans deux classes différentes d'interactions de réseaux (locales et longues-distance). **(a)** : Exemples de fonctions cognitives correspondants à des interactions de réseaux locales ou longues-distances. **(b)** : Six processus locaux et longues-distances différents et hypothétiques. Chaque cercle représente un groupe neuronale local constituant un nœud d'un réseau large-échelle. Les lignes et les boucles représentent les connections récurrentes longues-distances et locales respectivement. **(c)** : Représentation schématique des profils spectraux exprimés dans les nœuds du réseau local indiqués par un astérisque. Alors que différentes fonctions d'encodage locales montrent des modulations dans la bande gamma similaires, les fonctions intégratives longues-distances montrent des profils spectraux plus divers, en particulier dans la bande beta.

Source : (Donner & Siegel, 2011)

Les études en EEG ou MEG ont montré que les processus de références à soi – qui nécessitent l'intégration transmodale d'informations – sont corrélés à une augmentation des oscillations essentiellement dans la bande de fréquence alpha (Knyazev, Savostyanov, Volf, Liou, & Bocharov, 2012; Mu & Han, 2013; pour revue, Knyazev, 2013), alors que les phénomènes de conscience perceptive – par exemple visuelle – de stimuli externes sont associés à une augmentation des rythmes gamma (Doesburg, Kitajo, & Ward, 2005). Par ailleurs, des phénomènes de synchronisations oscillatoires inter-fréquentielles (ou pan-spectraux) pourraient sous tendre la communication entre les différents réseaux fonctionnels de repos (Tewarie et al., 2016).

De manière intéressante, une étude a récemment mis en évidence que les rythmes oscillatoires alpha seraient modulés par les oscillations très lentes (∼ 0.05Hz) des rythmes gastriques, par un couplage phase-amplitude qui expliquerait 8% de la variance des fluctuations d'amplitude des rythmes alpha (Richter et al., 2017). Une mesure de la directionnalité de l'information par entropie de transfert a par ailleurs montré que ce couplage entre alpha cortical et signal gastrique serait lié à des influences ascendantes à partir de l'estomac vers l'insula antérieure droite et les régions pariéto-occipitales. Ainsi, ces résultats montrent d'une part que la structure temporelle des activités spontanées cérébrales peut être influencée par des rythmes biologiques provenant d'organes viscéraux. Et d'autre part, que les processus cognitifs – et notamment les processus de référence à soi – pourraient être modulés par ces signaux intéroceptifs via des interactions oscillatoires.

Les techniques de l'EEG et de la MEG ont par ailleurs révélé que les réseaux de repos montreraient des phénomènes de connectivité fonctionnelle non-stationnaires (Brookes et al., 2014; de Pasquale et al., 2010). Les réseaux de repos seraient décomposables en plusieurs petits réseaux focaux, qui se formeraient et se dissoudraient de manière rapide et transitoire. Les études de connectivité qui utilisent pour la plupart des méthodes mathématiques qui estiment la connectivité fonctionnelle par des corrélations temporelles calculées à travers de larges fenêtres temporelles, retranscrivent probablement un moyennage temporel de ces activités transitoires (O'Neill et al., 2015).

Les phénomènes d'oscillations enregistrés en EEG et en MEG pourraient donc indexer les circuits neuronaux – locaux ou longues-distances – que les mécanismes cognitifs en jeux impliquent. Les analyses de type fréquentiel du signal cérébral représentent ainsi un puissant outil méthodologique pour les neuroscientifiques. C'est pour cette raison que nous avons choisi de réaliser ma troisième étude de thèse – qui investiguent la connectivité fonctionnelle des réseaux de repos suite à un contact social – en MEG.

En conclusion, nous avons pu voir au cours de ce chapitre que même en l'absence de tâche le cerveau serait actif de manière endogène et spontanée. Contrairement aux théories en place avant les études princeps sur les réseaux de repos, les fluctuations cérébrales observées au repos ne seraient ni aléatoires ni liées à un « bruit de fond ». Elles seraient la marque de processus cognitifs sous-tendus par des synchronisations oscillatoires organisées, au sein de réseaux de régions cérébrales éloignées (Raichle, 2011). On parlera de connectivité intrinsèque, car ayant lieu en l'absence de tâche active à réaliser. L'activité intrinsèque de ces réseaux consommerait l'essentielle de l'énergie nécessaire à notre cerveau pour fonctionner. En effet, le coût

énergétique additionnel requis pour répondre aux demandes de l'environnement – i.e. réaliser une tâche – ne représenterait que 0.5 à 1% de l'énergie totale consommée par le cerveau (Raichle, 2006). Une possibilité avancée est que cette connectivité intrinsèque représenterait des pensées spontanées – non contraintes par un stimulus externe ou une tâche – majoritairement orientées vers le futur. Le rôle fonctionnel de ces pensées serait de nous extraire de notre environnement immédiat pour anticiper l'avenir. Cependant, ceci ne semble pas suffire à expliquer la consommation d'une quantité d'énergie aussi importante. Une autre possibilité serait que l'utilité fonctionnelle de cette connectivité intrinsèque serait de faciliter ou inhiber les différentes voies de communication cérébrales par des influences descendantes. Les neurones seraient en continue excités ou inhibés afin de contrôler leur réactivité aux stimuli à venir. Dans cette perspective, le contact social pourrait-il – du fait de son importance tout au long de la vie et dans les apprentissages – exercer des influences descendantes et moduler la connectivité des réseaux de repos ? Cette problématique est au cœur de ma troisième expérience de thèse. En effet, comme nous l'avons évoqué dans le chapitre précédent, les interactions avec nos congénères durant les premières années de la vie constituent un facteur clé d'influence du développement cérébral, et notamment de la construction d'un sens du soi. De plus, la particularité des indices de contact social est avant tout qu'ils indiquent que nous sommes l'objet de l'attention d'autrui. Le contact social pourrait ainsi susciter l'expérience subjective que le contexte présent est fortement lié à notre propre personne, et activer un mode de cognition centrée sur le soi et un traitement des informations en lien avec le soi.

Objectifs de la thèse

L'objectif général de cette thèse est d'étayer l'hypothèse que le contact social a un impact sur de la conscience de soi chez l'humain. L'objectif opérationnel est d'une part, d'étudier l'amélioration potentielle de la conscience corporelle par le contact social, et d'autre part, de commencer à élucider les mécanismes cérébraux et cognitifs par lesquels cette amélioration peut opérer en nous focalisant – dans un premier temps – sur l'impact potentiel du contact social sur les réseaux cérébraux de repos. Nous avons récemment mis en évidence que la perception d'un regard direct – qui établit un contact visuel avec le sujet percevant – améliore la conscience corporelle (Baltazar et al., 2014). Le regard direct aurait un pouvoir réflexif : en orientant l'attention du sujet percevant sur lui-même, il augmenterait les processus liés au soi – ou processus de référence à soi (Conty et al., 2016). Afin d'approfondir notre compréhension de l'effet d'amélioration de la conscience de soi par le regard direct – et plus généralement de l'influence du contact social sur les processus liés au soi – nous avons réalisé un ensemble de trois études au cours de cette thèse.

Dans une première étude nous avons testé l'hypothèse selon laquelle l'effet du regard direct sur la conscience corporelle serait lié à la signification sociale du regard plutôt qu'à des propriétés physiques du stimulus. Pour cela nous avons repris le protocole développé par Baltazar et al. (2014) en créant de nouveaux stimuli contexte (voir Figure 10). Il s'agissait de vidéos de personnes portant une paire de lunettes de soleil rouge ou bleue. Hormis la couleur de la paire de lunettes, d'un point de vue physique, toutes les vidéos était identiques (individu filmé, position, environnement). Nous avons manipulé les participants pour qu'ils croient (i) qu'ils étaient en relation en direct via une connexion webcam avec l'individu dans les vidéos et (ii) que l'une des paires de lunettes de soleil – la rouge ou la bleu – était obstruée et ne permettait pas à l'individu de voir à travers (par opposition à l'autre paire de lunettes de soleil 'normale'). Ainsi, nous avons manipulé l'interprétation des stimuli par l'observateur en termes d'états mentaux associés – « il/elle (me) voit » vs « il/elle ne (me) voit pas ». L'objectif était donc de tester si l'attribution de l'état mental « il/elle (me) voit » était nécessaire ou non pour observer l'effet du contact par le regard sur la conscience corporelle.

Dans une seconde étude, nous avons testé si un contact social passant par d'autres modalités sensorielles que la modalité visuelle – i.e. auditive et tactile – pourrait également améliorer la conscience corporelle. Pour cela nous avons créé deux expériences, toutes deux basées sur le protocole développé par Baltazar et al. (2014) en changeant à nouveau les stimuli contexte (voir

Figure 10). Dans la première expérience le contexte était constitué de stimuli auditifs diffusant la voix d'une personne prononçant (avec une intonation d'interpellation) le prénom du participant (condition de contact social), ou prononçant un autre prénom non familier pour le participant, ou diffusant un bruit blanc. Dans la seconde expérience – sur un autre groupe de participants – le contexte était constitué d'un toucher effectué par l'expérimentateur avec ses doigts sur le bras du participant (condition de contact social), ou d'un toucher effectué par l'expérimentateur avec un pinceau ou d'une absence de toucher. L'objectif était de tester si une augmentation de la conscience corporelle était observée dans les deux expériences dans les contextes de contact social par rapport aux autres contextes.

Au cours d'une troisième étude, nous avons testé l'hypothèse que le contact social puisse modifier la dynamique des réseaux cérébraux de repos, en particulier la connectivité fonctionnelle entre les régions impliquées dans des processus cognitifs liés au soi – i.e. le réseau du mode par défaut ou « Default Mode Network » (DMN) – et d'autres régions impliquées dans la cognition orientée vers l'extérieur – i.e. régions sensorielles, somato-motrices et régions du réseau central exécutif ou « Central Executif Network » (CEN). Dans cette étude menée en magnétoencéphalographie (MEG), nous avons manipulé le nombre de contacts sociaux (générés par le regard, la voix – via l'utilisation du prénom – ou le toucher) entre un participant et l'expérimentateur (moi-même) avant deux sessions expérimentales. Au cours d'une des deux sessions, durant la période couvrant l'arrivée du participant jusqu'à l'enregistrement MEG, le contact entre le participant et l'expérimentateur était accru via les diverses modalités sensorielles (nombreux contacts par le regard, appels du participant par son prénom, contacts tactiles de l'expérimentateur sur l'épaule du participant). Au cours de l'autre session, les contacts étaient réduits (très peu de contacts par le regard, pas d'utilisation du prénom, pas de contact tactile). Nous faisons l'hypothèse que la condition de contact social accru comparée à celle de contact social réduit, améliorerait la cognition orientée sur le soi, tout en réduisant la cognition orientée sur l'environnement extérieur. Cet effet pourrait se manifester par une modification de la connectivité fonctionnelle au sein des réseaux de repos, impliquant en particulier des nœuds du DMN. Un tel résultat pourrait fournir un substrat neural à même d'expliquer les effets du contact social sur la conscience de soi.

Partie expérimentale

Méthodologie générale aux études 1 et 2 : mesure de la conscience corporelle

I. Introduction du protocole

Dans les deux premières études de cette thèse, nous avons testé l'effet de trois différents contextes sociaux sur la conscience de soi intéroceptive (1ère étude : la croyance d'être observé par un autre agent social ; 2ème étude, expérience 1 : l'écoute de son propre prénom prononcé par quelqu'un d'autre ; 2ème étude, expérience 2 : être touché par quelqu'un d'autre).

Comme nous avons pu le voir au cours du second chapitre de la partie théorique de cette thèse, la précision intéroceptive constitue le processus de base sur lequel reposeraient les autres dimensions de la conscience corporelle. Nous avons aussi pu voir que la plupart des tâches développées pour mesurer la précision intéroceptive, portent sur la perception de signaux corporels internes en isolation de l'environnement. Cependant des tâches qui nécessitent que les participants contrôlent leurs signaux intéroceptifs sans stimulation externe de l'environnement ou sans changements physiologiques réels auxquels s'attendre, semblent artificielles. En effet, les états physiologiques indiquent une relation entre soi et l'environnement (Damasio, 1996). Le contrôle de ses états corporels est un mécanisme clé pour attribuer une valeur aux objets de notre environnement afin d'adapter nos décisions et de maximiser les résultats en fonction de nos préférences (Damasio & Carvalho, 2013). Ainsi, confronter des participants avec des objets du monde extérieur et leur demander d'évaluer les réactions corporelles induites par ces objets apparaît comme un moyen plus naturel d'étudier la conscience corporelle. Pour ces raisons, nous avons mesuré la précision intéroceptive au cours de cette thèse en utilisant un protocole – précédemment développé dans notre équipe (Baltazar et al., 2014) – au cours duquel les participants doivent coter leur réactions corporelles en réponse à des images émotionnelles (de valence et d'intensité variables).

II. Stimuli émotionnels

Quarante-huit photographies (24 positives et 24 négatives) ont été sélectionnées dans l' International Affective Picture System (IAPS ; Lang et al., 2008) pour induire une expérience émotionnelle chez les participants. Ces images sont les mêmes que celles que nous avons utilisées dans l'article de Baltazar et collaborateurs (2014).

Ces images ont été sélectionnées, à la suite d'un pré-test sur 28 participants, selon 3 critères:

- L'image ne devait pas contenir de visages de face ou de contact par le regard ;
- Chaque image devait de manière robuste être jugée soit positive soit négative par la majorité des participants réalisant le pré-test, et 75 % d'entre eux devaient être en accord avec la valence émotionnelle attribuée par les échantillons de participants de Lang et ses collaborateurs (2008) ;
- L'échantillon final de stimuli devait avoir une distribution continue et robuste de valeurs d'intensité émotionnelle, allant de modérée à hautement émotionnelle, selon les valeurs recueillies lors du test de validation et selon les valeurs reportées par Lang et ses collaborateurs (2008).

A partir des données de l'échantillon de Baltazar et ses collaborateurs (2014), les stimuli ont été classés en 4 catégories de 12 stimuli : Positif-Faiblement éveillant, Positif-Hautement éveillant, Négatif-Faiblement éveillant et Négatif-Hautement éveillant.

Le participant se trouvait à 70 cm de l'écran de présentation des images émotionnelles. Elles ont été présentées dans une résolution de 1280 x 1024 pixels, et visionnés sur un écran de 22 pouces. Elles occupaient ainsi un angle visuel de 24 degrés horizontalement et 39 degrés verticalement.

III. Procédure expérimentale

Le protocole expérimental durait environ 1h. Tous les participants complétaient une phase d'entraînement (constituée de 4 essais) afin de se familiariser avec la tâche, suivie d'une phase test (30 min). Avant le commencement de l'expérience, les participants étaient avertis qu'ils allaient visionner des images émotionnelles. Ils avaient pour consigne de se concentrer sur les changements d'états corporels internes induits en eux par ces images et d'évaluer le plus précisément possible, à partir de ces changements, l'intensité de leurs réactions corporelles ressentie. A la fin de l'expérience, les participants ont par ailleurs rempli des questionnaires psychométriques et réalisé un entretien de compte-rendu avec l'expérimentateur.

Phase test. Chaque essai était initié par la présentation d'un stimulus contextuel (voir Figure 22). Nous décrirons les stimuli contextuels propres à chaque expérience au cours de la méthodologie particulière de chacune d'elles. À la suite de la présentation du stimulus contextuel, une image émotionnelle était présentée pendant 6s, suivie d'une jauge verticale

continue allant de 0 à 100 sur laquelle le participant devait indiquer l'intensité de ses réactions corporelles (0 : pas du tout intense ; 100 : très intense). Le participant avait autant de temps que désiré pour répondre. Il pouvait ensuite valider sa réponse par un clic gauche. En cas d'erreur, il pouvait aussi ne pas valider sa réponse par un clic droit. La jauge réapparaissait alors lui donnant l'occasion de changer sa réponse. Dans un quart des essais, un nouvel écran apparaissait ensuite avec trois mots indiquant trois contextes. La position de chaque mot était déterminée aléatoirement par le programme. Le participant devait alors rappeler quel contexte était apparu avant l'image émotionnelle. Ceci constituait une tâche de rappel présentée sur un quart des essais pour s'assurer que le participant faisait attention au contexte précédant l'image émotionnelle.

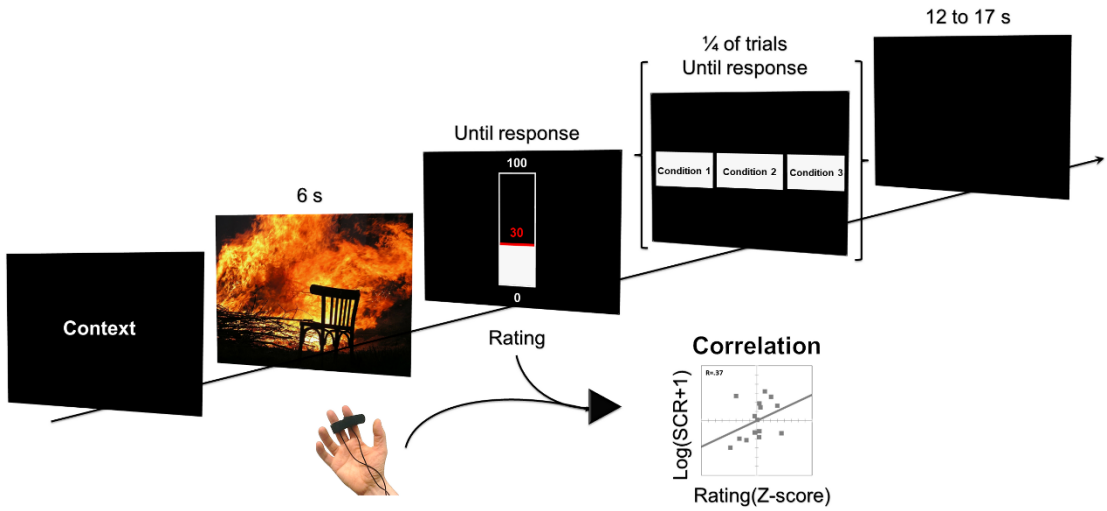


Figure 22. Décours temporel d'un essai

L'image émotionnelle représentée dans cette figure appartient au domaine public, et n'est utilisée ici qu'à des fins illustratives. SCR : Réponse électrodermale (« Skin Conductance Response » en anglais)

Adaptée de (Hazem et al., 2018)

Entre les essais, l'écran restait noir pendant une durée variant entre 12 et 17 secondes par pas d'une seconde. A chaque essai, la durée exacte de l'intervalle était déterminée de façon aléatoire. Ce long délai est nécessaire pour que la réponse électrodermale – qui est un indice physiologique lent – revienne à son niveau de base (Lang et al., 1993). Le protocole expérimental était constitué de 48 essais (3 Contextes *16 essais). L'association entre stimulus

contextuel et stimulus émotionnel a été pseudo-randomisée entre les participants, de telle sorte que chaque catégorie de stimulus émotionnel (Positif-Faiblement éveillant, Positif-Hautement éveillant, Négatif-Faiblement éveillant et Négatif-Hautement éveillant) soit vue en égale proportion dans chaque condition contextuelle et que chaque stimulus émotionnel ne soit vu qu'une seule fois pendant l'expérience. L'ordre de présentation des conditions expérimentales était randomisé semi-aléatoirement, de sorte qu'une même condition ne se répète pas plus de trois fois de suite. Le participant bénéficiait de deux pauses au cours de l'expérience, de la durée désirée, et qu'il pouvait cesser en appuyant sur la barre espace du clavier de l'ordinateur. Les participants étaient seuls dans la salle au cours de la tâche de précision intéroceptive.

IV. Enregistrement et traitement de la réponse électrodermale

La réponse électrodermale (RED) a été enregistrée en utilisant deux électrodes Ag-AgCl remplies d'électrolyte unibase NaCl isotonique. Ces électrodes ont été fixées à la surface palmaire des phalanges de l'index et du majeur de la main non-dominante (main gauche) des participants. La RED a été enregistrée à une fréquence d'échantillonnage de 2 kHz, amplifiée et filtrée avec une bande passante calibrée entre 0.05 et 10 Hz. La RED a été ré-échantillonnée hors ligne à 2Hz. Les essais contenant des artefacts ou une ligne de base bruitée (activité moyenne durant la seconde précédant le début du contexte) ont été manuellement rejetés (pourcentage de rejet dans nos deux études < 9%). La RED en réponse aux images émotionnelles a été définie comme l'amplitude maximale de la RED apparaissant entre 1 et 6 s après le début de l'image émotionnelle, cette amplitude étant mesurée par rapport au niveau de base (calculé dans l'intervalle d'une seconde précédant la vidéo contextuelle). Une transformation logarithmique (log[μS+1]) a ensuite été réalisée sur les données pour les normaliser.

V. Calcul de la précision interoceptive

Afin d'investiguer l'influence du contexte sur la précision intéroceptive des participants – i.e. leur précision dans l'évaluation de leurs réactions physiologiques – nous avons calculé les corrélations obtenues entre l'intensité de leur réaction corporelle aux images émotionnelles (mesurée sous la forme de leur réponse électrodermale) et leur évaluation subjective de l'intensité de ces réactions. Nous avons ainsi calculé pour chaque participant un coefficient r de Pearson au travers des essais pour chaque type de contexte. Ces valeurs de corrélations ont

ensuite été normalisées à l'aide d'une transformation de Fisher r-vers-z. Les participants aux valeurs extrêmes ont été exclus de toutes les analyses (corrélations différant d'au moins deux écart-types de la moyenne du groupe dans une ou plusieurs conditions). Les scores Z de Fisher des participants gardés ont ensuite été soumis à une ANOVA à mesures répétées avec le Contexte comme facteur intra-sujets.

Etude 1 : Effet de la croyance d'être observé sur la conscience corporelle

I. Contexte

De récents travaux ont mis en évidence que la perception d'un regard direct – qui établit un contact visuel avec le sujet percevant – a un pouvoir réflexif : en orientant l'attention du sujet percevant sur lui-même, le regard direct améliorerait la conscience de soi (Baltazar et al., 2014; Conty et al., 2016; Pönkänen, Alhoniemi, et al., 2011). Cet effet est-il dû à la signification sociale du regard direct – i.e. de processus cognitifs descendants du fait de l'attribution de l'état mental « il/elle me voit » – ou aux caractéristiques physiques du regard direct ?

II. Méthodologie particulière

Afin de dénouer un rôle des processus de mentalisation dans l'effet d'amélioration de la conscience de soi par le regard direct, nous avons testé la contribution spécifique de la croyance d'être observé dans cet effet. Pour cela, nous avons créé des stimuli physiquement similaires et manipulé uniquement l'interprétation par l'observateur de ces stimuli en termes d'états mentaux – i.e. attribution de l'état mental « il/elle me voit » à autrui. Nous avons créé des vidéos de personnes portant une paire de lunettes de soleil rouge ou bleue. Nous avons manipulé les participants pour qu'ils croient (i) qu'ils étaient en relation en direct via une connexion webcam avec l'individu dans les vidéos et (ii) que l'une des paires de lunettes de soleil – la rouge ou la bleu – était obstruée et ne permettait pas à l'individu de voir à travers (par opposition à l'autre paire de lunettes de soleil 'normale').

III. Résultats principaux

Les résultats montrent que la perception d'un individu portant des lunettes de soleil non-obstruées, comparé à la perception d'un individu portant des lunettes de soleil obstruées ou une simple croix de fixation, a amélioré la précision intéroceptive des participants – c'est-à-dire à évaluer avec plus de justesse l'intensité de leurs réactions physiologiques induites par des images émotionnelles. Cet effet a été observé uniquement chez les participants qui ont rapporté avoir cru être en relation webcam avec l'individu qu'ils ont vu. De plus, cet effet n'est pas lié à un état d'éveil globalement plus important lors de la perception d'un individu portant des

lunettes de soleil non-obstruées. Ainsi nos données suggèrent qu'attribuer l'état mental il/elle me voit à une autre personne améliore la conscience de soi, probablement en augmentant les processus liés au soi – ou processus de référence à soi (Conty et al., 2016). Pris conjointement avec d'autres études, nos résultats suggèrent en outre que la croyance d'être vu par un autre agent social est une forme basique de mentalisation intégrée dans la perception d'un regard direct.

IV. Conclusion

Ces résultats montrent que la simple croyance d'être observé par quelqu'un d'autre peut améliorer la conscience corporelle. Ainsi ces résultats suggèrent que l'effet d'amélioration de la conscience corporelle par le regard direct est lié à la signification sociale du regard direct et ce qu'il signale – i.e. d'être l'objet de l'attention d'autrui – plutôt que ses propriétés physiques bas niveau. L'effet d'amélioration de nos capacités intéroceptives à la suite de la perception d'un regard direct pourrait ainsi être lié à des processus cognitifs descendants – enclenchés par des processus de mentalisation liés à la signification social du regard direct.

Cette étude a fait l'objet d'une publication sous la référence :

Hazem N., George N., Baltazar M., Conty L. (2017): I know you can see me: social attention influences bodily self-awareness. *Biological Psychology*, *124*, 21-29. Doi: 10.1016/j.biopsycho.2017.01.007.

Biological Psychology 124 (2017) 21–29

Contents lists available at ScienceDirect

Biological Psychology

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

I know you can see me: Social attention influences bodily self-awareness

Nesrine Hazem[a,b,c,*], Nathalie George[b,c,d,e,f], Matias Baltazar[a], Laurence Conty[a]

[a] Laboratory of Human and Artificial Cognition (CHart-UPON EA4004), Paris 10 University, Nanterre, France
[b] Institut du Cerveau et de la Moelle épinière (ICM), Social and Affective Neuroscience Laboratory and Centre MEG-EEG, Paris, France
[c] Sorbonne Universités, UPMC Univ., Paris 06, UMR_S 1127, Paris, France
[d] CNRS, UMR 7225, Paris, France
[e] Inserm, U 1127, Paris, France
[f] ENS, Centre MEG-EEG, Paris, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 11 April 2016
Received in revised form 9 January 2017
Accepted 16 January 2017
Available online 19 January 2017

Keywords:
Eye contact
Mental state
Interoception
Bodily self-awareness
Skin conductance response

ABSTRACT

It has recently been demonstrated that eye contact influences bodily self-awareness. Here, we investigated if the belief of being the target of another person's attention may also induce such influence. We created videos of an individual wearing two different pairs of sunglasses. We manipulated the participants to believe that they were in on-line connection with the individual and that one of the pairs of sunglasses was obstructed so that the individual could not see them through it. We demonstrated that the perception of an individual wearing see-through sunglasses, as compared to obstructed sunglasses or a low-level baseline condition, led to a greater correlation between the participants' rating of the intensity of their bodily reactions and their skin conductance response to emotional pictures. This shows that the belief to be watched by another social agent increases bodily self-awareness and further suggests that such belief is embedded in direct gaze perception.

© 2017 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Perceiving another's gaze directed at the self (i.e. a 'direct gaze') has a powerful impact on human cognition and behaviour and direct gaze has been proposed to be processed by a specific brain network (Senju and Johnson, 2009). Besides capturing attention (Conty, Tijus, Hugueville, Coelho, & George, 2006; Senju and Hasegawa, 2005; Senju, Hasegawa, & Tojo, 2005), direct gaze perception facilitates memory for faces (Mason, Hood, & Macrae, 2004; Vuilleumier, George, Lister, Armony, & Driver, 2005) and discourses (Fullwood and Doherty-Sneddon, 2006), it influences the perception that the beholder has of the gazing individual (Napieralski, Brooks, & Droney, 1995), and it favours affiliative behaviours (Nettle et al., 2013; Wang, Newport, & Hamilton, 2011). Recently, another direct gaze effect on human cognition has attracted researchers' interest: direct gaze perception has been shown to increase self-awareness (Baltazar et al., 2014; Pönkänen, Peltola, & Hietanen, 2011).

Pönkänen et al. (2011) reported that, in live interaction, subjective ratings of "public self-awareness", which reflects how much one is concerned toward aspects of the self that are external and observable by others (Govern and Marsch, 2001), were higher when seen faces displayed direct compared to averted gaze. Furthermore, we recently showed that the perception of direct gaze – as compared to that of averted gaze or of a mere fixation cross – also increased a private aspect of self-awareness, that is, bodily self-awareness (Baltazar et al., 2014). In this experiment, bodily self-awareness was measured in the form of the correlation between the participants' ratings of the intensity of their bodily reactions in response to emotional pictures and their skin conductance response (SCR) to these pictures, which is associated with autonomic sympathetic activation and reflects bodily arousal (Mendes, 2009). Therefore, direct gaze perception induces greater sensitivity not only to aspects of the self readily perceived by others but also to private aspects of self-awareness, which are related to internal aspects of the self, not directly accessible to others' gaze (Auzoult, 2013), such as bodily self-awareness, i.e. the awareness of the afferent information that arises from within the body (Cameron, 2001).

* Corresponding author at: Social and Affective Neuroscience Laboratory, Institut du Cerveau et de la Moelle épinière (ICM), 47 bd de l'hôpital, 75013 Paris cedex 13, France.
E-mail address: Ness.hazem@gmail.com (N. Hazem).

http://dx.doi.org/10.1016/j.biopsycho.2017.01.007
0301-0511/© 2017 Elsevier B.V. All rights reserved.

The idea that the perception of direct gaze may increase self-awareness is not new (see Argyle, 1975; Reddy, 2003). It has been proposed that this direct gaze effect emerges early during development and may play a fundamental role in the acquisition of conceptual representations of the self (Reddy, 2003). Yet, this effect still remains to be fully understood. In particular, the role played by the basic mentalistic belief of being the target of another person's attention (i.e. the belief to be watched), which is tightly associated with direct gaze perception, is unknown. Here, we aimed at testing whether such a belief may increase bodily self-awareness just as direct gaze does.

Recent studies have shown that mental state attribution plays an important role in gaze perception. Namely, the neural coding and the behavioural attention orienting effect of rightward and leftward averted gazes was reduced when participants believed that the stimulus faces they saw were blinded (Teufel et al., 2009; Teufel, Alexis, Clayton, & Davis, 2010). Moreover, believing that a robotic face reflected in live the intentional gaze movements of an experimenter influenced the attention orienting effect of averted gaze, as measured both at the behavioural level and at the level of attentional modulation of early visual electroencephalographic evoked responses (Wiese, Wykowska, Zwickel, & Müller, 2012; Wykowska, Wiese, Prosser, & Müller, 2014). Yet, the role of mental state attribution in the effects of direct gaze remains to be investigated.

Only one previous study examined this question. Myllyneva and Hietanen (2015b) have recently shown greater public self-awareness in participants believing that a person displaying direct gaze could see them, as compared to when they believed that this person could not see them. This result brought the first empirical evidence that the 'belief to be watched by another person' attached to direct gaze is essential to the influence of direct gaze on self-awareness. However, public self-awareness concerns external and observable aspects of the self that are directly relevant in a social context; it is the awareness of how we appear to others, which emerges especially in situations where people are at the centre of others' attention (Govern and Marsch, 2001). It is thus possible that the public dimension of self-awareness may be especially sensitive to the belief to be watched. Here, we investigated whether this belief can influence a private dimension of self-awareness, namely bodily awareness.

For this purpose, we amended the paradigm developed by Baltazar et al. (2014), introducing a deception procedure inspired by Teufel et al. (2009). We showed videos of an individual facing the participant and wearing either a red or a blue pair of mirrored sunglasses, so that the eyes of the seen individual were not visible. The participants were led to believe that they were in on-line connection with the individual, and that one of the pair of sunglasses was obstructed so that the individual could not see through it, by contrast to the other, see-through, pair of sunglasses. We thus created two conditions contrasted in terms of the associated belief to be watched by the other person or not, while maintaining identical low level visual properties of the stimuli. As mentioned above, previous studies have shown that the belief to be in live connection with another individual influences markedly the neural response to and the behavioural attention orienting effect of averted gaze (Teufel et al., 2013; Wiese et al., 2012). For this reason, we introduced a post-experiment debriefing interview, which allowed us to check if the participant had actually believed to be in online connection with another individual and to split the participants in two groups as a function of their belief in the deception procedure.

The rest of the procedure was analogous to Baltazar and colleagues (2014). The individual's videos were shown as context stimuli preceding the presentation of emotional pictures. We also introduced a low-level control condition, in which the picture of a fixation cross was displayed as context stimulus. Our objective was to investigate the influence of the context video preceding each emotional picture on participants' behaviour. We asked the participants to rate the intensity of their bodily reactions in response to the emotional pictures and we recorded concomitantly the participants' physiological activity during the perception of the emotional pictures in the form of the skin conductance response (SCR). SCR reflects sympathetic autonomic nervous system activity and has been shown to be a good indicator of felt arousal (Bradley, Codispoti, Cuthbert, & Lang, 2001; Lang, Greenwald, Bradley, & Hamm, 1993). We computed the correlation between the SCR magnitude and the participant's ratings of the intensity of their bodily reaction on a trial by trial basis, in each type of context, to measure interoceptive accuracy as an index of bodily self-awareness (Baltazar et al., 2014). If the self-reports fit the physiological data, the participants may be considered to be more accurately aware of their bodily states (Silvia and Gendolla, 2001). We expected to find greater correlation between SCR magnitude and participants' ratings when participants believed to be watched by the individual as compared to the other conditions.

2. Materials and methods

Materials and methods were similar to those of Baltazar et al. (2014), except that the context stimuli were constituted by videos of an individual wearing sunglasses and a procedure of deception was added in order to make the participants believe that they were in online interaction with this individual.

2.1. Participants

Thirty-five adults (mean age = 24 years, *SD* = 3.4; 14 men) participated in the experiment. All participants had normal or corrected-to-normal vision and no neurological or psychiatric history. All were right-handed, French speakers, and naïve to the aim of the experiment. Informed written consent was obtained from each participant, in accordance with the Declaration of Helsinki. Each participant received a payment of 20 Euros.

2.2. Stimuli

2.2.1. Emotional stimuli

The same forty-eight emotional pictures (24 positive and 24 negative) as in Baltazar et al. (2014) were selected from the International Affective Picture Systems (IAPS; Lang, Bradley, & Cuthbert, 2008) to induce emotional experience in our participants. These pictures were then selected according to three criteria: (i) The picture should not depict eye contact or frontal faces. (ii) Each picture should be consistently judged either positive or negative in an independent pretest that we realised on 28 participants (for the selected emotional pictures more than 75% of the participants agreed on the valence category provided by Lang et al., 2008). (iii) The final sample of 48 selected pictures should have a robust continuous distribution of arousal values from moderately to highly emotional (according to the values gathered in the pretest and those reported by Lang et al., 2008). The selected emotional pictures were then further divided in four sets of 12 stimuli: low positive, high positive, low negative, and high negative.

2.2.2. Context stimuli

As described in details in the Supplementary Material, sixty-four videos of 1.5 s duration featuring a man in 32 videos, and a female in the other 32 videos were created to generate the 'Observed' and 'Not-observed' contexts. The featured individual had a neutral expression and wore black sunglasses with a mirror effect to ensure that his/her eyes were not visible. The frame of the sunglasses was red in half of the videos, and blue in the other half, for both the male and the female individuals.

For the purpose of the deception procedure (see below), two additional short videos of the two selected individuals were prepared where they did not wear any sunglasses. In the first video, the individual was smiling and waving his/her hand in a greeting gesture. In the second video, the individual made a thumbs-up gesture.

2.3. Experimental protocol

All participants completed an introduction/deception phase, followed by a reinforcement phase (10 min), the main experiment (30 min), a post-test phase (5 min), and a debriefing (10 min). The participants were seated at a distance of 70 cm from the computer screen. The stimuli were presented in the centre of a 22-inches screen with a resolution of 1280 × 1024 pixels. The models' faces covered 12° of visual angle horizontally and 18° vertically, the fixation cross covered 3-by–3° and the emotional Pictures 39-by-24°.

Each participant was exposed to the videos of a single stimulus individual (the male individual for half the participants, and the female individual for the other half) and saw once every video of that individual during the main experiment (n = 32 videos, 16 with red/16 with blue sunglasses).

2.3.1. Deception phase

After having welcomed the participant, the experimenter explained to him/her that another individual would be interacting with him/her through a webcam during the experiment. This individual was explicitly named Alexis for the participants confronted with the male individual and Nathalie for the participants confronted to the female individual. Alexis (or Nathalie) was introduced as someone especially trained for the necessities of the experiment and located during all the experiment in an adjacent room. The experimenter explained to the participant that during the experiment, Alexis (or Nathalie) would wear one of two pairs of sunglasses that had either a red or a blue rim, one pair being obstructed and the other being see-through. Then, the experimenter handed the two pairs of sunglasses to the participant. The participant was invited to try on the two pairs of sunglasses, in order to experience by him-/her-self that the wearer could see through one pair and not through the other pair (for half the participants, it was the red pair that was obstructed, and the blue pair that was see-through; this was reversed for the other half of the participants). The experimenter explained to the participant that when the video connection would be established with Alexis (or Nathalie), his/her own image would also be online broadcasted to Alexis (or Nathalie). The experimenter then repeated that, as a function of which pair of sunglasses Alexis (or Nathalie) would wear, he (or she) would either be able to see the participant or not.

2.3.2. Reinforcement phase

A training was first performed to strengthen the association between the sunglasses rim colour and the belief of the participants. In each trial, the photograph of an individual (who was neither Alexis nor Nathalie) wearing the red or the blue sunglasses was presented to the participant. This photograph was extracted from the videos of unselected individuals (see Supplementary Material), and incrusted on a black background to emphasize its difference with the videos of Alexis and Nathalie. On each trial, the participant had to indicate if the individual could see him/her or not by a two-choice button press and a feedback indicated whether he/she had given the correct answer. There were thirty-two initial trials and the sequence was programmed to restart until the participant reached a minimum score of 90% of correct answers. However, all participants reached this criterion within a single sequence of training.

To reinforce the deception procedure, after the training phase and before the start of the actual experiment, the experimenter left the room for a few minutes pretending to go for notifying Alexis (or Nathalie) that the experiment was about to start. Thereafter, the experimenter came back and pretended to put the video connection on. The participant then saw a video of 3.5 s showing Alexis (or Nathalie) smiling and greeting with the hand, without any sunglasses on. The participant was invited to greet Alexis (or Nathalie) in return. After giving the instructions of the experience itself (see below), a live connection of 3 s with Alexis (or Nathalie) was again simulated, on the pretext of telling Alexis (or Nathalie) that the experiment was starting. In this video, Alexis (or Nathalie) made a thumbs-up gesture in answer to the experimenter's notice. After this last manipulation, the experimenter launched the main experimental task and left the room.

2.3.3. Main experiment

Each trial was initiated by the presentation of a context stimulus for 1.5 s. This context stimulus was a video of Alexis (or Nathalie) wearing the see-through sunglasses (Observed condition), a video of Alexis (or Nathalie) wearing the obstructed sunglasses (Not-observed condition), or a fixation cross (Cross condition). We used 16 trials per context condition (for a total of 48 trials). The order of the conditions was pseudo-randomized so that any given experimental condition was not repeated more than three times in a row.

Immediately after the context video ended, an emotional picture was presented for 6 s (see Fig. 1). Then, a continuous vertical scale ranging from 0 to 100 was displayed until the participant provided his/her response. The participants were instructed to focus on the internal bodily changes that the emotional picture caused in them during its presentation and to evaluate on this basis the intensity of their emotional reaction from 0 (not at all intense) to 100 (very intense) by moving a vertical cursor along the scale. It was specified that the bottom of the scale corresponded to have felt completely relaxed, quiet, calm, and without any particular bodily change induced by the picture, whereas the top of the scale corresponded to have felt very stimulated, excited or nervous, with intense bodily reaction to the picture. In addition, for a quarter of the trials, a new screen appeared after the participant's response, displaying the words "Observé", "Pas Observé", and "Croix" (*Observed*, *Not-observed*, and *Cross*) one alongside the other; the participant had then to indicate which type of context stimulus had been presented before the emotional picture. This constituted a secondary recall task to ensure that participants paid attention to the context stimuli. Between trials, the screen remained black for a duration varying randomly between 12 and 17 s in order to allow skin conductance to return to baseline level. For each participant, the association between the context video and the emotional stimuli was randomly assigned by E-prime 2.0 software (Psychology Software Tools Inc., Pittsburgh) with the constraint that every emotional picture (n = 48) was seen once during the experiment and that each category of emotional picture (High Positive/Low Positive/High Negative/Low Negative) was seen in equal proportion in each context condition (Observed/Not-observed/Cross).

2.3.4. Post-test phase

After the experiment, the participant completed a post-test aimed at ensuring that the association between the sunglasses rim colour and the participants' belief had remained stable. The post-test was similar to the training, except that the participant had no feedback on his/her answers. The individuals seen in the post-test were different from the individuals seen during the training.

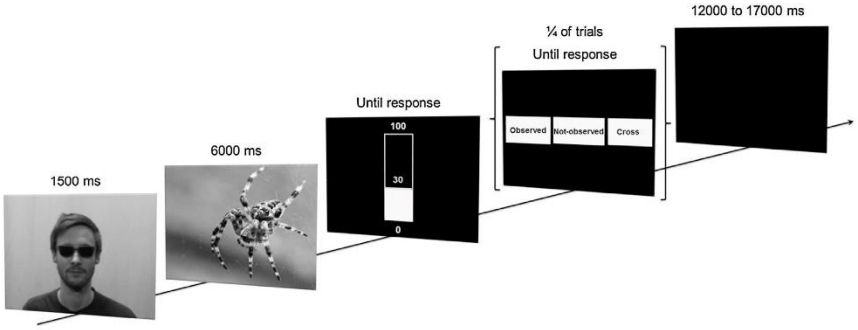


Fig. 1. Experimental design: time course of an experimental trial. The emotional picture depicted in the figure is in public domain (from http://www.publicdomainpictures.net/) and not from the used IAPS stimulus set.

2.3.5. Debriefing

At the end of the experiment, a debriefing with standardized questions was conducted by the experimenter to determine whether the participant believed in the deception manipulation. The participant was asked to rate from 0 to 10 whether he/she believed to have been in online connection with another person (with 0 corresponding to "I did not at all believed to be in online connection with another person", and 10 to "I totally believed I was in online connection with another person"). This was used to categorize participants as Deceived or Not-deceived. The participants scoring beyond 5 were affected to the Deceived group and the ones scoring below or equal to 5 were affected to the Not-deceived group. In this study, 19 out 35 participants reported to have believed in the deception manipulation, with scores comprised between 6 and 10 ($M = 9.12$, SD = 1.41). In contrast, the remaining 16 participants (7 females) did not believe in the deception manipulation; these participants had scores between 0 and 2 ($M = 1.21$, SD = 0.58) and reported to be persuaded or strongly suspicious about the fact that the videos were pre-recorded.

2.4. Physiological recordings and analysis

Physiological responses were recorded using the acquisition system ADInstruments© (ML870/Powerlab 8/30).

2.4.1. Skin conductance response (SCR)

Two Ag–AgCl electrodes filled with isotonic NaCl unibase electrolyte were attached to the palmar surface of the middle phalanges of the index and middle fingers of the non-dominant hand. The raw SCR signals were recorded at a sampling rate of 2 kHz, amplified and low-pass filtered online at 10 Hz. Then, the SCR was offline subsampled at 2 Hz. Trials containing artefacts or noisy baseline (i.e. mean of activity during the second preceding the video onset) were manually rejected (less than 9% of the trials). The SCR in response to the emotional picture was defined as the maximum change from the baseline level occurring between 1 and 6 s after the emotional picture onset. The SCR magnitudes were then log-transformed [Log (μS + 1)] to normalize the data (Bradley et al., 2001).

2.4.2. Correlations between SCR and subjective ratings of emotional response intensity

We computed the correlation (Pearson's r coefficient) between the SCR evoked by the emotional pictures and the ratings provided by the participants, in each condition (Observed/Not-observed/Cross) separately and for each participant. Then, we performed Fisher's r-to-z transformation in order to normalize the correlation values (Howell, 2012). We screened the Fisher's z scores for extreme values. Four participants (2 in the Deceived group, 2 in the Not-deceived group) had outlier values (Fisher's z scores differing by more than two standard deviations from the group mean in one or more experimental conditions); they were excluded from all subsequent analyses.

2.5. Statistical analyses

2.5.1. Statistical analysis of the SCR-rating correlation data

A repeated-measures ANOVA with Context (Observed/Not-observed/Cross) as within-subject factor and Group (Deceived/Not-deceived) as between-subject factor was run on the Fisher's z scores (i.e. the normalized correlations between SCR and ratings during the main experiment).

For comparisons with two degrees of freedom, we used the Greenhouse-Geisser correction to correct for deviations from the assumption of sphericity (the ϵ correction factor and the corrected P or P_{corr} are then reported). Effect sizes (η^2) are reported together with F and p values for the main effects and interactions. Planned comparisons were further performed when simple main effects and/or interaction effects were observed.

2.5.2. Control analyses

2.5.2.1. Training phase and post-test phase. A repeated-measures ANOVA with Context (Observed/Not-observed) and Measurement occasion (Training phase/Post-test phase) as within-subject factors and Group (Deceived/Not-deceived) as between-subject factor was run on the reaction times (RT) and the percentages of correct answers (%CR) obtained during those phases.

2.5.2.2. Secondary recall task. Repeated-measures ANOVAs with Context (Observed/Not-observed/Cross) as within-subject factor and Group (Deceived/Not-deceived) as between-subject factor were run separately on the RT and the%CR obtained in the secondary recall task.

2.5.2.3. Main effects of context on arousal and ratings. As being observed by another individual has been associated with an increase in arousal (Helminen, Kaasinen, & Hietanen, 2011; Nichols and Champness, 1971), we conducted control analyses to check if the context stimulus (Observed/Not-observed/Cross) *per se* induced specific physiological or emotional responses during the task, which might partly account for our results. For this purpose, repeated-measures ANOVAs with Context (Observed/Not-observed/Cross) as within-subject factor and Group

(Deceived/Not-deceived) as between-subject factor were carried out separately on SCR and on subjective ratings.

3. Results

3.1. Correlation between SCR and ratings

The ANOVA performed on the correlations between SCR and ratings did not reveal any significant main effect of Group ($F_{1,29} < 1$), nor of Context ($F_{2,58} < 1$) but a significant interaction between Context and Group ($F_{2,58} = 3.71$, $\varepsilon = .96$, $P_{corr} = .032$; $\eta^2 = .11$). Context affected performances in the Deceived group only ($F_{2,32} = 5.93$, $\varepsilon = .93$, $P_{corr} = .008$; $\eta^2 = .27$; see Fig. 2). In this group, the Observed context condition induced greater value of SCR-rating correlation (95% Confidence interval (CI) = 0.12 to 0.36) than the Not-observed (95% CI = −0.13 to 0.14; $t_{1,16} = 2.90$, $P = .010$) and the Cross conditions (95% CI = −0.19 to 0.13; $t_{1,16} = 2.81$, $P = .012$) did. The Not-observed and Cross context conditions did not differ from one another ($t_{1,16} = -0.44$, $P = .663$). There was not any effect of the context conditions in the Not-deceived group (95% $CI_{Observed}$ = −0.12 to 0.07; 95% $CI_{Not\text{-}observed}$ = −0.16 to 0.21; 95% CI_{Cross} = −0.13 to 0.33; $F_{2,26} < 1$ and all *ts* between conditions taken 2-by-2 <1). Furthermore, the interaction between Context and Group also reflected that the SCR-rating correlation was different between the Deceived and the Not-deceived group in the Observed context condition only ($t_{1,29} = 3.62$, $P = .001$). In contrast, this difference was not significant in the Not-observed and the Cross conditions (both $t_{1,29} < 1$).

3.2. Control analyses

3.2.1. Training phase and post-test phase

We checked the performance obtained by the participants during the training and the post-test, in order to ensure that they had well-learned the association between the sunglasses rim colour and the Observed/Not-observed conditions. The mean%CR was at ceiling during training ($M = 98.8\%$, $SD = 2.7$), with a mean RT of 992 ms ($SD = 219$ ms). This showed that the participants learned easily the association between the colour of the sunglasses rim and the capacity of the wearer to see. Similar performance was obtained in the post-test phase, with a mean%CR of 99.3 % ($SD = 2.3$) and mean RT of 837 ms ($SD = 158$ ms), showing that the learnt association was retained throughout the experiment. The ANOVA run on these variables did not reveal any main effect or interaction.

3.2.2. Secondary recall task

The mean percentage of correct responses (%CR) in the secondary memory task (performed over a quarter of the trials) was excellent ($M = 91.2\%$, $SD = 14.5$). This result ensured that the participants paid attention to the context stimuli during the main experiment. The mean response time (RT) was 2.1 s ($SD = 0.7$ s). The ANOVAs performed on%CR and RT did not reveal any significant effect or interaction. Thus, the performance in the secondary memory task did not vary as a function of the context conditions or the groups. In particular, the Observed condition did not induce any enhancement of performance, either globally or in the Deceived group only.

3.2.3. Main effects of context on arousal and ratings

SCR was not modulated by the Context ($F_{2,58} < 1$). In other terms, the Observed condition did not elicit a higher arousal than the other context conditions did during our experiment. There was a main effect of Group on SCR ($F_{1,29} = 4.26$, $P = .048$; $\eta^2 = .13$). The participants of the Deceived group showed higher SCR (M = 0.054, SD = 0.064) than the participants of the Not-deceived group (M = 0.020, SD = 0.024). The ANOVA on the subjective ratings did not reveal any effect of the Context ($F_{2,58} < 1$), nor of the Group ($F_{1,29} = 2.37$, $P = .135$) and there was not any interaction between these factors ($F_{2,58} = 1.50$, $P = .232$) (Table 1).

Table 1
Effects of context on subjective ratings and physiological activity. All values are expressed as mean ± standard error of the mean. SCRs are expressed in log(μS + 1).

		Observed	Not-observed	Cross
Deceived (N = 17)	SCRs	0.051 ± .016	0.053 ± .015	0.058 ± .016
	Ratings	42.4 ± 2.9	42.8 ± 3.3	44.5 ± 2.5
Not-deceived(N = 14)	SCRs	0.022 ± .006	0.024 ± .008	0.021 ± .005
	Ratings	36.0 ± 4.3	36.5 ± 4.8	34.2 ± 4.3

4. Discussion

The aim of this study was to determine whether the belief to be watched may enhance bodily self-awareness. Following a previously established procedure (Baltazar et al., 2014), we used the correlation between SCR magnitude and participant's rating of the intensity of their emotional bodily reaction to measure interoceptive accuracy as an index of bodily self-awareness. Our results showed that the perception of an individual wearing see-through sunglasses – who could therefore see the participant – as compared to the perception of an individual with obstructed sunglasses or to the perception of a mere fixation cross, led to a more accurate rating of the intensity of bodily reactions induced by emotional pictures, only in participants who believed to be in live connection with the individual. Consistently with our hypothesis, the belief to be watched by another person was thus associated with an increase of the participant's bodily self-awareness. This effect was neither attributable to a main effect of arousal nor to some general modulations of the participants' performance.

Our finding brings the first empirical evidence that the belief to be watched influences not only public self-awareness but also a private dimension of self-awareness. Myllyneva and Hietanen (2015b) showed greater public self-awareness in participants who believed that a person displaying direct gaze could see them, compared to when they believed that he/she could not. In this study, the authors did not find any significant effect of the belief to be watched on private self-awareness as measured by a self-rated questionnaire (Govern and Marsch, 2001). However, it has been pointed out that self-reports may not be a reliable source of information regarding judgments about self-knowledge. For instance, such reports have been pointed out to be particularly affected by motivational concerns (Jones, 1990). It was therefore recommended to compare self-reports with an objective physiological variable in order to obtain a valid measure of bodily self-awareness (Silvia and Gendolla, 2001). This was the approach adopted in the present study and it allowed us to bring novel insight into the self-related processes engaged during interpersonal contact.

There is inconsistency in the literature on how bodily self-awareness, also commonly called interoceptive awareness, is defined and quantified (Garfinkel, Seth, Barrett, Suzuki, & Critchley, 2015). Interoceptive awareness classically refers to the representation of afferent bodily physiological sensations (Craig, 2008; Critchley, Wiens, Rotshtein, Ohman, & Dolan, 2004), but it has recently been suggested that interoceptive processes are multiple and include sensitivity to internal bodily changes, accuracy in reporting those changes, as well as meta-cognitive awareness of interoceptive accuracy (Chentsova-Dutton and Dzokoto, 2014; Farb et al., 2015; Garfinkel et al., 2015). As a consequence, the paradigms used to assess bodily self-awareness vary among studies. Here, we relied on the definition of bodily self-awareness as the adaptive capacity to detect and perceive body physiological signals in the context of the current activities (Craig, 2008; Damasio & Carvalho, 2013). We asked our participants to rate the intensity of their bod-

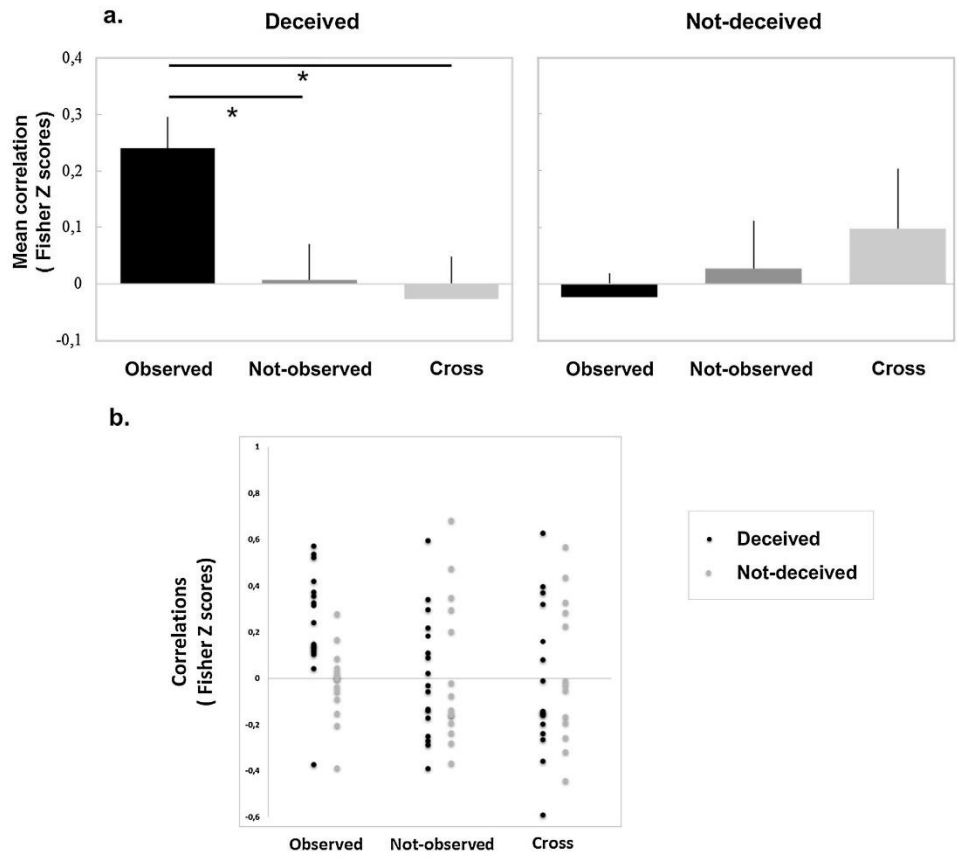


Fig. 2. Correlations between skin conductance responses (SCR) magnitude and subjective ratings. (a) The mean correlation between the participants' SCR and ratings is indicated in Fisher's z scores for each context condition (Observed/Not-observed/Cross) and for each group of participants (Deceived/Not-deceived). Significant differences are indicated with asterisks (*: $p < .05$). Vertical bars represent standard errors of the means. (b) Individual data: The correlation between SCRs and ratings obtained for each participant in each condition (Observed/Not-observed/Cross) is indicated in Fisher's z scores. Black and grey dots depict the Deceived and Not-deceived participants respectively.

ily reactions in response to emotional pictures. Also worthy of note, participants were required to rate the intensity of their internal bodily reactions without focusing on a particular physiological cue (e.g. heart rate, respiration, or skin sweating). It is thus likely that we collected the participants' ratings of their general, bodily arousal state, which is reliably reflected by the SCR magnitude (Mendes, 2009). We then computed the across-trial correlation between this rating and the participant's physiological response (SCR), taking interoceptive accuracy as a proxy of bodily self-awareness. This approach was previously shown to be fruitful in revealing the effect of gaze contact on self-awareness (Baltazar et al., 2014). We extend it here to the belief to be watched.

Previous authors have suggested that such increase in bodily self-awareness might be mediated by a main effect of arousal or by some general modulation of performance (Silvia and Gendolla, 2001), which might be related to an "audience effect", i.e. the social presence of another person (Zajonc, 1965). In order to test this hypothesis, we first ran several control analyses on the magnitude of SCR and subjective ratings taken separately. There was not any significant effect of context stimulus (Observed/Not-observed/Cross) or any interaction between context stimulus and group (Deceived/Not deceived), either on the participant's ratings or on the participant's SCR magnitude *per se*. In addition, the performance at the secondary memory task present in a quarter of the trials did not vary for the different context stimuli. These results converge with the findings of our previous study (Baltazar et al., 2014) and allow us to rule out that the effect of the belief to be watched on bodily self-awareness was mediated by general modulations in arousal or in performance. This suggests that social presence or audience effects cannot account for our finding. By ruling out such modulations, the present results support the view that self-focused attention is the most consistent account for the self-awareness effect that we report (Baltazar et al., 2014). Several authors have postulated that heightened attention to the self leads to more accurate awareness of bodily signals (Ainley, Maister, Brokfeld, Farmer, & Tsakiris, 2013; Ainley,

Tajadura-Jiménez, Fotopoulou, & Tsakiris, 2012). Thus, by triggering the experience of oneself as the object of another person's attention, the belief to be watched would enhance self-focused attention and elicit self-awareness.

While the Observed condition did not elicit higher arousal than the other context conditions, there was a main effect of Group on the participant's SCR magnitude. The participants of the deceived group showed higher arousal than the participants of the not-deceived group. This is in line with previous evidence that the real presence of an individual increases arousal (Hietanen, Leppänen, Peltola, Linna-Aho, & Ruuhiala, 2008; Pönkänen et al., 2011; Zajonc, 1965) and – in return – it strengthens the view that the individuals of the deceived group truly believed to be in live interaction with another individual. Considering that the not-deceived group included participants who had already experienced laboratory setups involving deception procedure[1] – in contrast to the deceived participants – it is possible that the novelty of experimental condition may also at least in part account for the higher objective arousal (SCR amplitude) in the deceived than the not-deceived group. Indeed, novelty has been shown to increase autonomic responses (Bradley, Lang, & Cuthbert, 1993). Importantly however, it seems unlikely that the effect of Group on SCR could explain our main result, because this result consisted in an *interaction* between the Context condition and the Group. Indeed, while SCR was greater in the deceived group, it did not differ between Context conditions within the group.

The belief in deception procedure has been shown to be a key factor in the studies on the impact of other's gaze on perception and cognition (e.g. Teufel et al., 2013; Wiese et al., 2012). However, it may be noted that by introducing this between-subject factor in our analyses, we ended up with groups of limited size (17 in the deceived group and 14 in the not-deceived group). Recently, sample size in neuroscience has become a growing concern as it may cause problems with replicability (Ioannidis, 2015; Open Science Collaboration, 2015). Our study is in the power range of most of neuroscience studies. Yet this range has been suggested to be too modest to ensure reliable statistical results (Button et al., 2013). To increase the reliability of low-powered studies, some solutions have been suggested such as pre-specification of the design and the analysis plan, disclosure of all measures, conditions, outcomes, and data exclusions, and high pre-study odds of observing the investigated effects (Button et al., 2013; Ioannidis et al., 2014; Simmons, Nelson, & Simonsohn, 2012). We followed all these requirements, therefore we are confident in the reliability of our result, even if it is important to keep our sample size limitation in mind.

One may notice that the correlations between participant's SCRs and subjective ratings were overall low. However, considering the literature on interoceptive accuracy, this result was expected. Studies in this area showed that humans are not really accurate in perceiving their bodily responses (Ainley et al., 2013, 2012; Ainley & Tsakiris, 2013; Garfinkel et al., 2015). This is also in line with a study that evaluated interoceptive accuracy by asking participants to evaluate their SCR magnitude (Andor, Gerlach, & Rist, 2008). This study revealed that control participants did not perform this task well, since they tended to negate the perception of their arousal in 64% of the trials.

[1] Our participants were recruited through a list of volunteers made available to Parisian laboratories in cognitive research. Some of these volunteers have already participated in studies where they were led to believe to be observed through a video camera or to be in interaction with other persons while this was not true as revealed after hand. This is why we conducted a debriefing at the end of the experiment to assess the belief of our participants to have been in online connection with another person.

Our results extend previous finding on direct gaze perception. We recently demonstrated that bodily self-awareness is enhanced when one perceives direct gaze (Baltazar et al., 2014). Here, we further demonstrate that the belief to be watched by another individual influences bodily self-awareness in a similar way. Yet, it may be noted that in the present study, the belief to be in online connection with the other person was required to observe the self-awareness effect of the belief to be watched, while the effect of direct gaze on self-awareness was previously demonstrated with photograph stimuli. How to reconcile these apparently discrepant findings? We propose that the belief to be the target of someone else's attention is intimately embedded in the perception of direct gaze (see Conty, George, & Hietanen, 2016). A picture of direct gaze may thus automatically activate the belief to be watched. However, the belief to be watched can be experimentally dissociated from gaze stimuli. This may be the case for example when photograph stimuli are directly compared with the presence of a real person (Hietanen et al., 2008; Pönkänen et al., 2011), because the artificial nature of the photograph stimuli is then enforced in contrast with the real person stimuli. It seems also to be the case when the other's eyes are not visible and participants are led to believe that this other person can see or not, as in Teufel's studies (Teufel et al., 2009; Teufel, Fletcher, & Davis, 2010) and in the present study. In these cases, it seems that the belief to be in live, on line interaction with the interlocutor is a pre-requisite for attributing the mental state "seeing" to this interlocutor (Teufel et al., 2013). The automatic or by-default mental state attribution to face pictures and its disruption by experimental manipulation was also nicely demonstrated by Wiese et al. (2012). In this latter study, the attention orienting effect induced by the gaze movement of a face picture was reduced when the participants were instructed that the gaze movements of the picture were controlled by a computer, as compared to when the participants were instructed that the gaze movements reflected in live the intentional gaze movements of an experimenter. Moreover, another recent study showed that the specific autonomic and brain responses to live direct gaze as compared to live averted gaze were observed only when the participants believed that the stimulus person seated on the other side of an electronic glass shutter was able to see them through the shutter (Myllyneva and Hietanen, 2015b). In sum, all these results provide converging evidence that mental state attribution is key in the psychological effects that are associated with gaze perception. Thus, the effect of direct gaze on self-awareness is tightly linked to the social significance of direct gaze as signalling that "someone else's attention is directed at myself" (Conty et al., 2016; Hamilton, 2016).

Senju and Johnson (2009) have proposed a fast-track modulator model of direct gaze effects in which "perceived eye contact is initially detected by a subcortical route, which then modulates the activation of the social brain as it processes the accompanying detailed sensory information". Our results further suggest that direct gaze perception is tightly associated with some basic mentalizing processes – namely, attributing the mental state of "seeing", thus arguing for a key role of cortical processes or subcortical- cortical process interactions in at least some effects of direct gaze, such as the effect of direct gaze on self-awareness.

The eyes were not visible in our context stimuli, but these stimuli consisted in front view videoed faces. Therefore, we cannot exclude some implication of the low visual properties of direct gaze in the self-awareness effect reported here. Indeed, one can wonder whether a face with sunglasses is really gaze-free, or if it automatically activates the mental representation of the eyes and gaze of the seen face. What is ultimately constitutive of gaze (physical properties and/or mental representations)? It would be interesting to investigate whether the "belief to be watched" *per se* (i.e. when the interlocutor is not visible at all) might be sufficient to influ-

ence bodily self-awareness (see Myllyneva and Hietanen, 2015a). It would also be interesting to compare gaze with other interpersonal contact cues (e.g. touch or calling someone's name) in order to test if there is anything special in the self-awareness effect elicited by gaze contact and to understand fully the effects of interpersonal contact on self-representation and social interaction. Finally, we did not include emotional valence in our analysis, because our design (with only 8 pictures of positive and negative valence respectively) was not adapted for this. Considering available evidence for interactions between of emotional valence and social context effects (e.g. Kraut, 1982; Lee & Wagner, 2002), it would be interesting in the future to elaborate new protocols in order to address this question.

5. Conclusion

Our results showed that the belief to be watched by another person was associated with an increase in bodily self-awareness, just as the perception of a direct gaze was (Baltazar et al., 2014). Taken together with other studies (Hietanen et al., 2008; Myllyneva & Hietanen, 2015b; Pönkänen et al., 2011; Teufel et al., 2013), they suggest that the belief to be watched by another person is a basic form of mentalizing embedded in direct gaze perception.

Author contributions

N.H. designed the experiments, collected, analysed, and interpreted the data, and wrote the manuscript. L.C. and N.G. supervised the research project and contributed to the experimental design, data analyses and interpretation, and to the writing of the manuscript. M.B. contributed to the experimental design and to the writing of the manuscript.

Acknowledgements

This work was supported by the European Research Council (advanced grant, n° 269616 to LC), by the Agence Nationale de la Recherche (Grant numbers ANR-13-JSH2-0001-01 to LC and ANR-12-SAMA-01104 to N.G.) and by the French program "Investissements d'avenir" (Grant numbers ANR-10-IAIHU-06 and ANR-11-INBS- 0006).

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at http://dx.doi.org/10.1016/j.biopsycho.2017.01.007.

References

Ainley, V., & Tsakiris, M. (2013). Body conscious? Interoceptive awareness, measured by heartbeat perception, is negatively correlated with self-objectification. *PLoS One*, *8*(2), e55568. http://doi.org/10.1371/journal.pone.0055568

Ainley, V., Tajadura-Jiménez, A., Fotopoulou, A., & Tsakiris, M. (2012). Looking into myself: changes in interoceptive sensitivity during mirror self-observation. *Psychophysiology*, *49*(11), 1504–1508. http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2012.01468.x

Ainley, V., Maister, L., Brokfeld, J., Farmer, H., & Tsakiris, M. (2013). More of myself: manipulating interoceptive awareness by heightened attention to bodily and narrative aspects of the self. *Consciousness and Cognition*, *22*(4), 1231–1238. http://doi.org/10.1016/j.concog.2013.08.004

Andor, T., Gerlach, A. L., & Rist, F. (2008). Superior perception of phasic physiological arousal and the detrimental consequences of the conviction to be aroused on worrying and metacognitions in GAD. *Journal of Abnormal Psychology*, *117*(1), 193–205. http://doi.org/10.1037/0021-843X.117.1.193

Argyle, M. (1975). *Bodily communication*. Oxford England: International Universities Press.

Auzoult, L. (2013). A French version of the situational self-awareness scale. *Revue Européenne de Psychologie Appliquée/European Review of Applied Psychology*, *63*(1), 41–47. http://doi.org/10.1016/j.erap.2012.08.004

Baltazar, M., Hazem, N., Vilarem, E., Beaucousin, V., Picq, J. L., & Conty, L. (2014). Eye contact elicits bodily self-awareness in human adults. *Cognition*, *133*(1), 120–127. http://doi.org/10.1016/j.cognition.2014.06.009

Bradley, M. M., Lang, P. J., & Cuthbert, B. N. (1993). Emotion, novelty, and the startle reflex: Habituation in humans. *Behavioral Neuroscience*, *107*(6), 970–980. http://doi.org/10.1037/0735-7044.107.6.970

Bradley, M. M., Codispoti, M., Cuthbert, B. N., & Lang, P. J. (2001). Emotion and motivation I: defensive and appetitive reactions in picture processing. *Emotion*, *1*(3), 276–298. http://doi.org/10.1037/1528-3542.1.3.276

Button, K. S., Ioannidis, J. P. A., Mokrysz, C., Nosek, B. A., Flint, J., Robinson, E. S. J., & Munafò, M. R. (2013). Power failure: why small sample size undermines the reliability of neuroscience. *Nature Reviews Neuroscience*, *14*(5), 365–376. http://doi.org/10.1038/nrn3475

Cameron, O. G. (2001). Interoception: the inside story-a model for psychosomatic processes. *Psychosomatic Medicine*, *63*(5), 697–710. http://doi.org/0033-3174/01/6305-0697

Chentsova-Dutton, Y. E., & Dzokoto, V. (2014). Listen to your heart: the cultural shaping of interoceptive awareness and accuracy. *Emotion*, *14*(4), 666–678. http://doi.org/10.1037/a0036193

Conty, L., Tijus, C., Hugueville, L., Coelho, E., & George, N. (2006). Searching for asymmetries in the detection of gaze contact versus averted gaze under different head views: a behavioural study. *Spatial Vision*, *19*(6), 529–545. http://doi.org/10.1163/156856806779194026

Conty, L., George, N., & Hietanen, J. K. (2016). Watching eyes effects: When others meet the self. *Consciousness and Cognition*, *45*, 184–197. http://doi.org/10.1016/j.concog.2016.08.016

Craig, A. D. B. (2008). Interoception and emotion: a neuroanatomical perspective. In M. Lewis, J. M. Haviland-Jones, & L. F. Barrett (Eds.), *Handbook of emotions* (3rd ed., pp. 272–288). New York: Guildford Press.

Critchley, H. D., Wiens, S., Rotshtein, P., Ohman, A., & Dolan, R. J. (2004). Neural systems supporting interoceptive awareness. *Nature Neuroscience*, *7*(2), 189–195. http://dx.doi.org/10.1038/nn1176

Damasio, A. R., & Carvalho, G. B. (2013). The nature of feelings: evolutionary and neurobiological origins. *Nature Reviews. Neuroscience*, *14*(2), 143–152. http://doi.org/10.1038/nrn3403

Farb, N., Daubenmier, J., Price, C. J., Gard, T., Kerr, C., Dunn, B. D., & Mehling, W. E. (2015). Interoception, contemplative practice, and health. *Frontiers in Psychology*, *6*, 763. http://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00763

Fullwood, C., & Doherty-Sneddon, G. (2006). Effect of gazing at the camera during a video link on recall. *Applied Ergonomics*, *37*(2), 167–175. http://doi.org/10.1016/j.apergo.2005.05.003

Garfinkel, S. N., Seth, A. K., Barrett, A. B., Suzuki, K., & Critchley, H. D. (2015). Knowing your own heart: Distinguishing interoceptive accuracy from interoceptive awareness. *Biological Psychology*, *104*, 65–74. http://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2014.11.004

Govern, J. M., & Marsch, L. A. (2001). Development and validation of the situational self-awareness scale. *Consciousness and Cognition*, *10*(3), 366–378. http://doi.org/10.1006/ccog.2001.0506

Hamilton, A. F. C. (2016). Gazing at me: the importance of social meaning in understanding direct-gaze cues. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *371*(1686) [20150080]. http://doi.org/10.1098/rstb.2015.0080

Helminen, T. M., Kaasinen, S. M., & Hietanen, J. K. (2011). Eye contact and arousal: The effects of stimulus duration. *Biological Psychology*, *88*(1), 124–130. http://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2011.07.002

Hietanen, J. K., Leppänen, J. M., Peltola, M. J., Linna-Aho, K., & Ruuhiala, H. J. (2008). Seeing direct and averted gaze activates the approach-avoidance motivational brain systems. *Neuropsychologia*, *46*(9), 2423–2430. http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.02.029

Howell, D. C. (2012). *Statistical methods for psychology* (8th ed.). Pacific Grove, CA: Wadsworth Publishing.

Ioannidis, J. P. A., Munafò, M. R., Fusar-Poli, P., Nosek, B. A., & David, S. P. (2014). Publication and other reporting biases in cognitive sciences: detection, prevalence and prevention. *Trends in Cognitive Sciences*, *18*(5), 235. http://doi.org/10.1016/j.tics.2014.02.010

Ioannidis, J. P. A. (2015). Failure to replicate: Sound the alarm. *Cerebrum: The Dana Forum on Brain Science*, *2015*.

Jones, E. E. (1990). *Interpersonal perception*. New York: W.H. Freeman.

Kraut, R. E. (1982). Social presence, facial feedback, and emotion. *Journal of Personality and Social Psychology*, *42*(5), 853–863. http://doi.org/10.1037/0022-3514.42.5.853

Lang, P. J., Greenwald, M. K., Bradley, M. M., & Hamm, A. O. (1993). Looking at pictures: Affective, facial, visceral, and behavioral reactions. *Psychophysiology*, *30*(3), 261–273. http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1993.tb03352.x

Lang, P. J., Bradley, M. M., & Cuthbert, B. N. (2008). *International affective picture system (IAPS): Affective ratings of pictures and instruction manual. Technical Report A-8*. Gainesville, FL: University of Florida. http://doi.org/10.1016/j.epsr.2006.03.016

Lee, V., & Wagner, H. (2002). The effect of social presence on the facial and verbal expression of emotion and the interrelationships among emotion components. *Journal of Nonverbal Behavior*, *26*(1), 3–25. http://doi.org/10.1023/A:1014479919684

Mason, M. F., Hood, B. M., & Macrae, C. N. (2004). Look into my eyes: gaze direction and person memory. *Memory*, *12*(5), 637–643. http://doi.org/10.1080/09658210344000152

Mendes, W. (2009). Assessing autonomic nervous system activity. In Methods in social neuroscience (pp. 118–147).
Myllyneva, A., & Hietanen, J. K. (2015a). The dual nature of eye contact: to see and to be seen. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, http://doi.org/10.1093/scan/nsv075
Myllyneva, A., & Hietanen, J. K. (2015b). There is more to eye contact than meets the eye. *Cognition*, *134*, 100–109. http://doi.org/10.1016/j.cognition.2014.09.011
Napieralski, L. P., Brooks, C. I., & Droney, J. M. (1995). The effect of duration of eye contact on American college students' attributions of state, trait, and test anxiety. *The Journal of Social Psychology*, *135*(3), 273–280. http://doi.org/10.1080/00224545.1995.9713957
Nettle, D., Harper, Z., Kidson, A., Stone, R., Penton-Voak, I. S., & Bateson, M. (2013). The watching eyes effect in the Dictator Game: it's not how much you give, it's being seen to give something. *Evolution and Human Behavior*, *34*(1), 35–40. http://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2012.08.004
Nichols, K. A., & Champness, B. G. (1971). Eye gaze and the GSR. *Journal of Experimental Social Psychology*, *7*(6), 623–626. http://doi.org/10.1016/0022-1031(71)90024-2
Open Science Collaboration. (2015). Estimating the reproducibility of psychological science. *Science*, http://science.sciencemag.org/content/349/6251/aac4716.short
Pönkänen, L. M., Peltola, M. J., & Hietanen, J. K. (2011). The observer observed: Frontal EEG asymmetry and autonomic responses differentiate between another person's direct and averted gaze when the face is seen live. *International Journal of Psychophysiology*, *82*(2), 180–187. http://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2011.08.006
Reddy, V. (2003). On being the object of attention: Implications for self-other consciousness. *Trends in Cognitive Sciences*, *7*(9), 397–402. http://doi.org/10.1016/S1364-6613(03)00191-8
Senju, A., & Hasegawa, T. (2005). Direct gaze captures visuospatial attention. *Visual Cognition*, http://doi.org/10.1080/13506280444000157
Senju, A., & Johnson, M. H. (2009). The eye contact effect: mechanisms and development. *Trends in Cognitive Sciences*, *13*(3), 127–134. http://doi.org/10.1016/j.tics.2008.11.009
Senju, A., Hasegawa, T., & Tojo, Y. (2005). Does perceived direct gaze boost detection in adults and children with and without autism? The stare-in-the-crowd effect revisited. *Visual Cognition*, *12*(8), 1474–1496. http://doi.org/10.1080/13506280444000797
Silvia, P.J., Gendolla, G.H.E. (2001). On introspection and self-perception: Does self-focused attention enable accurate self-knowledge? Review of General Psychology, 5, 241–269. http://doi.org/10.1037/1089-2680.5.3.241.
Simmons, J. P., Nelson, L. D., & Simonsohn, U. (2012). A 21 word solution. *SSRN Electronic Journal*, http://doi.org/10.2139/ssrn.2160588
Teufel, C., Alexis, D. M., Todd, H., Lawrance-Owen, A. J., Clayton, N. S., & Davis, G. (2009). Social cognition modulates the sensory coding of observed gaze direction. *Current Biology*, *19*(15), 1274–1277. http://doi.org/10.1016/j.cub.2009.05.069
Teufel, C., von dem Hagen, E., Plaisted-Grant, K. C., Edmonds, J. J., Ayorinde, J. O., Fletcher, P. C., & Davis, G. (2013). What is social about social perception research? *Frontiers in Integrative Neuroscience*, *6*, 128. http://doi.org/10.3389/fnint.2012.00128
Teufel, C., Alexis, D. M., Clayton, N. S., & Davis, G. (2010). Mental-state attribution drives rapid, reflexive gaze following Attention. *Perception & Psychophysics*, *72*(3), 695–705. http://doi.org/10.3758/APP.72.3.695
Teufel, C., Fletcher, P. C., & Davis, G. (2010). Seeing other minds: Attributed mental states influence perception. *Trends in Cognitive Sciences*, *14*(8), 376–382. http://doi.org/10.1016/j.tics.2010.05.005
Vuilleumier, P., George, N., Lister, V., Armony, J. L., & Driver, J. (2005). Effects of perceived mutual gaze and gender on face processing and recognition memory. *Visual Cognition*, *12*(1), 85–101. http://doi.org/10.1080/13506280444000120
Wang, Y., Newport, R., & Hamilton, A. F. C. (2011). Eye contact enhances mimicry of intransitive hand movements. *Biology Letters*, *7*(1), 7–10. http://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0279
Wiese, E., Wykowska, A., Zwickel, J., & Müller, H. J. (2012). I See What You Mean: How Attentional Selection Is Shaped by Ascribing Intentions to Others. *PLoS ONE*, *7*(9), 1–7. http://doi.org/10.1371/journal.pone.0045391
Wykowska, A., Wiese, E., Prosser, A., & Müller, H. J. (2014). Beliefs about the minds of others influence how we process sensory information. *PloS One*, *9*(4), e94339. http://doi.org/10.1371/journal.pone.0094339
Zajonc, R. B. (1965). Social facilitation. *Science*, *149*(3681), 269–274. http://doi.org/10.1126/science.149.3681.269

Etude 2 : Effet du contact social dans les modalités sensorielles auditives et tactiles sur la conscience corporelle

I. Contexte

Nous signalons notre intention de communiquer par le biais d'indices sociaux passant par diverses modalités sensorielles : visuelle (e.g. un contact par le regard), auditive (e.g. entendre quelqu'un nous appeler par notre prénom) ou encore tactile (e.g. un toucher dynamique sur le bras). Ces indices signalent à notre interlocuteur qu'il est l'objet de notre attention (Decety & Chaminade, 2003). Ainsi, la question se pose naturellement de savoir si un contact social passant par d'autres modalités sensorielles que la modalité visuelle – i.e. auditive et tactile – partage la propriété réflexive du contact par le regard. Pour apporter des éléments de réponse à cette question, nous avons testé l'effet d'entendre son propre prénom ou d'être touché par quelqu'un sur la conscience corporelle. Ces stimuli ont-ils le même effet que le contact par le regard sur la précision intéroceptive ?

II. Méthodologie particulière

Afin de répondre à cette problématique, nous avons adapté, dans deux expériences distinctes, le protocole de l'expérience précédente et décrit dans la partie « Méthodologie générale aux études 1 et 2 : mesure de la conscience corporelle » de cette thèse. Dans la première expérience le contexte était constitué de stimuli auditifs diffusant la voix d'une personne prononçant (avec une intonation d'interpellation) le prénom du participant (condition de contact social), ou prononçant un autre prénom non familier pour le participant, ou diffusant un bruit blanc. Dans la seconde expérience – sur un autre groupe de participants – le contexte était constitué d'un toucher effectué par l'expérimentateur avec ses doigts sur le bras du participant (condition de contact social), ou d'un toucher effectué par l'expérimentateur avec un pinceau ou d'une absence de toucher.

III. Résultats principaux

Les résultats de la première expérience montrent que l'écoute de son prénom prononcé par un individu, comparé à l'écoute d'un prénom non-familier ou l'écoute d'un bruit blanc, a amélioré la précision intéroceptive des participants – c'est-à-dire les a amenés à évaluer avec

plus de justesse l'intensité de leurs réactions physiologiques induites par des images émotionnelles. Les résultats de la seconde expérience montrent qu'un toucher dynamique réalisé sur le bras du participant par un expérimentateur avec ses doigts, comparé à un toucher réalisé avec un pinceau ou une absence de toucher, a amélioré la précision intéroceptive des participants.

Une méta-anova réalisée sur les données issues de ces deux expériences et ceux de l'expérience réalisée sur l'effet du contact par le regard sur la conscience corporelle (Baltazar et al., 2014) n'a pas montré de différence dans la précision intéroceptive entre les différentes modalités de contact social.

IV. Conclusion

En conclusion, nos résultats montrent que le contact social améliore la conscience corporelle – mesurée sous la forme de la précision intéroceptive – quelle que soit la modalité sensorielle par laquelle passe le contact se produit. De plus, cet effet est de magnitude similaire à travers les modalités sensorielles visuelle, auditive et tactile.

Un effet d'amélioration de la conscience de soi de magnitude similaire à travers les différentes modalités sensorielles de contact social suggère que l'effet du contact social serait essentiellement lié à des processus cognitifs descendants plutôt que des processus sensoriels ascendants (ce qui sinon aurait vraisemblablement engendrés des effets de magnitudes différentes selon la modalité sensorielle testée). Ces résultats vont par ailleurs dans le même sens que ceux observés lors de la première étude, qui avait montré que des stimulus visuels, présentant les mêmes propriétés physiques, engendraient des effets différents sur la conscience corporelle lorsque l'on fait varier les processus descendants associés – i.e. l'attribution ou non d'un état mental « une autre personne me voit ». Les résultats de la seconde étude de cette thèse, confirment ainsi ce qui était suggéré par la première étude de cette thèse : l'effet d'amélioration de la conscience corporelle observé à la suite de la perception d'un regard direct – et plus généralement d'indices de contact social quelle que soit la modalité sensorielle par laquelle on les perçoit – serait essentiellement liée à des processus cognitifs descendants plutôt que des processus sensoriels ascendants.

La signification sociale de ces indices et ce qu'ils signalent – i.e. être l'objet de l'attention d'autrui – pourrait améliorer la précision intéroceptive en activant des processus de référence à soi (pour revue des processus de référence à soi, Northoff et al., 2006), c'est-à-dire susciter

l’expérience subjective que le contexte présent est fortement lié à notre propre personne, et activer ainsi un mode de cognition centrée sur le soi et un traitement des informations en lien avec le soi. En faisant appel au soi, le contact interindividuel créerait une intersubjectivité, une sensation d’émerger via le regard d’autrui (Marchetti & Koster, 2014). De tels effets pourraient intervenir dans les premières années de la vie, et joueraient un rôle fondamental dans l’acquisition des représentations du soi, des autres et de l’environnement (Reddy, 2003), comme nous avons pu le voir au cours du premier chapitre.

Cette étude a fait l’objet d’une publication sous la référence :

Hazem, N., Beaurenaut, M., George, N., & Conty, L. (2018). Social Contact Enhances Bodily Self-Awareness. *Scientific reports*, *8*(1), 4195.

SCIENTIFIC REPORTS

OPEN

Social Contact Enhances Bodily Self-Awareness

Nesrine Hazem[1,2,3], Morgan Beaurenaut[1,2], Nathalie George[2,3,4,5,6] & Laurence Conty[1]

Received: 30 October 2017
Accepted: 22 February 2018
Published online: 08 March 2018

Human self-awareness is arguably the most important and revealing question of modern sciences. Converging theoretical perspectives link self-awareness and social abilities in human beings. In particular, mutual engagement during social interactions—or *social contact*—would boost self-awareness. Yet, empirical evidence for this effect is scarce. We recently showed that the perception of eye contact induces enhanced bodily self-awareness. Here, we aimed at extending these findings by testing the influence of social contact in auditory and tactile modalities, in order to demonstrate that social contact enhances bodily self-awareness irrespective of sensory modality. In a first experiment, participants were exposed to hearing their own first name (as compared to another unfamiliar name and noise). In a second experiment, human touch (as compared to brush touch and no-touch) was used as the social contact cue. In both experiments, participants demonstrated more accurate rating of their bodily reactions in response to emotional pictures following the social contact condition—a proxy of bodily self-awareness. Further analyses indicated that the effect of social contact was comparable across tactile, auditory and visual modalities. These results provide the first direct empirical evidence in support of the essential social nature of human self-awareness.

In past traditional approaches, cognitive psychologists tended to isolate conscious experience from the social realm. However, cognition is necessarily situated and embedded in a given context, which is, in the case of human beings, mainly a *social* context[1]. This notion of a *situated self* points out the fundamental social dimension of human self-awareness. Social interactions between agents might have been key for the emergence of self-awareness. Supporting evidence for this theory comes from experimental studies on infants[2] and cross-cultural studies[3], which showed that the development of social signal systems precedes and informs—as opposed to 'is derived from'—conceptual representations of self and others. Clinical studies also showed that self-awareness impairments are often associated with difficulties in social signal processing (for example, in autism, in fronto-temporal dementia, and in traumatic brain injury[4]).

In this theoretical framework, it is posited that mutual engagement during social interaction—or *social contact*—provides the infant with awareness of others as 'attending' beings, and of him-/her-self as a potential object of that attending[2]. By experimenting the self as the object of another's attention, infants may develop an initial representation of self and others as psychological entities. Rather than suppressing self-experience in adulthood, social contact would then give rise to the experience of being a cognitive-affective agent[5]. Thus, a fundamental property of social contact throughout the life span would be to enhance self-awareness. However, very few empirical studies have investigated the link between social contact and self-awareness.

Recently, we reported that the perception of a self-directed gaze (that is, of social contact through eye gaze) has the potential to increase self-awareness in adults[6,7]. Gaze is however special in many respects[8,9]. Humans have likely developed an innate sensitivity to eye contact, which is crucial for the development of social cognition[10] and may predict a selective effect of eye contact on self-awareness. Moreover, real life interactions draw on multiple sensory modalities besides the—most studied—visual modality, including audition and touch, which constitute as important channels for social signaling as eye gaze. Social contact may thus be established by gazing at, touching, or calling out to an interlocutor. Touch is a primary sensory modality, the first of our senses to develop, and our first means of contact with the world[11]. Physical social contact plays a major role in communication and likely has a key contribution to our embodied psychological self[12]. The auditory modality also provides salient social signals[13]. Hearing one's own first name in particular, by its intrinsic personal meaning, is thought to induce

[1]Laboratory of Human and Artificial Cognition (CHArt), Univ Paris Nanterre, Nanterre, France. [2]Institut du Cerveau et de la Moelle épinière (ICM), Social and Affective Neuroscience Laboratory and Centre MEG-EEG, Paris, France. [3]Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, UMR_S, 1127, Paris, France. [4]CNRS, UMR 7225, Paris, France. [5]Inserm, U 1127, Paris, France. [6]ENS, Centre MEG-EEG, Paris, France. Nathalie George and Laurence Conty jointly supervised this work. Correspondence and requests for materials should be addressed to N.H. (email: Ness.hazem@gmail.com)

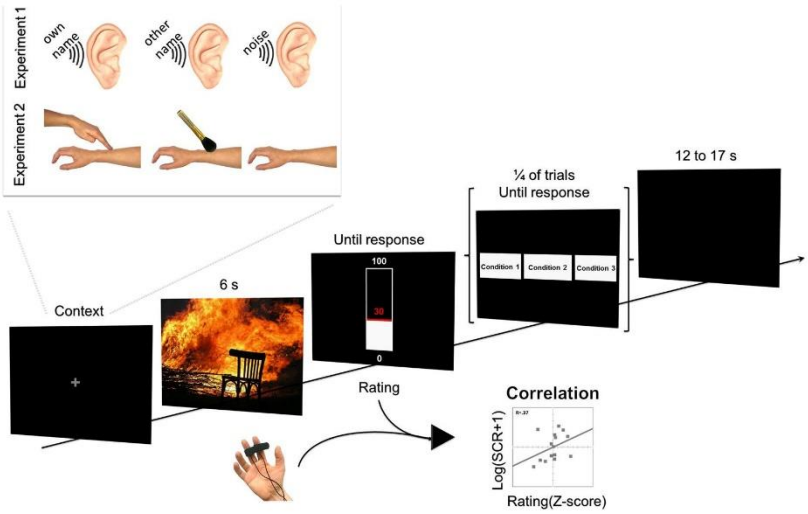


Figure 1. Experimental design: time course of an experimental trial. The emotional picture depicted in the figure is in public domain (from https://pixabay.com/) and is used here for illustrating purpose only. We performed two experiments that varied according to the tested sensory modality of social contact (auditory in the first experiment and tactile in the second experiment). In each experiment, we compared a condition where trials were primed by social contact with two control conditions. In the first experiment, participants were exposed to the sound of their own first name, another unfamiliar name, or white noise, before seeing an emotional picture in response to which they had to rate the intensity of their bodily reaction. In the second experiment, participants were exposed to a human touch, a brush touch, or no-touch, before seeing the emotional picture. The participants' SCR to the emotional pictures was recorded concomitantly and we computed the correlation between the SCR amplitude and the participant's rating on a trial-by-trial basis, in each experimental condition for each experiment. For a quarter of the trials, there was an additional, secondary memory task at the end of the trial: a screen display was presented after the participant's response to the main task, requiring the participant to indicate which context stimulus (Experiment 1: Own Name, Other Name, or Noise; Experiment 2: Human Touch, Brush Touch, or No Touch) had been presented at the beginning of the trial.

enhanced self-awareness[14,15], but this has never been formally tested. In order to lay down the social dimension of self-awareness, it is key to demonstrate the influence of social contact on self-awareness across different sensory modalities. This was the aim of the present study.

Self-awareness has multiple dimensions and there are inconsistencies in neuroscientific literature on how to define and quantify them[16,17]. Recent models defend the view that bodily self-awareness or interoceptive awareness (that is, the awareness of the afferent information arising from within the body[18]), is a core element of self-awareness. The remapping of bodily afferent signals in the cortex would underlie our sense of self[19] and it would be the foundation of the feeling that we exist[20]. Bodily self-awareness can be measured by explicit tasks requiring the participants to count heartbeats for example[21]. However, these tasks have been criticized[22] and they may fail to capture an essential dimension of bodily self-awareness: Monitoring bodily states would serve the attribution of value to external objects and the making of appropriate decisions towards these objects[20]. Therefore, we chose to confront participants with objects from the outside world and to ask them to monitor their interoceptive reactions to these objects, as an ecological way of assessing bodily self-awareness.

We used a paradigm previously developed by our team[6,23]. Participants were asked to rate the intensity of their bodily reactions in response to emotional pictures. We measured concomitantly their Skin Conductance Response (SCR) to the pictures, which reflects general bodily arousal. Indeed, the SCR is well established as an objective measure of bodily arousal in normal subjects[24] and reflects sympathetic autonomic nervous system activation. Accordingly, it was widely used as an indicator of felt arousal[25,26]. Here, we computed the correlation between the participants' ratings of their bodily reaction intensity and their SCR amplitude as a proxy of bodily self-awareness. The greater the correlation between subjective ratings and objective physiological measures of bodily reaction to the pictures, the more the participants may be considered aware of their bodily states[16]. Using this paradigm, we already showed that the perception of direct gaze—as compared to that of averted gaze or of a mere fixation cross—increased the bodily self-awareness[6]. Here, we used the same paradigm to test if being called by one's own first name (Experiment 1) or touched by another individual (Experiment 2) elicit a similar effect (see Fig. 1).

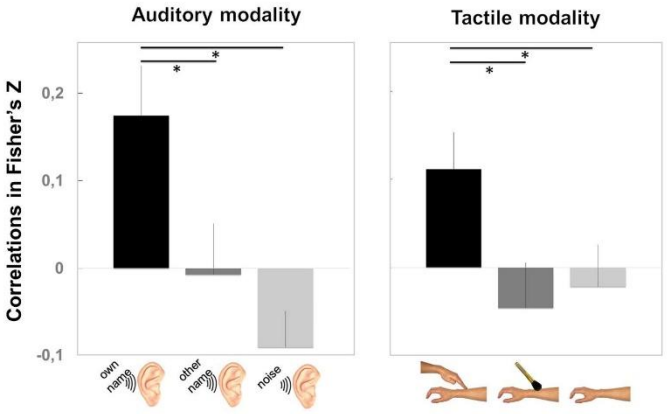


Figure 2. Correlations between skin conductance response (SCR) amplitude and the participants' rating of the intensity of bodily reactions to emotional pictures. The mean correlation between the participants' SCR amplitude and their rating is indicated in Fisher's z scores for each context condition. Left plot: Experiment 1 (N = 28 participants), on the auditory sensory modality, with Own Name/Other Name/Noise conditions. Right plot: Experiment 2 (N = 25 participants), on the tactile sensory modality, with Human Touch/Brush Touch/ No-touch conditions. Significant differences are indicated with asterisks (*p < 0.05). Vertical bars represent standard errors of the means.

Results

Experiment 1: Hearing one's own name increases bodily self-awareness. Consistently with our hypothesis, we found that the correlation between the participants' ratings and their SCRs amplitude was modulated by the context ($F_{2,54} = 6.90$, $e_{GG} = 0.96$, $P_{corr} = 0.003$; $\eta^2 = 0.20$; see Fig. 2). Hearing one's own name induced a greater value of SCR-rating correlation (*Mean* = 0.17; *SD* = 0.30; 95% Confidence Interval, *CI* = [0.06; 0.29]) than hearing another name (*Mean* = −0.01; *SD* = 0.31; *CI* = [−0.13; 0.11]; $t_{27} = 2.26$, $P = 0.032$) or hearing white noise (*Mean* = −0.09; *SD* = 0.22; *CI* = [−0.18; −0.01]; $t_{27} = 3.80$, $P = 0.0008$). Hearing another name or noise did not lead to significantly different SCR-rating correlation values ($t_{27} = 1.23$, $P = 0.230$). Furthermore, the mean SCR-rating correlation was greater than zero only when participants heard their own name ($t_{27} = 3.06$, $P = 0.005$). Thus, social contact through calling one's own name enhances bodily self-awareness as assessed by SCR-rating correlation.

Experiment 2: Being touched by another increases bodily self-awareness. In the next experiment, we examined the effect of social contact through the tactile modality (Fig. 1). As in Experiment 1, we found that participant's mean SCR-rating correlation was modulated by the context ($F_{2,48} = 4.41$, $e_{GG} = 0.996$, $P_{corr} = 0.0175$; $\eta^2 = 0.16$). Being touched by a human induced greater SCR-rating correlation (*Mean* = 0.11; *SD* = 0.21; *CI* = [0.03; 0.20]) than being touched by a brush (*Mean* = −0.05; *SD* = 0.26; *CI* = [−0.15; 0.06]; $t_{24} = 2.70$, $P = 0.013$) or not being touched (*Mean* = −0.02; *SD* = 0.24; *CI* = [−0.12; 0.08]; $t_{24} = 2.40$, $P = 0.024$). Being touched by a brush or not being touched led to similar SCR-rating correlation values ($|t| < 1$). Furthermore, the mean SCR-rating correlation was different from zero only when the participants were touched by a human ($t_{24} = 2.65$, $P = 0.014$). This second experiment demonstrated that social contact established by human touch enhanced the bodily self-awareness of the participants.

Because the perception of a human touch may depend on the interaction between the gender of the person being touched and the gender of the person performing the touch[27], we ran a supplementary analysis with gender as between-subject factor. There was neither any effect of the participants' gender nor any interaction between gender and context on the SCR-rating correlations in our Touch experiment (both $Fs < 1$).

Altogether, these findings demonstrate that social contact enhances bodily self-awareness, as measured by the correlations between the participants' ratings and their SCR amplitude, in both auditory and tactile modalities (see Fig. 2).

Experiments 1 and 2 - Control analyses. To deepen our understanding of the effects of social contact, we ran several control analyses (see Fig. 3). Since social contact with another individual has been associated with an increase in arousal[28], we tested if hearing one's own name or being touched by another human induced specific physiological or emotional responses *per se* during the emotional picture rating task. We found that in both experiments, the social contact modulated the amplitude of the SCR of the participants ($F_{2,54} = 12.43$, $e_{GG} = 0.76$, $P_{corr} = 0.0002$; $\eta^2 = 0.32$ in Experiment 1; $F_{2,48} = 16.06$, $e_{GG} = 0.68$, $P_{corr} = 0.0001$; $\eta^2 = 0.40$ in Experiment 2). Hearing one's own name led to higher SCR than hearing another name ($t_{27} = 3.60$, $P = 0.001$) and hearing white noise ($t_{27} = 4.00$, $P = 0.0005$). Hearing another name also increased SCR when compared to hearing noise

Experiment 1 (N= 28)	**SCRs**	0.17 ± .04	0.12 ± .03	0.09 ± .02
	Ratings	45.0 ± 3.9	37.9 ± 4.0	37.6 ± 3.8
	Memory task (% CR)	96.8 ± 1.4	91.0 ± 1.5	95.5 ± 1.7
	Memory task (RT)	1.8 ± 0.0	1.9 ± 0.1	2.1 ± 0.1
Experiment 2 (N= 25)	**SCRs**	0.84 ± .16	0.86 ± .16	0.34 ± .06
	Ratings	44.5 ± 3.7	44.6 ± 3.4	44.6 ± 3.4
	Memory task (% CR)	91.0 ± 3.5	92.0 ± 3.2	85.0 ± 4.8
	Memory task (RT)	2.2 ± 0.1	2.2 ± 0.2	1.8 ± 0.1

Figure 3. Effect of context on behavioural responses and physiological activity in Experiments 1 (auditory modality) and 2 (tactile modality). All values are expressed as mean ± standard error of the mean. Skin conductance responses (SCRs) are expressed in log(μS + 1). %CR: Percentage of Correct Responses; RT: Reaction Time in seconds.

($t_{27} = 2.35$, $P = 0.027$). Being touched either by another human or by a brush elicited higher SCR than not being touched ($t_{24} = 4.13$, $P = 0.0004$ and $t_{24} = 4.32$, $P = 0.0002$, respectively). However, being touched by a human did not elicit higher SCR than being touched by a brush ($|t| < 1$). In addition, hearing one's own name modulated the participants' ratings of the intensity of their bodily reactions ($F_{2,54} = 17.36$, $\varepsilon_{GG} = 0.97$, $P_{corr} = 0.000002$; $\eta^2 = 0.39$). The own name condition led to higher ratings when compared to the other name ($t_{27} = 4.69$, $P = 0.00007$) and noise ($t_{27} = 5.14$, $P = 0.00002$) conditions; the latter did not differ from each other ($|t| < 1$). By contrast, being touched by a human did not modulated the participant's ratings ($|t| < 1$).

In order to investigate the possible effect of the context condition on participant's attention to the context stimulus, we also analysed the secondary memory task that was performed in a quarter of the trials (see Fig. 1). The mean percentage of correct responses (%CR) in this task was excellent in both experiments (*Mean* = 94.4%, *SD* = 8.2), ensuring that the participants paid attention to the context stimuli. The overall mean response time (RT) was 1.9 s (*SD* = 0.4 s) (Fig. 3). The analyses performed on %CR and RT did not reveal any significant effect of the social contact on these variables in either experiment (all $Fs < 1$).

Experiment 1, 2 and Baltazar *et al.*[6]: The effect of social contact on bodily self-awareness is comparable across sensory modalities. Finally, to test the extent to which the effect of social contact on bodily self-awareness depended on the sensory modality of the social contact, we ran an analysis including the data of experiments 1 and 2 and the data of Baltazar *et al.*[6]. We found that the participants' accuracy in judging the intensity of their bodily emotionaly arousal state was similar across the three experiments ($F_{2,78} = 1.02$, $P = 0.37$; $\eta^2 = 0.03$). Importantly, social contact increased the correlation between the participants' ratings and their SCR amplitude ($F_{2,156} = 14.85$, $\varepsilon_{GG} = 0.99$, $P_{corr} < 0.000001$; $\eta^2 = 0.16$) with similar magnitude across auditory, tactile and visual modalities ($F_{4,156} = 0.74$, $\varepsilon_{GG} = 0.99$, $P_{corr} = 0.57$; $\eta 2 = 0.02$). Overall, irrespective of sensory modality, social contact induced a greater value of SCR-rating correlation (*Mean* = 0.16; *SD* = 0.25; *CI* = [0.10; 0.22]) than each control condition (for the Non-social Control condition: *Mean* = −0.02; *SD* = 0.27; *CI* = [−0.07; 0.04], $t_{78} = 4.43$, $P = 0.00003$; for the Low-level Control condition: *Mean* = −0.03; *SD* = 0.25; *CI* = [−0.08; 0.03], $t_{78} = 4.89$, $P < 0.000001$ – see Fig. 4). In contrast, the control conditions were not different from each other ($|t| < 1$).

Discussion

Following a previously established procedure[6,23], we showed that, irrespective of its sensory modality, social contact enhances bodily self-awareness. While cognitive psychologists have long tended to consider mental functions—including self-awareness—as isolated entities, recent arguments pointed out the fundamental social nature of self-awareness[29]. Our results provide a strong empirical support for this theoretical view.

What are the cognitive mechanisms that may mediate the effect of social contact on bodily self-awareness? In an effort to answer this question in relation to the effect of eye contact on self-awareness, it was recently proposed that direct gaze has a self-referential power[7]. It would automatically trigger a cognitive background centred on the self, manifesting itself through four types of eye contact effects: the enhancement of self-awareness, memory effects, the activation of pro-social behaviour, and positive appraisals of others. Interestingly, social contact through tactile modality induces similar effects. Social touch promotes pro-social behaviours[30], modulates the perception of others by driving more positive assessments[31], and stimulates public self-awareness as measured using a Likert scale[32]. Moreover, social contact through auditory modality shares common mechanisms with eye contact. Hearing one's own name activates similar brain structures as the perception of eye contact, in adults[33]. "Baby-talk" (i.e. speech directed toward the child) of a mother motivates ocular exploration of the environment in 6-months babies just as eye contact does[34]. Together with these findings, our results suggest that whatever the sensory modality, social contact has a self-referential power. This view ties nicely with neuroimaging studies that demonstrated common brain networks for social signal processing and self-related processing (i.e. the Default Mode Network[1]). One may speculate that social contact reinforces the functional connectivity between structures

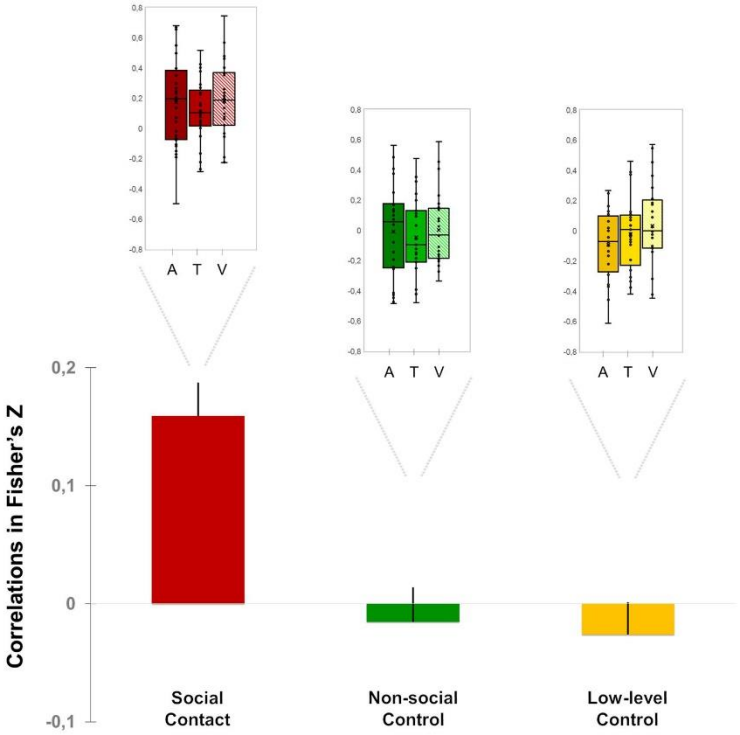


Figure 4. Correlation between participants' skin conductance responses (SCR) amplitude and subjective ratings as a function of social contact across different sensory modalities. The main bar plot represents the overall mean participants' correlation (in Fisher's z scores) between SCR amplitude and subjective rating for the Social Contact (in red), Non-social Control (in green), and Low-level Control (in yellow) conditions, averaged across Experiment 1 on auditory modality (A), Experiment 2 on tactile modality (T), and the experiment of Baltazar *et al.*[6] on visual modality (V). The vertical lines on the bars represent the standard errors of the means. Above each bar of the main plot, an inset detailing the data of each experiment is presented: the points represent the participants' correlations in Fisher's z scores for each context condition (from left to right: Own Name/Human Touch/Eye Contact for the Social Contact conditions, in shades of red; Other Name/Brush Touch/Averted Gaze for the Non-social Control conditions, in shades of green; White noise/No-touch/Cross conditions for the Low-level Control conditions, in shades of yellow). For each condition, the box plots show the lower (Q2) and upper (Q3) quartiles, and the horizontal bar inside the box represent the median value of SCR-rating correlation (in Fisher's z score). Vertical bars outside the box represent the distribution range, with the upper bound corresponding to the maximal individual correlation and the lower bound corresponding to the lowest individual correlation.

of the Default Mode Network, thus boosting self-related process. However, future studies are needed to elucidate the neural basis of the effect of social contact on self-awareness.

It may also be suggested that the increase in bodily self-awareness was mediated by different mechanisms according to the sensory modality[16,35]. For the auditory modality, we reported a greater arousal in the own name than the control conditions. This may be explained by the high intrinsic saliency of the own name. Its foremost personal relevance makes it a highly salient stimulus known to automatically capture attention, even in the absence of conscious perception[36]. Yet, it is unlikely that the more arousing nature of the Own Name condition accounted for the participants' greater bodily awareness in this condition. Admittedly, stimuli that elicit higher arousal may induce more salient bodily signals that are easier to evaluate[37]. However, we did not observe a significant difference on SCR-ratings correlation between the Other Name and Noise conditions, while these conditions also differed significantly on SCR amplitudes. Moreover, the effects of social touch (experiment 2) and of eye contact[6] on bodily self-awareness were not concomitant with any main effect of arousal, while the effect of social contact on participant's bodily self-awareness was not significantly different across sensory modalities (auditory,

tactile, and visual). Taken together, the greater interoceptive awareness associated with social contact is likely not related to an increase of arousal, but rather hinged upon a mechanism allowing greater access to bodily states.

There is discrepancy in the literature on how to measure bodily self-awareness[17]. It has been recommended to compare participant's self-reports with physiological data[16]. Accordingly, most neuroscientific studies measured bodily self-awareness - or "interoceptive awareness" - using comparison between subjective-reports and physiological signals in the form for example of electrodermal activity[38]. In this line, we developed a paradigm to measure bodily self-awareness by the correlation between subjective-reports and skin conductance responses[6,23]. In our experiments, participants were required to rate the intensity of their internal bodily reactions in response to emotional pictures. Importantly, there were not required to focus on a particular physiological cue (e.g. heart rate, skin sweating, or respiration). We thus collected the ratings of their general bodily arousal state. As mentioned in introduction, the SCR is a well established, objective measure of bodily arousal, reflecting sympathetic autonomic nervous system activation. Thus, the correlation between participant's report of their internal bodily arousal state and the amplitude of their SCR reflected their accuracy in judging their bodily arousal state, which we took as a proxy of bodily awareness.

In Experiment 2, we used a specific type of human touch, known to activate the C-Tactile (CT) afferents nerve fibers, a class of unmyelinated mechanosensitive fibers that innervate the human hairy skin. The CT afferents have been described as the sensory pathway of social touch as they respond selectively to gentle, slow skin stroking or caress-like tactile stimulations, in contrast to the tactile fibers A and B that subserve discriminative touch[39]. Importantly however, the tactile stimulations delivered in the brush touches also presented the characteristics necessary to activate CT afferents. Therefore, the greater bodily self-awareness observed in the human touch condition cannot rely merely on a stimulus-driven activation of the CT neural pathway. This reinforces the view that the effects of own name, social touch, and eye contact on bodily awareness were subtended by common brain mechanisms. The results of experiment 2 also suggest that knowing that the contact is directly created by another human agent is essential to the effect of social contact on bodily self-awareness. This fits with the result that we recently obtained in relation to eye contact. Using the same paradigm as in the present study, we showed that the belief of being watched was necessary to elicit an increase of bodily self-awareness in a situation where participants faced another individual wearing opaque sunglasses[23]. Our work converges with the recent accounts of interoception that defend a key role of priors in interoceptive processing, concomitantly with bottom-up signals—i.e. ascending bodily viscerosensory signals[40].

There is evidence that during phylogenesis, humans have developed an innate sensitivity to eye contact[10,41]. In parallel, the sensitivity to first name and social touch appears very early during development. The own name is a socially constructed cue since it is given by others. However, it acquires meaning early on by repetitive hearing. From 4- to 5-months of age, infants prefer to listen to their own rather than other names[42], and they use it as a social cue to guide their attention to events and objects in the external word[43]. Moreover, touch is the first sense to emerge in utero and the most strongly developed at birth. It is one of the earliest and most fundamental forms of parent-child communication[11]. Early tactile deprivation has been shown to affect socio-cognitive development with long-lasting effects, even in the case of later normal care-giving[44]. On the other hand, only few minutes of additional tactile stimulation per day allow the exhibition of a range of positive developmental effects[45]. These studies point out the early sensitivity to several types of social contact signals and its importance in infant development. This supports the view that the self-referential property of social contact plays an essential role in the emergence of infant's self-awareness.

In conclusion, we showed that hearing one's own name spoken by another person and being touched by another person both increased bodily self-awareness, just as perceiving direct gaze does[6]. This provides the first empirical demonstration that social contact irrespective of sensory modality elicits bodily self-awareness. In doing so, it supports the notion of the social nature of the self—i.e. that human self-awareness emerges in interpersonal contacts.

Methods

Subjects. Thirty-five adults (mean age = 22 years, SD = 2.6; 19 men) participated in experiment 1 and thirty-two different adults (mean age = 24 years, SD = 3.4; 15 men) participated in experiment 2. We based our sample size calculation on the previous results obtained in our group regarding the effect of social contact through visual modality on bodily self-awareness[6,23]. The minimum effect size f in these studies was 0.42. Based on this value, we computed a sample size of 24 for a power of 0.8, at alpha 0.05 (with a medium value of non sphericity of 0.75) using the software G*Power 3[46]. We then included thirty-five participants in Experiment 1 and thirty-two in Experiment 2 with the aim of accounting for potential exclusion of participants due to technical errors or outlier values.

For both experiments, all participants had normal or corrected-to-normal vision and no history of neurological or psychiatric illness. All participants were right-handed, French speakers, and naïve to the goal of the experiments. For experiment 1, all participants had normal audition and for experiment 2, the participants did not have any chronic skin disease. Informed written consent was obtained from every participant in accordance with the 1964 Declaration of Helsinki and its later amendments. All procedures were approved by the local ethics committee (CPP Ile de France III, approval n°C07-28). All the methods used in our experiments were performed in accordance with the guidelines and regulations of the local ethics committee. Each participant received a payment of 20 Euros for his/her participation. Four participants in experiment 1 were excluded due either to technical error (N = 3), or because the 'Other Name' was not unfamiliar (N = 1). In experiment 2, two participants were excluded due to health issue (eczema on the forearm for one participant, and temporary fainting during the experiment for the other participant). After additional outlier exclusion (see below), the final data sample included 28 participants (mean age = 22 years, SD = 2.4; 14 men) for the first experiment, and 25 participants (mean age = 24 years, SD = 4.6; 11 men) for the second experiment.

Stimuli. *Emotional stimuli.* The emotional stimuli displayed in both experiments were the same forty-eight emotional pictures (24 positive and 24 negative) as in Baltazar *et al.*[6] and Hazem *et al.*[23]. They were selected from the International Affective Picture Systems[47] to induce emotional experience. The full procedure of stimulus selection is described in Baltazar *et al.*[6].

Context stimuli, Experiment 1. Thirty-two audio recordings of first names (female voice in half of the cases, male in the other half) were created to generate the 'Own Name' and 'Other Name' contexts. The uttered name was the name of the participant in half of the audio recordings ('Own Name' context) and another unfamiliar name in the other half ('Other Name' context), for both the male and the female voices. They were uttered with a calling intonation to ensure a communicative intent. The'Own Name' and the 'Other Name' were matched in terms of gender, duration (ranging from 500 to 600 ms), frequency (medium frequency of occurrence of 15,000 to 30,000 times in France between 1980 and 2000: see https://dataaddict.fr/prenoms/) and phonetic properties (same number of syllables, with no more than three syllables). The loudness of the 'Own Name' and the 'Other Name' was normalized with the AUDACITY 2.0.6 freeware. Moreover, prior to the experiment, each subject provided the first names of their five closest friends and of their relatives (parents, siblings, romantic partner, and children), in order not to select any of these names for the 'Other Name' condition. At the end of the experiment, we asked the participant whether the 'Other Name' was familiar to him/her and we eliminated from the analysis the only participant for whom it was the case. The white noise for the Low-level control condition was generated with AUDACITY 2.0.6, with a duration of 450, 500, 550, 600, or 650 ms.

Context stimuli, Experiment 2. Tactile stimulations in both Human and Brush touch conditions were gentle strokes delivered with a pressure of approximately 8 Pa and a velocity of about 4 cm/s, aimed at inducing optimal activation of the CT afferents neural pathway, thought to be the channel of social touch[48]. All stimulations were proximo-distal in orientation. In the Human Touch condition, the stimulations were performed by the male experimenter MB using his joined index and middle fingers. In the Brush Touch condition, the stimulations were performed with a makeup goat hair brush (3 cm diameter). Both types of stimulation were delivered on 2 different skins regions of 8 cm length on the participant's left forearm, previously delineated with a washable marker. The stimulations were alternating between the two skin regions to minimise the rapid habituation of CT fibers, which require a 30 seconds inter-trial period to return to their baseline level[49].

Before the experiment, the stimulations were practiced by the experimenter and video-recorded to verify stroking velocity and pressure. During the experiment, the experimenter was visually guided by a cursor moving on a screen in order to achieve the correct speed and length of the touch. Moreover, the stroking velocity was evaluated post-experiment from the video-recordings. For this, we randomly extracted 100 video recordings of the touches performed during the experiment (50 human touch and 50 brush touch videos). The speed of the touches was computed and we performed a repeated-measures ANOVA on the measured speed with Context (Human Touch/Brush Touch) as within-subject factor. This showed that there was no significant difference between the Human and the Brush Touch conditions ($Mean = 4.22 \pm 0.10$ cm/s; $F_{1,98} = 1.63$, $P = 0.20$).

Experimental design. The participants were seated at a distance of 70 cm from a 22-inch computer screen with a resolution of 1280 × 1024 pixels. Each trial was initiated by the presentation of a fixation cross of 3-by-3 degrees of visual angle. After a random duration of 0.8 to 1.5 s, it was followed by the presentation of the context stimulus.

Experiment 1. The auditory context stimulus was delivered binaurally through headphones, at about 75 dB SPL maximal intensity. This context stimulus was the name of the participant (Own Name condition), another unfamiliar name (Other Name condition)—uttered by a female (in half of the cases) or a male voice (in the other half), or a white noise (Noise condition). Each condition was presented in one-third of the trials.

Experiment 2. The context stimulus was the slow gentle touch done with the hand of the experimenter (Human Touch condition), the slow gentle touch done by the experimenter using a brush (Brush Touch condition), or no-touch (No-touch condition). The participant's touched arm was placed behind a curtain so that the experimenter and the type of touch performed were not visible.

In both experiments, we used 16 trials per context condition (for a total of 48 trials). The order of the conditions was pseudo-randomized so that any given experimental condition was not repeated more than two times in a row. In each trial, the context stimulus was followed by the emotional picture, so that the delay between the context stimulus onset and the emotional picture onset was 1.5 s in Experiment 1 and 2.5 s in Experiment 2. The emotional picture was presented for 6 s. It covered 39-by-24 degrees of visual angle, in the centre of the screen. It was immediately followed by a continuous vertical scale ranging from 0 to 100, which was displayed until the participant provided his/her response. The participants were instructed to focus on the internal bodily changes that the emotional picture caused in them during its presentation and to evaluate on this basis the intensity of their emotional reaction from 0 (not at all intense) to 100 (very intense) by moving a vertical cursor along the scale. It was specified that the bottom of the scale corresponded to feeling completely relaxed, quiet, calm, and without any particular bodily change induced by the picture, whereas the top of the scale corresponded to feeling very stimulated, excited or nervous, with intense bodily reaction to the picture. In addition, for a quarter of the trials, a new screen appeared after the participant's response, displaying the following words, one alongside the other: "Propre Prénom", "Autre Prénom", and "Bruit" (*Own Name*, *Other Name*, and *Noise*) for the first experiment, or "Toucher Humain", "Toucher Pinceau", and "Pas de Toucher" (*Human Touch*, *Brush Touch*, and *No-touch*) for the second experiment. The participant had to indicate which type of context stimulus had been presented before the emotional picture. This constituted a secondary memory task to ensure that participants paid attention to

the context stimuli. Between trials, the screen remained black for a duration that varied randomly between 12 and 17 s in order to allow skin conductance to return to baseline level. The association between the context image and the emotional stimulus was counterbalanced across participants so that every emotional picture (N = 48) was seen once during the experiment with always 8 positive and 8 negative pictures associated with each context condition.

Physiological recordings and analysis. Physiological responses were recorded using ADInstruments© (ML870/Powerlab 8/30) acquisition system.

Skin conductance response (SCR). Two Ag–AgCl electrodes filled with isotonic NaCl unibase electrolyte were attached to the palmar surface of the middle phalanges of the index and middle fingers of the non-dominant hand. The raw SCR signals were recorded at a sampling rate of 2 kHz, amplified and low-pass filtered online at 10 Hz. Then, the SCR was offline downsampled at 2 Hz. Trials containing artefacts or noisy baseline (i.e. mean of activity during the second preceding the context onset) were manually rejected (less than 8% of the trials). The SCR in response to the emotional picture was defined as the maximum change from the baseline level occurring between 1 and 6 s after the emotional picture onset. The SCR amplitudes were then log-transformed [Log (μS + 1)] to normalize the data[25].

Correlations between SCR and subjective ratings of emotional response intensity. The two experiments were analysed independently from each other. For each experiment, we computed the correlation (Pearson's r coefficient) between the SCR evoked by the emotional pictures and the ratings provided by the participants, in each context condition separately and for each participant. Correlation r values are typically not normally distributed[50,51]. Therefore, we performed Fisher's r-to-z transformation in order to normalize the correlation values. Shapiro-Wilk statistical tests confirmed that the Fisher z scores distribution did not significantly differ from a normal distribution, for each condition in both experiments (all $P > 0.20$). We then screened the Fisher's z scores for extreme values. Three participants in the first experiment and five participants in the second experiment had outlier values (Fisher's z scores differing by more than two standard deviations from the group mean in one or more experimental conditions); they were excluded from all subsequent analyses.

Statistical analyses. *Statistical analysis of the SCR-rating correlation data.* For each experiment, a one-way repeated-measures ANOVA with Context (Experiment 1: Own Name/Other Name/Noise and Experiment 2: Human Touch/Brush Touch/No-touch) as within-subject factor was run on the SCR-rating correlations transformed into Fisher's z scores. We used the Greenhouse-Geisser correction to correct for deviations from the assumption of sphericity (the ε_{GG} correction factor and the corrected P or P_{corr} are reported). Effect sizes (eta-squared, η^2) are reported together with F and p values of the main effects. Planned comparisons between the conditions taken two-by-two were further performed using bilateral, paired Student t-tests when main effects were observed.

Control analyses. *Main effects of context on arousal and ratings.* For each experiment, additional one-way repeated-measures ANOVAs with Context as within-subject factor were carried out on SCRs and on subjective ratings, respectively.

Secondary memory task. For each experiment, one-way repeated-measures ANOVAs with Context as within-subject factor were run on the RTs and on the %CR obtained in the secondary memory task.

Control analysis specific to the second experiment. A repeated-measures ANOVA with Context (Human Touch/Brush Touch/No-touch) as within-subject factor and participant's gender as between-subject factor (Female/Male) was run on the Fisher's z scores of SCR-rating correlations.

Analysis across sensory modalities: Experiment 1, 2, and Baltazar et al.[6]. A repeated-measures ANOVA with Experiment (Experiment 1/Experiment 2/Experiment from Baltazar *et al.*[6]) as between-subject factor and Condition (Social Contact condition: Own Name – Human Touch - Eye Contact/Non-social control condition: Other Name - Brush Touch - Averted Eyes/Low-level control condition: Noise - No-touch – Fixation cross) as within-subject factor was run on the Fisher's z scores of SCR-rating correlations.

Data availability. The datasets generated and/or analysed during the current study are available from the corresponding author on request.

References

1. Schilbach, L., Eickhoff, S. B., Rotarska-Jagiela, A., Fink, G. R. & Vogeley, K. Minds at rest? Social cognition as the default mode of cognizing and its putative relationship to the 'default system' of the brain. *Conscious. Cogn.* **17**, 457–467 (2008).
2. Reddy, V. On being the object of attention: Implications for self-other consciousness. *Trends Cogn. Sci.* **7**, 397–402 (2003).
3. Akhtar, N. & Gernsbacher, M. A. On Privileging the Role of Gaze in Infant Social Cognition. *Child Dev. Perspect.* **2**, 59–65 (2008).
4. Spikman, J. M. *et al.* Deficits in facial emotion recognition indicate behavioral changes and impaired self-awareness after moderate to severe traumatic brain injury. *PLoS One* **8**, e65581 (2013).
5. Rochat, P. Five levels of self-awareness as they unfold early in life. *Conscious. Cogn.* **12**, 717–731 (2003).
6. Baltazar, M. *et al.* Eye contact elicits bodily self-awareness in human adults. *Cognition* **133**, 120–127 (2014).
7. Conty, L., George, N. & Hietanen, J. K. Watching Eyes effects: When others meet the self. *Conscious. Cogn.* **45**, 184–197 (2016).
8. Kobayashi, H. & Kohshima, S. Unique morphology of the human eye. *Nature* **387**, 767–768 (1997).
9. George, N. & Conty, L. Facing the gaze of others. *Neurophysiol. Clin.* **38**, 197–207 (2008).
10. Senju, A. & Johnson, M. H. The eye contact effect: mechanisms and development. *Trends Cogn. Sci.* **13**, 127–134 (2009).
11. Gallace, A. & Spence, C. The science of interpersonal touch: An overview. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **34**, 246–259 (2010).

12. McGlone, F., Wessberg, J. & Olausson, H. Discriminative and affective touch: sensing and feeling. *Neuron* **82**, 737–55 (2014).
13. Adolphs, R. Cognitive neuroscience of human social behaviour. *Nat. Rev. Neurosci.* **4**, 165–178 (2003).
14. Perrin, F. *et al.* Neural mechanisms involved in the detection of our first name: a combined ERPs and PET study. *Neuropsychologia* **43**, 12–19 (2005).
15. Ainley, V., Maister, L., Brokfeld, J., Farmer, H. & Tsakiris, M. More of myself: Manipulating interoceptive awareness by heightened attention to bodily and narrative aspects of the self. *Conscious. Cogn.* **22**, 1231–1238 (2013).
16. Silvia, P. J. & Gendolla, G. H. E. On introspection and self-perception: Does self-focused attention enable accurate self-knowledge? *Rev. Gen. Psychol.* **5**, 241–269 (2001).
17. Garfinkel, S. N., Seth, A. K., Barrett, A. B., Suzuki, K. & Critchley, H. D. Knowing your own heart: Distinguishing interoceptive accuracy from interoceptive awareness. *Biol. Psychol.* **104**, 65–74 (2015).
18. Cameron, O. G. Interoception: the inside story–a model for psychosomatic processes. *Psychosom. Med.* **63**, 697–710 (2001).
19. Craig, A. D. B. The sentient self. *Brain Struct. Funct.* **214**, 563–77 (2010).
20. Damasio, A. R. *Self comes to mind: Constructing the conscious brain*. (Pantheon books, 2010).
21. Critchley, H. D., Wiens, S., Rotshtein, P., Ohman, A. & Dolan, R. J. Neural systems supporting interoceptive awareness. *Nat. Neurosci.* **7**, 189–195 (2004).
22. Ring, C., Brener, J., Knapp, K. & Mailloux, J. Effects of heartbeat feedback on beliefs about heart rate and heartbeat counting: A cautionary tale about interoceptive awareness. *Biol. Psychol.* **104**, 193–198 (2015).
23. Hazem, N., George, N., Baltazar, M. & Conty, L. I know you can see me: Social attention influences bodily self-awareness. *Biol. Psychol.* **124**, 21–29 (2017).
24. Greenwald, M., Cook, E. & Lang, P. Affective judgment and psychophysiological response: Dimensional covariation in the evaluation of pictorial stimuli. *J. Psychophysiol.* **3**, 51–64 (1989).
25. Bradley, M. M., Codispoti, M., Cuthbert, B. N. & Lang, P. J. Emotion and motivation I: defensive and appetitive reactions in picture processing. *Emotion* **1**, 276–298 (2001).
26. Lang, P. J., Greenwald, M. K., Bradley, M. M. & Hamm, A. O. Looking at pictures: affective, facial, visceral, and behavioral reactions. *Psychophysiology* **30**, 261–273 (1993).
27. DiBiase, R. & Gunnoe, J. Gender and culture differences in touching behavior. *J. Soc. Psychol.* **144**, 49–62 (2004).
28. Helminen, T. M., Kaasinen, S. M. & Hietanen, J. K. Eye contact and arousal: The effects of stimulus duration. *Biol. Psychol.* **88**, 124–30 (2011).
29. Frith, C. D. & Frith, U. Social cognition in humans. *Curr. Biol.* **17**, R724–32 (2007).
30. Joule, R.-V. & Guéguen, N. Touch, compliance, and awareness of tactile contact. *Percept. Mot. Skills* **104**, 581–588 (2007).
31. Erceau, D. & Guéguen, N. Tactile Contact and Evaluation of the Toucher. *J. Soc. Psychol.* **147**, 441–444 (2007).
32. Wilhelm, F. H., Kochar, A. S., Roth, W. T. & Gross, J. J. Social anxiety and response to touch: incongruence between self-evaluative and physiological reactions. *Biol. Psychol.* **58**, 181–202 (2001).
33. Kampe, K. K. W., Frith, C. D. & Frith, U. 'Hey John': Signals conveying communicative intention toward the self activate brain regions associated with 'mentalizing,' regardless of modality. *J. Neurosci.* **23**, 5258–5263 (2003).
34. Senju, A. & Csibra, G. Gaze Following in Human Infants Depends on Communicative Signals. *Curr. Biol.* **18**, 668–671 (2008).
35. Zajonc, R. B. Social Facilitation. *Science (80-.).* **149**, 269–274 (1965).
36. Pfister, R., Pohl, C., Kiesel, A., Kunde, W. & Cohen, L. Your Unconscious Knows Your Name. *PLoS One* **7**, e32402 (2012).
37. Wegner, D. M. & Giuliano, T. Arousal-induced attention to self. *J. Pers. Soc. Psychol.* **38**, 719–726 (1980).
38. Andor, T., Gerlach, A. L. & Rist, F. Superior perception of phasic physiological arousal and the detrimental consequences of the conviction to be aroused on worrying and metacognitions in GAD. *J. Abnorm. Psychol.* **117**, 193–205 (2008).
39. Björnsdotter, M., Morrison, I. & Olausson, H. Feeling good: on the role of C fiber mediated touch in interoception. *Exp. brain Res.* **207**, 149–55 (2010).
40. Barrett, L. F. & Simmons, W. K. Interoceptive predictions in the brain. *Nat. Rev. Neurosci.* **16**, 1–11 (2015).
41. Farroni, T., Csibra, G., Simion, F. & Johnson, M. H. Eye contact detection in humans from birth. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **99**, 9602–9605 (2002).
42. Mandel, D. R., Jusczyk, P. W. & Pisoni, D. B. Infants' Recognition of the Sound Patterns of Their Own Names. *Psychol. Sci.* **6**, 314–317 (1995).
43. Parise, E., Friederici, A. D., Striano, T., Friederici, A. & Pernier, J. 'Did You Call Me?' 5-Month-Old Infants Own Name Guides Their Attention. *PLoS One* **5**, e14208 (2010).
44. Fries, A., Ziegler, T. & Kurian, J. Early experience in humans is associated with changes in neuropeptides critical for regulating social behavior. *Proc.* (2005).
45. Ardiel, E. L. & Rankin, C. H. The importance of touch in development. *Paediatr. Child Health* **15**, 153–6 (2010).
46. Faul, F., Erdfelder, E., Lang, A.-G. & Buchner, A. G*Power 3: a flexible statistical power analysis program for the social, behavioral, and biomedical sciences. *Behav. Res. Methods* **39**, 175–91 (2007).
47. Lang, P. J., Bradley, M. M. & Cuthbert, B. N. *International affective picture system (IAPS): Affective ratings of pictures and instruction manual. Technical Report A-8*, https://doi.org/10.1016/j.epsr.2006.03.016 (2008).
48. Morrison, I., Löken, L. S. & Olausson, H. H. The skin as a social organ. *Exp. brain Res.* **204**, 305–314 (2010).
49. Olausson, H., Wessberg, J., Morrison, I., McGlone, F. & Vallbo, A. The neurophysiology of unmyelinated tactile afferents. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **34**, 185–91 (2010).
50. Silver, N. C. & Dunlap, W. P. Averaging correlation coefficients: Should Fisher's z transformation be used? *J. Appl. Psychol.* **72**, 146–148 (1987).
51. Gorsuch, R. L. & Lehmann, C. S. Correlation Coefficients: Mean Bias and Confidence Interval Distortions. *J. Methods Meas. Soc. Sci.* **1**, 52–65 (2010).

Acknowledgements

This work was supported by the Agence Nationale de la Recherche (Grant numbers ANR-13-JSH2-0001-01 to LC and ANR-12-SAMA-01104 to N.G.) and by the French program "Investissements d'avenir" (Grant numbers ANR-10-IAIHU-06 and ANR-11-INBS- 0006).

Author Contributions

N.H. contributed to design the experiments, collect, analyse, and interpret the data, and wrote the manuscript. L.C. and N.G. supervised the research project and contributed to the experimental design, data analyses and interpretation, and to the writing of the manuscript. M.B. contributed to data collection, analysis, and interpretation.

Additional Information

Supplementary information accompanies this paper at https://doi.org/10.1038/s41598-018-22497-1.

Competing Interests: The authors declare no competing interests.

Publisher's note: Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons license, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons license and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this license, visit http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/.

© The Author(s) 2018

Etude 3 : Effet du contact social sur la dynamique des réseaux cérébraux de repos

I. Contexte

Nous avons montré au cours des études précédentes que le contact social améliore la conscience corporelle – mesurée sous la forme de la précision intéroceptive – quelle que soit la modalité sensorielle par laquelle il se produit. Par ailleurs, à travers une revue de la littérature (Chapitre 3 : Le contact social), nous avons mis en évidence des effets cognitifs et comportementaux en partie similaires à la suite de l'écoute de son prénom, d'un toucher social et de la perception d'un regard direct. Le point commun à ces effets pourrait être un biais de traitement en référence à soi. Les études qui ont investigué les effets des indices de contact social se sont jusqu'à présent focalisées sur leur valeur hautement communicative, mais elles ont négligé une caractéristique fondamentale : leur particularité est avant tout qu'ils sont orientés vers soi. Ils indiquent que nous sommes l'objet de l'attention d'autrui. Ils pourraient ainsi activer des processus de référence à soi, ou l'expérience subjective que le contexte présent est fortement lié à notre propre personne, et activer ainsi un mode de cognition centrée sur le soi et un traitement des informations en lien avec le soi.

De manière cohérente, les études en neuroimagerie montrent des structures cérébrales communes au réseau impliqué dans le traitement des signaux sociaux – ou « cerveau social » – et le réseau qui seraient le siège des processus de référence à soi – i.e. le réseau du mode par défaut («Default mode Network» ou DMN; Amft et al., 2015; Mars et al., 2012; Schilbach et al., 2008). Le DMN est un réseau cérébral qui montre des activités hautement coordonnées pendant le repos et durant des tâches impliquant des processus de référence à soi (Buckner & Carroll, 2007; D'Argembeau et al., 2005; Kelley et al., 2002; Qin & Northoff, 2011; Raichle, 2015; Spreng & Grady, 2010b). Par ailleurs, de récentes études suggèrent que les régions impliquées dans les processus de référence à soi pourraient exercer des influences inhibitrices sur les régions cérébrales impliqués dans les processus cognitifs orientés sur l'environnement extérieur (M. D. Fox et al., 2005; Fransson, 2005; Kelly, Uddin, Biswal, Castellanos, & Milham, 2008; Uddin, Kelly, Biswal, Castellanos, & Milham, 2009). Le contact social pourrait-il moduler la balance entre cognition orientée sur le soi et cognition orientée vers l'extérieur ?

II. Méthodologie particulière

Dans cette étude, nous avons investigué les effets du contact social sur la dynamique des réseaux cérébraux de repos en magnétoencéphalographie (MEG). Pour cela, nous avons manipulé le contact social entre un participant et l'expérimentateur (moi-même) au cours de deux sessions expérimentales, avant de réaliser un enregistrement magnétoencéphalographique au repos (d'une durée de 2*5min ; voir Figure 23). Au cours d'une des deux sessions, durant la période couvrant l'arrivée du participant jusqu'à l'enregistrement MEG (ainsi que durant la pause entre les 2 enregistrements de 5 min), le contact entre le participant et l'expérimentateur était accru via les diverses modalités sensorielles (nombreux contacts par le regard, appels du participant par son prénom, contacts tactiles de l'expérimentateur sur l'épaule du participant). Au cours de l'autre session, les contacts étaient réduits (très peu de contacts par le regard, pas d'utilisation du prénom, pas de contact tactile). L'ordre des sessions a été contrebalancé au travers des participants. Par ailleurs, les participants n'ont pas été mis au courant de la manipulation du contact social avant la fin de l'étude. Ensuite, nous réalisions un enregistrement MEG au repos (2*5min).

L'objectif de cette étude était de contraster les sessions de contact social accru et de contact social réduit afin de déterminer si le contact social avec l'expérimentateur a modifié la dynamique des réseaux cérébraux de repos. Nous faisons l'hypothèse d'une augmentation des processus de cognition orientés sur le soi, associée à une réduction des processus cognitifs orientés sur l'environnement extérieur, suite à une condition de contact social accru comparé à une condition de contact social réduit. Cet effet pourrait se manifester par une corrélation négative plus forte entre les régions cérébrales impliquées dans la cognition orientée sur le soi – les régions médiales du DMN, et en particulier le cortex médial préfrontal – et les régions cérébrales impliquées dans la cognition orientée sur l'extérieur (par exemple : les régions sensorielles primaires, somatomotrices ou le réseau attentionnel fronto-pariétal). Un tel résultat pourrait fournir un substrat neural à même d'expliquer les effets du contact social sur la conscience de soi.

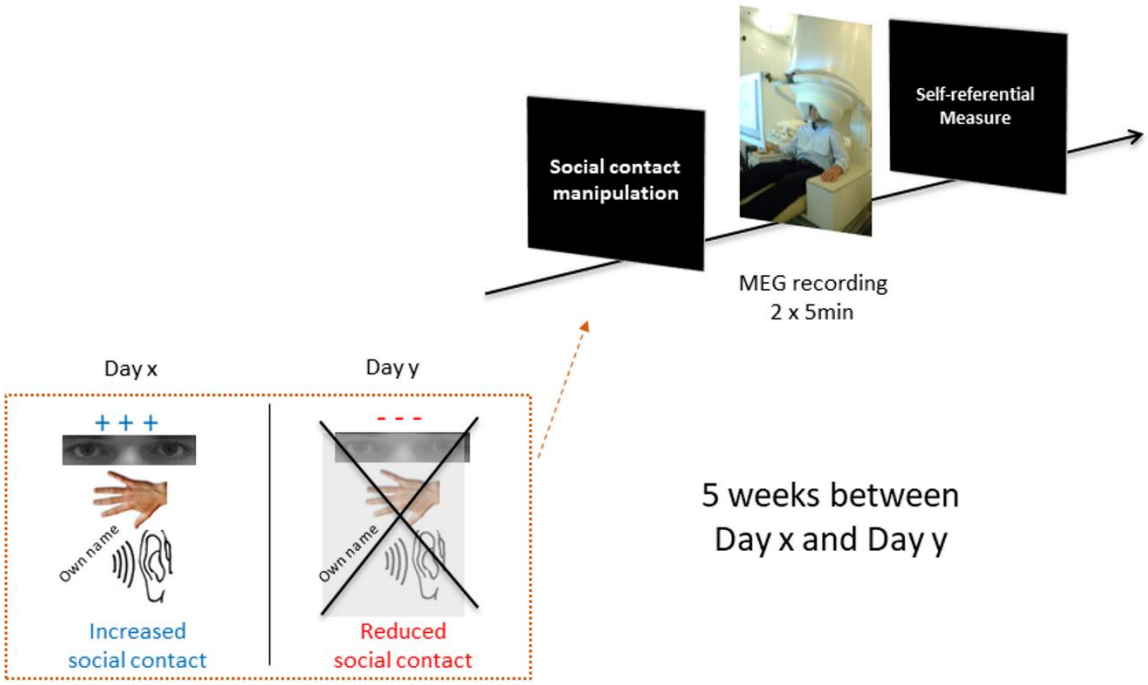


Figure 23. Décours temporel d'une session expérimentale

A la fin de chaque session expérimentale, les participants ont complété un questionnaire constitué de 13 échelles de Likert afin d'évaluer le contenu de leurs pensées pendant l'enregistrement MEG au repos, et notamment le format de leur pensées (visuelles, auditives, etc.) et la quantité de pensées orientées sur le soi. Les participants ont par ailleurs réalisé une IRM anatomique (T1) afin d'améliorer la résolution de la reconstruction de source qui a été réalisée à partir des données MEG.

III. Analyse des données

1. Traitement et analyse des données magnétoencéphalographiques

Dans un premier temps, des méthodes de décomposition fréquentielle du signal ont été utilisées afin de déterminer si la manipulation du contact social a modifié le spectre de puissance fréquentielle des activités cérébrales des participants. Dans un second temps, nous avons utilisé des méthodes de reconstruction de sources (de type beamforming) associées à des analyses en composantes indépendantes temporelles (tICA) pour investiguer la connectivité fonctionnelle des réseaux cérébraux de repos en fonction des conditions de contact social.

2. Traitement et analyse du questionnaire

Pour analyser le questionnaire, nous avons réalisé une analyse factorielle multiple (MFA) afin de grouper les items qui mesurent une même dimension ensembles. Nous avons regroupé les items du questionnaire en trois groupes sur la base de leur similarité théorique : (i) les items mesurant les pensées visuelles (incluant l'image visuelle du soi) ; (ii) les items mesurant les pensées auditives (incluant les pensées avec notre propre voix) ; (iii) les items mesurant les pensées orientées sur des personnes (incluant les pensées orientées sur soi-même). Ce groupement d'items a ensuite été confirmé par les valeurs de corrélations observées entre les items (seuls les items appartenant à un même groupe ont montré des corrélations importantes).

La seconde étape de la MFA consiste à lancer une analyse en composante principale sur chaque groupe d'items (on conserve les dimensions présentant des valeurs propres supérieures à 1), et à lancer ensuite une analyse en composante principale générale sur les dimensions des groupes d'items extraites. On réalise ensuite des tests V (« test-values» ou V test en anglais) pour comparer les scores individuels de nos participants dans les deux conditions expérimentales sur les dimensions extraites par l'analyse en composante principale générale de la MFA.

IV. Résultats principaux

1. Modulation de la connectivité fonctionnelle des réseaux de repos par le contact social dans la bande de fréquence alpha

Les deux conditions expérimentales ont montré des différences significatives sur une composante indépendante correspondant à un réseau occipital visuel bilatéral, qui révèlent une modulation de la connectivité fonctionnelle entre ce réseau visuel et d'autres régions cérébrales en fonction de la condition expérimentale. Suite à un contact social accru comparé à un contact social réduit, on observe une connectivité fonctionnelle négative (anticorrélation) renforcée entre le cortex préfrontal médian et ce réseau occipital visuel. De plus, le contact social accru comparé au contact social réduit, a réduit la connectivité fonctionnelle au sein des régions occipitales visuelles, et entre ces régions visuelles et le précuneus ainsi que les régions temporales postérieures.

2. Modulation du contenu des pensées pendant la période de repos par le contact social

La MFA réalisé sur le questionnaire a révélé une solution en 3 composantes, expliquant 63% de la variance de nos données. La première dimension correspondait aux pensées de référence à soi dans un format auditif, la seconde dimension aux pensées de référence à soi orientées sur les personnes dans un format transmodal, et la troisième dimension aux pensées de référence à soi dans un format visuel. Des tests V ont ensuite révélé que nos deux conditions expérimentales (contact social accru/contact social réduit) ont amené à des scores significativement différents sur ces 3 dimensions.

Le contact social accru (comparé à un contact social réduit) a abouti à des scores plus importants sur la seconde dimension (i.e. pensées de référence à soi dans un format transmodal), associé à des scores moins sur la première dimension (i.e. pensées de référence à soi dans un format auditif) et la troisième dimension (i.e. pensées de référence à soi dans un format visuel).

V. Conclusion

Nos résultats démontrent que le contact social module la connectivité des réseaux de repos, sous la forme d'un couplage négatif amélioré entre des régions cérébrales impliquées dans les processus sensoriels (i.e. occipitales et temporales postérieurs) et la partie antérieure des régions cérébrales médiales (i.e. le cortex préfrontal dorsomédian) suite à un contact social accru comparé à un contact social réduit. Ces résultats suggèrent ainsi une balance différenciée entre les processus orientés sur le soi (sous-tendus par les régions médiales antérieur) et les processus orientés sur l'environnement extérieur (sous-tendus par les régions occipitales et temporales) en fonction du contact social. De plus, ces résultats sont consistants avec le contenu des pensées des participants mesuré par notre questionnaire.

En conclusion, ces résultats suggèrent que faire l'expérience d'un contact social accru pourrait engager des régions cérébrales d'un plus haut niveau hiérarchique, et amélioré les processus de référence à soi dans un format transmodal, tout en réduisant les processus de référence à soi dans un format sensoriel (i.e. visuel ou auditif). Par ailleurs, ils suggèrent aussi que faire l'expérience d'un contact social réduit, élicite aussi des processus de référence à soi, mais sous une forme moins intégrée ou plus unimodale.

Un article est en cours de préparation sur les résultats de cette étude.

SOCIAL CONTACT MODULATES THE BALANCE BETWEEN INTERNALLY AND EXTERNALLY ORIENTED PROCESSES: A RESTING-STATE MEG STUDY

Nesrine HAZEM[1,2,3*], Laurence CONTY[2], Denis SCHWARTZ[1,3,4,5,6], Lydia YAHIA-CHERIF[1,3,4,5,6], Mariana BABO-REBELO[1], Christophe GITTON[1,3,4,5,6], Nathalie GEORGE[1,3,4,5,6]

[1] Institut du Cerveau et de la Moelle épinière (ICM), Social and Affective Neuroscience Laboratory and Centre MEG-EEG, Paris, France;

[2] Laboratory of Human and Artificial Cognition (CHArt), Univ Paris Nanterre, Nanterre, France

[3] Sorbonne Universités, UPMC Univ Paris 06, UMR_S 1127, Paris, France;

[4] CNRS, UMR 7225, Paris, France;

[5] Inserm, U 1127, Paris, France

[6] ENS, Centre MEG-EEG, Paris, France

Running Title: Social contact influences resting state networks

Abstract: 252 words

Main text: 7051

Number of Tables: 2

Number of Figures: 4

* Corresponding author at: Social and Affective Neuroscience Laboratory, Institut du Cerveau et de la Moelle épinière (ICM), 47 bd de l'hôpital, 75013 Paris cedex 13. Tel.: +33 1 57 27 43 10

E-mail address: Ness.hazem@gmail.com

ABSTRACT

Recent studies have shown that brain regions of a network associated with self-related cognition (i.e. the Default Mode Network) are activated during tasks of a social nature (for example, Iacoboni et al., 2004; Mars et al., 2012). However, it has never been tested whether social contact, by its self-reflective impact, may modulate the activity of resting state networks, particularly the functional connectivity between midline brain regions associated with self-related cognition and other cortical regions associated with externally oriented processing. Here, we aimed at testing this hypothesis by examining if an ecological social context of interpersonal contacts through multiple sensory channels (increased social contact versus reduced) may modulate MEG-ICA derived resting-state brain network connectivity and participant's self-referential though content. Our results revealed that increased as compared to reduced social contact was followed by a change in the functional connectivity of resting state networks. There was enhanced negative coupling between anterior prefrontal midline region and sensory brain regions (i.e. occipital visual regions), and decreased intrinsic connectivity within sensory brain region, as well as decreased positive coupling between sensory brain regions and posterior midline region (i.e. precuneus). These results were associated with enhanced transmodal self-related thoughts, and reduced self-related thoughts in a sensory format (visual or auditory), following increased as compared to reduced social contact. Together, these results suggested that social contact enhanced self-related cognition in a highly integrated form, while reducing externally oriented cognition. Such a modulation may constitute a brain substrate of the self-centered cognitive context induced by social contact during social interactions.

Keywords: Social contact, MEG, resting state, Default Mode Network, Self, Social interaction.

1. Introduction

Social contact refers to an ensemble of cues that signal to an agent that another agent is attending to him/her, such as direct gaze or eye contact, calling one's own name, or social touch. It is preliminary to every social interaction, most often signalling an intention to communicate, and plays a key role in interindividual coordination and exchanges (Adolphs, 2003; Akhtar & Gernsbacher, 2008; Patterson, 2011). Social contact constitutes the most primary form of social interaction and would play a key role in human development. Indeed, the experience of being the object of another's attention would form the basis for the infant's development of a minimal sense of identity, shaping the emergence of the self (Reddy, 2003). Theoretical proposals increasingly defend a fundamental social nature of human self-awareness (e.g., Gallup, 1998; Graziano & Kastner, 2011; Reddy, 2003; Rochat, 2003) and mutual engagement during social interactions – or social contact – would foster self-awareness development in the first years of life. Over lifespan, social contact would further shape our self-representations by appealing to the self. While some studies have started to investigate the brain substrates of the processing of social contact cues (Conty, N'Diaye, Tijus, & George, 2007; Gordon et al., 2013; Kampe, Frith, & Frith, 2003), virtually nothing is known about how social contact may interact with self-related brain processes.

It has been proposed that the perception of social contact cues – that indicate that the attention of another agent is directed at us – may elicit self-focused or internally oriented attention and the subjective experience that the present context is strongly related to ourselves, thus activating self-referential processes – i.e. processing of information in relation to the self (Conty, George, & Hietanen, 2016). Consistently with this view, a recent study demonstrated that eye contact with another person increases the use of first-person pronouns, which classically indicates enhanced self-referential processing (Hietanen &

Hietanen, 2017). Moreover, recent results showed that social contact enhances self-awareness in adults. The perception of a direct gaze – a gaze directed at the self – was shown to enhance the awareness of public aspects of the self (Pönkänen, Alhoniemi, Leppänen, & Hietanen, 2011). We further demonstrated that social contact through visual, auditory and tactile sensory modalities also enhances bodily self-awareness, with a similar effect across these sensory modalities of social contact (Baltazar et al., 2014; Hazem, Beaurenaut, George, & Conty, 2018).

At the brain level, self-related processes have been related to activity in the Default Mode Network (DMN; Buckner, Andrews-Hanna, & Schacter, 2008; Davey, Pujol, & Harrison, 2016). The DMN is a large-scale network of brain regions that was initially uncovered as the major network of the resting brain. It is indeed comprised of a set of region that show coordinated activities – i.e. functional connectivity – during rest. These regions were however noted to be activated not only during rest but also during self-referential processing tasks (Buckner & Carroll, 2007; D'Argembeau et al., 2005; Kelley et al., 2002; Qin & Northoff, 2011; Raichle, 2015; R. Nathan Spreng & Grady, 2010). The DMN comprises primary nodes in the medial prefrontal cortex (Broadman areas (BA): 24/32 ac, 10m/10r/10p, 9) and the medial posterior cortex, including the posterior cingulate and retrosplenial cortex (PCC/Rsp; BA 23/31, 29/30) and the precuneus (BA 7m). Besides these main hubs, other brains regions are regularly associated with the DMN, including the lateral temporal cortex (LTC; BA 21) and the inferior parietal/angular gyrus brain regions around the temporo-parietal junction (TPJ; BA 39-40).

Most interestingly, recent studies have shown that several nodes or regions of the Default Mode Network) are activated during tasks of a social nature (Amft et al., 2015; Iacoboni et al., 2004; Mars et al., 2012). However, it has not yet been tested if social contact may influence resting state networks, and particularly regions of the default mode network.

Considering the self-reflective power of social contact, it may be expected that social contact modulates functional connectivity in midline brain regions of the medial prefrontal cortex and/or precuneus/posterior cingulate cortex, which are typically associated with self-related cognition. Moreover, recent studies have suggested that the brain regions involved in self-referential processing may exert inhibitory influences on outside world-oriented or task-positive networks (Fox et al., 2005a; Fransson, 2005; Kelly, Uddin, Biswal, Castellanos, & Milham, 2008; Uddin, Kelly, Biswal, Castellanos, & Milham, 2009). These networks include the visual occipital network, the sensori-motor network and the parietal attentional network. Thus, it may be hypothesized that social contact influences the competitive relationship between internally oriented (or self-related) and externally oriented cognition – as measured in the form of negative correlation between activity of the DMN and activity of brain regions related to externally oriented processing (e.g., Uddin et al., 2009; Vanhaudenhuyse et al., 2011).

In this study, we aimed at examining if social contact may modulate the activity of resting state networks, particularly the functional connectivity between midline brain regions associated with self-related cognition and other cortical regions associated with externally oriented processing. To create an ecologically valid context of social contact within the laboratory environment, we constituted two scenarios of high versus low social contact between the participants and an experimenter, and we recorded resting-state brain activity with MEG following this manipulation of social contact. Importantly, the participants were not informed about this experimental manipulation. Each participant completed two MEG recording sessions at five weeks of interval. During one session, the number of social contacts between the experimenter and the participant was high, involving regular eye contacts, regular use of the participant's first name and occasional touch of the participant's shoulder. During the other experimental session, the contact

between the experimenter and the participant was reduced, with very few eye contacts and without any use of the participant's first name or any touch.

We hypothesized that high social contact enhances self-related cognition while reducing externally oriented cognition. To test this hypothesis, we used source reconstruction beamforming methods associated with temporal independent component analyses (ICAs; Brookes et al., 2011; Nugent, Robinson, Coppola, Furey, & Zarate, 2015) to investigate resting state networks connectivity modulation by social contact.

2. Materials and Methods

2.1. Participants

Twenty-two adults (mean age = 23 years, *SD* = 3.5; 11 men) participated in the experiment. All participants had normal vision, normal audition, and no neurological or psychiatric history. All were right-handed, French speakers, naïve to the aim of the experiment, and participated for the first time to a study at the MEG platform of the Centre de Neuroimagerie de Recherche (CENIR, ICM, Paris, France). They were thus unfamiliar with the environment and the staff of the platform. Informed written consent was obtained from every participant in accordance with the 1964 Declaration of Helsinki and its later amendments. All procedures were approved by the local ethics committee (CPP Ile de France VI, approval n°47-15). Each participant received a payment of 60 Euros.

Two participants were excluded because they did not come to their second MEG experimental session (N=1) or to their anatomical MRI session (N=1). One participant was excluded from MEG analysis for excessive blink artefacts. Thus, the final data sample included 19 participants (9 men).

2.2. Experimental protocol

All participants completed two MEG experimental sessions (duration of each session: 45min) at five weeks of interval. We used the phase of the participant's preparation for the MEG recording session to manipulate the amount of social contact between the two recording sessions. This manipulation was carried out by the female experimenter (NH).

Social contact manipulation. During the phase of preparation, we manipulated the amount of social contact between the participant and the experimenter following a strict written scenario (see Supplementary Information I). The participants were not informed about this experimental manipulation. During one of the two sessions, the number of social contact between the experimenter and the participant was high, using different sensory modalities (High Contact condition): the experimenter made regular eye contacts with the participant, used her/his first name regularly and touched her/his shoulder periodically. In the other experimental session, the social contact between the experimenter and the participant was reduced (Low Contact condition): the experimenter made very few eye contacts with the participant, did not use her/his first name and did not touch her/him except for placing the electrocardiogram and electrooculogram electrodes (see below). The order of the two experimental conditions was counterbalanced across the participants. The scenario of the experimental conditions was written and practiced on three pilot participants (not included in the study), to ensure similar amount of social contact cues among participants, and similar verbal content in the two experimental conditions.

Two blocks of 5-minutes of resting state were then recorded with MEG. During the recording, the participant was lying down comfortably on an amagnetic bed, with his head

placed in the MEG helmet. Participants were instructed to relax with their eyes open, to fixate a cross on the ceiling, and to remain still for the duration of the recordings.

Between the two blocks, in the high social contact condition, the experimenter came in the magnetically shielded room, at the height of the shoulder of the lying participant. She ensured that the participant was feeling well, and was well installed, while making eye contact with her/him, using her/his name and making a light touch on her/his shoulder. In the low social contact condition, the experimenter also entered the magnetically shielded room, but stayed at the entrance of the room. The experimenter asked the participant the same questions as in the high contact condition, but without making eye contact, using the participant's name, or touching her/him.

Post-MEG-recording questionnaire. After the MEG recording session, the participant completed an 11-item questionnaire to assess the content of her/his thoughts during the two-blocks MEG resting-state acquisition period (see Supplementary Information II). The questionnaire included questions about the visual nature of the thoughts ('did you think about visual images?'), their auditory nature ('did you have thoughts in speech format?'), their focus on persons ('did you think about persons (including yourself)?'); for each of these questions, we then asked if the thought was self-oriented (for the visual thoughts: 'Were you present in these visual thoughts?' i.e. visual image of the self; for the speech thoughts: 'Was this speech of your own voice?' i.e. own voice thoughts; for the person-related thoughts: 'Were these thoughts oriented toward yourself, either as an actor or as an observer?' 'Toward a personally familiar person?' 'Toward some other persons not personally related to you?' i.e. amodal or transmodal self-related thoughts). For each question, the participant responded using a 5-point Likert scale ('all the time', 'frequently', 'moderately', 'rarely', 'never'). This formed a total of 8 questions aimed at measuring the

amount of self-oriented thoughts in the different formats. We also included 3 questions related to thoughts about "bodily sensations", "environment" and "without content or sleepiness" in order to mask the actual aim of our questionnaire to the participants – i.e. the measure of self-related thoughts. As a control, there were also two seven-points Likert scales to measure the valence of the participants' thoughts during the resting state, and the valence of their day before coming to the laboratory.

Final debriefing. At the end of the second MEG experimental session, a debriefing with scripted questions was conducted by the experimenter to determine whether the participant had noticed the social contact manipulation. The participant was asked which differences she/he noticed between the two sessions if any. All the participants reported differences in the experimenter's behaviour, noticing more "social behaviour" in one of the conditions. The participants were also asked whether the experimenter's behaviour affected them. None of the participants reported disagreement or complaints relative to the experimenter's behaviour. The participants who completed the High social contact condition first usually reported that they thought the experimenter behaved in a more social way during the first session in order to put them at ease on this first encounter. The participants who completed the Low social contact condition first usually reported that they thought the experimenter was strictly professional during the first session, because they did not know each other; for these participants, the more social behaviour of the experimenter during the second experimental session was related to the familiarity they had gained between the first and the second session.

2.3. Data acquisition

The data were acquired at the NeuroImaging Research centre (CENIR) in the Pitié-Salpêtrière hospital (Paris, France). The MEG data were acquired on a 306-channels (102

magnetometers and 204 planar gradiometers) Elekta Neuromag TRIUX system at 1000 Hz (with an online low-pass filter at 330 Hz). ECG and EOG were recorded simultaneously with disposable bipolar electrodes using the Elekta Neuromag TRIUX system (sampling rate: 1 kHz; online band-pass filter: 0.1-330 Hz). To record the ECG, one electrode was placed over the right clavicle, the other one was placed over the left abdominal location. To record the EOG, two electrodes were placed above and below the dominant eye of the participant for vertical eye movement and blink recording, and two other electrodes were placed on the right and left outer canthi of the eyes for horizontal eye movement recording. In addition, a ground electrode was placed on the left scapula. In addition, four head position indicator (HPI) coils were affixed to the subject's head to monitor head position within the MEG helmet; this allowed us to check that the participants did not move by more than 7 mm between the two blocks of resting state (mean = 1.8 mm; SD = 1.5 mm). Before MEG acquisition, the position of the HPI coils, three fiducial marker points (nasion, left preauricular and right preauricular points), and the participant's head shape were digitised (Polhemus Isotrack).

After the second session, for each participant, a T1-weighted anatomical MRI data was acquired on a Siemens Magnetom PRISMA 3T system (TR = 2.4s, TI = 1s, flip angle = 9°, matrix size 320x320 voxels, 256 contiguous slices, voxel size: 0.8 mm isotropic).

2.4. MEG data analyses

Preprocessing. For each subject and each run separately (2 runs of 5 mins per experimental condition), we first performed temporal Signal Space Separation (tSSS) using MaxFilter version 2.2 (Elekta Neuromag), to remove environmental noise. For the participant's showing more than 8 mm of head position displacement between the two experimental conditions, the head position was also realigned to a mean position during

this procedure (N= 9 participants). Finally, the tSSS procedure also allows interpolating the channels identified as bad after visual inspection (channels showing more than three squid jumps; between 0 and 3 channels removed per run, mean = 0.63). We used independent component analysis (ICA) to correct for blink and cardiac artefacts. First, the MEG signal was corrected for blinks artefacts using temporal ICA, as implemented in the Fieldtrip toolbox by the function *runica* (Oostenveld, Fries, Maris, & Schoffelen, 2011). The independent components (ICs) that showed a Pearson correlation coefficient above 0.5 with the vertical EOG signal were eliminated, after their spatial topography and time course were visually inspected to ensure consistency with blink features (between 0 and 2 ICs removed for each run of every participant). After this blink correction, the signal was then corrected for cardiac artefacts using the same procedure in relation with the ECG signal (between 0 and 2 ICs removed for each run of every participant).

Finally, we visually inspected the data for residual artefacts (muscle, electrical artefacts, or blinks) and parts of the continuous signal containing excessive interferences were marked to be discarded from following analyses.

Power spectrum analysis. As a sanity check, we first computed the power spectrum in the sensor space, for each experimental condition. The power spectrum between 1 and 40 Hz was computed for the magnetometers channels using the multitaper time-frequency transformation as implemented in the mtmfft function of Fieldtrip (Hanning window, 1 Hz bin resolution, and 1Hz spectral smoothing box). We then computed two-sided paired sample t-tests to compare the two experimental conditions in the sensor-by-frequency space. To address the multiple comparison issue, we computed Monte-Carlo cluster-based permutations (Maris & Oostenveld, 2007). This procedure consists in creating surrogate permuted data by randomly shuffling condition labels across subjects (N = 1000

permutations). For each permutation, mass-univariate t-tests between (randomly assigned) conditions are performed on each sensor and at each frequency and the (sensor, frequency) samples for which the t-values corresponded to a p-value <0.05 are clustered based on sensor and frequency adjacency. We then took the sum(t) as the cluster statistic and retained only the maximum value of sum(t) for each permutation. The repetition of this procedure on 1000 permutations allows determining the distribution of the max(sum(t)) under the null hypothesis. This distribution was used to determine the Monte-Carlo p-value of the clusters identified in the original data, which was our corrected p value.

MEG-ICA derived networks analysis. To investigate the modulation of brain network connectivity by social contact, we relied on the methodology developed by Brookes et al. (2011) and extended by Nugent et al. (2015) to extract MEG-ICA derived resting state networks and perform group/condition comparison. Here, we concentrated on the analysis of the resting state networks in the alpha frequency band. For each participant, continuous MEG data were filtered in the alpha frequency band (α=8–13 Hz; fourth-order Butterworth IIR filter). The band-filtered time courses were concatenated across blocks and conditions. This was done to compute the same beamformer filter across conditions. We epoched the continuous concatenated signal into 8-seconds trials of clean (i.e. artefact free) data in order to compute the data covariance matrix.

Prior to beamforming, the continuous signal was down-sampled to 100 Hz for fast computing purpose. Individual MRI were segmented into a volume with 3 binary masks representing the brain surface, scalp surface, and skull. A forward model was then computed using a semi-realistic single-shell head model based on leadfield expansion (Nolte, 2003), non-linearly warped to individual anatomy. The signal was projected into

source space using synthetic aperture magnetometry analysis (SAM; Vrba & Robinson, 2001), a scalar form of linearly constrained minimum variance (LCMV) beamforming on 1cm regular grid spanning the entire brain.

A Hilbert transform was then applied to each voxel time course to extract the amplitude envelope of the oscillatory signal (i.e. the absolute value of the analytic signal). Consistently with recommendations from the literature on the optimal sampling rate (Luckhoo et al., 2012; Nugent et al., 2015), the Hilbert envelopes were down-sampled to 1Hz. The bad segments (i.e. previously marked as containing artefacts) of the continuous Hilbert envelopes were then removed (with an additional 2 seconds rejected at each border of the time window of the segments marked as bad in order to avoid edge effects related to the Hilbert transform), and the clean remaining parts of the dataset were concatenated across time. The concatenated dataset was then visual inspected to ensure that no artefact remained. The Hilbert envelopes were normalized (z-transform) and spatially smoothed (using a 1cm FWHM gaussian kernel). This was done for better consistency between participants. The Hilbert envelopes datasets were then concatenated in the time dimension across participants and conditions.

Principal component analysis was applied to the concatenated dataset for estimation of the latent data order (to determine the number of components to extract using ICA). The PCA-derived eigenvalues scree plots in the alpha band suggested a 15 low-order-components model of the dataset (see Supplementary Information III Fig. S1). Temporal ICA was then computed on the concatenated Hilbert envelopes to derive 15 independent temporal components (ICs) using ICASSO algorithm (Himberg & Hyvärinen, 2003). The ICASSO algorithm estimates ICs by carrying out multiple iterations (we used N= 15 components * 100 iterations) of *fastICA* Matlab algorithm (Hyvarinen, 1999) and clusters

the results in the 15 most consistent ICs. ICASSO is a well-characterized method to overcome the issues due to ICA random initialisations and to obtain more accurate ICs estimates than single *fastICA* algorithm run.

In order to obtain the spatial signature of each ICs, we computed Pearson correlations between ICs and the Hilbert envelope time course of each voxel of the concatenated dataset. The voxels showing Pearson correlation coefficient equal or above 0.25 with an ICs were considered as its spatial signature. We then computed the distribution of the voxels associated to each component across participants (see Supplementary Information III Fig. S2). Over the 15 ICs obtained in the alpha frequency band, we selected the most consistent ICs across participants for subsequent analyses. Our criterion for ICs selection was to find at least 33 % of the voxels associated to the IC in 13 out of the 19 participants (i.e. 2/3 of participants). Following this procedure, 11 components were selected for further statistical analysis.

To investigate differences between High and Low social contact conditions, the ICs were divided into segments corresponding to each participant and each experimental condition. For each IC and for each condition, a linear regression of the IC segment on the individual Hilbert envelope dataset was computed at each point of the beamformer grid, for every participant. The beta weights derived from the regression for each condition were then compared using two-sided paired t-tests (High contact versus Low contact experimental conditions). The resulting t-maps were thresholded at an uncorrected p-value of 0.05 and clustered according to their adjacency in the grid; the sum(t) value was taken as the cluster statistic. Cluster-level family-wise error correction of the p-values was then performed across the 11 selected ICs using Monte-Carlo permutations (N= 5000 iterations). This procedure consists in creating surrogate permuted data by randomly

shuffling condition labels of participants. One permutation corresponds to one random assignment of the condition labels, across participants. For each permutation, the randomly assigned condition labels were applied to the 11 selected ICs. Resulting t-maps were computed, clustered, and the sum(t) values of every cluster was computed for every IC. We then retained the maximum value of sum(t) across the 11 ICs to determine the distribution of the max(sum(t)) under the null hypothesis. This allowed us to correct for multiple comparisons both at the voxel and the IC levels. This distribution was used to determine the Monte-Carlo p-value of the clusters identified for each IC. The thresholded maps of the t-values associated with these corrected p-values can be interpreted as brain areas showing condition differences in connectivity with the primary node of the IC (Nugent et al., 2015)

2.5. Questionnaire analyses

To analyse the questionnaire, we computed a Multiple Factor Analysis (MFA) to group common items together into descriptive categories and to focus on the key factors underlying the structure of the questionnaire. In the present analysis, the 8 questions from the questionnaire focusing on self-related thoughts were retained to compute the MFA. The first step of the MFA consists in grouping the items which address similar dimensions. We constituted three groups of items (visual thoughts, speech thoughts, thoughts on persons) based on the theoretical similarity of the items. This hypothetical similarity was confirmed by the data since we found significant correlations between the items belonging to the same group ($p<.005$), while items belonging to different groups did not show any significant correlation (all $p>0.01$; see Table 1).

The second step of the MFA consists in running individual PCA on each group of items, to retain the components with eigenvalues above 1. The data are then projected on these

dimensions and a global PCA is performed on the concatenated matrices of the retained individual PCs components. This leads to a set of orthogonal dimensions describing synthetically the data from the questionnaires. We then computed test-values or V tests to compare individual scores in the two social contact conditions on the dimensions derived from the MFA. For each dimension, the V test allows testing the null hypothesis according to which the individuals in High contact (resp. Low contact) condition have random scores on this dimension (among the scores obtained for both High and Low condition across all participants). In other terms, it tests if the mean of the participants' scores on the considered dimension, for the High contact condition, is different from the overall mean of participants' scores for High and Low contact conditions pooled together. The V test is symmetrical for High and Low contact conditions. It can be considered as a statistical test, giving an indication of the statistical significance of the difference between the tested conditions (here, High and Low social contact conditions).

Table 1. Correlation matrix of the eight questionnaire items used to compute the MFA.

The values in the correlation matrix correspond to Pearson correlation coefficients. Significant correlations are indicated in bold (*p<0.005).

	Visual thoughts	Visual image of the self	Speech thoughts	Own-voice thoughts	Persons-oriented thoughts	Self-oriented thoughts	Familiar persons-oriented thoughts	Unfamiliar persons-oriented thoughts
Visual thoughts	1							
Visual image of the self	**0.466***	1						
Speech thoughts	-0.142	-0.066	1					
Own-voice thoughts	-0.238	-0.074	**0.676***	1				
Persons-oriented thoughts	0.305	0.053	0.332	0.220	1			
Self-oriented thoughts	0.034	0.160	0.160	0.286	-0.076	1		
Familiar persons-oriented thoughts	0.117	-0.215	0.117	0.141	**0.604***	0.235	1	
Unfamiliar persons-oriented thoughts	0.141	-0.029	0.043	-0.266	-0.177	**-0.570***	-0.284	1

3. Results

3.1. Power spectrum analysis

We first computed the power spectrum at sensor level and checked if the power of oscillatory activity between 1 and 40 Hz differed between the two conditions of social contact (High contact versus Low contact). The overall power spectrum showed a peak of power in the alpha band and – secondarily – in the beta band in both conditions (Figure 1). This is a classical

pattern in resting state experiments (Cohen, 2014). None of the clusters of t-test values survived the cluster- and permutation-based correction for multiple comparisons.

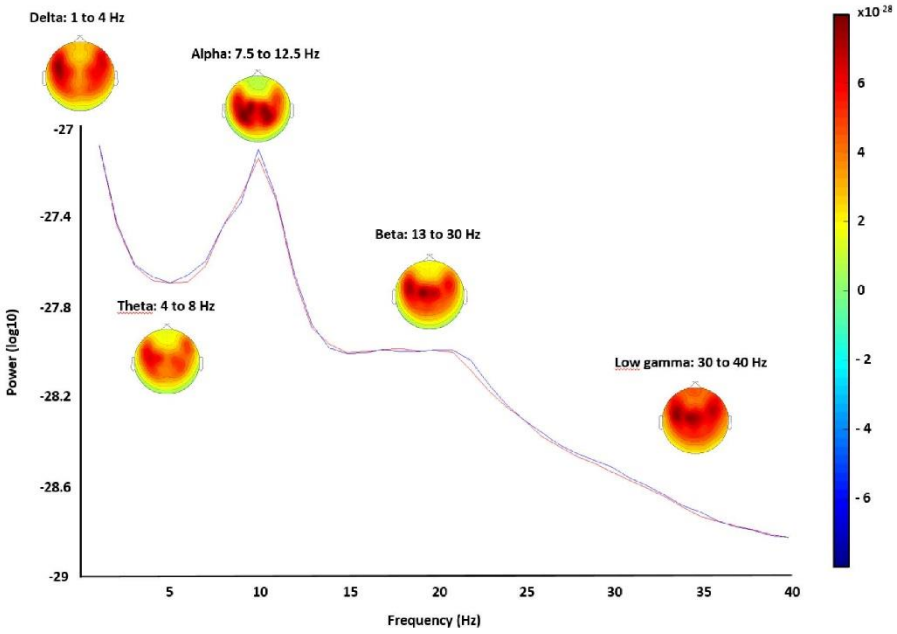


Figure 1. Power spectrum in sensor space

The power spectrum averaged across all sensor and all subjects is represented in each condition. The vertical axis displays the power in log10 values, while the horizontal axis displays the frequency (from 1 to 40 Hz). The red line depicts the High contact condition, and the blue line the Low contact condition. Map insets display the distribution over the scalp (averaged across subjects and conditions) for typical frequency bands.

3.2. MEG-ICA derived networks analysis

Overall spatial signatures of the ICs. Sources of alpha-band oscillatory activity were localised using beamforming. We then performed independent component analysis of the Hilbert envelope of the sources concatenated across subjects and conditions to examine

the resting state networks in the alpha band (8-13Hz). Among the 11 ICs retained from this analysis, 9 showed a spatial signature consistent with the networks classically reported in resting-state MEG-ICA derived networks studies, as well as fMRI studies (see Supplementary Information III Fig. S3; Brookes et al., 2011). In particular, the following networks or network nodes were identified: the Default Mode Network (bilateral vmPFC and PCC nodes; IC n°2), the sensorimotor network (IC n°3), the left cerebellum (IC n°4), the bilateral medial frontal regions (including ACC; IC n°6), the right cerebellum (IC n°9), the left medial parietal region (IC n°10), the right temporo-insular region (IC n°11), the left temporo-insular region (IC n°13) and the occipital visual network (IC n°15). The two remaining ICs did not correspond to network nodes typically reported in the literature (Brainstem region: IC n°5; Right mid cingulate region: IC n°7).

Experimental conditions comparisons. The two experimental conditions showed a statistically significant difference on one IC only (IC n°15; see Figure 2). This IC was identified as the occipital visual network as its primary node was localised to the bilateral, occipital regions of the visual cortex. However, more detailed examination of the spatial signature of this IC indicated a negative correlation of the IC time course with the Hilbert envelope of alpha-band oscillatory activity in the occipital visual regions and a positive albeit weaker correlation in the dorsal medial prefrontal cortex region (dmPFC; see Figure 3). Thus, this IC corresponded to the visual network and revealed its negative coupling (or anti-correlation) with the anterior midline region of the dmPFC. The comparison of High and Low social contact conditions (corrected for multiple comparison; see Method) for this IC revealed a distributed cluster that extended from right lateral occipital regions to right lateral frontal regions and to posterior (precuneus/posterior cingulate) and anterior (dmPFC) midline regions (cluster-level

Monte Carlo $p_{corrected}$ = 0.0128). The t-map of this cluster needs to be interpreted in relation with the direction of the correlations observed in the spatial signature of the IC.

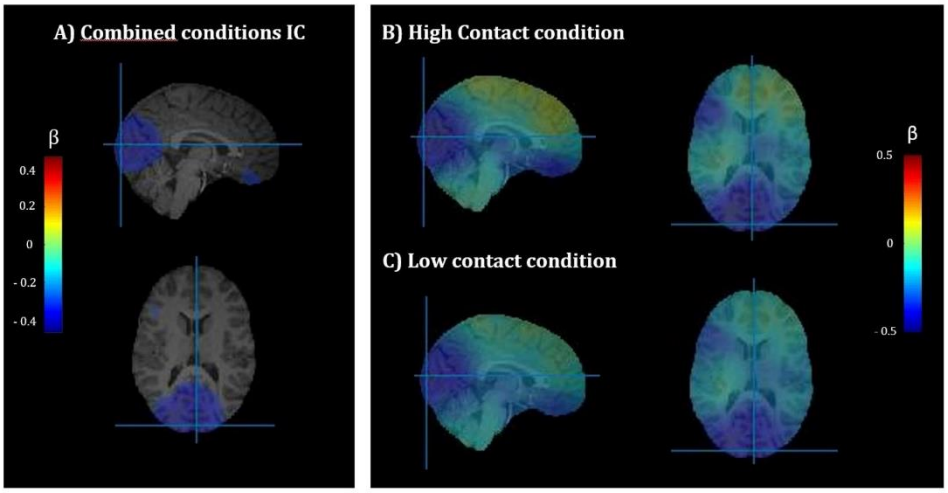


Figure 2. Social contact modulates resting-state networks connectivity

(A) To illustrate the spatial signature of the IC, we computed a linear regression of the z-scored IC on the z-scored Hilbert envelope of the concatenated dataset (High contact and Low contact) at each voxel. The depicted map of beta regression coefficients was thresholded at a regression coefficient value of 0.30 for illustration purposes. (B) & (C) Beta maps of this IC for each condition separately (High contact and Low contact).

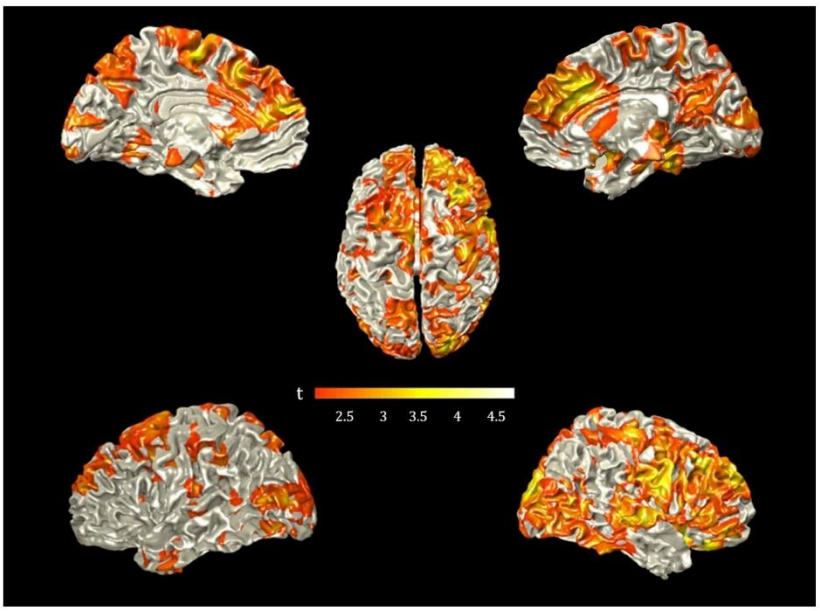


Figure 3. Social contact modulates the balance between internally and externally oriented processes

T-maps illustrating the statistically significant cluster found in the comparison of High and Low social contact condition (Monte Carlo $p_{corrected}$ = 0.0128). The color scale indicates the (uncorrected) t-values of the vertices belonging to the cluster.

This cluster indicated increased coupling between dmPFC and occipital regions after high social contact, while, in contrast, this coupling was reduced after low social contact. Remember that this coupling was in the form of an anticorrelation: visual regions and mPFC were coupled negatively; this anticorrelation was stronger after High social contact condition. This cluster also revealed decreased intrinsic connectivity within the visual network, as well as decreased positive coupling between occipital regions and precuneus and between occipital and lateral temporal regions after high social contact, while, in contrast this coupling was reinforced after low social contact.

3.3. Questionnaire

The MFA analysis revealed a three-components solution (criterion for components selection: eigenvalues greater than 1), explaining 63% of the variance of the data (24%, 22%, and 17% of the total variance, respectively). The examination of the correlation between the questionnaire items and each dimension indicated that the first dimension corresponded to auditory thoughts, the second dimension to person thoughts, and the third dimension to visual thoughts, and that each of these dimensions was correlated positively with the self-related content of the thoughts; the person thought dimension also correlated positively with thoughts related to personally familiar person and negatively with thoughts related to unfamiliar persons (see Table 2).

Table 2. Correlation matrix of the eight questionnaire items used to compute the MFA, with the three-components extracted by the MFA.

The values in the correlation matrix correspond to Pearson correlation coefficients. Correlations above 0.50 are indicated in bold.

	Auditory thoughts dimension	Person thought dimension	Visual thoughts dimension
Visual thoughts	-0.489	0.410	**0.633**
Visual image of the self	-0.380	0.286	**0.595**
Speech thoughts	**0.750**	0.163	0.234
Own-voice thoughts	**0.747**	0.318	-0.030
Persons-oriented thoughts	0.311	**0.509**	0.439
Self-oriented thoughts	0.200	**0.583**	-0.181
Familiar persons-oriented thoughts	0.228	**0.649**	-0.103
Unfamiliar persons-oriented thoughts	-0.327	**-0.451**	0.179

Test-values (V tests) revealed that High and Low social contact conditions differed on the three dimensions extracted by the MFA but with opposite effects on dimension 2 on one hand and dimensions 1 and 3 on the other hand (V test comparing High contact versus Low contact values for dim 1: -3.25; dim 2: 3.61; dim 3: -3.18; all p<.002; see Figure 4): High social contact enhanced the loading on the dimension of self-related person thoughts, including self-oriented and familiar person oriented thoughts, while it reduced the loading on the dimensions of visual and auditory thoughts that included visual images of the self and inner voice thoughts.

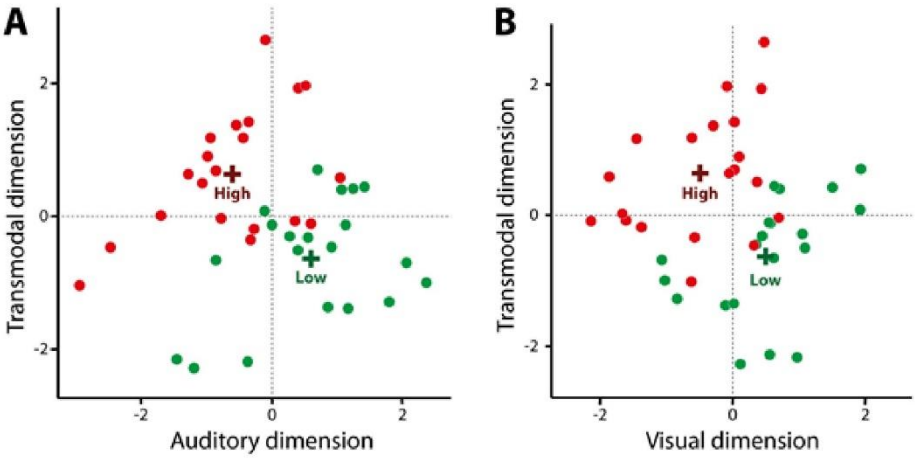


Figure 4. Individual factorial scores on the three dimensions extracted by the MFA in each condition

The factorial scores or loadings on each dimension for every participant in the high contact condition are indicated in red, and the scores in the low contact condition are indicated in green. In (A), the first dimension – corresponding to auditory thoughts – is represented on the X-axis. The second dimension – corresponding to transmodal person-related thoughts – is represented on the Y-axis. In (B), the third dimension – corresponding to visual thoughts – is represented on the X-axis. The Y-axis is the same as in (A).

To sum up, the MFA revealed that the high and low social contact conditions did not differ in an all-or-nothing fashion with regard to the self-related content of the thoughts. Rather, they impacted on the nature of these self-related thoughts, with more self-related thoughts in sensory (visual and auditory) format following low social contact, and more self-related thought in the amodal or transmodal format of person thoughts following high social contact.

Moreover, as control analyses, we performed two-sided paired samples t-tests to compare the two experimental conditions on the valence scales; this did not reveal any significant difference (valence during resting-state: $t_{19}<1$, $p = 0.6$; valence of the participants' day: $t_{19}<1$, $p = 0.6$).

4. Discussion

The aim of this study was to test of social contact modulates self-related processes, in particular in the form of modulations of resting state networks known to be related to internally or self-related versus externally oriented processing. In particular, we predicted that that a social context of increased interpersonal contact should enhance self-related processing while reducing externally oriented attention, resulting in modulation of the functional connectivity between midline brain regions associated with self-related cognition and other cortical regions associated with externally oriented processing. Following a previously established procedure (Brookes et al., 2011; Nugent et al., 2015), we used source reconstruction beamforming methods associated with temporal independent component analyses to investigate network connectivity modulation by social contact in the alpha band. We found differences in connectivity between high and low social contact conditions in a visual network, which showed enhanced negative coupling with the anterior midline regions(i.e. dmPFC), and decreased

positive coupling with posterior midline region (i.e. precuneus) and lateral temporal regions, after high social contact compared to low social contact. Moreover, the analysis of the participants' thought content indicated that high social contact was associated with enhanced transmodal self-related thoughts during the resting state MEG (rsMEG) acquisition period while it reduced the self content of thoughts in visual and auditory formats. Together, these results support the view that social contact enhances self-related cognition, while it reduces externally oriented cognition.

Our results showed negative functional coupling between brain regions associated to sensory processing (i.e. visual occipital) and anterior midline regions (i.e. dmPFC). This anticorrelation suggests a competitive relationship between these brain regions (Uddin et al., 2009). This is in line with studies defending a dynamic balance between self-related and externally-oriented networks (Fox et al., 2005b; Fransson, 2005; Goldberg, Harel, & Malach, 2006; Uddin et al., 2009), The medial prefrontal cortex is indeed among the brain regions exhibiting the highest metabolic activity at rest and during self-related mental activities, while showing decreased activity during externally oriented cognition (Raichle et al., 2001). Moreover, Granger causality analysis demonstrated causal negative influence of the mPFC on externally oriented sensory brain regions, including occipital areas during resting state periods (Uddin et al., 2009).

Our results fit within this framework and further demonstrated that this negative coupling was more marked following a context of high social contact relative to a context of low social contact. Moreover, this was associated to enhanced participant's self-related thoughts, in the amodal or transmodal format of thoughts on persons, following high social contact compared to low social contact – as measured by the post-MEG recording questionnaire. Together, these results support our hypothesis that social contact

enhances self-related cognition, while reducing externally oriented cognition. The mPFC has been indeed consistently described as a region subserving self-related thoughts across various sensory domains and stimuli in a highly integrated form (for e.g., Northoff et al., 2006). It is involved in autobiographical or narrative self – the ongoing subjective feeling of personal identity and continuity across time (Gusnard, Akbudak, Shulman, & Raichle, 2001). The self is indeed an abstract multimodal concept, that binds information across various sensory domains (Kaplan, Aziz-Zadeh, Uddin, & Iacoboni, 2008; Sui & Humphreys, 2015; Tsakiris, 2016). The brain regions associated to self-related cognition were posited to subserve this function because they exhibit the greatest geodesic distance along the brain surface from primary sensory and somatomotor brain regions (Margulies et al., 2016), allowing them to process transmodal information unrelated to immediate sensory input.

Moreover, our results demonstrated that this negative coupling was further associated to reduced intrinsic connectivity within brain regions involved in sensory processing, that is, within visual occipital regions; and between visual occipital and posterior temporal areas, following high social contact relative to low social contact. Occipital brain regions have been extensively associated with visual processing, including visual mental imagery (Farah, 1989; Slotnick, Thompson, & Kosslyn, 2012). Posterior temporal brain areas are involved in an extensive range of brain processes, including auditory imagery, speech and language processing, but also visual and somato-sensory processing as well as mentalization (Calder et al., 2007; Davidovic, Jönsson, Olausson, & Björnsdotter, 2016; Hein & Knight, 2008; Hocking & Price, 2008; Karnath, 2001; Perrett, Hietanen, Oram, Benson, & Rolls, 1992; Wang, Song, Zhen, & Liu, 2016). In this respect, these results are compatible with the participant's thought content, which indicated reduced thoughts in a

sensory (visual and auditory) format, including self-related sensory thoughts, following high contact as compared to low contact.

In addition, it may be noted that the cluster of difference in functional connectivity also encompassed the precuneus region, revealing reduced functional connectivity between this region and visual occipital regions after high relative to low social contact. This is to be taken with caution because the regions involved are in closed distance and it is known that source reconstruction techniques in MEG may induce spatial leakage. However, it suggests an interesting possibility. The precuneus brain region has been related to various brain processes extending from visuo-spatial imagery and perspective tacking to self-related processing in the form of experience of agency and episodic memory (Cavanna & Trimble, 2006). In this framework, reduced functional connectivity between precuneus and sensory related brain regions after high social contact may constitute a plausible neural substrate for decreased self-related thoughts in a sensory format.

It is to be noted that the precuneus region and the mPFC are both part of the Default Mode Network. Therefore, one might have expected to observe a high functional connectivity between these regions. However, our results are in line with the recent debate about the unitary character of DMN. Recent experimental results suggest that the DMN would be more accurately described as a collection of distinct and functionally specialized subsystems or subnetworks (for e.g., Leech, Kamourieh, Beckmann, & Sharp, 2011; R.N. Spreng & Andrews-Hanna, 2015; Uddin et al., 2009). These subsystems would be dynamically recruited depending on the ongoing self-related processes to achieve. Consistently with our results, functional differentiations have been pointing out between posterior and anterior parts of the DMN (Golland, Keissar, & Levit-Binnun, 2014; Northoff et al., 2006; Salomon, Levy, & Malach, 2014; Sestieri, Corbetta, Romani, & Shulman, 2011;

Uddin et al., 2009). The posterior part of the DMN would be mainly involved in sense of agency, self/other perspective taking, and episodic memory, while the anterior part of the DMN would be mainly involved in self-relevance valuation, emotional coloration of self-related events and autobiographical memory. Interestingly, this functional differentiation echoes the theoretical distinction classically drawn in the literature between a "minimal self" (or "I") and a narrative or autobiographical self ("Me"). While the minimal self refers to the subjective feeling of being the agent of our actions in a first person perspective, the narrative self involves reflective awareness of personal identity through past, present, and future prospective events (Christoff, Cosmelli, Legrand, & Thompson, 2011; Gallagher, 2000). Consistently with a postulated functional distinction between posterior and anterior parts of the DMN, a recent MEG study demonstrated covariation of the "I" dimension of the self with brain evoked responses to an interoceptive signal (i.e. heartbeat-evoked responses) in the ventral precuneus, while demonstrating covariation between the "Me" dimension of the self with heartbeat-evoked responses in the ventromedial prefrontal cortex (Babo-Rebelo, Richter, & Tallon-Baudry, 2016). Our results are in line with this literature, in demonstrating opposite relationship of posterior and anterior parts of the DMN – i.e. the precuneus and the medial prefrontal cortex – with sensory brain areas. Our results further suggest a modulation of the strength of this relationship depending on the social contact context.

We elaborated a social context of multisensory interpersonal contact between the experimenter and the participant, as an ecological experimental setting to investigate self-related processing modulation by social contact. This is in line with the recent debate stressing the need for social neurosciences to really "go social" (Risko, Laidlaw, Freeth, Foulsham, & Kingstone, 2012; Schilbach et al., 2013). Stimuli used in a laboratory context

to investigate social contact (e.g. pictures of direct gaze) have been criticized as they may not involve similar processing as real social life , especially regarding mentalizing processing – or mental-state attribution (Teufel et al., 2013). Moreover, creating a contrast of ecological social contexts – in the form of a gradient in the amount of multisensory interpersonal contact cues – allowed us to investigate self-related processing modulation as a function of social contact instead of in an all-or-nothing fashion or in relation to social inclusion versus exclusion. We believe that this constitutes a fruitful avenue to unravel real life social interactions effects on human cognition. Our daily life world is indeed highly social. In this respect, there is no such thing as a no-social context condition in the real world (except for the particular case that social exclusion may constitute). Therefore, to understand how social contact may affect human cognition, and the psychiatric disorders related to social contact abilities impairment, it is important to think about new ways of investigating social processes in an experimental setting.

Conclusion

In this study, we aimed at examining if social contact may modulate the activity of resting state networks, particularly the functional connectivity between midline brain regions associated with self-related cognition and other cortical regions associated with externally oriented processing. Our hypothesis was that a social context of increased interpersonal contact may enhance self-related cognition while reducing externally oriented cognition. In agreement with this hypothesis, our results demonstrated that social contact modulates resting-state network connectivity, in the form of enhanced anticorrelation between brain areas involved in sensory processing (i.e. occipital and posterior temporal areas) and medial prefrontal cortex that have been associated with self-related processing following increased as compared to reduced social contact. These

results were consistent with the participant's self-related thought content during the MEG acquisition periods, as measured by a questionnaire. Altogether, our results suggested that experiencing increased social contact may recruit higher hierarchical brain regions and enhance self-referential processing in a transmodal form, while reducing self-referential thoughts in a sensory format (i.e. visual or auditory). In conclusion, these results show for the first time evidence that social contact impacts on resting state network, suggesting that it modulates balance between self or internally oriented processes and externally oriented processes.

Acknowledgements: This work was supported by the European Research Council (advanced grant, n° 269616 to LC), by the Agence Nationale de la Recherche (Grant numbers ANR-13-JSH2-0001-01 to LC and ANR-12-SAMA-01104 to N.G.) and by the French program "Investissements d'avenir" (Grant numbers ANR-10-IAIHU-06 and ANR-11-INBS- 0006).

Author Contributions:

N.H. contributed to design the experiments, collect, analyse, and interpret the data, and wrote the manuscript. L.C. and N.G. supervised the research project and contributed to the experimental design, data analysis and interpretation, and to the writing of the manuscript. D.S., M.B. and L.C. contributed to data analysis. C.G. contributed to data collection and analysis.

REFERENCES

Amft, M., Bzdok, D., Laird, A. R., Fox, P. T., Schilbach, L., & Eickhoff, S. B. (2015). Definition and characterization of an extended social-affective default network. *Brain Structure & Function*, *220*(2), 1031–1049. https://doi.org/10.1007/s00429-013-0698-0

Babo-Rebelo, M., Richter, C. G., & Tallon-Baudry, C. (2016). Neural Responses to Heartbeats in the Default Network Encode the Self in Spontaneous Thoughts. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *36*(30), 7829–7840. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0262-16.2016

Baltazar, M., Hazem, N., Vilarem, E., Beaucousin, V., Picq, J. L. J.-L., & Conty, L. (2014). Eye contact elicits bodily self-awareness in human adults. *Cognition*, *133*(1), 120–127. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2014.06.009

Brookes, M. J., Woolrich, M., Luckhoo, H., Price, D., Hale, J. R., Stephenson, M. C., … Morris, P. G. (2011). Investigating the electrophysiological basis of resting state networks using magnetoencephalography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(40), 16783–16788. https://doi.org/10.1073/pnas.1112685108

Buckner, R. L., Andrews-Hanna, J. R., & Schacter, D. L. (2008). The brain's default network: Anatomy, function, and relevance to disease. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1124*(1), 1–38. https://doi.org/10.1196/annals.1440.011

Buckner, R. L., & Carroll, D. C. (2007). Self-projection and the brain. *Trends in Cognitive Sciences*, *11*(2), 49–57. https://doi.org/10.1016/j.tics.2006.11.004

Calder, A. J., Beaver, J. D., Winston, J. S., Dolan, R. J., Jenkins, R., Eger, E., & Henson, R. N. a.

(2007). Separate Coding of Different Gaze Directions in the Superior Temporal Sulcus and Inferior Parietal Lobule. *Current Biology*, *17*(1), 20–25. https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.10.052

Cavanna, A. E., & Trimble, M. R. (2006). The precuneus: a review of its functional anatomy and behavioural correlates. *Brain*, *129*(3), 564–583. https://doi.org/10.1093/brain/awl004

Christoff, K., Cosmelli, D., Legrand, D., & Thompson, E. (2011). Specifying the self for cognitive neuroscience. *Trends in Cognitive Sciences*, *15*(3), 104–112. https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.01.001

Churchland, P. M. (1979). *Scientific realism and the plasticity of mind*. Cambridge University Press.

Cikara, M., Jenkins, A. C., Dufour, N., & Saxe, R. (2014). Reduced self-referential neural response during intergroup competition predicts competitor harm. *NeuroImage*, *96*, 36–43. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.03.080

Cohen, M. X. (2014). *Analyzing Neural Time Series Data: Theory and Practice*. *MIT Press*. https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004

Conty, L., George, N., & Hietanen, J. K. (2016). Watching Eyes effects: When others meet the self. *Consciousness and Cognition*, *45*, 184–197. https://doi.org/10.1016/j.concog.2016.08.016

D'Argembeau, A., Collette, F., Van Der Linden, M., Laureys, S., Del Fiore, G., Degueldre, C., … Linden, M. Van der. (2005). Self-referential reflective activity and its relationship with rest: A PET study. *NeuroImage*, *25*(2), 616–624.

https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.11.048

Davey, C. G., Pujol, J., & Harrison, B. J. (2016). Mapping the self in the brain's default mode network. *NeuroImage*, *132*, 390–397. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.02.022

Davidovic, M., Jönsson, E. H., Olausson, H., & Björnsdotter, M. (2016). Posterior Superior Temporal Sulcus Responses Predict Perceived Pleasantness of Skin Stroking. *Frontiers in Human Neuroscience*, *10*. https://doi.org/10.3389/fnhum.2016.00432

de Pasquale, F., Della Penna, S., Snyder, A. Z., Lewis, C., Mantini, D., Marzetti, L., … Corbetta, M. (2010). Temporal dynamics of spontaneous MEG activity in brain networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(13), 6040–6045. https://doi.org/10.1073/pnas.0913863107

Dennett, D. C. (Daniel C. (1991). *Consciousness explained*. Little, Brown and Co.

Denny, B. T., Kober, H., Wager, T. D., & Ochsner, K. N. (2012). A Meta-analysis of Functional Neuroimaging Studies of Self- and Other Judgments Reveals a Spatial Gradient for Mentalizing in Medial Prefrontal Cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *24*(8), 1742–1752. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00233

Farah, M. J. (1989). The neural basis of mental imagery. *Trends in Neurosciences*, *12*(10), 395–399. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/2479137

Fox, M. D., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., Corbetta, M., Van Essen, D. C., & Raichle, M. E. (2005a). The human brain is intrinsically organized into dynamic, anticorrelated functional networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *102*(27), 9673–9678. https://doi.org/10.1073/pnas.0504136102

Fox, M. D., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., Corbetta, M., Van Essen, D. C., & Raichle, M. E. (2005b). The human brain is intrinsically organized into dynamic, anticorrelated functional networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *102*(27), 9673–9678. https://doi.org/10.1073/pnas.0504136102

Fransson, P. (2005). Spontaneous low-frequency BOLD signal fluctuations: An fMRI investigation of the resting-state default mode of brain function hypothesis. *Human Brain Mapping*, *26*(1), 15–29. https://doi.org/10.1002/hbm.20113

Gallagher, S. (2000). Philosophical conceptions of the self: implications for cognitive science. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(1), 14–21. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(99)01417-5

Gallup, G. G. (1998). Self-awareness and the evolution of social intelligence. *Behavioural Processes*, *42*(2–3), 239–247. https://doi.org/10.1016/S0376-6357(97)00079-X

Goldberg, I. I., Harel, M., & Malach, R. (2006). When the Brain Loses Its Self: Prefrontal Inactivation during Sensorimotor Processing. *Neuron*, *50*(2), 329–339. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2006.03.015

Golland, Y., Keissar, K., & Levit-Binnun, N. (2014). Studying the dynamics of autonomic activity during emotional experience. *Psychophysiology*, *51*(11), 1101–1111. https://doi.org/10.1111/psyp.12261

Graziano, M. S. A., & Kastner, S. (2011). Human consciousness and its relationship to social neuroscience: A novel hypothesis. *Cognitive Neuroscience*, *2*(2), 98–113. https://doi.org/10.1080/17588928.2011.565121

Gusnard, D. A., Akbudak, E., Shulman, G. L., & Raichle, M. E. (2001). Medial prefrontal

cortex and self-referential mental activity: relation to a default mode of brain function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *98*(7), 4259–4264. https://doi.org/10.1073/pnas.071043098

Hazem, N., Beaurenaut, M., George, N., & Conty, L. (2018). Social Contact Enhances Bodily Self-Awareness. *Scientific Reports*, *8*(1), 4195. https://doi.org/10.1038/s41598-018-22497-1

Hein, G., & Knight, R. T. (2008). Superior Temporal Sulcus—It's My Area: Or Is It? *Journal of Cognitive Neuroscience*, *20*(12), 2125–2136. https://doi.org/10.1162/jocn.2008.20148

Hietanen, J. O., & Hietanen, J. K. (2017). Genuine eye contact elicits self-referential processing. *Consciousness and Cognition*, *51*, 100–115. https://doi.org/10.1016/j.concog.2017.01.019

Himberg, J., & Hyvärinen, A. (2003). ICASSO: Software for investigating the reliability of ICA estimates by clustering and visualization. In *Neural Networks for Signal Processing - Proceedings of the IEEE Workshop* (Vol. 2003–Janua, pp. 259–268). IEEE. https://doi.org/10.1109/NNSP.2003.1318025

Hocking, J., & Price, C. J. (2008). The Role of the Posterior Superior Temporal Sulcus in Audiovisual Processing. *Cerebral Cortex*, *18*(10), 2439–2449. https://doi.org/10.1093/cercor/bhn007

Hyvarinen, A. (1999). Fast and robust fixed-point algorithms for independent component analysis. *IEEE Transactions on Neural Networks*, *10*(3), 626–634. https://doi.org/10.1109/72.761722

Kaplan, J. T., Aziz-Zadeh, L., Uddin, L. Q., & Iacoboni, M. (2008). The self across the senses: An fMRI study of self-face and self-voice recognition. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *3*(3), 218–223. https://doi.org/10.1093/scan/nsn014

Karnath, H.-O. (2001). New insights into the functions of the superior temporal cortex. *Nature Reviews Neuroscience*, *2*(8), 568–576. https://doi.org/10.1038/35086057

Kelley, W. M., Macrae, C. N., Wyland, C. L., Caglar, S., Inati, S., & Heatherton, T. F. (2002). Finding the Self? An Event-Related fMRI Study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *14*(5), 785–794. https://doi.org/10.1162/08989290260138672

Kelly, A. M. C., Uddin, L. Q., Biswal, B. B., Castellanos, F. X., & Milham, M. P. (2008). Competition between functional brain networks mediates behavioral variability. *NeuroImage*, *39*(1), 527–537. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.08.008

Knyazev, G. G., Savostyanov, A. N., Volf, N. V., Liou, M., & Bocharov, A. V. (2012). EEG correlates of spontaneous self-referential thoughts: A cross-cultural study. *International Journal of Psychophysiology*, *86*(2), 173–181. https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2012.09.002

Leary, M. R. (2007). Motivational and Emotional Aspects of the Self. *Annual Review of Psychology*, *58*(1), 317–344. https://doi.org/10.1146/annurev.psych.58.110405.085658

Leech, R., Kamourieh, S., Beckmann, C. F., & Sharp, D. J. (2011). Fractionating the default mode network: distinct contributions of the ventral and dorsal posterior cingulate cortex to cognitive control. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *31*(9), 3217–3224. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5626-10.2011

Lou, H. C., Changeux, J. P., & Rosenstand, A. (2016). Towards a cognitive neuroscience of self-awareness. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.04.004

Luckhoo, H., Hale, J. R., Stokes, M. G., Nobre, A. C., Morris, P. G., Brookes, M. J., & Woolrich, M. W. (2012). Inferring task-related networks using independent component analysis in magnetoencephalography. *NeuroImage*, *62*(1), 530–541. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.04.046

Margulies, D. S., Ghosh, S. S., Goulas, A., Falkiewicz, M., Huntenburg, J. M., Langs, G., … Smallwood, J. (2016). Situating the default-mode network along a principal gradient of macroscale cortical organization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *113*(44), 12574–12579. https://doi.org/10.1073/pnas.1608282113

Maris, E., & Oostenveld, R. (2007). Nonparametric statistical testing of EEG- and MEG-data. *Journal of Neuroscience Methods*, *164*(1), 177–190. https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2007.03.024

Mars, R. B., Neubert, F.-X., Noonan, M. P., Sallet, J., Toni, I., & Rushworth, M. F. S. (2012). On the relationship between the "default mode network" and the "social brain." *Frontiers in Human Neuroscience*, *6*, 189. https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00189

Metzinger, T. (2003). *Being no one : the self-model theory of subjectivity*. MIT Press.

Mezulis, A. H., Abramson, L. Y., Hyde, J. S., & Hankin, B. L. (2004). Is There a Universal Positivity Bias in Attributions? A Meta-Analytic Review of Individual, Developmental, and Cultural Differences in the Self-Serving Attributional Bias.

Psychological Bulletin, *130*(5), 711–747. https://doi.org/10.1037/0033-2909.130.5.711

Nolte, G. (2003). The magnetic lead field theorem in the quasi-static approximation and its use for magnetoencephalography forward calculation in realistic volume conductors. *Physics in Medicine and Biology*, *48*(22), 3637–3652. https://doi.org/10.1088/0031-9155/48/22/002

Northoff, G., Heinzel, A., de Greck, M., Bermpohl, F., Dobrowolny, H., & Panksepp, J. (2006). Self-referential processing in our brain—A meta-analysis of imaging studies on the self. *NeuroImage*, *31*(1), 440–457. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.12.002

Nugent, A. C., Robinson, S. E., Coppola, R., Furey, M. L., & Zarate, C. A. (2015). Group differences in MEG-ICA derived resting state networks: Application to major depressive disorder. *NeuroImage*, *118*, 1–12. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.05.051

Oostenveld, R., Fries, P., Maris, E., & Schoffelen, J.-M. (2011). FieldTrip: Open Source Software for Advanced Analysis of MEG, EEG, and Invasive Electrophysiological Data. *Computational Intelligence and Neuroscience*, *2011*, 1–9. https://doi.org/10.1155/2011/156869

Perrett, D. I., Hietanen, J. K., Oram, M. W., Benson, P. J., & Rolls, E. T. (1992). Organization and Functions of Cells Responsive to Faces in the Temporal Cortex [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *335*(1273), 23–30. https://doi.org/10.1098/rstb.1992.0003

Pönkänen, L. M., Alhoniemi, A., Leppänen, J. M., & Hietanen, J. K. (2011). Does it make a

difference if I have an eye contact with you or with your picture? An ERP study. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *6*(4), 486–494. https://doi.org/10.1093/scan/nsq068

Qin, P., & Northoff, G. (2011). How is our self related to midline regions and the default-mode network? *NeuroImage*, *57*(3), 1221–1233. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.05.028

Raichle, M. E. (2015). The Brain's Default Mode Network. *Annual Review of Neuroscience*, *38*(1), 433–447. https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-071013-014030

Raichle, M. E., MacLeod, A. M., Snyder, A. Z., Powers, W. J., Gusnard, D. A., & Shulman, G. L. (2001). A default mode of brain function. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *98*(2), 676–682. https://doi.org/10.1073/PNAS.98.2.676

Reddy, V. (2003). On being the object of attention: Implications for self-other consciousness. *Trends in Cognitive Sciences*, *7*(9), 397–402. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(03)00191-8

Rochat, P. (2003). Five levels of self-awareness as they unfold early in life. *Consciousness and Cognition*, *12*(4), 717–731. https://doi.org/10.1016/S1053-8100(03)00081-3

Salomon, R., Levy, D. R., & Malach, R. (2014). Deconstructing the default: Cortical subdivision of the default mode/intrinsic system during self-related processing. *Human Brain Mapping*, *35*(4), 1491–1502. https://doi.org/10.1002/hbm.22268

Schilbach, L., Eickhoff, S. B., Rotarska-Jagiela, A., Fink, G. R., & Vogeley, K. (2008). Minds at rest? Social cognition as the default mode of cognizing and its putative relationship to the "default system" of the brain. *Consciousness and Cognition*, *17*(2),

457–467. https://doi.org/10.1016/j.concog.2008.03.013

Sestieri, C., Corbetta, M., Romani, G. L., & Shulman, G. L. (2011). Episodic Memory Retrieval, Parietal Cortex, and the Default Mode Network: Functional and Topographic Analyses. *Journal of Neuroscience*, *31*(12), 4407–4420. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3335-10.2011

Slotnick, S. D., Thompson, W. L., & Kosslyn, S. M. (2012). Visual memory and visual mental imagery recruit common control and sensory regions of the brain. *Cognitive Neuroscience*, *3*(1), 14–20. https://doi.org/10.1080/17588928.2011.578210

Spreng, R. N., & Andrews-Hanna, J. R. (2015). *The Default Network and Social Cognition*. *Brain Mapping*. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-397025-1.00173-1

Spreng, R. N., & Grady, C. L. (2010). Patterns of Brain Activity Supporting Autobiographical Memory, Prospection, and Theory of Mind, and Their Relationship to the Default Mode Network. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *22*(6), 1112–1123. https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21282

Sui, J., & Humphreys, G. W. (2015). The Integrative Self: How Self-Reference Integrates Perception and Memory. *Trends in Cognitive Sciences*, *19*(12), 719–728. https://doi.org/10.1016/j.tics.2015.08.015

Symons, C. S., & Johnson, B. T. (1997). The self-reference effect in memory: A meta-analysis. *Psychological Bulletin*, *121*(3), 371–394. https://doi.org/10.1037/0033-2909.121.3.371

Tsakiris, M. (2016). The multisensory basis of the self: From body to identity to others. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1–13.

https://doi.org/10.1080/17470218.2016.1181768

Uddin, L. Q., Kelly, A. M. C., Biswal, B. B., Castellanos, F. X., & Milham, M. P. (2009). Functional Connectivity of Default Mode Network Components: Correlation, Anticorrelation, and Causality. *Human Brain Mapping*, *30*(2), 625–637. https://doi.org/10.1002/hbm.20531

Vrba, J., & Robinson, S. E. (2001). Signal Processing in Magnetoencephalography. *Methods*, *25*(2), 249–271. https://doi.org/10.1006/METH.2001.1238

Wagner, D. D., Haxby, J. V., & Heatherton, T. F. (2012). The representation of self and person knowledge in the medial prefrontal cortex. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, *3*(4), 451–470. https://doi.org/10.1002/wcs.1183

Wang, X., Song, Y., Zhen, Z., & Liu, J. (2016). Functional integration of the posterior superior temporal sulcus correlates with facial expression recognition. *Human Brain Mapping*, *37*(5), 1930–1940. https://doi.org/10.1002/hbm.23145

SUPPLEMENTARY INFORMATION IA: THE SCENARIO

HIGH CONTACT CONDITION

Sujet : Session : Date : Heure :

- **Aller chercher le participant dans le hall:**

Bonjour. Serrer la main.

➔ Garder la main un peu dans la sienne en demandant avec yeux dans les yeux: Vous êtes M. untel?

Je peux vous appeler par votre prénom? (Après utilisation ou non du prénom malgré la demande)

➔ Regarder dans les yeux

- **L'amener à la salle MEG:**

➔ Mettre la main dans le dos ou épaule pour faire passer devant lors du passage d'au moins une porte badgée

- **Toilettes ?**

Est-ce que vous souhaitez aller d'abord aux toilettes ? Parce que l'expérience va durer environ 1h30min

- **Présenter Christophe:**

Je vous présente mon collègue Christophe, qui va m'assister durant l'expérience (Pas de serrage de main).

- **Lecture et signature du consentement:**

➔ Rester assis à côté du participant, avec regard intermittent. Avez-vous compris « Prénom » ?

- **Pyjama:**

La machine de magnétoencéphalographie est sensible au métal, afin qu'il n'y ai pas d'interférence il faut porter des vêtements sans métal lorsque l'on fait l'enregistrement (par exemple les boutons de jeans peuvent faire des interférences). C'est pour cela que je vais vous demander de mettre ce pyjama. (pour les filles : et d'enlever votre soutien-gorge avant de mettre le pyjama).
Je vous laisse vous changer dans cette salle. PARTIR EN REFERMANT LA PORTE.

➔ Dire cela en regardant le participant dans les yeux

- **Vérification du signal:**

Afin de s'assurer de la qualité du signal et vérifier qu'il n'y a plus de trace de métal sur vous, nous allons vous installer dans la machine et voir la qualité du signal.
Veuillez me suivre s'il vous plaît. Allongez-vous sur le lit, et poser votre tête sur la partie blanche. Lorsque vous serez bien installé, nous allons pousser le lit afin que votre tête pénètre dans cette partie blanche, c'est là que se trouve les capteurs qui réaliseront l'enregistrement.

➔ C'est bon « Prénom » vous êtes bien installé ? En touchant le bras.

APPELER CHRISTOPHE (pour qu'il pousse le lit).

➔ Dites-nous si vous sentez que votre tête a touché le fond. Eye contact !

Nous allons quitter la salle et fermer la porte, afin de vérifier la qualité du signal des capteurs, nous reviendrons dans environ 1 minute. Une fois la porte fermée, nous pourrons toujours communiquer à travers le micro. A toute à l'heure.

SORTIR DE LA SALLE, FERMER LA PORTE

➔ « Prénom » est-ce que vous nous entendez bien ? (au micro)

Au micro : Je vais vous demander de rester bien immobile, et d'être détendu. Faites de grandes respirations. Pourriez-vous s'il vous plaît ouvrir et fermer la bouche à plusieurs reprises. Merci ça sera tout, nous allons revenir dans la salle.

REVENIR DANS LA SALLE

➔ Ça va « Prénom » ? Vous étiez installé confortablement ? en touchant le bras

Nous allons pouvoir retourner dans l'autre salle, afin de vous installer des électrodes. Christophe va bouger le lit afin que vous puissiez sortir de la machine.

➔ Est-ce que vous êtes prêt « Prénom »?

BOUGER LE LIT

- **Test de l'œil dominant:**

Vous pouvez vous installer sur ce siège. Nous allons commencer par un court test qui va nous permettre de déterminer votre œil dominant. Je vais vous demander de faire un petit trou avec vos mains, comme ceci (lui montrer le geste à faire). Et de fixer un point au loin à travers le trou, le coin de la porte par exemple.
CACHER ŒIL DROIT: Est-ce que le point a bougé ?
CACHER ŒIL GAUCHE: Est-ce que le point a bougé ?

➔ Bien votre œil dominant est donc l'œil … Regarder dans les yeux en le disant

- **Installation des électrodes:**

Nous allons maintenant passer à l'installation des électrodes. Nous allons vous installer 4 électrodes sur le visage, et 3 sur le corps. Nous allons poser 2 électrodes sur vos tempes (montrer où) et 2 électrodes autour de votre œil dominant. Ces électrodes vont nous permettre d'enregistrer les mouvements de vos yeux.
Nous allons ensuite vous installer une électrode sur la clavicule droite, une sur la clavicule gauche, et une électrode sur le bas ventre gauche (montrer où). Ces électrodes vont nous permettre d'enregistrer vos battements cardiaques.
Avant d'installer les électrodes, nous allons nettoyer votre peau à l'endroit où les électrodes seront placées à l'aide d'un gel gommant sur un coton, puis nous allons passer un coton avec de l'alcool pour nettoyer le gel.

➔ Regarder dans les yeux en donnant les explications (siège installé juste devant le participant)

Christophe va se charger de vous poser les électrodes qui sont des électrodes à usage unique, pendant que je vous poserai quelques questions (Lors de la deuxième fois : dire que l'on va revérifier quelques informations).

CHRISTOPHE COMMENCE A NETTOYER ET POSER LES ELECTRODES

➔ Regarder dans les yeux en posant les questions (siège installé juste devant le participant)

Nous allons maintenant vous poser les bobines, qui vont nous indiquer la position de votre tête dans la machine. Nous allons en poser 2 sur votre front et 2 à l'arrière de vos oreilles (montrer où) que nous allons coller avec du sparadrap spécial pour la peau.

➔ Regarder dans les yeux en expliquant (siège installé juste devant le participant)

Nous allons maintenant numériser la forme de votre tête, en pointant certaine zone de votre tête avec ce stylet (montrer le stylet). On va commencer par mettre ces lunettes.

METTRE LES LUNETTES AU PARTICIPANT

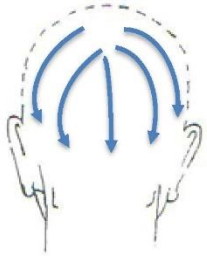
➔ Lui mettre les lunettes en se mettant bien devant lui et ajuster

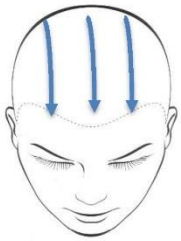
Je vais maintenant commencer à réaliser le pointage avec le stylo.

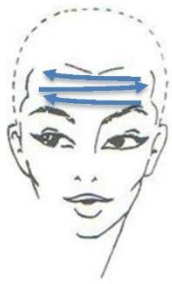
FAIRE LE POINTAGE : 2 COINS D'OREILLES + NASION + 4 BOBINES

➔ Toucher le participant avec l'autre main pendant le pointage

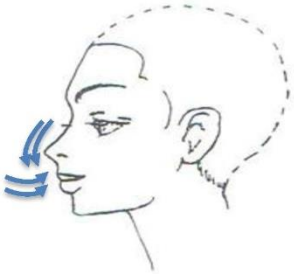
FAIRE LA NUMERISATION DU SCALP (garder appuyé lorsque touche tête seulement)







+ ANGLE DU NEZ + POINTE DU NEZ



Ensuite double cliquer loin de la tête pour valider.

➔ Prendre appui sur l'épaule du participant pendant

Nous allons pouvoir retourner dans la salle d'enregistrement. Je vais vous donner les fils et vous demander de me suivre jusqu'à la salle.

RETOURNER DANS LA SALLE MEG

Allongez-vous sur le lit comme tout à l'heure. Poser votre tête sur la partie blanche. Lorsque vous serez bien installé, nous allons pousser le lit afin que votre tête pénètre dans cette partie blanche où se trouve les capteurs.

➔ C'est bon « Prénom » vous êtes bien installé ? En touchant le bras.

APPELER CHRISTOPHE (pour qu'il pousse le lit).

➔ Comme tout à l'heure dites-nous si vous sentez que votre tête a touché le fond. Regard + toucher

Nous allons quitter la salle et fermer la porte. Une fois la porte fermée, comme tout à l'heure nous pourrons toujours communiquer à travers le micro. A toute à l'heure.

SORTIR DE LA SALLE / METTRE LA LUMIERE NIVEAU 6 / FERMER LA PORTE

➔ « Prénom » est-ce que vous nous entendez bien ? (au micro)

Au micro : Les mesures vont commencer, alors il est important que vous ne bougiez plus pendant les minutes à venir.

RECHAUFFEMENT DES CAPTEURS SELON NECESSITE + MESURE DE LA POSITION DE LA TETE

➔ « Prénom » est-ce que ça va ? (au micro)

Au micro : Je vais vous demander maintenant pendant les minutes à venir de bien rester immobile, et détendu. Et de garder vos yeux ouverts, et votre regard fixé sur la croix en face de vous. Vous pouvez cligner des yeux normalement.
Je répète il est important que vous restiez bien immobile et que vos yeux restent fixé sur la croix en face de vous.

➔ « Prénom » est-ce que vous êtes prêt ? (au micro)

Au micro : Bien nous allons pouvoir commencer. Donc pendant les minutes à venir tout en restant immobile et en fixant la croix :

➔ Laissez vos pensées défiler librement « Prénom »

RESTING STATE (1) DE 5MIN

Merci ça sera tout, nous allons revenir dans la salle.

REVENIR DANS LA SALLE

➔ Ça va « Prénom » ? ça s'est bien passé ? Vous étiez installé confortablement ? en touchant le bras

Nous allons réaliser un autre enregistrement. Je vais refermer la porte, à tout à l'heure.

Au micro : Comme tout à l'heure je vais vous demander de rester bien immobile, et d'être détendu. Les mesures vont commencer alors il est important que vous ne bougiez pas pendant les minutes à venir.

NUMERISER LA POSITION DE LA TETE

Au micro : Bien nous allons pouvoir commencer. Comme tout à l'heure je vais vous demander pendant les minutes à venir de bien rester immobile, et détendu. Et de garder vos yeux ouverts, et votre regard fixé sur la croix en face de vous. Je répète il est important que vous restiez bien immobile et que vos yeux restent fixés sur la croix en face de vous.

➔ « Prénom » est-ce que vous êtes prêt ? (au micro)

Au micro : Donc comme tout à l'heure, pendant les minutes à venir tout en restant immobile et en fixant la croix :

➔ Laissez vos pensées défiler librement « Prénom »

RESTING STATE (2) DE 5MIN

➔ Merci « Prénom » ça sera tout, nous allons revenir dans la salle (au micro)

DEPLACER LE LIT / DEBRANCHER LES ELECTRODES

Nous allons pouvoir retourner dans l'autre salle. Je vais vous donner les fils et vous demander de me suivre jusqu'à la salle.
Vous pouvez vous installer sur le siège se trouvant dans la petite salle. Je vous ai déposé un questionnaire à remplir (montrer le questionnaire), appelé moi lorsque vous avez finit de le remplir.

FERMER LA PORTE DE LA SALLE

ENLEVER LES ELECTRODES, puis les laisser se changer

RACCOMPAGNER LE SUJET

SUPPLEMENTARY INFORMATION IB: THE SCENARIO

LOW CONTACT CONDITION

Sujet : Session : Date : Heure :

- **Aller chercher le participant dans le hall:**

Bonjour. Serrer la main.

➔ Lâcher rapidement et demander: Vous êtes M. untel?

Je peux vous appeler par votre prénom? (Après utilisation ou non du prénom malgré la demande)

➔ Ne pas trop regarder et écrire le prénom sur feuille

- **L'amener à la salle MEG:**

➔ Ne jamais mettre la main dans le dos

- **Toilettes ?**

Est-ce que vous souhaitez aller d'abord aux toilettes ? Parce que l'expérience va durer environ 1h30min

- **Présenter Christophe:**

Je vous présente mon collègue Christophe, qui va m'assister durant l'expérience (Pas de serrage de main).

- **Lecture et signature du consentement:**

➔ Rester assis à côté du participant *(pas de regard, nez dans les feuilles)*. Avez-vous compris ?

- **Pyjama:**

La machine de magnétoencéphalographie est sensible au métal, afin qu'il n'y ai pas d'interférence il faut porter des vêtements sans métal lorsque l'on fait l'enregistrement (par exemple les boutons de jeans peuvent faire des interférences). C'est pour cela que je vais vous demander de mettre ce pyjama. (pour les filles : et d'enlever votre soutien-gorge avant de mettre le pyjama).

Je vous laisse vous changer dans cette salle. PARTIR EN REFERMANT LA PORTE.

➔ Dire cela avec le nez dans les feuilles

- **Vérification du signal:**

Afin de s'assurer de la qualité du signal et vérifier qu'il n'y a plus de trace de métal sur vous, nous allons vous installer dans la machine et voir la qualité du signal.
Veuillez me suivre s'il vous plaît. Allongez-vous sur le lit, et poser votre tête sur la partie blanche. Lorsque vous serez bien installé, nous allons pousser le lit afin que votre tête pénètre dans cette partie blanche, c'est là que se trouve les capteurs qui réaliseront l'enregistrement.

➔ C'est bon vous êtes bien installé ? *(ne pas toucher)*

APPELER CHRISTOPHE (pour qu'il pousse le lit).

➔ Dites-nous si vous sentez que votre tête a touché le fond *(ne pas regarder)*

Nous allons quitter la salle et fermer la porte, afin de vérifier la qualité du signal des capteurs, nous reviendrons dans environ 1 minute. Une fois la porte fermée, nous pourrons toujours communiquer à travers le micro. A toute à l'heure.

SORTIR DE LA SALLE, FERMER LA PORTE

➔ Est-ce que vous nous entendez bien ? (au micro, *sans prénom)*

Au micro : Je vais vous demander de rester bien immobile, et d'être détendu. Faites de grandes respirations. Pourriez-vous s'il vous plaît ouvrir et fermer la bouche à plusieurs reprises. Merci ça sera tout, nous allons revenir dans la salle.

REVENIR DANS LA SALLE

➔ Ça va ? Vous étiez installé confortablement ? (*sans toucher)*

Nous allons pouvoir retourner dans l'autre salle, afin de vous installer des électrodes. Christophe va bouger le lit afin que vous puissiez sortir de la machine.

➔ Etes-vous prêts ? sans prénom

BOUGER LE LIT

- **Test de l'œil dominant:**

Vous pouvez vous installer sur ce siège. Nous allons commencer par un court test qui va nous permettre de déterminer votre œil dominant. Je vais vous demander de faire un petit trou avec vos mains, comme ceci (lui montrer le geste à faire). Et de fixer un point au loin à travers le trou, le coin de la porte par exemple.
CACHER ŒIL DROIT: Est-ce que le point a bougé ?
CACHER ŒIL GAUCHE: Est-ce que le point a bougé ?

➔ Bien votre œil dominant est donc l'œil … Noter sur une feuille en le disant *(pas de regard)*

- **Installation des électrodes:**

Nous allons maintenant passer à l'installation des électrodes. Nous allons vous installer 4 électrodes sur le visage, et 3 sur le corps. Nous allons poser 2 électrodes sur vos tempes (montrer où) et 2 électrodes autour de votre œil dominant. Ces électrodes vont nous permettre d'enregistrer les mouvements de vos yeux.
Nous allons ensuite vous installer une électrode sur la clavicule droite, une sur la clavicule gauche, et une électrode sur le bas ventre gauche (montrer où). Ces électrodes vont nous permettre d'enregistrer vos battements cardiaques.
Avant d'installer les électrodes, nous allons nettoyer votre peau à l'endroit où les électrodes seront placées à l'aide d'un gel gommant sur un coton, puis nous allons passer un coton avec de l'alcool pour nettoyer le gel.

➔ Se positionner sur le côté, regarder une feuille en donnant les explications.

Christophe va se charger de vous poser les électrodes qui sont des électrodes à usage unique, pendant que je vous poserai quelques questions (Lors de la deuxième fois : dire que l'on va revérifier quelques informations).

CHRISTOPHE COMMENCE A NETTOYER ET POSER LES ELECTRODES

➔ Se positionner sur le côté, regarder une feuille en posant les questions

Nous allons maintenant vous poser les bobines, qui vont nous indiquer la position de votre tête dans la machine. Nous allons en poser 2 sur votre front et 2 à l'arrière de vos oreilles (montrer où) que nous allons coller avec du sparadrap spécial pour la peau.

➔ Se positionner sur le côté, regarder une feuille en expliquant

Nous allons maintenant numériser la forme de votre tête, en pointant certaine zone de votre tête avec ce stylet (montrer le stylet). On va commencer par mettre ces lunettes.

METTRE LES LUNETTES AU PARTICIPANT

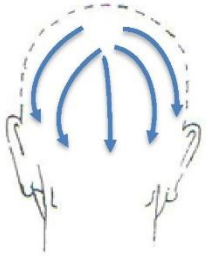
➔ Lui tendre les lunettes pour qu'il les mette et ajuster

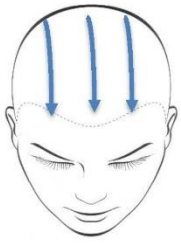
Je vais maintenant commencer à réaliser le pointage avec le stylo.

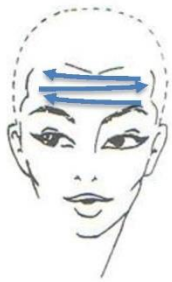
FAIRE LE POINTAGE : 2 COINS D'OREILLES + NASION + 4 BOBINES

➔ Essayer de toucher le participant le moins possible pendant le pointage

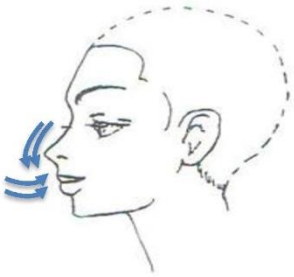
FAIRE LA NUMERISATION DU SCALP (garder appuyé lorsque touche tête seulement)







+ ANGLE DU NEZ + POINTE DU NEZ



Ensuite double cliquer loin de la tête pour valider.

➔ Essayer de toucher le participant le moins possible

Nous allons pouvoir retourner dans la salle d'enregistrement. Je vais vous donner les fils et vous demander de me suivre jusqu'à la salle.

RETOURNER DANS LA SALLE MEG

Allongez-vous sur le lit comme tout à l'heure. Poser votre tête sur la partie blanche. Lorsque vous serez bien installé, nous allons pousser le lit afin que votre tête pénètre dans cette partie blanche où se trouve les capteurs.

➔ C'est bon vous êtes bien installé ? *sans prénom et sans toucher*

APPELER CHRISTOPHE (pour qu'il pousse le lit).

➔ Comme tout à l'heure dites-nous si vous sentez que votre tête a touché le fond. *(Ne pas regarder, Ne pas toucher)*

Nous allons quitter la salle et fermer la porte. Une fois la porte fermée, comme tout à l'heure nous pourrons toujours communiquer à travers le micro. A toute à l'heure.

SORTIR DE LA SALLE / METTRE LA LUMIERE NIVEAU 6 / FERMER LA PORTE

➔ Est-ce que vous nous entendez bien ? (au micro) *sans prénom*

Au micro : Les mesures vont commencer, alors il est important que vous ne bougiez plus pendant les minutes à venir.

RECHAUFFEMENT DES CAPTEURS SELON NECESSITE + MESURE DE LA POSITION DE LA TETE

➔ Est-ce que ça va ? (au micro, *sans prénom)*

Au micro : Je vais vous demander maintenant pendant les minutes à venir de bien rester immobile, et détendu. Et de garder vos yeux ouvert, et votre regard fixé sur la croix en face de vous. Vous pouvez cligner des yeux normalement.
Je répète il est important que vous restiez bien immobile et que vos yeux reste fixé sur la croix en face de vous.

➔ Est-ce que vous êtes prêt ? (au micro, *sans prénom)*

Au micro : Bien nous allons pouvoir commencer. Donc pendant les minutes à venir tout en restant immobile et en fixant la croix :

➔ Laissez vos pensées défiler librement (au micro, *sans prénom)*

RESTING STATE (1) DE 5MIN

Merci ça sera tout, nous allons revenir dans la salle.

REVENIR DANS LA SALLE

➔ Ça va ? ça s'est bien passé ? Vous étiez installé confortablement ? Le dire en étant derrière la porte. (*sans prénom, sans toucher)*

Nous allons réaliser un autre enregistrement. Je vais refermer la porte, à tout à l'heure.

Au micro : Comme tout à l'heure je vais vous demander de rester bien immobile, et d'être détendu. Les mesures vont commencer alors il est important que vous ne bougiez pas pendant les minutes à venir.

NUMERISER LA POSITION DE LA TETE

Au micro : Bien nous allons pouvoir commencer. Comme tout à l'heure je vais vous demander pendant les minutes à venir de bien rester immobile, et détendu. Et de garder vos yeux ouvert, et votre regard fixé sur la croix en face de vous. Je répète il est important que vous restiez bien immobile et que vos yeux reste fixé sur la croix en face de vous.

➔ Est-ce que vous êtes prêt ? (au micro, *sans prénom)*

Au micro : Donc comme tout à l'heure, pendant les minutes à venir tout en restant immobile et en fixant la croix :

➔ Laissez vos pensées défiler librement (au micro, *sans prénom)*

RESTING STATE (2) DE 5MIN

➔ Merci ça sera tout, nous allons revenir dans la salle (au micro, *sans prénom)*

DEPLACER LE LIT / DEBRANCHER LES ELECTRODES

Nous allons pouvoir retourner dans l'autre salle. Je vais vous donner les fils et vous demander de me suivre jusqu'à la salle.
Vous pouvez vous installer sur le siège se trouvant dans la petite salle. Je vous ai déposé un questionnaire à remplir (montrer le questionnaire), appelé moi lorsque vous avez finit de le remplir.

FERMER LA PORTE DE LA SALLE

ENLEVER LES ELECTRODES, puis les laisser se changer

RACCOMPAGNER LE SUJET

SUPPLEMENTARY INFORMATION II : THE QUESTIONNAIRE

Sujet : Session : Date :

Pendant les enregistrements,
à quoi avez-vous pensé ?

Avez-vous eu des pensées sous forme d'images (visuelles) ?

○	○	○	○	○
tout le temps	beaucoup	moyennement	peu	jamais

Etiez-vous vous-mêmes présent(e) dans ces images visuelles ?

○	○	○	○	○
tout le temps	beaucoup	moyennement	peu	jamais

Avez-vous eu des pensées sous formes de paroles (mots, discours)?

○	○	○	○	○
tout le temps	beaucoup	moyennement	peu	jamais

Etait-ce avec votre propre voix ?

○	○	○	○	○
tout le temps	beaucoup	moyennement	peu	jamais

Avez-vous eu des pensées concernant des sensations de votre corps (par exemple votre respiration, vos battements cardiaques, « j'ai faim », « j'ai froid », etc.) ?

○	○	○	○	○
tout le temps	beaucoup	moyennement	peu	jamais

Avez-vous eu des pensées concernant l'environnement où vous vous trouviez (par exemple la machine, la salle d'expérience, l'anticipation de la suite de l'expérience) ?

○	○	○	○	○
tout le temps	beaucoup	moyennement	peu	jamais

Avez-vous eu des pensées concernant des personnes (y compris vous-même) ?

○	○	○	○	○
tout le temps	beaucoup	moyennement	peu	jamais

Ces pensées étaient-elles :

- **Orientées vers vous-même** (pensée vous impliquant, en tant qu'acteur ou sujet, vous concernant) ?

○	○	○	○	○
tout le temps	beaucoup	moyennement	peu	jamais

- **Tournées vers d'autres personnes proches ou familières**?

○	○	○	○	○
tout le temps	beaucoup	moyennement	peu	jamais

- **Tournées vers d'autres personnes sans lien avec vous?**

○	○	○	○	○
tout le temps	beaucoup	moyennement	peu	jamais

Avez-vous eu des pensées sans contenu précis ou liées à une sensation d'endormissement?

○	○	○	○	○
tout le temps	beaucoup	moyennement	peu	jamais

Globalement vos pensées étaient-elles :

Négative **-3 -2 -1 0 1 2 3** ***Positive***

Comment a été votre début de journée avant l'enregistrement :

Plutôt mauvaise **-3 -2 -1 0 1 2 3** ***Plutôt bonne***

- **Avez-vous des commentaires à faire?**

SUPPLEMENTARY INFORMATION III

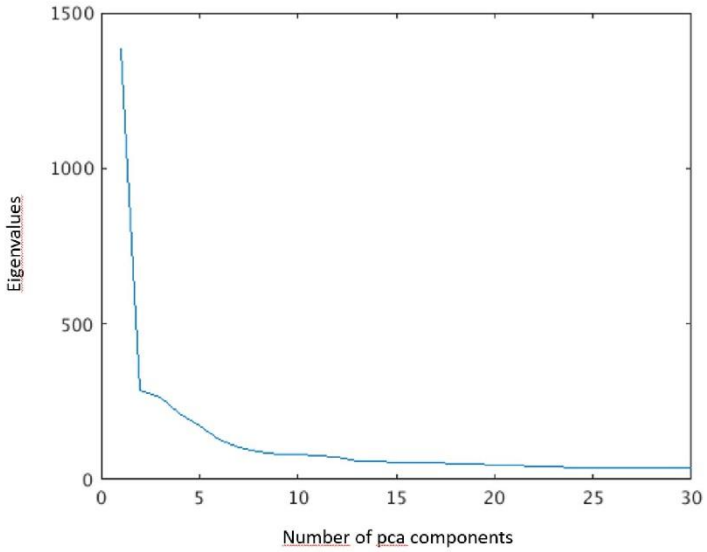


Figure S1. PCA-derived eigenvalues scree plot of the Hilbert envelopes

Plot of the eigenvalues associated to the 30 first components extracted with PCA analyses in the alpha band. Principal component analysis was applied to the concatenated dataset of both experimental conditions (high and low contact) for estimation of the latent data order. After examination of the scree plot, a 15 low-order-components model was extracted using ICASSO method.

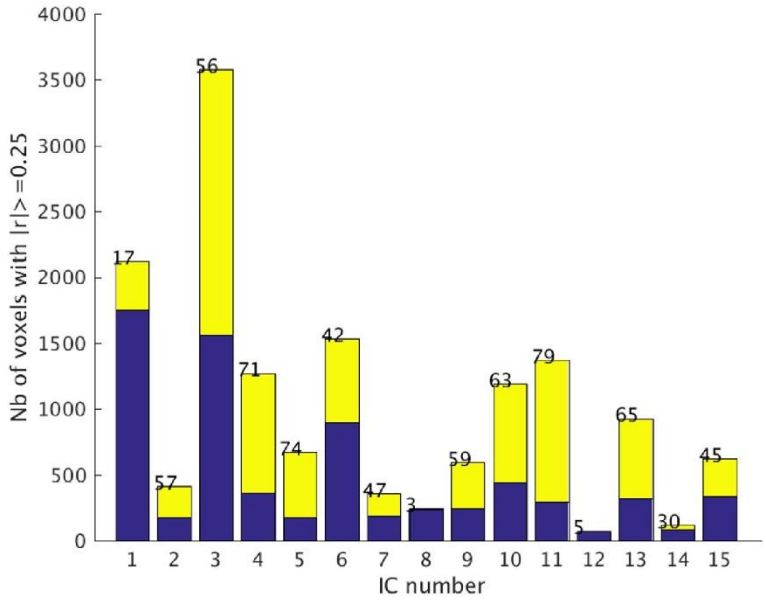


Figure S2. Size and consistency among participants of the ICs

Histogram showing the number of voxels of each ICs that demonstrated Pearson correlation coefficient equal or above 0.25 with the Hilbert envelope time course of the concatenated dataset of both experimental conditions (high and low contact). These voxels are considered as the IC's spatial signature. The voxels present in at least 13 out of the 19 participants are depicted in yellow, and the voxel present in less than 13 participants are depicted in blue. Over the 15 ICs obtained in the alpha frequency band, we selected the most consistent ICs across participants for subsequent analyses. Our criterion for ICs selection was to find at least 33 % of the voxels associated to the IC in 13 out of the 19 participants (that correspond to the percentage indicated above the bars of the histogram). Following this procedure, the ICs n°1, 8, 12 and 14 were not retained for further analysis.

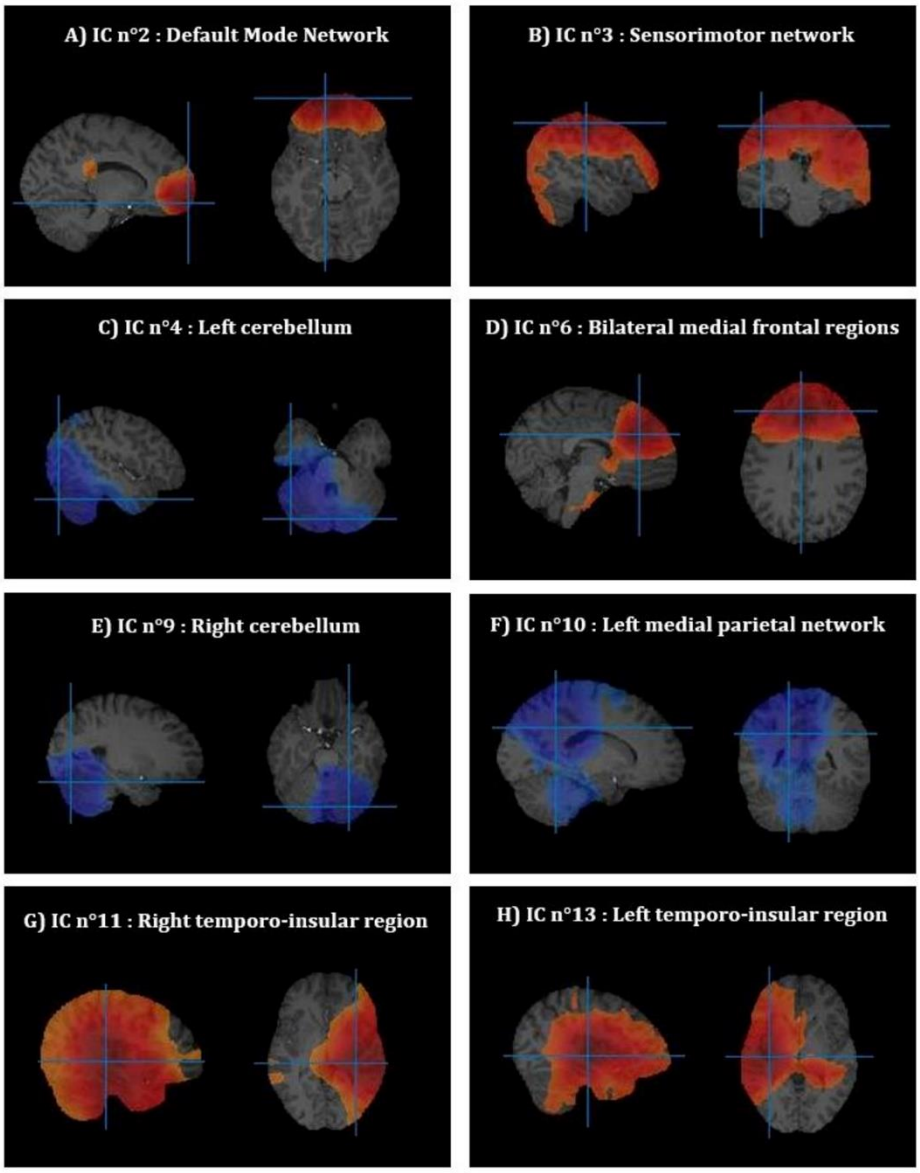


Figure S3. Spatial signature of the resting-state networks MEG-ICA derived

Spatial topography of the ICs extracted from the concatenated dataset of both experimental conditions (high and low contact), in the form of the voxels showing beta regression coefficients equal or above 0.30. (A) Spatial topography of the IC n°2, identified as the Default Mode Network. (B) IC n°3, identified as Sensorimotor network. (C) IC n°4, identified as Left cerebellum. (D) IC n°6, identified as Bilateral medial frontal regions. (E) IC n°9, identified as Right cerebellum. (F) IC n°10, identified as Left medial parietal region. (G) IC n°11, identified as Right temporo-insular region. (H) IC n°13, identified as Left temporo-insular region.

Partie discussion

L'objectif de cette thèse était d'étudier l'impact potentiel du contact social sur la conscience de soi, et de déterminer les mécanismes cérébraux et cognitifs par lesquels une telle amélioration peut opérer. A cette fin, nous avons réalisé trois études expérimentales, chacune répondant à une problématique précise :

1) Quels sont les mécanismes cognitifs impliqués dans l'effet du contact social, via la modalité visuelle, sur la conscience corporelle ? Afin de répondre à cette question nous avons testé l'hypothèse selon laquelle l'effet du regard direct sur la conscience corporelle serait lié à la signification sociale du regard – c'est-à-dire à des processus de mentalisation – plutôt qu'à des propriétés physiques du stimulus. Ma première étude de thèse a mis en évidence que l'attribution d'un état mental « il/elle (me) voit » à la personne qui nous regarde était nécessaire pour observer une amélioration de la conscience corporelle, tout du moins lorsque les yeux ne sont pas visibles (i.e. cachés ici par des lunettes de soleil). Nous suggérons que la croyance d'être vu par un autre agent social est une forme basique de mentalisation intégrée dans la perception d'un regard direct.

2) Peut-on observer l'impact du contact social sur la conscience corporelle quelle que soit la modalité sensorielle par laquelle il est établi ? La seconde étude de ma thèse a montré que tout comme le regard direct, un contact social passant par la modalité auditive (i.e. l'écoute de son prénom prononcé par quelqu'un d'autre), ainsi qu'un contact social passant par la modalité tactile (i.e. être touché par quelqu'un d'autre) améliorent la précision intéroceptive, prise comme proxy de la conscience corporelle. Cet effet était de magnitude similaire à travers les modalités sensorielles visuelle, auditive et tactile.

L'ensemble de ces deux études nous a amené à défendre l'hypothèse que l'effet d'amélioration de la conscience corporelle observé à la suite de la perception d'indices de contact social serait essentiellement lié à la signification sociale de ces indices et à ce qu'ils signalent – i.e. le fait d'être l'objet de l'attention d'autrui. Les indices de contact social pourraient ainsi améliorer la conscience de soi en activant des processus de référence à soi (pour revue des processus de référence à soi, Northoff et al., 2006), c'est-à-dire activer ainsi un mode de cognition centrée sur le soi et un traitement des informations en lien avec le soi.

3) Quels sont les mécanismes cérébraux sous-tendant les effets du contact social sur la cognition et le comportement humain – et notamment sur la conscience de soi ? Ma troisième étude de thèse a visé à tester si le contact social module la connectivité fonctionnelle des réseaux cérébraux de repos, en particulier au niveau de régions impliquées dans la cognition orientée

sur le soi –i.e. du réseau du mode par défaut. Nos résultats confirment cette hypothèse, en montrant qu'au sein d'un des réseaux identifiés, il y a augmentation du poids des processus cérébraux orientés sur le soi, et une diminution des processus sensoriels orientés sur l'environnement extérieur, à la suite d'une situation de contact social accru. De manière consistante avec ces résultats, nous avons aussi observé une augmentation des pensées de référence à soi des participants sous une forme intégrée, transmodale, associée à une diminution des pensées de référence à soi dans un format sensoriel (i.e. visuelles ou auditives), suite à la condition de contact social accru.

Dans cette partie de discussion générale, je discute de manière intégrée les résultats mis en évidence par l'ensemble de ces trois expériences de thèse à la lumière des résultats de la littérature, ainsi que les nouvelles questions soulevées par ces études. Je défends l'idée que ces études convergent toutes vers l'hypothèse que le contact social détient une propriété réflexive quelle que soit la modalité sensorielle par laquelle il passe. Cette propriété s'expliquerait par des processus cognitifs descendants liés à des processus de mentalisation, eux même liés à la signification d'un contact social : 'l'attention de quelqu'un d'autre est orientée sur moi'.

I. Le contact social améliore-t-il la conscience corporelle ?

Comme nous avons pu le voir dans la partie théorique de cette thèse, des travaux récents ont mis en évidence un effet d'augmentation de la conscience de soi publique suite à un contact par le regard (Pönkänen, Peltola, et al., 2011). Un effet d'augmentation de la conscience de soi de manière générale[35] suite à un contact tactile avec une autre personne a également été mis en évidence, mais uniquement chez des individus montrant de hauts niveaux d'anxiété (Wilhelm, Kochar, Roth, & Gross, 2001). Pour rappel, la conscience de soi publique correspond à l'attention portée à des aspects du soi facilement visibles par autrui. Ainsi, le contact social – tout du moins dans les modalités visuelles et tactiles – rendrait les participants plus sensibles à certains aspects du soi, notamment les aspects publics. Cependant, qu'en est-il de l'effet du contact social sur la conscience d'autres aspects du soi ?

Il est tout d'abord à noter que Pönkänen, Peltola et collaborateurs (2011), ainsi que Myllyneva et Hietanen (2015a, 2015b), ont cherché au cours de leurs protocoles à mettre en évidence des effets du contact par le regard, et de la croyance d'être observé, sur la conscience

[35] Cet effet a été mis en évidence à l'aide d'une échelle de Likert en 11 points, sur laquelle les participants avaient pour simple instruction d'indiquer leur niveau de conscience de soi (ou « self-consciousness »). Ainsi cette échelle n'adressait pas de dimension particulière de la conscience de soi (par exemple, publique ou corporelle, ect.).

d'informations privées du soi[36], c'est-à-dire d'informations accessibles uniquement à celui qui les expérimente, de la même manière qu'ils sont parvenus à le faire pour la conscience de soi publique (c'est-à-dire en utilisant des échelles à compléter par le participants). Ils n'ont cependant pas observé de différences significatives entre leurs conditions de regard direct et de regard dévié au niveau de l'échelle de conscience de soi privé. De plus, l'effet d'amélioration de la conscience de soi à la suite d'un toucher social mis en évidence par Wilhelm et collaborateurs (2001) n'a pu être montré que sur les participants montrant de haut niveau d'anxiété, et pas sur les autres participants de l'étude.

A la lumière des résultats que nous avons mis en évidence au cours de cette thèse – i.e. d'amélioration de la conscience corporelle par le contact social, ceci soulève deux interrogations : Est-ce que ces protocoles (i.e., Myllyneva & Hietanen, 2015a, 2015b; Pönkänen, Peltola, et al., 2011; Wilhelm et al., 2001) n'ont pas réussi à mettre en évidence des effets sur la conscience de soi privées car il n'est pas fiable de mesurer ces processus à l'aide de questionnaires ? Ou est-ce que l'on observe des effets du contact social sur la conscience d'informations privées du soi uniquement lorsque l'on demande explicitement aux participants de se concentrer sur ces informations ? Ces questions sont aussi pertinentes au regard des différences obtenues – sur le plan de la mesure de la conscience de soi – entre mes deux premières études et ma troisième étude de thèse.

Comment mesurer la conscience corporelle ?

L'utilisation de questionnaires pour mesurer a posteriori – ou même en direct – des processus cognitifs a été vivement critiquée dans la littérature (pour revue, Sackur, 2009). En effet, les rapports subjectifs des participants peuvent être affectés par de nombreux facteurs dont des préoccupations motivationnelles et de réputation (E. E. Jones, 1990). Ainsi, il est recommandé d'associer les rapports subjectifs des participants à des variables physiologiques objectivables pour obtenir une mesure valide de la conscience d'aspects privés du soi (Silvia & Gendolla, 2001). Il s'agit de l'approche que nous avons adopté dans les deux premières études de cette thèse. En revanche, nous avons opté pour un questionnaire dans ma troisième étude.

Au cours de cette troisième étude en magnétoencéphalographie, il peut être noté que nous n'avons pas observé de différence entre nos deux conditions expérimentales (contexte social de

[36] Pour rappel, la conscience de soi privé inclue la conscience des informations afférentes provenant du corps, soit la conscience corporelle.

contact accru versus réduit) au niveau de l'échelle de Likert de notre questionnaire mesurant la fréquence des pensées des participants portant sur des sensations corporelles suite au contact social. Ce résultat renforce l'idée que le contact social pourrait ne pas avoir d'effet sur la conscience corporelle lorsque l'on ne demande pas explicitement – comme par exemple au cours d'une tâche expérimentale – aux participants de se concentrer sur leurs signaux corporels. Cependant, dans cette étude, nous avons observé des différences en fonction du contexte social sur la conscience d'autres aspects privés du soi, liés à un soi narratif, plus précisément sur une dimension associée à la quantité de pensées orientées sur le soi ou sur des personnes familières. Or, nous avons pu voir au cours du second chapitre théorique de cette thèse, que la conscience corporelle serait la base de toute forme de conscience de soi, et que même les aspects les plus intégrés et transmodaux du sentiment d'être soi (le soi narratif ou « Me ») seraient basés sur le monitoring d'informations afférentes corporelles (Babo-Rebelo, Richter, et al., 2016; Babo-Rebelo, Wolpert, et al., 2016). Ainsi, ne pas avoir observé de différences sur l'échelle mesurant la quantité de pensées orientées sur des sensations corporelles, n'exclut pas que le contact social ait pu moduler des aspects non explicites du soi corporel dans ma troisième étude. Par ailleurs, on notera que les dimensions de notre questionnaire mesurant des processus liés au soi sur lesquels les participants ont montré des différences significatives en fonction de la condition expérimentale (i.e. visuelle, auditive, transmodale) reposaient toutes sur plus d'un item pour leur mesure, alors que nous n'avions qu'un seul item dans le questionnaire pour mesurer les pensées orientées sur des sensations corporelles, ce qui a pu rendre cette mesure finalement moins précise, et rendant plus difficile la mise en évidence de d'effets à ce niveau. Au total, ma troisième étude, bien qu'elle se rapporte peu aux deux premières relativement à la méthode expérimentale mise en jeu pour mesurer la modulation des processus liés au soi par le contact social, converge à montrer que le contact social influence la conscience de soi, sur de multiples aspects.

Un autre aspect potentiellement important réside dans le fait que dans les deux premières études de ma thèse, notre protocole de mesure de la conscience corporelle a été élaboré pour permettre une mesure du soi en relation aux objets de l'environnement (cf chapitre 2). Il a été proposé dans la littérature que les états physiologiques indiquent une relation entre soi et l'environnement (Damasio, 1996). En accord avec ce cadre conceptuel, on pourrait distinguer un soi corporel inaccessible à la conscience (ou proto-soi) et une conscience de soi « noyau » (ou core-self), également corporelle mais accessible à la conscience, et qui représenterait les relations entre le proto-soi et notre environnement (Damasio, 1999a). Dans cette optique, il

apparait nécessaire de confronter les participants avec des objets du monde extérieur, et d'évaluer les modulations de leur conscience corporelle en relation à ces objets (à contrario de chercher à les évaluer en l'absence de stimulations externes comme par exemple lors du protocole sur les réseaux de repos de ma troisième expérience de thèse). Il semblerait ainsi que cette stratégie puisse en effet être plus efficace pour mesurer des effets directs de conscience corporelle.

Précision intéroceptive versus sensibilité intéroceptive : une distinction importante ?

Une dernière possibilité pour expliquer la présence d'effets sur la conscience corporelle dans mes deux premières études et pas dans ma dernière étude de thèse réside dans le fait que nous n'avons pas mesuré les mêmes processus. En effet, demander à des participants à quel point ils ont orienté leur attention sur des informations privées du soi – i.e. à travers par exemple notre échelle mesurant la fréquence des pensées des participants portant sur le corps ou les échelles utilisées par les protocoles cités précédemment (i.e., Myllyneva & Hietanen, 2015a, 2015b; Pönkänen, Peltola, et al., 2011; Wilhelm et al., 2001) – n'est pas la même chose que mesurer la précision intéroceptive – comme dans mes deux premières études. Notre échelle, ainsi que celles utilisées dans d'autres protocoles de la littérature, mesurent une dimension de la conscience corporelle que l'on retrouve dans la littérature sous le nom de « sensibilité intéroceptive » (voir chapitre 2 de la partie théorique; Garfinkel et al., 2015). Cette dimension se définit comme étant l'évaluation subjective de nos capacités intéroceptives et de notre tendance à orienter notre attention sur notre corps. Il pourrait donc être suggéré que le contact social améliore la précision intéroceptive (de manière implicite) mais pas la sensibilité intéroceptive, qui met en jeu des processus explicites de prise de conscience et de rapport d'une attention portée sur des aspects du corps. Cette hypothèse semble cependant peu plausible. Il a en effet été montré que la précision intéroceptive constituerait le processus central dans l'intéroception sur lequel reposeraient les deux autres dimensions de la conscience corporelle (Garfinkel et al., 2015). Il s'agit d'ailleurs de la raison pour laquelle nous avons choisi cette mesure comme proxy de la conscience corporelle.

Cependant, Garfinkel et al. (2015) ont mis en évidence qu'une corrélation entre les différentes dimensions de l'intéroception émergerait uniquement quand un seuil de précision intéroceptive serait dépassé. Or, bien que le contact social ait amélioré la précision intéroceptive de nos participants au cours de notre précédente étude sur la modalité de contacts social visuelle

(Baltazar et al., 2014) et au cours de mes deux premières études de thèse (avec des corrélations obtenues en condition de contact social significativement supérieures à 0), le niveau de précision intéroceptive (i.e. coefficient de corrélation de Pearson) observé est resté faible. Ainsi, il est possible que le contact social n'élicite pas un niveau de précision intéroceptive suffisamment élevé pour booster les autres processus intéroceptifs.

Il faut noter par ailleurs que les faibles scores observés dans nos tâches intéroceptives ne signifient pas forcément de faible niveau de précision intéroceptive. En effet, on ne peut écarter la possibilité que ces mauvais scores soient liés à une part de bruit dans notre mesure plutôt qu'à de mauvaises capacités intéroceptives (voir des capacités nulles en intéroception dans les conditions sans contact social puisque dans ces conditions les corrélations ne différaient pas significativement de zéro). On remarque que de manière générale les auteurs observent de faibles scores de précision intéroceptive aussi au travers de protocoles ayant utilisé d'autres mesures de la conscience intéroceptive (par exemple, Ainley et al., 2013, 2012; Ainley & Tsakiris, 2013; Andor et al., 2008; Garfinkel et al., 2015). Cette constatation ouvre la porte à deux possibilités non-exclusives : soit l'ensemble de ces protocoles, y compris le nôtre, souffrent de difficultés à fournir une bonne mesure de la conscience corporelle, ou/et bien les participants sont de manière générale mauvais en intéroception. Dans le second chapitre théorique de cette thèse, nous avons en effet explicité les faiblesses méthodologiques de ces différents protocoles, auxquelles nous avons cherché à palier en adoptant pour mesurer la précision intéroceptive un protocole original développé dans cet objectif au sein de notre équipe préalablement à cette thèse (Baltazar et al., 2014). Si notre protocole apparait plus pertinent d'un point de vue écologique – nous avons mesuré une modulation de la conscience corporelle en relation à des objets de l'environnement (i.e. images émotionnelles), plutôt qu'en l'absence de stimulations externes comme dans la plupart des protocoles de la littérature (par exemple, Andor et al., 2008; Canales-Johnson et al., 2015; Fahrenberg et al., 1995; Schandry, 1981) – nous n'avons pas réussi à obtenir de meilleures performances comparé aux autres protocoles de la littérature. Ceci suggère qu'en moyenne, les capacités intéroceptives des sujets humains sont bel et bien limitées. On peut cependant également soulever la question de l'approche par moyenne. Au niveau individuel, les valeurs de corrélation montrent une très grande variabilité, atteignant des valeurs excellentes pour certains individus (sans pouvoir toutefois identifier à ce jour les caractéristiques individuelles qui pourraient expliquer de telles performances), alors que d'autres valeurs individuelles présentent une corrélation clairement négative, ce qui soulève également des interrogations sur leur signification. Il est possible que les capacités

intéroceptives soient extrêmement variables entre individus, rendant difficile leur mise en évidence dans des études de groupes.

Pour conclure, en ayant recours à un protocole original pour mesurer la conscience corporelle, nous avons pour la première fois pu mettre en évidence un effet du contact social sur la conscience d'aspect privé du soi. Ceci a été réalisé à travers un ensemble de quatre expériences (Baltazar et al., 2014; Hazem, Beaurenaut, George, & Conty, 2018; Hazem et al., 2017), dont trois incluses dans cette thèse. Nous avons tour à tour montré un effet du contact par le regard, un effet de la croyance d'être observé, un effet de l'écoute de son prénom prononcé par quelqu'un d'autre et enfin un effet d'être touché par une autre personne sur la conscience corporelle. Dans le contexte neuroscientifique actuel, de « crise » de la reproductibilité des résultats en neuroscience (voir par exemple, Button et al., 2013; Open Science Collaboration, 2015), ces résultats sont tout d'abord importants car consistants. De plus, malgré les points soulevés précédemment sur la possibilité de bruit dans notre mesure, ces résultats montrent malgré tout que notre mesure de la conscience corporelle est suffisamment sensible pour parvenir à mettre en évidence un effet du contact social sur la conscience de soi à travers différents groupes de participants, différentes modalités sensorielles, et au cours d'expériences réalisées et analysées par différents expérimentateurs.

Enfin, ces résultats sont en accord avec la vision d'un soi incarné et situé défendue tout au long de cette thèse. Nos résultats suggèrent qu'une forme de soi minimale et incarnée pourrait devenir accessible à la conscience sous l'effet du contact social et en relation à l'environnement (i.e. lorsque confronté à une situation émotionnelle sous la forme d'images par exemple), et dans un mode potentiellement implicite (les participants évaluent avec plus de justesse leur réactions corporelles mais n'indiquent pas penser plus souvent à leur corps). Par ailleurs, en accord avec la littérature, l'augmentation de la perception des informations afférentes provenant du corps suite à un contact social, pourrait constituer une base à l'augmentation de processus cognitifs orientés sur le soi plus intégrés, liés à un soi narratif.

II. Spécificité des effets ?

Le contact social module-t-il d'autres formes de conscience de soi, au-delà de la conscience corporelle ?

Comme nous avons pu le voir au cours du premier chapitre théorique de cette thèse, la conscience corporelle pourrait être la base de toute forme de conscience de soi. Cela suggère

que le contact social pourrait aussi améliorer d'autre formes de conscience de soi, décrite comme étant de plus haut niveau, notamment la conscience de soi narrative (Gallagher, 2000). Les résultats obtenus lors de ma dernière expérience de thèse vont dans ce sens. Nous observons, suite à un contexte social de contact accru comparé à réduit, une modification des réponses à notre questionnaire sur trois dimensions extraites par analyse factorielle multiple et correspondant à une augmentation des pensées liées aux personnes d'une part, et à une diminution des pensées visuelles et auditives d'autre part. Le contact social s'accompagne ainsi d'une augmentation des pensées liées au soi dans un format transmodal ce qui traduit un haut niveau d'intégration nécessaire pour un soi narratif (ou « Moi ») – i.e. une construction autobiographique et un sentiment subjectif d'identité et de continuité à travers le temps. De plus, ceci était associé à une diminution des pensées de référence à soi dans un format sensoriel (i.e. visuelles ou auditives), c'est-à-dire des aspects de la représentation de soi moins intégrés, qui pourrait plutôt impliquer un soi minimal (ou « Je ») – une expérience du soi dans le moment présent, et non explicite ou pré-réflexive (i.e. en perspective de première personne) qui se caractérise par un sentiment d'agentivité. Ces propositions restent cependant spéculatives car nous n'avons pas directement et explicitement mesurées la modulation par le contexte social des dimensions « Je » et « Moi » du soi. Il aurait fallu pour cela demander aux participants : i) la fréquence de leurs pensées en première perspective, pour mesurer la dimension « Je » du soi ; ii) la fréquence des pensées réflexives portant sur le soi (c'est-à-dire où le soi n'est plus acteur, mais objet de la pensée) pour mesurer la dimension « Moi » du soi. Bien que le « Je » soit supposé être une forme de soi pré-réflexif, il n'est pas inhabituel dans la littérature de demander explicitement aux participants de retranscrire a posteriori leur expérience sur des échelles mesurant cette dimension du soi (par exemple, Babo-Rebelo, Richter, et al., 2016; pour revue, Tagini & Raffone, 2010).

En définitive, bien que l'on ne puisse tout à fait se prononcer sur une différence d'implication de ces deux dimensions du soi en fonction du contexte social dans ma troisième expérience de thèse, nos résultats sont définitivement en faveur d'un soi « multifacette » défendu par les travaux récents de la littérature (cf chapitre 1; Christoff et al., 2011; L. J. Powell, Macrae, Cloutier, Metcalfe, & Mitchell, 2010; Tagini & Raffone, 2010). Ces études suggèrent que les processus liés au soi ne seraient plus à considérer en tout en rien, mais plutôt comme un ensemble de sous-processus aux fonctionnalités différentes (et qui seraient sous-tendus par des sous-réseaux cérébraux distincts) opérant plus au moins de concert selon les demandes cognitives de la situation en cours. Ceci fait ainsi écho aux récents travaux qui montrent par

ailleurs que le réseau du mode par défaut – le réseau qui serait le siège des processus liés au soi – ne serait pas un réseau unitaire mais serait constitué d'un ensemble de sous-réseaux aux fonctions distinctes. De plus, les activités de ce réseau – ou tout du moins de certaines parties de ce réseau – ne seraient pas à concevoir comme étant obligatoirement antagonistes à celles des réseaux impliqués dans les processus orientés sur le monde extérieur, notamment lors de processus de référence à soi impliquant la dimension « Je » du soi (Christoff et al., 2011). En accord avec cette littérature, même si nous y reviendrons plus en détail plus loin, nous pouvons constater que nous avons en effet observé, au cours de ma troisième expérience de thèse, un couplage fonctionnel (i.e. corrélation positive) entre le précuneus – une structure cérébrale médiale postérieur constituant un des « hubs » principaux du réseau du mode par défaut, et associée à la dimension « Je » du soi (Babo-Rebelo, Richter, et al., 2016; Babo-Rebelo, Wolpert, et al., 2016) – et des régions cérébrales impliquées dans la cognition orientée vers l'extérieur.

Enfin, ces résultats suggèrent que suite à une situation de contact social accru, comparé à lorsque ce contact est réduit, les représentations somato-sensorielles liées au soi pourraient être intégrées dans une représentation du soi transmodale (voire amodale) et permettre l'émergence d'un soi narratif ou « Moi ». Cette forme de soi qui dépasse le moment présent pourrait ainsi intégrer la trace de nos échanges avec autrui dans notre construction autobiographique.

Le contact social module-t-il d'autre processus cognitifs que la conscience de soi ?

Le contact social améliore d'autres processus cognitifs au-delà de la conscience de soi. En effet, une récente revue de la littérature, réalisée par des membres de notre équipe, a mis en évidence cinq catégories d'effets du contact par le regard sur la cognition humaine : facilitation mnésique, capture attentionnelle, évaluation plus positive d'autrui, augmentation des comportements prosociaux et amélioration de la conscience de soi (cf chapitre 3; Conty et al., 2016).

Au cours du troisième chapitre théorique de cette thèse, par une revue de la littérature, nous avons montré que l'on retrouve des effets cognitifs et comportementaux en partie similaires à ceux mis en évidence sur la modalité visuelle à la suite d'un contact social sur les modalités sensorielles auditives et tactiles[37]. Nous n'avons en revanche pas retrouvé dans la littérature de

[37] Des effets de capture attentionnelle ont par exemple été mis en évidence suite à l'écoute de son propre prénom, et des effets d'amélioration de l'évaluation d'autrui et des comportements prosociaux ont été mis en évidence suite à un contact tactile. En revanche, les autres effets potentiels que le contact social pourrait avoir sur ces modalités

démonstration expérimentale d'un effet d'amélioration de la conscience corporelle par un contact social sur les modalités auditive et tactile. Les résultats de ma seconde étude expérimentale de thèse ont alors montré que les modalités de contact social auditive et tactile partageaient la capacité d'améliorer la conscience corporelle du contact par le regard, en mettant en évidence un effet du contact social sur les modalités sensorielles auditive et tactile sur la précision intéroceptive. Ainsi, cette thèse a permis de mettre en évidence une propriété réflexive et des effets cognitifs et comportementaux communs au contact social quel que soit la modalité sensorielle par laquelle il passe. Ceci suggère que les effets du contact social sur les différentes modalités sensorielles pourraient être sous-tendus par des mécanismes cognitifs similaires, notamment une activation de processus de référence à soi liée à des influences cognitives descendantes (i.e. la mentalisation « l'attention de quelqu'un est orienté sur moi »). Nous défendrons cette hypothèse dans la suite de cette discussion.

III. Le rôle des processus descendants ?

Rôle des processus descendants dans l'effet d'amélioration de la conscience corporelle

Dans cette thèse, nous avons mis en évidence que l'attribution d'un état mental « il/elle (me) voit » à la personne qui nous regarde était nécessaire pour observer une amélioration de la conscience corporelle, tout du moins lorsque les yeux ne sont pas visibles (i.e. cachés ici par des lunettes de soleil, cf. Etude 1). Par ailleurs, une étude récente a montré que même lorsque les yeux d'une personne nous faisant face sont visibles, il est nécessaire de croire que cette personne peut nous voir pour observer un effet d'amélioration de la conscience de soi par le regard direct (Myllyneva & Hietanen, 2015b). Ainsi, lorsque le regard direct est dissocié artificiellement de la croyance « il/elle peut me voir », il ne conduit pas à un effet d'amélioration de la conscience de soi. De plus, la simple croyance que quelqu'un nous observe (lorsque la personne n'est pas du tout visible) améliore la conscience de soi de la même manière que lorsque cette croyance est associée à la vision de la personne (Myllyneva & Hietanen, 2015a). Pris conjointement avec ces études, nos résultats suggèrent donc que la croyance d'être vu par un autre agent social est une forme basique de mentalisation intégrée dans la perception

sensorielles (par exemple : la facilitation mnésique des éléments concomitants, ou une amélioration de la conscience de soi) n'ont à notre connaissance pas encore été testés.

d'un regard direct, et nécessaire pour observer un effet du contact par le regard sur la conscience de soi.

Par ailleurs, nous avons aussi montré que le contact social améliore la conscience corporelle quelle que soit la modalité sensorielle par laquelle le contact se produit (cf. Etude 2). Des analyses complémentaires ont de plus mis en évidence que cet effet est de magnitude similaire à travers les modalités sensorielles visuelle, auditive et tactile. Ceci suggère que l'effet du contact social sur la conscience de soi serait essentiellement lié à des processus cognitifs descendants plutôt que des processus sensoriels ascendants. Dans le cas inverse, nous nous serions en effet attendus à observer des effets de magnitudes différentes selon la modalité sensorielle testée. Ceci converge avec les résultats observés lors de ma première étude, montrant que des stimulus visuels présentant les mêmes propriétés physiques, engendrent des effets différents sur la conscience corporelle lorsque l'on fait varier les processus descendants associés – i.e. l'attribution ou non d'un état mental « une autre personne me voit ». Les résultats de ma seconde étude de thèse, étayent ainsi ce qui était suggéré par la première étude de cette thèse : l'hypothèse que l'effet d'amélioration de la conscience corporelle observé à la suite de la perception d'indices de contact social serait essentiellement lié à la signification sociale de ces indices et ce qu'ils signalent – i.e. être l'objet de l'attention d'autrui. Ceci nous a amené à suggérer que l'influence du contact social sur la conscience de soi pourrait mettre en jeu les mêmes mécanismes que ceux proposés pour expliquer les effets du regard direct ou contact par le regard (Conty et al., 2016). Les indices de contact social pourraient ainsi améliorer la conscience de soi en activant des processus de référence à soi (pour revue des processus de référence à soi, Northoff et al., 2006), c'est-à-dire en activant ainsi un mode de cognition centrée sur le soi et un traitement des informations en lien avec le soi.

Rôle des processus descendants dans les autres effets du contact social ?

Au-delà de l'effet d'amélioration de la conscience de soi par le contact social, les autres catégories d'effets du contact social répertoriées dans le troisième chapitre théorique de cette thèse (facilitation mnésique, capture attentionnelle, évaluation positive d'autrui, et comportement prosociaux) pourraient-ils eux aussi s'expliquer par des processus de mentalisation descendants liés à la signification sociale du contact – i.e. « l'attention d'autrui est dirigé sur moi » ? Les études expérimentales réalisées au cours de cette thèse n'ont pas directement adressé cette question. On peut toutefois imaginer des protocoles qui seraient à

même d'y répondre. Nous pourrions par exemple au cours d'expériences briser l'association entre la mentalisation « il/elle dirige son attention sur moi » et différents indices de contact social, et tester si l'on observe toujours des effets du contact social suite à cela. Dans le cas où ces effets s'évanouiraient effectivement, notre hypothèse d'effets du contact social liés à des mécanismes cognitifs similaires à travers les différentes modalités sensorielles se confirmerait.

A cet effet, au niveau de la modalité de contact auditive, nous pourrions par exemple faire écouter leur propre prénom prononcé en direct par un expérimentateur à des participants, tout en les amenant à croire que l'appel du prénom s'adresse à une autre personne (qui porte le même prénom qu'eux ; par exemple un second expérimentateur qui jouerait le rôle de compère). Pour la modalité tactile, nous pourrions toucher le participant par exemple sur l'épaule, tout en l'amenant à croire qu'il s'agit d'un contact par erreur, après avoir légèrement trébuché. Ceci pourrait être adapté à différents protocoles, testant les effets de ces indices de contact social sur des processus attentionnels, la mémorisation d'éléments concomitants, sur les comportements prosociaux ou encore sur l'évaluation d'autrui.

Il est toutefois à noter, comme nous l'avons vu précédemment, que les cinq catégories d'effets du contact social répertoriées n'ont pas toutes été montrées pour l'instant sur l'ensemble des trois modalités sensorielles. Ainsi, il faudrait tout d'abord commencer par tester les effets qui n'ont pas encore été démontré, comme par exemple : l'effet d'un contact tactile sur la mémoire des éléments concomitants, ou encore l'effet d'entendre son propre prénom sur l'activation de comportements prosociaux.

Enfin, rappelons que les résultats d'expériences en neuroimagerie ayant investigué le regard direct, l'écoute du prénom ou le contact tactile sont compatibles avec le modèle théorique que nous défendons. Ces résultats montrent en effet, à la suite de la perception de ces indices sociaux comparé à des stimuli contrôles, l'activation de régions cérébrales liées à des processus de mentalisation de manière automatique – c'est-à-dire qu'ils sont à priori non exigés par la tâche à réaliser (par exemple : lors de la détection de la direction de regards, de noms dans une suite de stimuli auditifs, ou de la mémorisation de visage présentant différentes directions de regards, etc. ; cf. chapitre 3).

IV. Les processus de référence à soi : des processus multiples ?

Au cours de cette thèse, nous avons fait l'hypothèse que les processus descendants de mentalisation à la suite d'un contact social induiraient l'activation de processus de référence à soi. Encoder des stimuli en référence à soi agirait comme une 'glue' associative pour la perception, la mémoire et la prise de décision (Sui & Humphreys, 2015). Des études ont en effet montré – de manière plus ou moins directe – que ce mode de cognition centré sur le soi améliore les performances mnésiques (Symons & Johnson, 1997), les comportements prosociaux (Cikara et al., 2014), la perception positive des objets (Leary, 2007), et la conscience de soi (Sui & Humphreys, 2015), ce qui est analogue aux effets du contact social sur la cognition. Par ailleurs, l'activation de processus de référence à soi par le contact social est la seule hypothèse qui semble pouvoir, pour l'heure, rendre compte de l'ensemble des effets du contact social, ainsi que de leur spécificité (cf chapitre 3). Concernant cette hypothèse, quels éléments de réponse nous apportent les résultats de ma dernière expérience de thèse, investiguant en magnétoencéphalographie la modulation de la connectivité fonctionnelle des réseaux de repos, et des pensées de référence à soi (mesurées par un questionnaire), à la suite d'un contexte de contact social ?

Nos résultats suggèrent une modulation des processus de référence à soi en fonction du contexte social (contact interpersonnel passant par différentes modalités sensorielles accru versus réduit). Ils suggèrent qu'un contexte social de contact accru amènerait à une augmentation des processus de référence à soi de haut niveau – dans le sens de processus plus intégrés et transmodaux – associé à une réduction des processus de référence à soi dans un format sensoriel (tel que des pensées visuelles avec présence du soi, ou des pensées auditives avec notre propre voix). Ces effets pourraient être sous-tendus par l'anticorrélation ou couplage négatif accru entre les structures préfrontales médianes et des régions associées à des traitements sensoriels, en particulier les régions visuelles. De plus, on observe en parallèle une réduction de la connectivité intrinsèque au sein de régions impliquées dans des processus sensoriels (i.e. les régions occipitales visuelles), et un couplage fonctionnel réduit entre les régions occipitales visuelles et la région du précuneus ainsi que les régions temporales postérieures.

Pour conclure, ces résultats suggèrent une modulation des processus liés au soi en accord avec notre modèle théorique, c'est-à-dire d'une augmentation des processus cognitifs orientés sur le soi, associée à une réduction des processus orientés sur l'environnement externe, à la

suite d'un contexte social de contact accru. De manière intéressante, ils soulèvent aussi de nouvelles questions en rapport avec notre modèle théorique. Notamment, concernant la possibilité qu'un contact social réduit puisse induire certains des effets cognitifs du contact social que nous avons répertoriés puisque l'on a observé des processus de référence à soi, bien que dans un format moins intégré (i.e. dans une forme sensorielle unimodale), suite à cette condition expérimentale. Il serait ainsi intéressant d'investiguer si des effets mnésiques, attentionnels, prosociaux, d'évaluation d'autrui ou de conscience de soi (et dans quelle mesure) pourraient être induits par des processus de référence à soi à caractère sensoriel.

Ainsi, il est tout à fait possible que les effets du contact social puissent se catégoriser en deux types d'effets : des effets pouvant se manifester dans un contexte social de contact interpersonnel réduit, et des effets qui nécessiteraient un contexte social de contact accru pour se manifester (et qui seraient liés à des processus de référence à soi de « haut-niveau » : intégrés et transmodaux). Ces résultats seraient particulièrement intéressant concernant l'effet de facilitation mnésique du contact social, qui pourrait fournir un substrat à l'intégration potentielle de nos expériences sociales dans notre construction autobiographique ou sentiment subjectif d'identité étendu dans le temps. Ces nouvelles nuances pourraient venir étendre le modèle théorique développé par notre équipe (Conty et al., 2016).

Enfin, notons que pour ma dernière expérience de thèse nous avons élaboré un protocole expérimentale écologique, permettant de contraster un contexte de contact interpersonnel accru comparé à réduit. Ce contraste est pour plusieurs raisons particulièrement intéressant à explorer. Tout d'abord, il nous a permis de comparer deux situations de contexte social au plus proche de ce que nous pourrions rencontrer dans la vie quotidienne. Ceci s'inscrit dans une volonté actuelle de la littérature en cognition sociale d'élaborer des protocoles expérimentaux plus écologiques afin d'investiguer des processus liés aux interactions interpersonnelles plus en rapport avec ceux ayant réellement cours en dehors du laboratoire (Risko et al., 2012; Schilbach, 2014; Teufel et al., 2013). D'autre part, il parait difficile, voire impossible, de créer un contexte expérimental écologique qui aurait été totalement dénué de contact social (et que nous aurions pu contraster à un contexte de contact social) et qui ne serait pas ostracisant pour le participant (nous investiguerions alors des processus bien différents ayant trait à l'exclusion social). Notre environnement quotidien est riche en stimuli sociaux, en cela il est bien plus intéressant d'étudier une modulation des processus cognitifs et cérébraux en fonction de la nature des interactions sociales engagées (accrues ou réduites).

En résumé, par ce travail de thèse nous avons tout d'abord montré un effet du contact social sur la conscience corporelle à travers les différentes modalités sensorielles de contact testées. Nous avons ensuite via un protocole écologique montré une modulation de la connectivité fonctionnelle des réseaux de repos impliqués dans la balance entre cognition orientée sur le soi et sur l'environnement extérieur en fonction de la nature d'un contexte de contact interpersonnel (accru ou réduit). Au cours de cette thèse nous avons défendu l'idée que les effets du contact social, s'expliqueraient par l'activation automatique de processus de mentalisation, qui activeraient en retour des processus de référence à soi. Nos résultats pris ensemble sont en faveur de l'hypothèse défendue au cours de cette thèse, en montrant une amélioration des processus liés au soi suite à un contact social. Toutefois des investigations supplémentaires sont nécessaires afin d'affirmer d'une part (i) que le contact social pourrait induire des effets similaires sur la cognition et le comportement (i.e. sur les processus attentionnels, la mémoire, les comportements prosociaux et l'évaluation d'autrui) à travers différentes modalités sensorielles (ii) que ces effets seraient médiés par des processus de référence à soi. Ainsi ce travail pourrait être complété d'une part par des expériences qui testeraient (i) si les différentes catégories d'effets du contact social répertoriées dans le troisième chapitre théorique de cette thèse (facilitation mnésique, capture attentionnelle, évaluation positive d'autrui, et comportement prosociaux) sont retrouvables à la suite d'un contact social passant par les modalités sensorielles auditive et tactile. Ces expériences pourraient de plus corréler ces effets à une mesure des processus de référence à soi élicités par ces indices – sous la forme par exemple de la quantité de pronoms à la première personnes utilisés dans le cadre d'un exercice syntaxique (J. O. Hietanen & Hietanen, 2017). (ii) Et d'autre part, ce travail pourrait être complété par des expériences qui investigueraient si ces effets disparaissent lorsque l'association entre la mentalisation « il/elle dirige son attention sur moi » et des indices de contact social (par exemple un contact tactile ou l'écoute du prénom) est brisée. Ces résultats permettraient ainsi de définitivement confirmer (ou infirmer) notre modèle théorique (Conty et al., 2016).

V. Questions ouvertes et perspectives

Temporalité des effets du contact social et dynamique des processus d'orientation de l'attention sur le soi/environnement extérieur ?

Bien que les résultats obtenus au cours de cette thèse ne permettent pas de se prononcer sur la durée dans le temps des effets du contact social, les résultats de ma dernière étude de thèse

suggèrent toutefois que ces effets pourraient durer au moins quelques minutes suite à une situation d'interaction sociale. Nous avons en effet observé des effets de modulation des processus cognitifs et cérébraux liés au soi au cours d'enregistrements magnétoencéphalographiques s'étalant sur une période de deux fois cinq minutes. Cependant ces résultats ne permettent pas d'affirmer si les processus en jeux ont été de même nature tout au long de la période d'enregistrement, ou si nous avons observé une retranscription moyenne de différents processus s'étant déroulés au cours de cette période. En effet, comme nous avons pu le voir au cours de la partie théorique de cette thèse, les réseaux de repos se caractérisent par des activités transitoires plutôt que stationnaires. Ainsi, il est possible que nos conditions expérimentales n'aient pas uniquement différées l'une de l'autre dans la nature des processus en jeux, mais aussi dans la manière dont ces processus se sont organisés dans le temps. Il pourrait ainsi être intéressant de compléter nos analyses en découpant minute par minute nos enregistrements de cinq minutes, et de contraster nos conditions sur chaque intervalle de temps pris séparément. Ceci pourrait nous fournir des indications sur d'éventuels effets de temporalité des processus en jeux. Il est toutefois à garder à l'esprit que multiplier les comparaisons entraine des corrections pour comparaisons multiples plus sévères qui peuvent rendre difficile la mise en évidence d'effets éventuels. Par ailleurs, une analyse minute par minute, reste peu satisfaisante, la dynamique oscillatoire des réseaux de repos montrant de la variabilité à une échelle temporelle de la milliseconde (Brookes et al., 2012). Afin de pouvoir révéler des différences dans la dynamique oscillatoires des réseaux de repos, il serait ainsi intéressant d'utiliser des algorithmes prenant en considération la non-stationnarité des phénomènes oscillatoires (i.e. via des fenêtres d'estimation de la connectivité fonctionnelle recouvrantes; voir par exemple, de Pasquale et al., 2010). Ces techniques ont par exemple révélé que l'on observe au repos des phénomènes de connectivité fonctionnelle importante au sein du réseau de repos attentionnel dorsal (« Dorsal Attentional Network » ou DAN) sur des périodes d'environ 10 à 20 secondes, s'alternant avec des périodes de faible connectivité d'environ 208 à 218 secondes.

La question de la temporalité des effets du contact social sur la dynamique de la balance entre cognition orientée sur le soi et cognition orientée sur l'environnement extérieur au cours des interactions sociales, n'est pas triviale. En effet, on imagine que dans une situation où l'on fait face à quelqu'un d'autre il est peu adaptif d'être centré uniquement sur le soi. Par ailleurs, on imagine très bien l'avantage de passer rapidement d'un mode de cognition orienté sur le soi à un mode cognitif orienté sur l'environnement extérieur – c'est-à-dire dans ce contexte : sur

notre interlocuteur et/ou les éléments concomitants à la situation d'interaction qui peuvent être nécessaire par exemple pour donner du sens au discours de notre interlocuteur. Ainsi, afin de comprendre comment s'organise la balance entre cognition orientée vers l'intérieur et cognition vers l'extérieur au cours des interactions sociales, il semble nécessaire d'avoir recours à des indices de mesures de la connectivité fonctionnelle plus complexes, prenant en considération la non-stationnarité des réseaux de repos, afin de caractériser la dynamique oscillatoire de ces réseaux sur des échelles temporelles plus fines. La caractérisation des phénomènes de transition dynamique entre ces réseaux nous permettrait de déterminer la signature cérébrale des processus de référence à soi, et du "switch" entre cognition orientée sur le soi et vers autrui, induite par le contact social.

Effet de l'identité de la personne avec qui nous échangeons un contact social ?

A travers cette thèse nous avons pu voir que les indices de contact social – i.e. qui manifeste que l'attention d'autrui est orienté sur nous, dans une intention généralement de communiquer, tel que par exemple un regard direct, entendre son prénom, ou un toucher – sont essentiellement interprétés comme des indices positifs et non-aversifs dans les sociétés humaines (Adolphs, 2003; Akhtar & Gernsbacher, 2008; Emery, 2000; Senju & Johnson, 2009). Ils constituent les indices de bases pour la communication et l'initiation des interactions sociales, et induisent des effets essentiellement positifs sur la cognition et le comportement humain. On peut cependant imaginer que dans certains cas, ils puissent avoir un caractère aversif. Notamment par exemple dans le cas d'un regard direct trop insistant et/ou dans un cadre qui n'est pas bienveillant (par exemple : le regard insistant d'un inconnu dans le métro), ou encore un contact tactile sur une zone de la peau inappropriée. Au regard de la littérature actuelle, il est toutefois difficile de se prononcer sur une potentielle modulation des effets du contact social en fonction du cadre qui entoure l'interaction sociale et de l'identité de la personne avec qui on échange un contact social. Cet effet serait à explorer dans de futures études. La mise en évidence d'une modulation des effets du contact social par l'identité de la personne avec qui nous échangeons un contact renforcerait l'idée que l'effet du contact social sur la cognition et le comportement humain serait essentiellement lié à des mécanismes cognitifs descendants de mentalisation. On note par ailleurs, en accord avec notre hypothèse, que les études interculturelles sur le regard direct par exemple, pointent des différences dans les effets induits par le regard en fonction de ce que signifie cet indice dans une culture donnée (par exemple, Akhtar & Gernsbacher, 2008; Jacquot et al., 2016).

Conclusion

Dans les sociétés humaines, qui se caractérisent par leur nature hautement sociale, les situations de contact interpersonnel avec d'autres membres de notre espèce représentent une part essentielle de notre vie quotidienne. Elles pourraient notamment participer à la construction d'un sens basique du soi durant l'enfance, et de nos représentations de soi sous une forme intégrée – ou narrative – tout au long de la vie. En accord avec cette théorie, à travers cette thèse, nous avons montré que le contact social chez l'adulte module plusieurs facettes de la conscience de soi. Nous avons d'abord montré que le contact social améliore une forme de conscience de soi basique – i.e. la conscience des infirmations afférentes provenant du corps – quelle que soit la modalité sensorielle par laquelle le contact a eu lieu (visuelle, tactile, auditive). Cet effet réflexif du contact social pourrait être essentiellement lié à des processus cognitifs descendants de mentalisation liés à la signification social du contact : « l'attention de quelqu'un d'autre est orienté sur moi », plutôt qu'à des processus sensoriels ascendants. Nous avons ensuite mis en évidence une augmentation des processus cérébraux et cognitifs orientés sur le soi sous une forme hautement intégrée, associée à une diminution de processus sensoriels orientés sur l'environnement extérieur, à la suite d'une situation de contact social accru. Nos résultats suggèrent ainsi une modulation de plusieurs facettes de la représentation de soi par le contact social, aussi bien sur aspects corporels basiques d'un soi minimal, que sur des aspects plus haut niveaux et intégrés d'un soi narratif. Ceci suggère que le contact social pourrait favoriser la construction d'un sens du soi multifacette, incarné dans la perception des informations afférentes provenant du corps, et situé dans son environnement social.

Bibliographie

Adolphs, R. (2003). Cognitive neuroscience of human social behaviour. *Nature Reviews. Neuroscience*, *4*(3), 165–178. http://doi.org/10.1038/nrn1056

Adolphs, R. (2009). The Social Brain: Neural Basis of Social Knowledge. *Annual Review of Psychology*, 693–716. http://doi.org/10.1146/annurev.psych.60.110707.163514.The

Ainley, V., Apps, M. A. J., Fotopoulou, A., & Tsakiris, M. (2016). "Bodily precision": a predictive coding account of individual differences in interoceptive accuracy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *371*(1708), 20160003. http://doi.org/10.1098/rstb.2016.0003

Ainley, V., Maister, L., Brokfeld, J., Farmer, H., & Tsakiris, M. (2013). More of myself: Manipulating interoceptive awareness by heightened attention to bodily and narrative aspects of the self. *Consciousness and Cognition*, *22*(4), 1231–1238. http://doi.org/10.1016/j.concog.2013.08.004

Ainley, V., Tajadura-Jiménez, A., Fotopoulou, A., & Tsakiris, M. (2012). Looking into myself: changes in interoceptive sensitivity during mirror self-observation. *Psychophysiology*, *49*(11), 1504–1508. http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2012.01468.x

Ainley, V., & Tsakiris, M. (2013). Body conscious? Interoceptive awareness, measured by heartbeat perception, is negatively correlated with self-objectification. *PLoS ONE*, *8*(2), e55568. http://doi.org/10.1371/journal.pone.0055568

Akhtar, N., & Gernsbacher, M. A. (2008). On Privileging the Role of Gaze in Infant Social Cognition. *Child Development Perspectives*, *2*(2), 59–65. http://doi.org/10.1111/j.1750-8606.2008.00044.x

Allen, M., & Friston, K. J. (2016). From cognitivism to autopoiesis: towards a computational framework for the embodied mind. *Synthese*, 1–24. http://doi.org/10.1007/s11229-016-1288-5

Allen, M., Smallwood, J., Christensen, J., Gramm, D., Rasmussen, B., Jensen, C. G., … Lutz, A. (2013). The balanced mind: the variability of task-unrelated thoughts predicts error monitoring. *Frontiers in Human Neuroscience, 7*, 743. http://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00743

Allen, M., & Williams, G. (2011). Consciousness, plasticity, and connectomics: The role of intersubjectivity in human cognition. *Frontiers in Psychology*, *2*(FEB), 1–16. http://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00020

Allison, T., Puce, A., & McCarthy, G. (2000). Social perception from visual cues: role of the STS region. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(7), 267–278. http://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01501-1

Allman, J. M., Tetreault, N. A., Hakeem, A. Y., Manaye, K. F., Semendeferi, K., Erwin, J. M., … Hof, P. R. (2010). The von Economo neurons in frontoinsular and anterior cingulate cortex in great apes and humans. *Brain Structure and Function*, *214*(5-6), 495–517. http://doi.org/10.1007/s00429-010-0254-0

Amalfitano, J. G., & Kalt, N. C. (1977). Effects of Eye Contact on the Evaluation of Job Applicants. *Journal of Employment Counseling*, *14*(1), 46–48. http://doi.org/10.1002/j.2161-1920.1977.tb00637.x

Amft, M., Bzdok, D., Laird, A. R., Fox, P. T., Schilbach, L., & Eickhoff, S. B. (2015). Definition and characterization of an extended social-affective default network. *Brain Structure & Function*, *220*(2), 1031–1049. http://doi.org/10.1007/s00429-013-0698-0

Andor, T., Gerlach, A. L., & Rist, F. (2008). Superior perception of phasic physiological arousal and the detrimental consequences of the conviction to be aroused on worrying and metacognitions in GAD. *Journal of Abnormal Psychology*, *117*(1), 193–205. http://doi.org/10.1037/0021-843X.117.1.193

Andrews-Hanna, J. R., Reidler, J. S., Huang, C., & Buckner, R. L. (2010). Evidence for the default network's role in spontaneous cognition. *Journal of Neurophysiology*, *104*(1), 322–35. http://doi.org/10.1152/jn.00830.2009

Andrews-Hanna, J. R., Reidler, J. S., Sepulcre, J., Poulin, R., & Buckner, R. L. (2010). Functional-anatomic fractionation of the brain's default network. *Neuron*, *65*(4), 550–62. http://doi.org/10.1016/j.neuron.2010.02.005

Antony, M. V. (2001). Is "consciousness" ambiguous? *Journal of Consciousness Studies*, *8*(2), 19–44. Retrieved from https://philpapers.org/rec/ANTICA

Aoki, Y., Ishii, R., Pascual-Marqui, R. D., Canuet, L., Ikeda, S., Hata, M., … Takeda, M. (2015). Detection of EEG-resting state independent networks by eLORETA-ICA method. *Frontiers in Human Neuroscience*, *9*, 31. http://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00031

Apps, M. A. J., & Tsakiris, M. (2014). The free-energy self: a predictive coding account of self-recognition. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *41*, 85–97. http://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.01.029

Ardiel, E. L., & Rankin, C. H. (2010). The importance of touch in development. *Paediatrics & Child Health*, *15*(3), 153–6. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21358895

Argyle, M. (1975). *Bodily communication.* Oxford England: International Universities Press.

Baars, B. J. (1996). Understanding subjectivity: Global workspace theory and the resurrection of the observing self. Retrieved from https://philpapers.org/rec/BAAUSG

Baars, B. J., Ramsøy, T. Z., & Laureys, S. (2003). Brain, conscious experience and the observing self. *Trends in Neurosciences*, *26*(12), 671–675. http://doi.org/10.1016/J.TINS.2003.09.015

Babo-Rebelo, M., Richter, C. G., & Tallon-Baudry, C. (2016). Neural Responses to Heartbeats in the Default Network Encode the Self in Spontaneous Thoughts. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *36*(30), 7829–40. http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0262-16.2016

Babo-Rebelo, M., Wolpert, N., Adam, C., Hasboun, D., & Tallon-Baudry, C. (2016). Is the cardiac monitoring function related to the self in both the default network and right anterior insula? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *371*(1708).

Baillon, A., Selim, A., & van Dolder, D. (2013). On the social nature of eyes: The effect of social cues in interaction and individual choice tasks. *Evolution and Human Behavior*, *34*(2), 146–154. http://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2012.12.001

Baird, B., Smallwood, J., Lutz, A., & Schooler, J. W. (2014). The Decoupled Mind: Mind-wandering Disrupts Cortical Phase-locking to Perceptual Events. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *26*(11), 2596–2607. http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1162/jocn_a_00656

Baird, B., Smallwood, J., & Schooler, J. W. (2011). Back to the future: Autobiographical planning and the functionality of mind-wandering. *Consciousness and Cognition*, *20*(4), 1604–1611. http://doi.org/10.1016/j.concog.2011.08.007

Baltazar, M., Hazem, N., Vilarem, E., Beaucousin, V., Picq, J. L. J.-L., & Conty, L. (2014). Eye contact elicits bodily self-awareness in human adults. *Cognition*, *133*(1), 120–127. http://doi.org/10.1016/j.cognition.2014.06.009

Barrett, L. F., Quigley, K. S., Bliss-Moreau, E., & Aronson, K. R. (2004). Interoceptive sensitivity and self-reports of emotional experience. *Journal of Personality and Social Psychology*, *87*(5), 684–97. http://doi.org/10.1037/0022-3514.87.5.684

Barrett, L. F., & Simmons, W. K. (2015). Interoceptive predictions in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, *16*(7), 1–11. http://doi.org/10.1038/nrn3950

Bastian, M., & Sackur, J. (2013). Mind wandering at the fingertips: automatic parsing of subjective states based on response time variability. *Frontiers in Psychology*, *4*, 573. http://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00573

Bateson, M., Nettle, D., & Roberts, G. (2006). Cues of being watched enhance cooperation in a real-world setting. *Biology Letters*, *2*(3), 412–414. http://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0509

Baumeister, R. F. (2011). Self and identity: A brief overview of what they are, what they do, and how they work. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1234*(1), 48–55. http://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06224.x

Baumeister, R. F., & Masicampo, E. J. (2010). Conscious thought is for facilitating social and cultural interactions: How mental simulations serve the animal–culture interface. *Psychological Review*, *117*(3), 945–971.

Beebe, S. A. (1974). Eye contact: A nonverbal determinant of speaker credibility. *The Speech Teacher*. http://doi.org/10.1080/03634527409378052

Berlad, I., & Pratt, H. (1995). P300 in response to the subject's own name. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *96*(5), 472–4. http://doi.org/10.1016/0168-5597(95)00116-A

Biswal, B., Yetkin, F. Z., Haughton, V. M., & Hyde, J. S. (1995). Functional connectivity in the motor cortex of resting human brain using echo-planar MRI. *Magnetic Resonance in Medicine*, *34*(4), 537–41. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/8524021

Björnsdotter, M., Morrison, I., & Olausson, H. (2010). Feeling good: on the role of C fiber mediated touch in interoception. *Experimental Brain Research*, *207*(3-4), 149–55. http://doi.org/10.1007/s00221-010-2408-y

Block, N. (1990). Inverted Earth. *Philosophical Perspectives*, *4*, 53. http://doi.org/10.2307/2214187

Block, N. (2007). Consciousness, accessibility, and the mesh between psychology and neuroscience. http://doi.org/10.1017/S0140525X07002786

Block, N., Carmel, D., Fleming, S. M., Kentridge, R. W., Koch, C., Lamme, V. A. F., … Rosenthal, D. (2014). Consciousness science: real progress and lingering misconceptions. *Trends in Cognitive Sciences*, *18*(11), 556–557. http://doi.org/10.1016/j.tics.2014.09.004

Böckler, A., van der Wel, R. P. R. D., & Welsh, T. N. (2014). Catching Eyes. *Psychological Science*, *25*(3), 720–727. http://doi.org/10.1177/0956797613516147

Bollimunta, A., Mo, J., Schroeder, C. E., & Ding, M. (2011). Neuronal mechanisms and attentional modulation of corticothalamic α oscillations. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *31*(13), 4935–43. http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5580-10.2011

Botvinick, M., & Cohen, J. (1998). Rubber hands "feel"touch that eyes see. *Nature*, *391*(6669), 756. Retrieved from https://www.nature.com/articles/35784

Braboszcz, C., & Delorme, A. (2011). Lost in thoughts: Neural markers of low alertness during mind wandering. *NeuroImage*, *54*(4), 3040–3047. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.10.008

Bradley, M. M., Codispoti, M., Cuthbert, B. N., & Lang, P. J. (2001). Emotion and motivation I: defensive and appetitive reactions in picture processing. *Emotion*, *1*(3), 276–298. http://doi.org/10.1037/1528-3542.1.3.276

Brauer, J., Xiao, Y., Poulain, T., Friederici, A. D., & Schirmer, A. (2016). Frequency of Maternal Touch Predicts Resting Activity and Connectivity of the Developing Social Brain. *Cerebral Cortex (New York, N.Y. : 1991)*, *26*(8), 3544–52. http://doi.org/10.1093/cercor/bhw137

Brener, J., & Kluvitse, C. (1988). Heartbeat Detection: Judgments of the Simultaneity of External Stimuli and Heartbeats. *Psychophysiology*, *25*(5), 554–561. http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1988.tb01891.x

Brener, J., & Ring, C. (2016). Towards a psychophysics of interoceptive processes: the measurement of heartbeat detection. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *371*. http://doi.org/10.1098/rstb.2016.0015

Bressler, S. L., & Menon, V. (2010). Large-scale brain networks in cognition: emerging methods and principles. *Trends in Cognitive Sciences*, *14*(6), 277–90. http://doi.org/10.1016/j.tics.2010.04.004

Brookes, M. J., Liddle, E. B., Hale, J. R., Woolrich, M. W., Luckhoo, H., Liddle, P. F., & Morris, P. G. (2012). Task induced modulation of neural oscillations in electrophysiological brain networks. *NeuroImage*, *63*(4), 1918–1930. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.08.012

Brookes, M. J., O'Neill, G. C., Hall, E. L., Woolrich, M. W., Baker, A., Palazzo Corner, S., … Barnes, G. R. (2014). Measuring temporal, spectral and spatial changes in electrophysiological brain network connectivity. *NeuroImage*, *91*, 282–299. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.12.066

Brookes, M. J., Woolrich, M., Luckhoo, H., Price, D., Hale, J. R., Stephenson, M. C., … Morris, P. G. (2011). Investigating the electrophysiological basis of resting state networks using magnetoencephalography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(40), 16783–16788. http://doi.org/10.1073/pnas.1112685108

Brooks, C. I., Church, M. A., & Fraser, L. (1986). Effects of Duration of Eye Contact on Judgments of Personality Characteristics. *The Journal of Social Psychology*, *126*(1), 71–78. http://doi.org/10.1080/00224545.1986.9713572

Buckner, R. L., Andrews-Hanna, J. R., & Schacter, D. L. (2008). The brain's default network: Anatomy, function, and relevance to disease. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1124*(1), 1–38. http://doi.org/10.1196/annals.1440.011

Buckner, R. L., & Carroll, D. C. (2007). Self-projection and the brain. *Trends in Cognitive Sciences*, *11*(2), 49–57. http://doi.org/10.1016/j.tics.2006.11.004

Burnham, T. C., & Hare, B. (2007). Engineering Human Cooperation. *Human Nature*, *18*(2), 88–108. http://doi.org/10.1007/s12110-007-9012-2

Butterworth, G. (1992). Origins of Self-Perception in Infancy. *Psychological Inquiry*, *3*(2), 103–111. http://doi.org/10.1207/s15327965pli0302_1

Butti, C., Santos, M., Uppal, N., & Hof, P. R. (2013). Von Economo neurons: Clinical and evolutionary perspectives. *Cortex*, *49*(1), 312–326. http://doi.org/10.1016/j.cortex.2011.10.004

Button, K. S., Ioannidis, J. P. A., Mokrysz, C., Nosek, B. A., Flint, J., Robinson, E. S. J., & Munafò, M. R. (2013). Power failure: why small sample size undermines the reliability of neuroscience. *Nature Reviews Neuroscience*, *14*(5), 365–376. http://doi.org/10.1038/nrn3475

Buzsáki, G. (2005). Theta rhythm of navigation: Link between path integration and landmark navigation, episodic and semantic memory. *Hippocampus*, *15*(7), 827–840. http://doi.org/10.1002/hipo.20113

Buzsáki, G., Logothetis, N., & Singer, W. (2013). Scaling brain size, keeping timing: Evolutionary preservation of brain rhythms. *Neuron*, *80*(3), 751–764. http://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.10.002

Cabeza, R., & Nyberg, L. (2000). Imaging Cognition II: An Empirical Review of 275 PET and fMRI Studies. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *12*(1), 1–47. http://doi.org/10.1162/08989290051137585

Cabral, J., Kringelbach, M. L., & Deco, G. (2014). Exploring the network dynamics underlying brain activity during rest. *Progress in Neurobiology*, *114*, 102–131. http://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2013.12.005

Calder, A. J., Jenkins, R., Cassel, A., & Clifford, C. W. G. (2008). Visual representation of eye gaze is coded by a nonopponent multichannel system. *Journal of Experimental Psychology. General*, *137*(2), 244–261. http://doi.org/10.1037/0096-3445.137.2.244

Cameron, O. G. (2001). Interoception: the inside story--a model for psychosomatic processes. *Psychosomatic Medicine*, *63*(5), 697–710. http://doi.org/0033-3174/01/6305-0697

Canales-Johnson, A., Silva, C., Huepe, D., Rivera-Rei, Á., Noreika, V., Garcia, M. del C., … Bekinschtein, T. A. (2015). Auditory Feedback Differentially Modulates Behavioral and Neural Markers of Objective and Subjective Performance When Tapping to Your Heartbeat. *Cerebral Cortex*, *25*(11), 4490–4503. http://doi.org/10.1093/cercor/bhv076

Cardin, J. A., Carlén, M., Meletis, K., Knoblich, U., Zhang, F., Deisseroth, K., … Moore, C. I. (2009). Driving fast-spiking cells induces gamma rhythm and controls sensory responses. *Nature*, *459*(7247), 663–667. http://doi.org/10.1038/nature08002

Carroll, D., & Whellock, J. (1980). Heart rate perception and the voluntary control of heart rate. *Biological Psychology*, *11*(3-4), 169–180. http://doi.org/10.1016/0301-0511(80)90053-8

Castiello, U., Becchio, C., Zoia, S., Nelini, C., Sartori, L., Blason, L., … Gallese, V. (2010). Wired to be social: The ontogeny of human interaction. *PLoS ONE*, *5*(10). http://doi.org/10.1371/journal.pone.0013199

Cavanna, A. E., & Trimble, M. R. (2006). The precuneus: a review of its functional anatomy and behavioural correlates. *Brain*, *129*(3), 564–583. http://doi.org/10.1093/brain/awl004

Chalmers, D. J. (1996). *The Conscious Mind: In Search of a Fundamental Theory*. *Book*. Oxford University Press. http://doi.org/DOI 10.1207/s15327809jls0803&4_10

Chartrand, T. L., & Bargh, J. A. (1999). The chameleon effect: The perception-behavior link and social interaction. *Journal of Personality and Social Psychology*, *76*(6), 893–910. http://doi.org/10.1037/0022-3514.76.6.893

Christoff, K., Cosmelli, D., Legrand, D., & Thompson, E. (2011). Specifying the self for cognitive neuroscience. *Trends in Cognitive Sciences*, *15*(3), 104–12. http://doi.org/10.1016/j.tics.2011.01.001

Christoff, K., Gordon, A. M., Smallwood, J., Smith, R., & Schooler, J. W. (2009). Experience sampling during fMRI reveals default network and executive system contributions to mind wandering. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*(21), 8719–24. http://doi.org/10.1073/pnas.0900234106

Churchland, P. M. (1979). *Scientific realism and the plasticity of mind*. Cambridge University Press.

Cikara, M., Jenkins, A. C., Dufour, N., & Saxe, R. (2014). Reduced self-referential neural response during intergroup competition predicts competitor harm. *NeuroImage*, *96*, 36–43. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2014.03.080

Clark, A. (1989). *Microcognition : philosophy, cognitive science, and parallel distributed processing*. MIT Press.

Coan, J. A., Schaefer, H. S., & Davidson, R. J. (2006). Lending a hand: Social regulation of the neural response to threat. *Psychological Science*, *17*(12), 1032–1039. http://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2006.01832.x

Conty, L., George, N., & Hietanen, J. K. (2016). Watching Eyes effects: When others meet the self. *Consciousness and Cognition*, *45*, 184–197. http://doi.org/10.1016/j.concog.2016.08.016

Conty, L., Gimmig, D., Belletier, C., George, N., & Huguet, P. (2010). The cost of being watched: Stroop interference increases under concomitant eye contact. *Cognition*, *115*(1), 133–139. http://doi.org/10.1016/j.cognition.2009.12.005

Conty, L., & Grèzes, J. (2012). Look at me, I'll remember you: The Perception of Self-Relevant Social Cues Enhances Memory and Right Hippocampal Activity. *Human Brain Mapping*, *33*(10), 2428–2440. http://doi.org/10.1002/hbm.21366

Conty, L., N'Diaye, K., Tijus, C., & George, N. (2007). When eye creates the contact! ERP evidence for early dissociation between direct and averted gaze motion processing. *Neuropsychologia*, *45*(13), 3024–3037. http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.05.017

Conty, L., Tijus, C., Hugueville, L., Coelho, E., & George, N. (2006). Searching for asymmetries in the detection of gaze contact versus averted gaze under different head views: a behavioural study. *Spatial Vision*, *19*(6), 529–545. http://doi.org/10.1163/156856806779194026

Cook, M., & Smith, J. M. (1975). The role of gaze in impression formation. *The British Journal of Social and Clinical Psychology*, *14*(1), 19–25. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/1122344

Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, *3*(3), 201–215. http://doi.org/10.1038/nrn755

Craig, A. D. B. (2002). How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Nature Reviews. Neuroscience*, *3*(8), 655–66. http://doi.org/10.1038/nrn894

Craig, A. D. B. (2009). How do you feel--now? The anterior insula and human awareness. *Nature Reviews. Neuroscience*, *10*(1), 59–70. http://doi.org/10.1038/nrn2555

Craig, A. D. B. (2010). The sentient self. *Brain Structure & Function*, *214*(5-6), 563–77. http://doi.org/10.1007/s00429-010-0248-y

Critchley, H. D. (2005). Neural mechanisms of autonomic, affective, and cognitive integration. *Journal of Comparative Neurology*, *493*(1), 154–166. http://doi.org/10.1002/cne.20749

Critchley, H. D., & Harrison, N. A. (2013). Visceral influences on brain and behavior. *Neuron*, *77*(4), 624–38. http://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.02.008

Crucianelli, L., Metcalf, N. K., Fotopoulou, A., & Jenkinson, P. M. (2013). Bodily pleasure matters: velocity of touch modulates body ownership during the rubber hand illusion. *Frontiers in Psychology*, *4*(OCT), 703. http://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00703

Crusco, A. H., & Wetzel, C. G. (1984). The Midas Touch: The Effects of Interpersonal Touch on Restaurant Tipping. *Personality and Social Psychology Bulletin*. http://doi.org/10.1177/0146167284104003

Csibra, G., & Gergely, G. (2009). Natural pedagogy. *Trends in Cognitive Sciences*, *13*(4), 148–153. http://doi.org/10.1016/j.tics.2009.01.005

D'Argembeau, A., Collette, F., Van Der Linden, M., Laureys, S., Del Fiore, G., Degueldre, C., … Linden, M. Van der. (2005). Self-referential reflective activity and its relationship with rest: A PET study. *NeuroImage*, *25*(2), 616–624. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.11.048

Damasio, A. R. (1996). The somatic marker hypothesis and the possible functions of the prefrontal cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *351*(1346), 1413–1420. http://doi.org/10.1098/rstb.1996.0125

Damasio, A. R. (1999a). Sentiment même de soi (Le): Corps, émotions, conscience.

Damasio, A. R. (1999b). *The feeling of what happens*. *Nature* (Vol. 401). http://doi.org/10.1176/appi.ps.51.12.1579

Damasio, A. R. (2003). Feelings of Emotion and the Self. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1001*(1), 253–261. http://doi.org/10.1196/annals.1279.014

Damasio, A. R. (2010). *Self comes to mind: Constructing the conscious brain*. New York: Pantheon books.

Damasio, A. R., & Carvalho, G. B. (2013). The nature of feelings: evolutionary and neurobiological origins. *Nature Reviews. Neuroscience*, *14*(2), 143–52. http://doi.org/10.1038/nrn3403

Davey, C. G., Pujol, J., & Harrison, B. J. (2016). Mapping the self in the brain's default mode network. *NeuroImage*, *132*, 390–397. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.02.022

De Jaegher, H., Pieper, B., Clénin, D., & Fuchs, T. (2016). Grasping intersubjectivity: an invitation to embody social interaction research. *Phenomenology and the Cognitive Sciences*, 1–33. http://doi.org/10.1007/s11097-016-9469-8

De Luca, M., Beckmann, C. F. F., De Stefano, N., Matthews, P. M. M., & Smith, S. M. M. (2006). fMRI resting state networks define distinct modes of long-distance interactions in the human brain. *NeuroImage*, *29*(4), 1359–67. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.08.035

De Pasquale, F., Della Penna, S., Snyder, A. Z., Lewis, C., Mantini, D., Marzetti, L., … Corbetta, M. (2010). Temporal dynamics of spontaneous MEG activity in brain networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(13), 6040–6045. http://doi.org/10.1073/pnas.0913863107

Decety, J., & Chaminade, T. (2003). When the self represents the other: A new cognitive neuroscience view on psychological identification. *Consciousness and Cognition*, *12*(4), 577–596. http://doi.org/10.1016/S1053-8100(03)00076-X

Dehaene, S., & Naccache, L. (2001). Towards a cognitive neuroscience of consciousness: basic evidence and a workspace framework. *Cognition*, *79*(1-2), 1–37. http://doi.org/10.1016/S0010-0277(00)00123-2

Delamillieure, P., Doucet, G., Mazoyer, B., Turbelin, M.-R., Delcroix, N., Mellet, E., … Joliot, M. (2010). The resting state questionnaire: An introspective questionnaire for evaluation of inner experience during the conscious resting state. *Brain Research Bulletin*, *81*(6), 565–73. http://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2009.11.014

Dennett, D. C. (Daniel C. (1991). *Consciousness explained*. Little, Brown and Co.

Denny, B. T., Kober, H., Wager, T. D., & Ochsner, K. N. (2012). A Meta-analysis of Functional Neuroimaging Studies of Self- and Other Judgments Reveals a Spatial Gradient for Mentalizing in Medial Prefrontal Cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *24*(8), 1742–1752. http://doi.org/10.1162/jocn_a_00233

Ditzen, B., Neumann, I. D., Bodenmann, G., von Dawans, B., Turner, R. A., Ehlert, U., & Heinrichs, M. (2007). Effects of different kinds of couple interaction on cortisol and heart rate responses to stress in women. *Psychoneuroendocrinology*, *32*(5), 565–574. http://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2007.03.011

Dixon, M. L., Fox, K. C. R., & Christoff, K. (2014). A framework for understanding the relationship between externally and internally directed cognition. *Neuropsychologia*, *62*, 321–330. http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.05.024

Doesburg, S. M., Kitajo, K., & Ward, L. M. (2005). Increased gamma-band synchrony precedes switching of conscious perceptual objects in binocular rivalry. *Neuroreport*, *16*(11), 1139–42. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16012336

Donner, T. H., & Siegel, M. (2011). A framework for local cortical oscillation patterns. *Trends in Cognitive Sciences*, *15*(5), 191–199. http://doi.org/10.1016/j.tics.2011.03.007

Droney, J. M., & Brooks, C. I. (1993). Attributions of self-esteem as a function of duration of eye contact. *Journal of Social Psychology*, *133*(5), 715–722. http://doi.org/10.1080/00224545.1993.9713927

Dunbar, R. I. M. (1998). The Social Brain Hypothesis. *Evolutionary Anthropology*, 178–190. http://doi.org/10.1002/(SICI)1520-6505(1998)6:5<178::AID-EVAN5>3.3.CO;2-P

Dunbar, R. I. M. (2010). The social role of touch in humans and primates: Behavioural function and neurobiological mechanisms. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *34*(2), 260–268. http://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.07.001

Dunn, B. D., Galton, H. C., Morgan, R., Evans, D., Oliver, C., Meyer, M., … Dalgleish, T. (2010). Listening to your heart. How interoception shapes emotion experience and intuitive decision making. *Psychological Science*, *21*(12), 1835–1844. http://doi.org/10.1177/0956797610389191

Durlik, C., Cardini, F., & Tsakiris, M. (2014). Being watched: The effect of social self-focus on interoceptive and exteroceptive somatosensory perception. *Consciousness and Cognition*, *25*(1), 42–50. http://doi.org/10.1016/j.concog.2014.01.010

Ehlers, A., Breuer, P., Dohn, D., & Fiegenbaum, W. (1995). Heartbeat perception and panic disorder: possible explanations for discrepant findings. *Behaviour Research and Therapy*, *33*(1), 69–76. http://doi.org/10.1016/0005-7967(94)E0002-Z

Ehrsson, H. H. (2007). The experimental induction of out-of-body experiences. *Science*, *317*(5841), 1048. http://doi.org/10.1126/science.1142175

Ehrsson, H. H., Holmes, N. P., & Passingham, R. E. (2005). Touching a Rubber Hand: Feeling of Body Ownership Is Associated with Activity in Multisensory Brain Areas. *The Journal of Neuroscience*, *25*(45), 10564–10573. http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0800-05.2005

Ehrsson, H. H., Spence, C., & Passingham, R. E. (2004). That's my hand! Activity in premotor cortex reflects feeling of ownership of a limb. *Science, 305*(5685), 875–877. http://doi.org/10.1126/science.1097011

Emery, N. J. J. (2000). The eyes have it: the neuroethology, function and evolution of social gaze. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 24*(6), 581–604. http://doi.org/10.1016/S0149-7634(00)00025-7

Erceau, D., & Guéguen, N. (2007). Tactile Contact and Evaluation of the Toucher. *The Journal of Social Psychology*, *147*(4), 441–444. http://doi.org/10.3200/SOCP.147.4.441-444

Ernest-Jones, M., Nettle, D., & Bateson, M. (2011). Effects of eye images on everyday cooperative behavior: a field experiment. *Evolution and Human Behavior*, *32*(3), 172–178. http://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2010.10.006

Eryilmaz, H., Van De Ville, D., Schwartz, S., & Vuilleumier, P. (2011). Impact of transient emotions on functional connectivity during subsequent resting state: A wavelet correlation approach. *NeuroImage, 54*(3), 2481–2491. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.10.021

Essick, G. K., McGlone, F., Dancer, C., Fabricant, D., Ragin, Y., Phillips, N., … Guest, S. (2010). Quantitative assessment of pleasant touch. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *34*(2), 192–203. http://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.02.003

Fahrenberg, J., Franck, M., Baas, U., & Jost, E. (1995). Awareness of blood pressure: interoception or contextual judgement? *Journal of Psychosomatic Research*, *39*(1), 11–8. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7760299

Fajardo, C., Escobar, M. I., Buriticá, E., Arteaga, G., Umbarila, J., Casanova, M. F., & Pimienta, H. (2008). Von Economo neurons are present in the dorsolateral (dysgranular)

prefrontal cortex of humans. *Neuroscience Letters*, *435*(3), 215–218. http://doi.org/10.1016/j.neulet.2008.02.048

Falck-Ytter, T., Carlström, C., & Johansson, M. (2015). Eye contact modulates cognitive processing differently in children with autism. *Child Development*, *86*(1), 37–47. http://doi.org/10.1111/cdev.12273

Fan, J., Xu, P., Van Dam, N. T., Eilam-Stock, T., Gu, X., Luo, Y., & Hof, P. R. (2012). Spontaneous brain activity relates to autonomic arousal. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *32*(33), 11176–86. http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1172-12.2012

Farroni, T., Csibra, G., Simion, F., & Johnson, M. H. (2002). Eye contact detection in humans from birth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *99*(14), 9602–9605. http://doi.org/10.1073/pnas.152159999

Farroni, T., Johnson, M. H., & Csibra, G. (2004). Mechanisms of eye gaze perception during infancy. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*(8), 1320–1326. http://doi.org/10.1162/0898929042304787

Farroni, T., Menon, E., & Johnson, M. H. (2006). Factors influencing newborns' preference for faces with eye contact. *Journal of Experimental Child Psychology*, *95*(4), 298–308. http://doi.org/10.1016/j.jecp.2006.08.001

Field, T. (2001). *Touch*. MIT Press. Retrieved from https://books.google.fr/books/about/Touch.html?id=1fBdoaBC9-YC&redir_esc=y

Fisher, J. D., Rytting, M., & Heslin, R. (1976). Hands touching hands: affective and evaluative effects of an interpersonal touch. *Sociometry*, *39*(4), 416–421. http://doi.org/10.2307/3033506

Flynn, D. M., & Clemens, W. J. (1988). On the Validity of Heartbeat Tracking Tasks. *Psychophysiology*, *25*(1), 92–96. http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1988.tb00965.x

Fodor, J. A. (1979). *The language of thought*. Harvard University Press.

Fodor, J. A. (1983). THE MODULARITY OF MIND. Retrieved from http://web9.uits.uconn.edu/lundquis/Fodor1983.pdf

Folmer, R. L., & Yingling, C. D. (1997). Auditory P3 Responses to Name Stimuli. *Brain and Language*, *56*(2), 306–311. http://doi.org/10.1006/brln.1997.1828

Fox, K. C. R., Spreng, R. N., Ellamil, M., Andrews-Hanna, J. R., & Christoff, K. (2015). The wandering brain: Meta-analysis of functional neuroimaging studies of mind-wandering and related spontaneous thought processes. *NeuroImage*, *111*, 611–621. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.02.039

Fox, M. D., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., Corbetta, M., Van Essen, D. C., & Raichle, M. E. (2005). The human brain is intrinsically organized into dynamic, anticorrelated functional networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *102*(27), 9673–9678. http://doi.org/10.1073/pnas.0504136102

Fransson, P. (2005). Spontaneous low-frequency BOLD signal fluctuations: An fMRI investigation of the resting-state default mode of brain function hypothesis. *Human Brain Mapping*, *26*(1), 15–29. http://doi.org/10.1002/hbm.20113

Fries, A. B. W., Ziegler, T. E., Kurian, J. R., Jacoris, S., & Pollak, S. D. (2005). From The Cover: Early experience in humans is associated with changes in neuropeptides critical for regulating social behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(47), 17237–17240. http://doi.org/10.1073/pnas.0504767102

Fries, P. (2005). A mechanism for cognitive dynamics: Neuronal communication through neuronal coherence. *Trends in Cognitive Sciences*, *9*(10), 474–480. http://doi.org/10.1016/j.tics.2005.08.011

Fries, P., Reynolds, J. H., Rorie, A. E., & Desimone, R. (2001). Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention. *Science (New York, N.Y.)*, *291*(5508), 1560–3. http://doi.org/10.1126/science.291.5508.1560

Frith, C. D., & Frith, U. (2006). The neural basis of mentalizing. *Neuron*, *50*(4), 531–4. http://doi.org/10.1016/j.neuron.2006.05.001

Fry, R., & Smith, G. F. (1975). The effects of feedback and eye contact on performance of a digit-coding task. *Journal of Social Psychology*, *96*(1), 145–146. http://doi.org/10.1080/00224545.1975.9923275

Fullwood, C., & Doherty-Sneddon, G. (2006). Effect of gazing at the camera during a video link on recall. *Applied Ergonomics*, *37*(2), 167–175. http://doi.org/10.1016/j.apergo.2005.05.003

Gallace, A., & Spence, C. (2010). The science of interpersonal touch: An overview. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *34*(2), 246–259. http://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.10.004

Gallagher, S. (2000). Philosophical conceptions of the self: implications for cognitive science. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(1), 14–21. http://doi.org/10.1016/S1364-6613(99)01417-5

Gallagher, S. (2010). Merleau-Ponty's Phenomenology of Perception. *Topoi*. http://doi.org/10.1007/s11245-010-9079-y

Gallagher, S. (2011). Interpretations of embodied cognition. In W. Tschacher & C. Bergomi (Eds.) (Ed.), *The implications of embodiment: Cognition and communication* (VA: Imprin, pp. 59–71). Charlottesville. Retrieved from http://psycnet.apa.org/record/2014-14659-003

Gallese, V. (2014). Bodily selves in relation: embodied simulation as second-person perspective on intersubjectivity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 369*(1644).

Gallup, G. G. (1998). Self-awareness and the evolution of social intelligence. *Behavioural Processes*, *42*(2-3), 239–247. http://doi.org/10.1016/S0376-6357(97)00079-X

Gannon, L. R. (1980). Cardiac perception and the voluntary control of heart rate. *Phrsiological Psychology*, *8*(4), 509–514. Retrieved from https://link.springer.com/content/pdf/10.3758%2FBF03326485.pdf

Garfinkel, S. N., & Critchley, H. D. (2013). Interoception, emotion and brain: new insights link internal physiology to social behaviour. Commentary on:: "Anterior insular cortex mediates bodily sensibility and social anxiety" by Terasawa et al. (2012). *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *8*(3), 231–4. http://doi.org/10.1093/scan/nss140

Garfinkel, S. N., Seth, A. K., Barrett, A. B., Suzuki, K., & Critchley, H. D. (2015). Knowing your own heart: Distinguishing interoceptive accuracy from interoceptive awareness. *Biological Psychology*, *104*, 65–74. http://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2014.11.004

George, N., & Conty, L. (2008). Facing the gaze of others. *Neurophysiologie Clinique = Clinical Neurophysiology*, *38*(3), 197–207. http://doi.org/10.1016/j.neucli.2008.03.001

Goldman, A., & de Vignemont, F. (2009). Is social cognition embodied? *Trends in Cognitive Sciences*, *13*(4), 154–159. http://doi.org/10.1016/j.tics.2009.01.007

Goldman, M., Kiyohara, O., & Pfannensteil, D. A. (1985). Interpersonal Touch, Social Labeling, and the Foot-in-the-Door Effect. *The Journal of Social Psychology*. http://doi.org/10.1080/00224545.1985.9922866

Goulden, N., Khusnulina, A., Davis, N. J., Bracewell, R. M., Bokde, A. L., McNulty, J. P., & Mullins, P. G. (2014). The salience network is responsible for switching between the

default mode network and the central executive network: Replication from DCM. *NeuroImage*, *99*, 180–190. http://doi.org/10.1016/J.NEUROIMAGE.2014.05.052

Graziano, M. S. A., & Kastner, S. (2011). Human consciousness and its relationship to social neuroscience: A novel hypothesis. *Cognitive Neuroscience*, *2*(2), 98–113. http://doi.org/10.1080/17588928.2011.565121

Greicius, M. D., Supekar, K., Menon, V., & Dougherty, R. F. (2009). Resting-state functional connectivity reflects structural connectivity in the default mode network. *Cerebral Cortex*, *19*(1), 72–78. http://doi.org/10.1093/cercor/bhn059

Grossmann, T., Parise, E., & Friederici, A. D. (2010). The Detection of Communicative Signals Directed at the Self in Infant Prefrontal Cortex. *Frontiers in Human Neuroscience*, *4*(October), 201. http://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00201

Gruberger, M., Ben-Simon, E., Levkovitz, Y., Zangen, A., & Hendler, T. (2011). Towards a Neuroscience of Mind-Wandering. *Frontiers in Human Neuroscience*, *5*(June), 1–11. http://doi.org/10.3389/fnhum.2011.00056

Gusnard, D. A., Akbudak, E., Shulman, G. L., & Raichle, M. E. (2001). Medial prefrontal cortex and self-referential mental activity: relation to a default mode of brain function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *98*(7), 4259–4264. http://doi.org/10.1073/pnas.071043098

Gyllensten, A. L., Skär, L., Miller, M., & Gard, G. (2010). Embodied identity--a deeper understanding of body awareness. *Physiotherapy Theory and Practice*, *26*(7), 439–446. http://doi.org/10.3109/09593980903422956

Haider, B., Duque, A., Hasenstaub, A. R., & McCormick, D. A. (2006). Neocortical Network Activity In Vivo Is Generated through a Dynamic Balance of Excitation and Inhibition. *Journal of Neuroscience*, *26*(17), 4535–4545. http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5297-05.2006

Haith, M. M., Bergman, T., & Moore, M. J. (1977). Eye Contact and Face Scanning in Early Infancy. *Science*, *198*(4319), 853–855. Retrieved from http://www.jstor.org/stable/1745434

Haley, K. J., & Fessler, D. M. T. (2005). Nobody's watching? *Evolution and Human Behavior*, *26*(3), 245–256. http://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2005.01.002

Haxby, J. V, Hoffman, E. A., & Gobbini, I. M. (2000). The distributed human neural system for face perception. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(6), 223–232.

Hazem, N., Beaurenaut, M., George, N., & Conty, L. (2018). Social Contact Enhances Bodily Self-Awareness. *Scientific Reports*, *8*(1), 4195. http://doi.org/10.1038/s41598-018-22497-1

Hazem, N., George, N., Baltazar, M., & Conty, L. (2017). I know you can see me: Social attention influences bodily self-awareness. *Biological Psychology*, *124*, 21–29. http://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2017.01.007

Heatherton, T. F. (2011). Neuroscience of Self and Self-Regulation, 363–390. http://doi.org/10.1146/annurev.psych.121208.131616.Neuroscience

Helminen, T. M., Kaasinen, S. M., & Hietanen, J. K. (2011). Eye contact and arousal: The effects of stimulus duration. *Biological Psychology*, *88*(1), 124–30. http://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2011.07.002

Henrie, J. A., & Shapley, R. (2005). LFP Power Spectra in V1 Cortex: The Graded Effect of Stimulus Contrast. *Journal of Neurophysiology*, *94*(1), 479–490. http://doi.org/10.1152/jn.00919.2004

Hertenstein, M. J., Verkamp, J. M., Kerestes, A. M., & Holmes, R. M. (2006). The communicative functions of touch in humans, nonhuman primates, and rats: a review and synthesis of the empirical research. *Genetic, Social, and General Psychology Monographs*, *132*(1), 5–94. http://doi.org/10.3200/MONO.132.1.5-94

Hietanen, J. K., Leppänen, J. M., Peltola, M. J., Linna-Aho, K., & Ruuhiala, H. J. (2008). Seeing direct and averted gaze activates the approach-avoidance motivational brain systems. *Neuropsychologia*, *46*(9), 2423–2430. http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.02.029

Hietanen, J. O., & Hietanen, J. K. (2017). Genuine eye contact elicits self-referential processing. *Consciousness and Cognition*, *51*, 100–115. http://doi.org/10.1016/j.concog.2017.01.019

Hipp, J. F., Hawellek, D. J., Corbetta, M., Siegel, M., & Engel, A. K. (2012). Large-scale cortical correlation structure of spontaneous oscillatory activity. *Nature Neuroscience*, *15*(6), 884–890. http://doi.org/10.1038/nn.3101

Hoehn-Saric, R., Schlund, M. W., & Wong, S. H. . (2004). Effects of citalopram on worry and brain activation in patients with generalized anxiety disorder. *Psychiatry Research: Neuroimaging*, *131*(1), 11–21. http://doi.org/10.1016/j.pscychresns.2004.02.003

Hood, B. M., Macrae, C. N., Cole-davies, V., & Dias, M. (2003). Eye remember you: the effect of gaze direction on face recognition in children and adults. *Developmental Science*, *6*(1), 69–73.

Hornik, J. (2010). Tactile Stimulation and Consumer Response. *Journal of Consumer Research*, *19*(3), 449–458. http://doi.org/10.1086/209314

Itier, R. J., & Batty, M. (2009). Neural bases of eye and gaze processing: The core of social cognition. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *33*(6), 843–863. http://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.02.004

Jacquot, A., Eskenazi, T., Itakura, S., Salès-Wuillemin, E., Senju, A., Proust, J., & Conty, L. (2016). Cross cultural differences in response to social feedback during metacognitive evaluations: An electromyographic study. In *International Organization of Psychophysiology (IOP)*. http://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2016.07.444.1

James, W. (1890). *The principles of psychology.* Dover Publications.

Jenkins, R., Beaver, J. D., & Calder, A. J. (2006). I Thought You Were Looking at Me. *Psychological Science*, *17*(6), 506–513. http://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2006.01736.x

Jia, X., & Kohn, A. (2011). Gamma Rhythms in the Brain. *PLoS Biology*, *9*(4), e1001045. http://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001045

Jones, E. E. (1990). *Interpersonal perception*. New York: W.H. Freeman.

Jones, G. E., Collins, S. W., Dabkowski, E. A., & Jones, K. R. (1988). The Discriminability of Temporal Patterns Used in the Whitehead Discrimination Procedure. *Psychophysiology*, *25*(5), 547–553. http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1988.tb01890.x

Joule, R.-V., & Guéguen, N. (2007). Touch, compliance, and awareness of tactile contact. *Perceptual and Motor Skills*, *104*(2), 581–588. http://doi.org/10.2466/pms.104.2.581-588

Kampe, K. K. W., Frith, C. D., & Frith, U. (2003). "Hey John": Signals conveying communicative intention toward the self activate brain regions associated with "mentalizing," regardless of modality. *The Journal of Neuroscience*, *23*(12), 5258–5263. http://doi.org/10.1002/hbm.21164

Kaplan, J. T., Aziz-Zadeh, L., Uddin, L. Q., & Iacoboni, M. (2008). The self across the senses: An fMRI study of self-face and self-voice recognition. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *3*(3), 218–223. http://doi.org/10.1093/scan/nsn014

Kelley, W. M., Macrae, C. N., Wyland, C. L., Caglar, S., Inati, S., & Heatherton, T. F. (2002). Finding the Self? An Event-Related fMRI Study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *14*(5), 785–794. http://doi.org/10.1162/08989290260138672

Kelly, A. M. C., Uddin, L. Q., Biswal, B. B., Castellanos, F. X., & Milham, M. P. (2008). Competition between functional brain networks mediates behavioral variability. *NeuroImage*, *39*(1), 527–537. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.08.008

Khalsa, S. S., Rudrauf, D., Damasio, A. R., Davidson, R. J., Lutz, A., & Tranel, D. (2008). Interoceptive awareness in experienced meditators. *Psychophysiology*, *45*(4), 671–7. http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2008.00666.x

Khalsa, S. S., Rudrauf, D., Feinstein, J. S., & Tranel, D. (2009). The pathways of interoceptive awareness. *Nature Neuroscience*, *12*(12), 1494–1496.

Killingsworth, M. A., & Gilbert, D. T. (2010). A Wandering Mind Is an Unhappy Mind. *Science*, *330*(6006), 932. http://doi.org/10.1126/science.1192439

Kleinke, C. L. (1977). Compliance to requests made by gazing and touching experimenters in field settings. *Journal of Experimental Social Psychology*, *13*(3), 218–223. http://doi.org/10.1016/0022-1031(77)90044-0

Kleinke, C. L. (1986). Gaze and eye contact: a research review. *Psychological Bulletin*, *100*(1), 78–100. http://doi.org/10.1037/0033-2909.100.1.78

Knackstedt, G., & Kleinke, C. L. (1991). Eye contact, gender, and personality judgments. *Journal of Social Psychology*, *131*(2), 303–304. http://doi.org/10.1080/00224545.1991.9713855

Knyazev, G. G. (2013). EEG Correlates of Self-Referential Processing. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*(June), 1–14. http://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00264

Knyazev, G. G., Savostyanov, A. N., Volf, N. V., Liou, M., & Bocharov, A. V. (2012). EEG correlates of spontaneous self-referential thoughts: A cross-cultural study. *International Journal of Psychophysiology*, *86*(2), 173–181. http://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2012.09.002

Kobayashi, H., & Kohshima, S. (1997). Unique morphology of the human eye. *Nature*, *387*(6635), 767–768. http://doi.org/10.1038/42842

Krautwurst, S., Gerlach, A. L., Gomille, L., Hiller, W., & Witthöft, M. (2014). Health anxiety - An indicator of higher interoceptive sensitivity? *Journal of Behavior Therapy and Experimental Psychiatry*, *45*(2). http://doi.org/10.1016/j.jbtep.2014.02.001

Kyselo, M. (2014). The body social: an enactive approach to the self. *Frontiers in Psychology*, *5*, 986. http://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00986

Lagercrantz, H., & Changeux, J.-P. (2009). The Emergence of Human Consciousness: From Fetal to Neonatal Life. *Pediatric Research*, *65*(3), 255–260. http://doi.org/10.1203/PDR.0b013e3181973b0d

Lang, P. J., Bradley, M. M., & Cuthbert, B. N. (2008). *International affective picture system (IAPS): Affective ratings of pictures and instruction manual. Technical Report A-8.* University of Florida, Gainesville, FL.

Lang, P. J., Greenwald, M. K., Bradley, M. M., & Hamm, A. O. (1993). Looking at pictures: affective, facial, visceral, and behavioral reactions. *Psychophysiology*, *30*(3), 261–273. http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1993.tb03352.x

Langton, S. R. H. H., Watt, R. J., & Bruce, V. (2000). Do the eyes have it? Cues to the direction of social attention. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(2), 50–59. http://doi.org/10.1016/S1364-6613(99)01436-9

Leary, M. R. (2007). Motivational and Emotional Aspects of the Self. *Annual Review of Psychology*, *58*(1), 317–344. http://doi.org/10.1146/annurev.psych.58.110405.085658

Leech, R., Kamourieh, S., Beckmann, C. F., & Sharp, D. J. (2011). Fractionating the default mode network: distinct contributions of the ventral and dorsal posterior cingulate cortex to cognitive control. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *31*(9), 3217–24. http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5626-10.2011

Legerstee, M., Anderson, D., & Schaffer, A. (1998). Five- and Eight-Month-Old Infants Recognize Their Faces and Voices as Familiar and Social Stimuli. *Child Development*, *69*(1), 37–50. http://doi.org/10.1111/j.1467-8624.1998.tb06131.x

Legrand, D. (2003). How not to find the neural signature of self-consciousness. *Consciousness and Cognition*, *12*(4), 544–6; discussion 547–8. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/14656497

Legrand, D. (2007). Pre-reflective self-consciousness: on being bodily in the world. *Researchgate.net*. Retrieved from https://www.researchgate.net/profile/Dorothee_Legrand/publication/267209473_Pre-reflective_self-consciousness_On_being_bodily_in_the_world/links/55251c410cf22e181e73dafc.pdf

Lenggenhager, B., Tadi, T., Metzinger, T., & Blanke, O. (2007). Video ergo sum: Manipulating bodily self-consciousness. *Science*, *317*(5841), 1096–1099. http://doi.org/10.1126/science.1143439

Levine, J. (1983). Materialism and qualia: The explanatory gap. Retrieved from https://philpapers.org/rec/levmaq

Lieberman, M. D. (2007). Social Cognitive Neuroscience: A Review of Core Processes. *Annual Review of Psychology*, *58*(1), 259–289. http://doi.org/10.1146/annurev.psych.58.110405.085654

Liljencrantz, J., & Olausson, H. (2014). Tactile C fibers and their contributions to pleasant sensations and to tactile allodynia. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, *8*, 37. http://doi.org/10.3389/fnbeh.2014.00037

Liu, T. T. (2013). Neurovascular factors in resting-state functional MRI. *NeuroImage*, *80*, 339–348. http://doi.org/10.1016/J.NEUROIMAGE.2013.04.071

Longo, M. R., Schüür, F., Kammers, M. P. M., Tsakiris, M., & Haggard, P. (2008). What is embodiment? A psychometric approach. *Cognition*, *107*(3), 978–998. http://doi.org/10.1016/j.cognition.2007.12.004

Lou, H. C., Changeux, J. P., & Rosenstand, A. (2016). Towards a cognitive neuroscience of self-awareness. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. http://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.04.004

Ludwick-Rosenthal, R., & Neufeld, R. W. J. (1985). Heart beat interoception: A study of individual differences. *International Journal of Psychophysiology*, *3*(1), 57–65. http://doi.org/10.1016/0167-8760(85)90020-0

Luo, Y. (2011). Do 10-month-old infants understand others' false beliefs? *Cognition*, *121*(3), 289–298. http://doi.org/10.1016/j.cognition.2011.07.011

Lutz, A., Lachaux, J.-P., Martinerie, J., & Varela, F. J. (2002). Guiding the study of brain dynamics by using first-person data: synchrony patterns correlate with ongoing conscious states during a simple visual task. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *99*(3), 1586–91. http://doi.org/10.1073/pnas.032658199

Lutz, A., & Thompson, E. (2003). Neurophenomenology Integrating Subjective Experience and Brain Dynamics in the Neuroscience of Consciousness. *Journal of Consciousness Studies*, (9-10), 31–52. http://doi.org/10.1023/A:1020320221083

Mace, W. (1977). James J. Gibson's strategy for perceiving : Ask not what's inside your head, but what's your head inside of. *Perceiving, Acting, and Knowing : Towards an Ecological Psychology*. Retrieved from https://ci.nii.ac.jp/naid/10029120445/

Macrae, C. N., Hood, B. M., Milne, A. B., Rowe, A. C., & Mason, M. F. (2002). Are you looking at me? Eye gaze and person perception. *Psychological Science : A Journal of the*

American Psychological Society / APS, *13*(5), 460–464. http://doi.org/10.1111/1467-9280.00481

Maister, L., Sebanz, N., Knoblich, G., & Tsakiris, M. (2013). Experiencing ownership over a dark-skinned body reduces implicit racial bias. *Cognition*, *128*(2), 170–8. http://doi.org/10.1016/j.cognition.2013.04.002

Mandel, D. R., Jusczyk, P. W., & Pisoni, D. B. (1995). Infants' Recognition of the Sound Patterns of Their Own Names. *Psychological Science*, *6*(5), 314–317. http://doi.org/10.1111/j.1467-9280.1995.tb00517.x

Marchetti, I., & Koster, E. H. W. (2014). Brain and intersubjectivity: a Hegelian hypothesis on the self-other neurodynamics. *Frontiers in Human Neuroscience*, *8*, 11. http://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00011

Margulies, D. S., Ghosh, S. S., Goulas, A., Falkiewicz, M., Huntenburg, J. M., Langs, G., … Smallwood, J. (2016). Situating the default-mode network along a principal gradient of macroscale cortical organization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *113*(44), 12574–12579. http://doi.org/10.1073/pnas.1608282113

Mars, R. B., Neubert, F.-X., Noonan, M. P., Sallet, J., Toni, I., & Rushworth, M. F. S. (2012). On the relationship between the "default mode network" and the "social brain." *Frontiers in Human Neuroscience*, *6*, 189. http://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00189

Mason, M. F., Hood, B. M., & Macrae, C. N. (2004). Look into my eyes: gaze direction and person memory. *Memory*, *12*(5), 637–643. http://doi.org/10.1080/09658210344000152

Maturana, H. R., & Varela, F. J. (1980). *Autopoiesis and cognition : the realization of the living*. D. Reidel Pub. Co.

Maturana, H. R., & Varela, F. J. (1987). The tree of knowledge: The biological roots of human understanding.

Mazoyer, B., Zago, L., Mellet, E., Bricogne, S., Etard, O., Houdé, O., … Tzourio-Mazoyer, N. (2001). Cortical networks for working memory and executive functions sustain the conscious resting state in man. *Brain Research Bulletin*, *54*(3), 287–98. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11287133

McCreary, S. (2014). *Attending to the Body and the Clock: Interoceptive Awareness and Time Perception Accuracy Predict Emotion Regulation Capacities*.

McFarland, R. A. (1975). Heart Rate Perception and Heart Rate Control. *Psychophysiology*, *12*(4), 402–405. http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1975.tb00011.x

McGinn, C. (1993). The problem of consciousness: Essays towards a resolution.

McGlone, F., Wessberg, J., & Olausson, H. (2014). Discriminative and affective touch: sensing and feeling. *Neuron*, *82*(4), 737–55. http://doi.org/10.1016/j.neuron.2014.05.001

McKiernan, K. A., Kaufman, J. N., Kucera-Thompson, J., & Binder, J. R. (2003). A Parametric Manipulation of Factors Affecting Task-induced Deactivation in Functional Neuroimaging. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *15*(3), 394–408. http://doi.org/10.1162/089892903321593117

Mead, G., & Mind, H. (1934). Self and society. *Chicago: University of Chicago*, 1–8.

Mehling, W. E., Price, C., Daubenmier, J. J., Acree, M., Bartmess, E., & Stewart, A. (2012). The Multidimensional Assessment of Interoceptive Awareness (MAIA). *PLoS ONE*, *7*(11). http://doi.org/10.1371/journal.pone.0048230

Meltzoff, A. N., & Keith Moore, M. (1992). Early imitation within a functional framework: The importance of person identity, movement, and development. *Infant Behavior and Development*, *15*(4), 479–505. http://doi.org/10.1016/0163-6383(92)80015-M

Meltzoff, A. N., & Moore, M. K. (1977). Imitation of Facial and Manual Gestures by Human Neonates. *Science*, *198*(4312), 75–78.

Menon, V., & Uddin, L. Q. (2010). Saliency, switching, attention and control: a network model of insula function. *Brain Structure and Function*, *214*(5-6), 655–667. http://doi.org/10.1007/s00429-010-0262-0

Merleau-Ponty, M. (1969). Phénoménologie de la perception.

Metzinger, T. (2003). *Being no one : the self-model theory of subjectivity*. MIT Press.

Mezulis, A. H., Abramson, L. Y., Hyde, J. S., & Hankin, B. L. (2004). Is There a Universal Positivity Bias in Attributions? A Meta-Analytic Review of Individual, Developmental, and Cultural Differences in the Self-Serving Attributional Bias. *Psychological Bulletin*, *130*(5), 711–747. http://doi.org/10.1037/0033-2909.130.5.711

Mitchell, R. W. (1993). Mental models of mirror-self-recognition: Two theories. *New Ideas in Psychology*, *11*(3), 295–325. http://doi.org/10.1016/0732-118X(93)90002-U

Moguillansky, C. V., O 'regan, J. K., & Petitmengin, C. (2013). Exploring the subjective experience of the rubber hand illusion. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*(659), 1–18. http://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00659

Monk, C. S., Nelson, E. E., McClure, E. B., Mogg, K., Bradley, B. P., Leibenluft, E., … Pine, D. S. (2006). Ventrolateral Prefrontal Cortex Activation and Attentional Bias in Response to Angry Faces in Adolescents With Generalized Anxiety Disorder. *American Journal of Psychiatry*, *163*(6), 1091–1097. http://doi.org/10.1176/ajp.2006.163.6.1091

Moray, N. (1959). Attention in dichotic listening: Affective cues and the influence of instructions. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *11*(1), 56–60. http://doi.org/10.1080/17470215908416289

Morin, A. (2006). Levels of consciousness and self-awareness: A comparison and integration of various neurocognitive views. *Consciousness and Cognition*, *15*(2), 358–71. http://doi.org/10.1016/j.concog.2005.09.006

Morrison, I., Löken, L. S., Minde, J., Wessberg, J., Perini, I., Nennesmo, I., & Olausson, H. (2011). Reduced C-afferent fibre density affects perceived pleasantness and empathy for touch. *Brain : A Journal of Neurology*, *134*(Pt 4), 1116–26. http://doi.org/10.1093/brain/awr011

Morrison, I., Löken, L. S., & Olausson, H. H. (2010). The skin as a social organ. *Experimental Brain Research*, *204*(3), 305–314. http://doi.org/10.1007/s00221-009-2007-y

Mu, Y., & Han, S. (2013). Neural oscillations dissociate between self-related attentional orientation versus evaluation. *NeuroImage*, *67*, 247–256. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.11.016

Myllyneva, A., & Hietanen, J. K. (2015a). The dual nature of eye contact: to see and to be seen. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*. http://doi.org/10.1093/scan/nsv075

Myllyneva, A., & Hietanen, J. K. (2015b). There is more to eye contact than meets the eye. *Cognition*, *134*, 100–109. http://doi.org/10.1016/j.cognition.2014.09.011

Nagel, T. (1974). What Is It Like to Be a Bat? *The Philosophical Review*, *83*(4), 435. http://doi.org/10.2307/2183914

Napieralski, L. P., Brooks, C. I., & Droney, J. M. (1995). The effect of duration of eye contact on American college students' attributions of state, trait, and test anxiety. *The Journal of Social Psychology*, *135*(3), 273–280. http://doi.org/10.1080/00224545.1995.9713957

Nettle, D., Cronin, K. A., & Bateson, M. (2013). Responses of chimpanzees to cues of conspecific observation. *Animal Behaviour*, *86*(3), 595–602. http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.06.015

Nettle, D., Harper, Z., Kidson, A., Stone, R., Penton-Voak, I. S., & Bateson, M. (2013). The watching eyes effect in the Dictator Game: it's not how much you give, it's being seen to

give something. *Evolution and Human Behavior*, *34*(1), 35–40. http://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2012.08.004

Nettle, D., Nott, K., & Bateson, M. (2012). "Cycle Thieves, We Are Watching You": Impact of a Simple Signage Intervention against Bicycle Theft. *PLoS ONE*, *7*(12). http://doi.org/10.1371/journal.pone.0051738

Northoff, G., & Bermpohl, F. (2004). Cortical midline structures and the self. *Trends in Cognitive Sciences*, *8*(3), 102–107. http://doi.org/10.1016/j.tics.2004.01.004

Northoff, G., Heinzel, A., de Greck, M., Bermpohl, F., Dobrowolny, H., & Panksepp, J. (2006). Self-referential processing in our brain—A meta-analysis of imaging studies on the self. *NeuroImage*, *31*(1), 440–457. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.12.002

Nugent, A. C., Robinson, S. E., Coppola, R., Furey, M. L., & Zarate, C. A. (2015). Group differences in MEG-ICA derived resting state networks: Application to major depressive disorder. *NeuroImage*, *118*, 1–12. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.05.051

Nummenmaa, L., & Calder, A. J. (2009). Neural mechanisms of social attention. *Trends in Cognitive Sciences*, *13*(3), 135–43. http://doi.org/10.1016/j.tics.2008.12.006

O'Neill, G. C., Bauer, M., Woolrich, M. W., Morris, P. G., Barnes, G. R., & Brookes, M. J. (2015). Dynamic recruitment of resting state sub-networks. *NeuroImage*, *115*, 85–95. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.04.030

Oda, R., Kato, Y., & Hiraishi, K. (2015). The watching-eye effect on prosocial lying. *Evolutionary Psychology*, *13*(3), 1–5. http://doi.org/10.1177/1474704915594959

Oda, R., Niwa, Y., Honma, A., & Hiraishi, K. (2011). An eye-like painting enhances the expectation of a good reputation. *Evolution and Human Behavior*, *32*(3), 166–171. http://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2010.11.002

Onishi, K. H., & Baillargeon, R. (2005). Do 15-month-old infants understand false beliefs? *Science (New York, N.Y.)*, *308*(5719), 255–8. http://doi.org/10.1126/science.1107621

Open Science Collaboration. (2015). Estimating the reproducibility of psychological science. *Science*. Retrieved from http://science.sciencemag.org/content/349/6251/aac4716.short

Otteson, J. P., & Otteson, C. R. (1980). Effect of Teacher's Gaze on Children's Story Recall. *Perceptual and Motor Skills*, *50*(1), 35–42. http://doi.org/10.2466/pms.1980.50.1.35

Paller, K. A., & Suzuki, S. (2014). The source of consciousness. *Trends in Cognitive Sciences*, *18*(8), 387–9. http://doi.org/10.1016/j.tics.2014.05.012

Panksepp, J., & Northoff, G. (2009). The trans-species core SELF: The emergence of active cultural and neuro-ecological agents through self-related processing within subcortical-cortical midline networks. *Consciousness and Cognition*, *18*(1), 193–215. http://doi.org/10.1016/j.concog.2008.03.002

Parise, E., Friederici, A. D., & Striano, T. (2010). "Did you call me?" 5-month-old infants own name guides their attention. *PLoS ONE*, *5*(12), e14208. http://doi.org/10.1371/journal.pone.0014208

Park, H. H.-D., & Tallon-Baudry, C. (2014). The neural subjective frame: from bodily signals to perceptual consciousness. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *369*(1641), 20130208. http://doi.org/10.1098/rstb.2013.0208

Peacocke, C. (1983). *Sense and Content: Experience, Thought and Their Relations.* (Oxford University Press, Ed.)*The Philosophical Review*. Oxford. http://doi.org/10.2307/2185393

Pelphrey, K. A., & Morris, J. P. (2006). Brain Mechanisms for Interpreting the Actions of Others From Biological-Motion Cues. *Current Directions in Psychological Science*, *15*(3), 136–140. http://doi.org/10.1111/j.0963-7214.2006.00423.x

Perrett, D. I., Hietanen, J. K., Oram, M. W., Benson, P. J., & Rolls, E. T. (1992). Organization and Functions of Cells Responsive to Faces in the Temporal Cortex [and Discussion].

Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, *335*(1273), 23–30. http://doi.org/10.1098/rstb.1992.0003

Perrin, F., Maquet, P., Peigneux, P., Ruby, P., Degueldre, C., Balteau, E., … Laureys, S. (2005). Neural mechanisms involved in the detection of our first name: a combined ERPs and PET study. *Neuropsychologia*, *43*, 12–19. Retrieved from http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0028393204001629

Perrin, F., Schnakers, C., Schabus, M., Degueldre, C., Goldman, S., Brédart, S., … Laureys, S. (2006). Brain Response to One's Own Name in Vegetative State, Minimally Conscious State, and Locked-in Syndrome. *Archives of Neurology*, *63*(4), 562. http://doi.org/10.1001/archneur.63.4.562

Pesaran, B., Pezaris, J. S., Sahani, M., Mitra, P. P., & Andersen, R. A. (2002). Temporal structure in neuronal activity during working memory in macaque parietal cortex. *Nature Neuroscience*, *5*(8), 805–811. http://doi.org/10.1038/nn890

Petkova, V. I., & Ehrsson, H. H. (2008). If I Were You: Perceptual Illusion of Body Swapping. *PLoS ONE*, *3*(12), e3832. http://doi.org/10.1371/journal.pone.0003832

Pezzulo, G. (2014). Why do you fear the bogeyman? An embodied predictive coding model of perceptual inference. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *14*(3), 902–911. http://doi.org/10.3758/s13415-013-0227-x

Pfattheicher, S., & Keller, J. (2015). The watching eyes phenomenon: The role of a sense of being seen and public self-awareness. *European Journal of Social Psychology*, *45*(5), 560–566. http://doi.org/10.1002/ejsp.2122

Pfister, R., Pohl, C., Kiesel, A., Kunde, W., & Cohen, L. (2012). Your Unconscious Knows Your Name. *PLoS ONE*, *7*(3), e32402. http://doi.org/10.1371/journal.pone.0032402

Philippi, C. L., Feinstein, J. S., Khalsa, S. S., Damasio, A. R., Tranel, D., Landini, G., … Rudrauf, D. (2012). Preserved Self-Awareness following Extensive Bilateral Brain

Damage to the Insula, Anterior Cingulate, and Medial Prefrontal Cortices. *PLoS ONE*, *7*(8), e38413. http://doi.org/10.1371/journal.pone.0038413

Phillips, G. C., Jones, G. E., Rieger, E. J., & Snell, J. B. (1999). Effects of the presentation of false heart-rate feedback on the performance of two common heartbeat-detection tasks. *Psychophysiology*, *36*(4), 504–510. http://doi.org/10.1017/S0048577299980071

Polich, J. (2007). Updating P300: an integrative theory of P3a and P3b. *Clinical Neurophysiology : Official Journal of the International Federation of Clinical Neurophysiology*, *118*(10), 2128–48. http://doi.org/10.1016/j.clinph.2007.04.019

Pollatos, O., Gramann, K., & Schandry, R. (2007). Neural systems connecting interoceptive awareness and feelings. *Human Brain Mapping*, *28*(1), 9–18. http://doi.org/10.1002/hbm.20258

Pollatos, O., Schandry, R., Auer, D. P., & Kaufmann, C. (2007). Brain structures mediating cardiovascular arousal and interoceptive awareness. *Brain Research*, *1141*(1), 178–87. http://doi.org/10.1016/j.brainres.2007.01.026

Pönkänen, L. M., Alhoniemi, A., Leppänen, J. M., & Hietanen, J. K. (2011). Does it make a difference if I have an eye contact with you or with your picture? An ERP study. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *6*(4), 486–494. http://doi.org/10.1093/scan/nsq068

Pönkänen, L. M., Peltola, M. J., & Hietanen, J. K. (2011). The observer observed: Frontal EEG asymmetry and autonomic responses differentiate between another person's direct and averted gaze when the face is seen live. *International Journal of Psychophysiology*, *82*(2), 180–187. http://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2011.08.006

Porges, S. W. (1993). Body Perception Questionnaire. http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1995.tb01213.x

Povinelli, D. J. (1995). The unduplicated self. *Advances in Psychology*, *112*(C), 161–192. http://doi.org/10.1016/S0166-4115(05)80011-1

Povinelli, D. J. (2001). The Self: Elevated in Consciousness and Extended in Time. *The Self in Time: Developmental Perspectives*, (March), 75–95. Retrieved from http://psycnet.apa.org/psycinfo/2001-06248-004

Powell, K. L., Roberts, G., & Nettle, D. (2012). Eye Images Increase Charitable Donations: Evidence From an Opportunistic Field Experiment in a Supermarket. *Ethology*, *118*(11), 1096–1101. http://doi.org/10.1111/eth.12011

Powell, L. J., Macrae, C. N., Cloutier, J., Metcalfe, J., & Mitchell, J. P. (2010). Dissociable Neural Substrates for Agentic versus Conceptual Representations of Self. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *22*(10), 2186–2197. http://doi.org/10.1162/jocn.2009.21368

Qin, P., & Northoff, G. (2011). How is our self related to midline regions and the default-mode network? *NeuroImage*, *57*(3), 1221–1233. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.05.028

Raichle, M. E. (2006). The Brain ' s Dark Energy. *Science*, *314*, 1249–1250. http://doi.org/10.1126/science.

Raichle, M. E. (2011). The Restless Brain. *Brain Connectivity*, *1*(1), 3–12. http://doi.org/10.1089/brain.2011.0019

Raichle, M. E. (2015). The Brain's Default Mode Network. *Annual Review of Neuroscience*, *38*(1), 433–447. http://doi.org/10.1146/annurev-neuro-071013-014030

Raichle, M. E., MacLeod, A. M., Snyder, A. Z., Powers, W. J., Gusnard, D. A., & Shulman, G. L. (2001). A default mode of brain function. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *98*(2), 676–682. http://doi.org/10.1073/PNAS.98.2.676

Ramakonar, H., Franz, E. A., & Lind, C. R. P. (2011). The rubber hand illusion and its application to clinical neuroscience. *Journal of Clinical Neuroscience : Official Journal of the Neurosurgical Society of Australasia*, *18*(12), 1596–601. http://doi.org/10.1016/j.jocn.2011.05.008

Ramkumar, P., Parkkonen, L., & Hyvärinen, A. (2014). Group-level spatial independent component analysis of Fourier envelopes of resting-state MEG data. *NeuroImage*. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.10.032

Ramsey, W., Stich, S., & Garan, J. (1990). Connectionism, Eliminativism, and the Future of Folk Psychology (pp. 117–144). Springer, Dordrecht. http://doi.org/10.1007/978-94-009-1882-5_5

Reddy, V. (2003). On being the object of attention: Implications for self-other consciousness. *Trends in Cognitive Sciences*, *7*(9), 397–402. http://doi.org/10.1016/S1364-6613(03)00191-8

Richter, C. G., Babo-Rebelo, M., Schwartz, D., & Tallon-Baudry, C. (2017). Phase-amplitude coupling at the organism level: The amplitude of spontaneous alpha rhythm fluctuations varies with the phase of the infra-slow gastric basal rhythm. *NeuroImage*, *146*, 951–958. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.08.043

Rigdon, M., Ishii, K., Watabe, M., & Kitayama, S. (2009). Minimal social cues in the dictator game. *Journal of Economic Psychology*, *30*(3), 358–367. http://doi.org/10.1016/j.joep.2009.02.002

Ring, C., & Brener, J. (1996). Influence of beliefs about heart rate and actual heart rate on heartbeat counting. *Psychophysiology*, *33*(5), 541–546. http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1996.tb02430.x

Ring, C., Brener, J., Knapp, K., & Mailloux, J. (2015). Effects of heartbeat feedback on beliefs about heart rate and heartbeat counting: A cautionary tale about interoceptive awareness. *Biological Psychology*, *104*, 193–198. http://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2014.12.010

Risko, E. F., Laidlaw, K., Freeth, M., Foulsham, T., & Kingstone, A. (2012). Social attention with real versus reel stimuli: toward an empirical approach to concerns about ecological

validity. *Frontiers in Human Neuroscience*, *6*(May), 1–11. http://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00143

Rochat, P. (2003). Five levels of self-awareness as they unfold early in life. *Consciousness and Cognition*, *12*(4), 717–731. http://doi.org/10.1016/S1053-8100(03)00081-3

Rochat, P. (2004). The emergence of self awareness as co-awareness in early child development. In D. Zahavi, T. Grünbaum, & J. Parnas (Eds.), *Advances in consciousness research. The structure and development of self-consciousness: Interdisciplinary perspectives* (pp. 1–20). http://doi.org/10.1075/aicr.59.03roc

Rochat, P., & Hespos, S. J. (1997). Differential Rooting Response by Neonates: Evidence for an Early Sense of Self. *Early Dev. Parent*, *6*, 105–112. Retrieved from http://www.psychology.emory.edu/cognition/rochat/Differential rooting.pdf

Rumelhart, D. E., McClelland, J. L., & PDP ResearchGroup. (1986). *Parallel distributed processing : explorations in the microstructure of cognition*. San Diego: MIT Press. Retrieved from https://mitpress.mit.edu/books/parallel-distributed-processing

Sackur, J. (2009). L'introspection en psychologie expérimentale. *Revue D'histoire Des Sciences*, *62*(2), 349. http://doi.org/10.3917/rhs.622.0349

Sartre, J.-P. (1943). *L'être et le néant essai d'ontologie phénoménologique*. Gallimard.

Sartre, J.-P. (1946). *L'existentialisme est un humanisme*. Gallimard.

Schandry, R. (1981). Heart Beat Perception and Emotional Experience. *Psychophysiology*, *18*(4), 483–488. http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.1981.tb02486.x

Schilbach, L. (2014). On the relationship of online and offline social cognition. *Frontiers in Human Neuroscience*, *8*(May), 278. http://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00278

Schilbach, L., Eickhoff, S. B., Rotarska-Jagiela, A., Fink, G. R., & Vogeley, K. (2008). Minds at rest? Social cognition as the default mode of cognizing and its putative relationship to

the “default system” of the brain. *Consciousness and Cognition*, *17*(2), 457–467. http://doi.org/10.1016/j.concog.2008.03.013

Schilbach, L., Wohlschlaeger, A. M., Kraemer, N. C., Newen, A., Shah, N. J., Fink, G. R., & Vogeley, K. (2006). Being with virtual others: Neural correlates of social interaction. *Neuropsychologia*, *44*(5), 718–730. http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2005.07.017

Schooler, J. W., Smallwood, J., Christoff, K., Handy, T. C., Reichle, E. D., & Sayette, M. a. (2011). Meta-awareness, perceptual decoupling and the wandering mind. *Trends in Cognitive Sciences*, *15*(7), 319–326. http://doi.org/10.1016/j.tics.2011.05.006

Schulz, A., Lass-Hennemann, J., Sütterlin, S., Schächinger, H., & Vögele, C. (2013). Cold pressor stress induces opposite effects on cardioceptive accuracy dependent on assessment paradigm. *Biological Psychology*, *93*(1), 167–174. http://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2013.01.007

Senju, A., & Csibra, G. (2008). Gaze Following in Human Infants Depends on Communicative Signals. *Current Biology*, *18*(9), 668–671. http://doi.org/10.1016/j.cub.2008.03.059

Senju, A., & Johnson, M. H. (2009). The eye contact effect: mechanisms and development. *Trends in Cognitive Sciences*, *13*(3), 127–134. http://doi.org/10.1016/j.tics.2008.11.009

Senju, A., & Johnson, M. H. (2010). Is eye contact the key to the social brain? *The Behavioral and Brain Sciences*, *33*(6), 458–459. http://doi.org/10.1017/S0140525X10001275

Senju, A., Kikuchi, Y., Hasegawa, T., Tojo, Y., & Osanai, H. (2008). Is anyone looking at me? Direct gaze detection in children with and without autism. *Brain and Cognition*, *67*(2), 127–139. http://doi.org/10.1016/j.bandc.2007.12.001

Serino, A., & Haggard, P. (2010). Touch and the body. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *34*(2), 224–36. http://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2009.04.004

Seth, A. K. (2013). Interoceptive inference, emotion, and the embodied self. *Trends in Cognitive Sciences*, *17*(11), 565–73. http://doi.org/10.1016/j.tics.2013.09.007

Seth, A. K., & Friston, K. J. (2016). Active interoceptive inference and the emotional brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *371*(1708), 20160007. http://doi.org/10.1098/rstb.2016.0007

Shepard, R. N. (1978). The mental image. *American Psychologist*, *33*(2), 125–137. http://doi.org/10.1037/0003-066X.33.2.125

Sherwood, J. V. (1987). Facilitative Effects of Gaze upon Learning. *Perceptual and Motor Skills*, *64*(3_suppl), 1275–1278. http://doi.org/10.2466/pms.1987.64.3c.1275

Shulman, G. L., Fiez, J. A., Corbetta, M., Buckner, R. L., Miezin, F. M., Raichle, M. E., & Petersen, S. E. (1997). Common Blood Flow Changes across Visual Tasks: II. Decreases in Cerebral Cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *9*(5), 648–663. http://doi.org/10.1162/jocn.1997.9.5.648

Siegel, M., Donner, T. H., & Engel, A. K. (2012). Spectral fingerprints of large-scale neuronal interactions. *Nature Reviews Neuroscience*, *13*(2), 121–134. http://doi.org/10.1038/nrn3137

Silvia, P. J., & Gendolla, G. H. E. (2001). On introspection and self-perception: Does self-focused attention enable accurate self-knowledge? *Review of General Psychology*, *5*, 241–269. http://doi.org/10.1037/1089-2680.5.3.241

Sirota, A., Montgomery, S., Fujisawa, S., Isomura, Y., Zugaro, M., & Buzsáki, G. (2008). Entrainment of Neocortical Neurons and Gamma Oscillations by the Hippocampal Theta Rhythm. *Neuron*, *60*(4), 683–697. http://doi.org/10.1016/j.neuron.2008.09.014

Smallwood, J., Brown, K., Baird, B., & Schooler, J. W. (2012). Cooperation between the default mode network and the frontal-parietal network in the production of an internal

train of thought. *Brain Research*, *1428*, 60–70. http://doi.org/10.1016/j.brainres.2011.03.072

Sockeel, S., Schwartz, D., Pélégrini-Issac, M., & Benali, H. (2016). Large-scale functional networks identified from resting-state EEG using spatial ICA. *PLoS ONE*, *11*(1), 1–18. http://doi.org/10.1371/journal.pone.0146845

Soltis, J. (2004). The signal functions of early infant crying. *The Behavioral and Brain Sciences*, *27*(4), 443–58; discussion 459–90. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15773426

Spence, C., & Deroy, O. (2013). Crossmodal Mental Imagery. In *Multisensory Imagery* (pp. 157–183). New York, NY: Springer New York. http://doi.org/10.1007/978-1-4614-5879-1_9

Spreng, R. N., & Grady, C. L. (2010a). Patterns of Brain Activity Supporting Autobiographical Memory, Prospection, and Theory of Mind, and Their Relationship to the Default Mode Network. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *22*(6), 1112–1123. http://doi.org/10.1162/jocn.2009.21282

Spreng, R. N., & Grady, C. L. (2010b). Patterns of Brain Activity Supporting Autobiographical Memory, Prospection, and Theory of Mind, and Their Relationship to the Default Mode Network. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *22*(6), 1112–1123. http://doi.org/10.1162/jocn.2009.21282

Sridharan, D., Levitin, D. J., & Menon, V. (2008a). A critical role for the right fronto-insular cortex in switching between central-executive and default-mode networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(34), 12569–12574. http://doi.org/10.1073/pnas.0800005105

Sridharan, D., Levitin, D. J., & Menon, V. (2008b). A critical role for the right fronto-insular cortex in switching between central-executive and default-mode networks. *Proceedings*

of the National Academy of Sciences of the United States of America, *105*(34), 12569–74. http://doi.org/10.1073/pnas.0800005105

Stein, T., Senju, A., Peelen, M. V., & Sterzer, P. (2011). Eye contact facilitates awareness of faces during interocular suppression. *Cognition*, *119*(2), 307–311. http://doi.org/10.1016/j.cognition.2011.01.008

Stephan, A. (1999). Varieties of emergence. *Evolution and Cognition*, *5*. Retrieved from http://www.springerlink.com/index/M44X243XN5K79240.html

Sui, J., & Humphreys, G. W. (2015). The Integrative Self: How Self-Reference Integrates Perception and Memory. *Trends in Cognitive Sciences*, *19*(12), 719–728. http://doi.org/10.1016/j.tics.2015.08.015

Symons, C. S., & Johnson, B. T. (1997). The self-reference effect in memory: a meta-analysis. *Psychological Bulletin*, *121*(3), 371–94. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9136641

Tacikowski, P., Brechmann, A., Marchewka, A., Jednoróg, K., Dobrowolny, M., & Nowicka, A. (2011). Is it about the self or the significance? An fMRI study of self-name recognition. *Social Neuroscience*, *6*(1), 98–107. http://doi.org/10.1080/17470919.2010.490665

Tagini, A., & Raffone, A. (2010). The "I" and the "Me" in self-referential awareness: A neurocognitive hypothesis. *Cognitive Processing*. http://doi.org/10.1007/s10339-009-0336-1

Tallon-Baudry, C., & Bertrand, O. (1999). Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends in Cognitive Sciences*, *3*(4), 151–162. http://doi.org/10.1016/S1364-6613(99)01299-1

Teufel, C., Alexis, D. M., Clayton, N. S., & Davis, G. (2010). Mental-state attribution drives rapid, reflexive gaze following. *Attention, Perception & Psychophysics*, *72*(3), 695–705. http://doi.org/10.3758/APP.72.3.695

Teufel, C., Alexis, D. M., Todd, H., Lawrance-Owen, A. J., Clayton, N. S., & Davis, G. (2009). Social Cognition Modulates the Sensory Coding of Observed Gaze Direction. *Current Biology*, *19*(15), 1274–1277. http://doi.org/10.1016/j.cub.2009.05.069

Teufel, C., Fletcher, P. C., & Davis, G. (2010). Seeing other minds: Attributed mental states influence perception. *Trends in Cognitive Sciences*, *14*(8), 376–382. http://doi.org/10.1016/j.tics.2010.05.005

Teufel, C., von dem Hagen, E., Plaisted-Grant, K. C., Edmonds, J. J., Ayorinde, J. O., Fletcher, P. C., & Davis, G. (2013). What is social about social perception research? *Frontiers in Integrative Neuroscience*, *6*, 128. http://doi.org/10.3389/fnint.2012.00128

Tewarie, P., Hillebrand, A., van Dijk, B. W., Stam, C. J., O'Neill, G. C., Van Mieghem, P., … Brookes, M. J. (2016). Integrating cross-frequency and within band functional networks in resting-state MEG: A multi-layer network approach. *NeuroImage*, *142*, 324–336. http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.07.057

Thompson, E., & Varela, F. J. (2001). Radical embodiment: neural dynamics and consciousness. *Trends in Cognitive Sciences*, *5*(10), 418–425. http://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01750-2

Tomasello, M. (1995). *The Self In Infancy Theory and Research*. *Advances in Psychology* (Vol. 112). Elsevier. http://doi.org/10.1016/S0166-4115(05)80024-X

Tsakiris, M. (2010). My body in the brain: a neurocognitive model of body-ownership. *Neuropsychologia*, *48*(3), 703–12. http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2009.09.034

Tsakiris, M., & Critchley, H. (2016). Interoception beyond homeostasis: affect, cognition and mental health. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *371*(1708).

Tsakiris, M., & Haggard, P. (2005). The rubber hand illusion revisited: Visuotactile integration and self-attribution. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *31*(1), 80–91. http://doi.org/10.1037/0096-1523.31.1.80

Tsakiris, M., Hesse, M. D., Boy, C., Haggard, P., & Fink, G. R. (2007). Neural Signatures of Body Ownership: A Sensory Network for Bodily Self-Consciousness. *Cerebral Cortex*, *17*(10), 2235–2244. http://doi.org/10.1093/cercor/bhl131

Tsakiris, M., Tajadura-Jiménez, A., & Costantini, M. (2011). Just a heartbeat away from one's body: interoceptive sensitivity predicts malleability of body-representations. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, *278*(1717), 2470–6. http://doi.org/10.1098/rspb.2010.2547

Uddin, L. Q. (2014). Salience processing and insular cortical function and dysfunction. *Nature Reviews Neuroscience*, *16*(November), 55–62. http://doi.org/10.1038/nrn3857

Uddin, L. Q. (2015). Salience processing and insular cortical function and dysfunction. *Nature Reviews Neuroscience*, *16*(1), 55–61. http://doi.org/10.1038/nrn3857

Uddin, L. Q., Iacoboni, M., Lange, C., & Keenan, J. P. (2007). The self and social cognition: the role of cortical midline structures and mirror neurons. *Trends in Cognitive Sciences*, *11*(4), 153–157. http://doi.org/10.1016/j.tics.2007.01.001

Uddin, L. Q., Kelly, A. M. C., Biswal, B. B., Castellanos, F. X., & Milham, M. P. (2009). Functional Connectivity of Default Mode Network Components: Correlation, Anticorrelation, and Causality. *Human Brain Mapping*, *30*(2), 625–637. http://doi.org/10.1002/hbm.20531

Utevsky, A. V, Smith, D. V, & Huettel, S. a. (2014). Precuneus is a functional core of the default-mode network. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *34*(3), 932–40. http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4227-13.2014

Vaitl, D. (1996). Interoception. *Biol Psychol*, *42*(1-2), 1–27. http://doi.org/10.1016/0301-0511(95)05144-9

Van Den Heuvel, M. P., Mandl, R. C. W., Kahn, R. S., & Hulshoff Pol, H. E. (2009). Functionally linked resting-state networks reflect the underlying structural connectivity architecture of the human brain. *Human Brain Mapping*, *30*(10), 3127–3141. http://doi.org/10.1002/hbm.20737

Van Stralen, H. E., van Zandvoort, M. J. E., Hoppenbrouwers, S. S., Vissers, L. M. G., Kappelle, L. J., & Dijkerman, H. C. (2014). Affective touch modulates the rubber hand illusion. *Cognition*, *131*(1), 147–158. http://doi.org/10.1016/j.cognition.2013.11.020

Vanhaudenhuyse, A., Demertzi, A., Schabus, M., Noirhomme, Q., Bredart, S., Boly, M., … Laureys, S. (2011). Two Distinct Neuronal Networks Mediate the Awareness of Environment and of Self. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *23*(3), 570–578. http://doi.org/10.1162/jocn.2010.21488

Varela, F. J., Lachaux, J. P., Rodriguez, E., & Martinerie, J. (2001). The brainweb: phase synchronization and large-scale integration. *Nature Reviews. Neuroscience*, *2*(4), 229–39. http://doi.org/10.1038/35067550

Vogeley, K., May, M., Ritzl, A., Falkai, P., Zilles, K., & Fink, G. R. (2004). Neural Correlates of First-Person Perspective as One Constituent of Human Self-Consciousness. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*(5), 817–827. http://doi.org/10.1162/089892904970799

Vuilleumier, P., George, N., Lister, V., Armony, J. L., & Driver, J. (2005). Effects of perceived mutual gaze and gender on face processing and recognition memory. *Visual Cognition*, *12*(1), 85–101. http://doi.org/10.1080/13506280444000120

Wagner, D. D., Haxby, J. V, & Heatherton, T. F. (2012). The representation of self and person knowledge in the medial prefrontal cortex. *Wiley Interdisciplinary Reviews. Cognitive Science*, *3*(4), 451–470. http://doi.org/10.1002/wcs.1183

Wang, Y., Newport, R., & Hamilton, A. F. de C. (2011). Eye contact enhances mimicry of intransitive hand movements. *Biology Letters*, *7*(1), 7–10. http://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0279

Wellman, H. M., Cross, D., & Watson, J. (2001). Meta-Analysis of Theory-of-Mind Development: The Truth about False Belief. *Child Development*. WileySociety for Research in Child Development. http://doi.org/10.1111/1467-8624.00304

Werner, N. S., Schweitzer, N., Meindl, T., Duschek, S., Kambeitz, J., & Schandry, R. (2013). Interoceptive awareness moderates neural activity during decision-making. *Biological Psychology*, *94*(3), 498–506. http://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2013.09.002

Whitehead, W. E., Drescher, V. M., Heiman, P., & Blackwell, B. (1977). Realtion of heart rate control to heartbeat perception. *Biofeedback and Self-Regulation*, *2*(4), 317–92. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/612350

Whittington, M. A., Traub, R. D., & Jefferys, J. G. R. (1995). Synchronized oscillations in interneuron networks driven by metabotropic glutamate receptor activation. *Nature*, *373*(6515), 612–615. http://doi.org/10.1038/373612a0

Wicker, B., Michel, F., Henaff, M. a, & Decety, J. (1998). Brain regions involved in the perception of gaze: a PET study. *NeuroImage*, *8*(2), 221–227. http://doi.org/10.1006/nimg.1998.0357

Wicker, B., Perrett, D. I., Baron-cohen, S., & Decety, J. (2002). Being the target of another's emotion: a PET study. *Neuropsychologia*, *1484*, 1–8.

Wilhelm, F. H., Kochar, A. S., Roth, W. T., & Gross, J. J. (2001). Social anxiety and response to touch: incongruence between self-evaluative and physiological reactions. *Biological Psychology*, *58*(3), 181–202. http://doi.org/10.1016/S0301-0511(01)00113-2

Willis, F. N., & Hamm, H. K. (1980). The use of interpersonal touch in securing compliance. *Journal of Nonverbal Behavior*, *5*(1), 49–55. http://doi.org/10.1007/BF00987054

Windmann, S., Schonecke, O. W., Fröhlig, G., & Maldener, G. (1999). Dissociating beliefs about heart rates and actual heart rates in patients with cardiac pacemakers. *Psychophysiology*, *36*(3), 339–42. Retrieved from http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10352557

Wood, N., & Cowan, N. (1995). The cocktail party phenomenon revisited: How frequent are attention shifts to one's name in an irrelevant auditory channel? *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *21*(1), 255–260. http://doi.org/10.1037/0278-7393.21.1.255

Wykowska, A., Wiese, E., Prosser, A., & Müller, H. J. (2014). Beliefs about the minds of others influence how we process sensory information. *PloS One*, *9*(4), e94339. http://doi.org/10.1371/journal.pone.0094339

Zahavi, D. (2015). Self and other: from pure ego to co-constituted we. *Continental Philosophy Review*, *48*(2), 143–160. http://doi.org/10.1007/s11007-015-9328-2

Zelazo, P. D., & Frye, D. (1998). Cognitive Complexity and Control: II. The Development of Executive Function in Childhood. *Current Directions in Psychological Science*. Sage Publications, Inc.Association for Psychological Science. http://doi.org/10.2307/20182520

Annexe 1 – Article de Baltazar et al. (2014)

Cognition 133 (2014) 120–127

Contents lists available at ScienceDirect

Cognition

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

Eye contact elicits bodily self-awareness in human adults

Matias Baltazar *, Nesrine Hazem, Emma Vilarem, Virginie Beaucousin, Jean-Luc Picq, Laurence Conty

Laboratory of Psychopathology and Neuropsychology (LPN, EA2027), Université Paris 8, Saint-Denis 93526 cedex, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 7 October 2013
Revised 9 June 2014
Accepted 10 June 2014
Available online 10 July 2014

Keywords:
Eye contact
Self-awareness
Arousal
Self-focused attention
Interoception

ABSTRACT

Eye contact is a typical human behaviour known to impact concurrent or subsequent cognitive processing. In particular, it has been suggested that eye contact induces self-awareness, though this has never been formally proven. Here, we show that the perception of a face with a direct gaze (that establishes eye contact), as compared to either a face with averted gaze or a mere fixation cross, led adult participants to rate more accurately the intensity of their physiological reactions induced by emotional pictures. Our data support the view that bodily self-awareness becomes more acute when one is subjected to another's gaze. Importantly, this effect was not related to a particular arousal state induced by eye contact perception. Rejecting the arousal hypothesis, we suggest that eye contact elicits a self-awareness process by enhancing self-focused attention in humans. We further discuss the implications of this proposal.

© 2014 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Eye contact effects are attracting growing interest among the humanities and social sciences. Perceiving a face with a direct gaze (i.e. establishing eye contact) has the power to modulate concurrent or subsequent cognitive processing or behaviour in humans (Senju & Johnson, 2009). Among these effects, an attentional capture by eye contact is consistently observed in humans from two days of life to adulthood (Conty, Gimmig, Belletier, George, & Huguet, 2010; Farroni, Menon, & Johnson, 2006; Senju & Hasegawa, 2005). Eye contact is also well known to implicitly influence the perception that we have of other people (Kuzmanovic et al., 2009), to enhance our memory for faces (Mason, Hood, & Macrae, 2004) and discourses (Fullwood & Doherty-Sneddon, 2006) and to favour cooperative behaviours (Bateson, Nettle, & Roberts, 2006; Ernest-Jones, Nettle, & Bateson, 2011).

All these effects have been mainly ascribed to the high communicative value of eye contact in humans. Yet, current research on eye contact effects often overlooks a basic feature of eye contact: it addresses the self. Beyond initiating communication, eye contact indicates first that we are the object of the other's attention. As pointed out by Argyle (1975), a fundamental effect of eye contact should thus be to induce self-awareness. Self-awareness is indeed presumed to increase whenever a person confronts a stimulus that reminds him of himself (Carver & Scheier, 1978). Reddy (2003) also argues that, by experiencing the self as the object of others' directed attention, eye contact elicits self-awareness as early as the first weeks of human development. Reddy (2003) even suggests that such a self-awareness effect of eye contact could play a fundamental role in the acquisition of conceptual representations of self, of others and of the environment. However, this effect has been very little investigated. Here, we aimed to explore whether direct gaze perception enhances self-awareness in human adults.

To our knowledge, only one study has investigated a potential self-awareness effect of eye contact

* Corresponding author. Address: LPN EA 2027, Université Paris 8, 2 rue de la Liberté, Saint-Denis 93526 cedex, France. Tel.: +33 (0)1 49 40 68 58.
E-mail address: matias.baltazar.p8@gmail.com (M. Baltazar).

http://dx.doi.org/10.1016/j.cognition.2014.06.009
0010-0277/© 2014 Elsevier B.V. All rights reserved.

(Pönkänen, Peltola, & Hietanen, 2011). The authors reported that direct gaze perception enhances public self-awareness, the feeling of how one is perceived by others (e.g. "Right now, I am concerned about the way I present myself"), as measured by the Situational Self-Awareness Scale (Govern & Marsch, 2001). According to the authors, this effect is likely mediated by self-focused attention. This shift of attention toward the self can be accomplished by placing someone in front of his/her own reflection (Ainley, Tajadura-Jimenez, Fotopoulou, & Tsakiris, 2012; Carver & Scheier, 1978; Scheier & Carver, 1977), a camera directed towards the self (Auzoult, 2013; Davis & Brock, 1975) or by the presence of an observer (Carver & Scheier, 1978). As at least the latter two manipulations involve a "being watched" component (either by a camera or by individuals), the perception of a direct gaze may indeed be another way to turn someone's focus of attention to him/herself.

Importantly, self-focusing manipulations have been proposed to induce self-awareness by enhancing accuracy of judgments regarding cognitive (e.g. attitudes) and somatic aspects (e.g. sensations, arousal, emotions) of the self (Silvia & Gendolla, 2001). Such a proposal has recently gained support from two studies in which confronting participants with their own reflection was demonstrated to sharpen interoceptive awareness (Ainley, Maister, Brokfeld, Farmer, & Tsakiris, 2013; Ainley et al., 2012), i.e. the perception of "the afferent information that arises from anywhere and everywhere within the body" (Cameron, 2001), which has been described as a fundamental aspect of the self (Craig, 2010; Damasio, 2010). It is noteworthy that exploring interoceptive awareness (or bodily self-awareness) has substantial advantages. It offers methods of investigating self-awareness without relying exclusively on self-reports, the reliability of which has been questioned (Silvia & Gendolla, 2001). Indeed, people may be poor judges of their self-knowledge, they may not always be willing to share it with others, and the related reports may be clouded by motivational concerns (Jones, 1990). Reviewing the literature on self-focused attention effects, Silvia and Gendolla (2001) thus recommended comparing self-reports to an objective physiological variable for an adequate test of interoceptive sensitivity. This consists of recording physiological signals of participants who are instructed to monitor and evaluate these signals. If the self-reports fit the physiological data, the participant may be considered to be accurately aware of his/her bodily states.

In parallel, measuring physiological signals allows one to test for arousal as a potential confound for self-awareness effect. Because it can form a strong internal cue arising from the body, arousal could intrinsically draw attention towards oneself as a relevant source of information (Pennebaker & Lightner, 1980). Accordingly, self-awareness-related effects have been claimed to be driven by the extra arousal induced by self-focusing manipulations (Silvia & Gendolla, 2001; Wegner & Giuliano, 1980). As pointed out by Silvia and Gendolla (2001), drawing conclusions about a pure self-awareness enhancement requires ruling out confounding variables such as changes in arousal. This concern is particularly relevant when using eye contact, which has been robustly reported to increase arousal (Helminen, Kaasinen, & Hietanen, 2011; Nichols & Champness, 1971), though this effect may be restricted to "live" conditions only (i.e. when a real person is gazing at the participant [Hietanen, Leppänen, Peltola, Linna-aho, & Ruuhiala, 2008; Senju & Johnson, 2009]).

Most of the studies investigating bodily self-awareness used tasks focusing on the perception of internal signals in isolation from the environment (e.g. counting heartbeats [Schandry, 1981], monitoring blood pressure [Fahrenberg, Franck, Baas, & Jost, 1995]). However, one could argue that tasks requiring participants to monitor interoceptive signals without external stimulation or actual physiological changes to attend to are artificial. Indeed, physiological states indicate "particular kinds of relationships between self and environment" (Hull & Levy, 1979, p. 758). Monitoring bodily state is claimed to be a key mechanism for attributing value to external objects in order to adapt our decisions towards these objects and maximize outcomes (Damasio, 2010; Damasio & Carvalho, 2013). In this respect, confronting participants with objects from the outside world and requesting them to monitor their interoceptive reactions induced by these objects constitutes a more natural way of testing bodily self-awareness.

Here, we advance the hypothesis that eye contact has a self-reflective power. Beyond attracting one's attention to the other's face, eye contact should enhance self-focused attention and thus elicit bodily self-awareness in humans. If so, the monitoring of self-related ongoing processes, such as changes in bodily states, should be more efficient when a person is gazed at. To test this hypothesis, we asked volunteers to rate the intensity of their own physiological reactions induced by the presentation of emotional pictures (Lang, Bradley, & Cuthbert, 2008). Our objective was to investigate the influence of a contextual image preceding each emotional picture on participants' behaviour. This image could be a cross, a face with averted eyes, or a face establishing eye contact. Crucially, we recorded participants' physiological activity during their perception of the emotional pictures, and more particularly the skin conductance response (SCR), which is a good indicator of felt arousal (Bradley, Codispoti, Cuthbert, & Lang, 2001; Lang, Greenwald, Bradley, & Hamm, 1993). We computed the correlations obtained between the SCR magnitude and the ratings provided by the participants, trial by trial, in each context. We expected to find greater consistency between these two variables following the perception of eye contact as compared to other context conditions. We further expected that this effect would not be associated with a greater magnitude of SCRs induced by the eye contact context.

2. Method

2.1. Participants

Thirty-two healthy adults (mean age = 24.16 years, *SD* = 2.97; 19 females) participated in the experiment. All participants had normal or corrected-to-normal vision, were right-handed, French speakers and naive to the aim

of the experiment and had no neurological or psychiatric history. All participants provided written informed consent, in accordance with the institutional guidelines of the local research ethics committee and the Declaration of Helsinki. They were each paid 20 Euros for their participation.

2.2. Material

2.2.1. Emotional stimuli

Forty-eight pictures (24 positive and 24 negative) were selected from the International Affective Picture System (IAPS; Lang et al., 2008) to induce emotional experience in our participants. These pictures were selected according to three main criteria: (i) The stimuli should not contain frontal faces or eye contact. (ii) Each stimulus should be consistently judged either positive or negative (indeed, in an independent pretest more than 75% of 28 participants agreed on the valence category provided by Lang et al., 2008). (iii) The final sample of stimuli should have a robust continuous distribution of arousal values from moderately to highly emotional (according to the values gathered in the pretest and those reported by Lang et al., 2008). During the final experiment, each selected emotional stimulus was seen once.

2.2.2. Context stimuli

Four neutral faces (two females) with direct gaze and frontal head orientation were selected from the Radboud Faces Database (Langner et al., 2010) to generate an Eye Contact context. The same four faces, but with both gaze and face oriented 45° to the left (for half of the participants) or 45° to the right of the screen were used for the Averted Eyes condition. They were presented in grey colours on a black background. During the experiment, each of these stimuli was seen four times. A white fixation cross was presented 16 times during the experiment, as a supplementary context condition.

2.3. Experimental design

The stimuli were presented on a 17-inch screen with a resolution of 1024 × 768 pixels. The participants were seated 70 cm from the screen. During the experiment, the face stimuli covered a visual angle of 11° horizontally and 18° vertically. The fixation cross covered a visual angle of 2° × 2°. The emotional image covered a visual angle of 29° horizontally and 21° vertically. Each trial was initiated by a fixation cross, an averted face or a frontal face establishing eye contact, which appeared during 1.5 s in the centre of the screen. This duration was chosen in order to avoid any reflexive orienting of attention, which is known to occur after exposure to eye contact or averted gaze (Frischen, Bayliss, & Tipper, 2007; Senju & Hasegawa, 2005). Indeed these effects have been reported to vanish when the duration of the eye exposure is long enough (i.e. 1200 ms or more Frischen et al., 2007; Senju & Hasegawa, 2005). Immediately after the context presentation, an emotional picture was displayed for 6 s. Then, a continuous vertical scale ranging from 0 to 100 was presented until the participant provided his/her response. The participants were instructed to focus on the internal changes that the emotional picture caused in them during its presentation and, on this basis, to evaluate on the scale the intensity of their emotional reaction from 0 (not at all intense) to 100 (very intense). For a quarter of the trials, a new screen then appeared with the words "Side", "Front" and "Cross", each word being displayed either on the left, in the centre or on the right of the screen (the position of each word was randomly assigned by the computer program). Here, the participant was instructed to recall which image had appeared before the emotional picture. This constituted a secondary memory task to ensure that participants paid attention to the context image (see Fig. 1). Between trials, the screen remained black for a duration varying from 12 to 17 s with an increment of 1 s in order for electrodermal activity to return to a baseline level. The association between the context image and the emotional stimulus was pseudo-randomly assigned between participants so that each category of emotional stimuli (positive, negative) was seen in equal proportion in each context condition.

2.4. Physiological recordings, data reduction and analyses

2.4.1. Behavioural data

A non-parametric Friedman's ANOVA with Context (Cross/Averted Eyes/Eye Contact) as within-subject factor was carried out on the percentage of correct answers at the secondary memory task. Additionally, Wilcoxon matched pairs tests were used for post hoc comparisons.

2.4.2. Skin conductance response (SCR)

Physiological responses were recorded using the acquisition system ADInstruments© (ML870/Powerlab 8/30). SCR was recorded using two Ag–AgCl electrodes filled with isotonic NaCl unibase electrolyte that were attached to the palmar surface of the middle phalanges of the index and middle fingers of the non-dominant hand. The raw SCR signals were recorded at a sampling rate of 2 kHz, amplified and low-pass filtered online at 10 Hz. Then, the SCR was offline subsampled at 2 Hz. Trials containing artefacts or noisy baseline (i.e. mean of activity during the second preceding the context onset) were manually rejected (less than 10% of the trials). The SCR in response to the emotional picture was defined as the maximum change from the baseline level occurring between 1 and 6 s after the emotional picture onset.

2.4.3. Correlations between physiological responses and ratings

To analyse whether the physiological responses evoked by the emotional pictures predicted the ratings of the participants, we first transformed SCR magnitude and ratings into *Z* scores for each participant and each context. This was necessary to calculate across-subject correlations, computing physiological and behavioural responses of individuals with variations in physiological and emotional reactivity. Then, two types of analysis were conducted.

First, we calculated intra-subject correlations for each participant in each condition and performed Fisher's *r*-to-*z* transformation in order to normalize the values

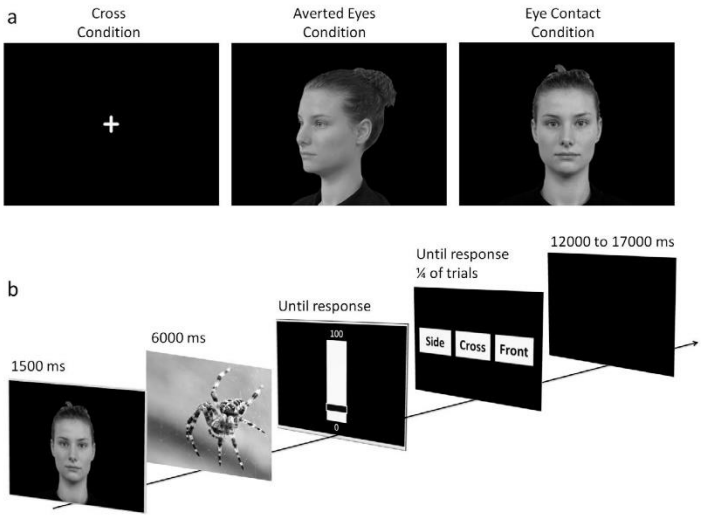


Fig. 1. Experimental design. (a) Context stimuli. From left to right: examples of stimuli used for the cross, averted eyes and eye contact conditions. Face images are taken from the Radboud Faces Database (Langner et al., 2010) and are used with the permission of the copyright holder and publisher. (b) Time course of an experimental trial. The illustrated example of an emotional picture was downloaded from http://www.publicdomainpictures.net/.

(Howell, 2001). At this point, the Fisher's *zs* were screened for extreme values. Four participants had outlier values (Fisher's *zs* differing by at least two standard deviations from the group's mean in one or more conditions) and they were then excluded from all analyses. The Fisher's *zs* of 28 participants were thus submitted to a repeated measure ANOVA with Context (Cross/Averted Gaze/Eye Contact) as the main within-subject factor (see Dan-Glauser & Gross, 2013 for similar method). Taking into account the sphericity assumption, we adjusted the degrees of freedom using the Greenhouse–Geisser correction. Planned comparisons were performed when a main effect was observed.

The individual correlations were low due to a poor signal/noise ratio. To better picture the results and improve the signal/noise ratio, we also computed across-subject correlations. For this purpose, we ranked the trials according to the physiological response they elicited, from the least to the most activating, for each participant and each context condition (Cross, Averted Eyes and Eye Contact). Then we computed the means of SCR magnitude and of ratings obtained at each rank by the sample of participants (Lang et al., 1993). This procedure led to a set of 16 ranked trials per context. Note that after data rejection some participants had fewer than the 16 expected values for SCR per context (but never less than 12 values). In such cases, the following coefficient was computed and applied to recalculate the rank: $\text{New Rank} = \text{Round}\left(\text{Original Rank} * \frac{16}{\text{Number of valid trials}}\right)$. This led, for each subject, to the least arousing trial being assigned to rank 1, and the most arousing trial to rank 16, while keeping the increment regular between all the new ranks. Ultimately, this procedure enabled us to depict the mean behaviour of our group of participants during the task by improving the signal/noise ratio. For each context, we provide the *r* and bilateral *P* values obtained by calculating the Pearson coefficient of correlation between the mean of SCRs and the mean subjective ratings of the group obtained at each rank.

2.4.4. Control analyses: main effects of context on arousal

Because eye contact has been associated with an increase of arousal (Helminen et al., 2011; Nichols & Champness, 1971), we conducted further analyses to address whether the Eye Contact context induced specific physiological or emotional responses during the task, which might partly have accounted for our results (Wegner & Giuliano, 1980). For this purpose, repeated-measures ANOVAs with Context (Cross/Averted Eyes/Eye Contact) as within-subject factor were carried out separately on raw SCRs and ratings. Taking into account the sphericity assumption, we adjusted the degrees of freedom using the Greenhouse–Geisser correction. Planned comparisons were performed when a main effect was observed.

3. Results

3.1. Behavioural data

The analysis on the percentage of correct answers at the secondary memory task revealed a significant effect of Context (Friedman's ANOVA $\chi^2_2 = 15.97$, $P < .001$). The Cross context led to poorer performance (mean percentage of correct responses = 72.3%, $SD = 26.6$), when compared to Averted Eyes ($M = 96.4\%$, $SD = 8.9$; $Z_{19} = 3.30$, $P < .001$) and Eye Contact ($M = 92.9\%$, $SD = 13.4$; $Z_{22} = 2.81$, $P = .005$).

However, the percentage of correct answers did not vary between Averted Eyes and Eye Contact ($Z_7 = 1.18$, $P = .24$).

3.2. Intra-subject correlations

The ANOVA revealed a main effect of Context on the individual correlations ($F_{2,54} = 4.73$, $P = .013$; $\eta^2 = .15$; see Fig. 2a). Eye Contact context led to greater trial-by-trial correlations between SCRs and ratings of emotion ($M = .187$, $SD = 0.239$) than Cross ($M = 0.034$, $SD = 0.278$; $F_{1,27} = 5.23$, $P = .030$) and Averted Eyes ($M = 0.003$, $SD = 0.231$; $F_{1,27} = 9.01$, $P = .006$). The Cross and the Averted Eyes conditions were not different from one another ($F_{1,27} = 0.24$, $P = .63$).

3.3. Across-subjects correlations

The rank-by-rank correlation between mean ratings and mean physiological activity was significant following the Eye Contact context only ($r_{14} = .68$, $P = .004$). The correlation failed to reach significance following the perception of Averted Eyes ($r_{14} = .06$, $P = .83$) and Cross contexts ($r_{14} = .29$, $P = .27$). This result strengthened the view that, as a whole, the participants were better able to evaluate their bodily state following the Eye Contact context (see Fig. 2b).

3.4. Main effects of context on arousal and ratings

We analysed the effect of context on the physiological activity in response to the emotional pictures and on ratings. As expected, the context did not modulate SCR activity ($F_{2,54} = 1.73$, $P_{cor} = .20$, $\varepsilon = .77$). Thus, Eye Contact did not elicit greater arousal during our task. The analysis on the ratings revealed no impact of the different contexts ($F_{2,54} = 0.48$, $P = .62$). To sum up, these control analyses ruled out the possibility that the Eye Contact context alone induced specific arousal or emotional modulations, confirming that it only sharpens interoception in our task (see Table 1).

4. Discussion

Our results show that when participants were exposed to eye contact, they rated their emotional reaction more accurately with respect to their interoceptive signals than when they were exposed to averted eyes or merely a fixation cross. We further demonstrated that this effect was not related to an enhancement of arousal. Our results support the view that human adults' bodily self-awareness becomes more acute when they are subjected to another's gaze.

What mechanism underlies the demonstrated effect? First of all, the Eye Contact condition was not associated

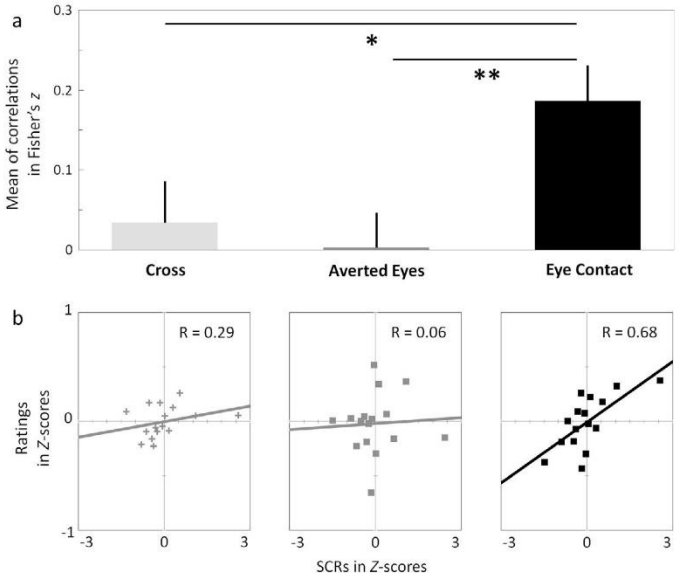


Fig. 2. Experiment 1: correlations between mean physiological responses and ratings. (a) Intra-subject correlations. Mean of individual correlations between SCR magnitude (in *Z*-scores) and ratings (in *Z*-scores) with standard error bars, for each context condition. Correlations are expressed as Fisher's *z* (*y*-axis). Significant differences between conditions are indicated with asterisks (*: $p < 05$; **: $p < .01$). (b) Across-subjects correlations. For each participant and each context, the emotional pictures were ranked from the least to the most physiologically activating. On the graphs, each point represents the means of SCR activity (on the *x*-axis) and of ratings (on the *y*-axis) obtained at one particular rank by the group of subjects. The correlations between the two variables are represented separately for each context: cross on the left, Averted Eyes on the middle panel, Eye Contact on the right. Tendency curves and *r* values of the correlation are depicted on each graph.

Table 1
Effects of context on behavioural responses and physiological activity. All values are expressed as mean ± standard error. Skin conductance responses (SCRs) are expressed in μS.

	Cross	Averted eyes	Eye contact
Ratings of emotion	43.1 ± 13.3	43.9 ± 14.8	42.5 ± 13.3
Skin conductance (μS)	0.192 ± 0.348	0.172 ± 0.308	0.111 ± 0.304

with higher ratings or SCR magnitude than other contexts. The self-awareness effect of eye contact reported here was thus not mediated by an increase of arousal as previous authors have suggested (Silvia & Gendolla, 2001; Wegner & Giuliano, 1980). This converges with the recent proposal that eye contact effects are indeed highly selective and cannot be explained by a general increase in arousal level (Senju & Johnson, 2009).

A second explanation could be that direct gaze perception induced a so-called "social facilitating" effect in the participants (Zajonc, 1965). Recent examples in the literature do indeed show improvements of performance in various tasks when participants are being observed or merely think they are being observed by someone. For instance, verbal information is more easily recalled when encoded with a greater proportion of eye contact (Fullwood & Doherty-Sneddon, 2006), participants are slower but better on a visual search task when they think they are being watched (Miyazaki, 2013), and people may even inhibit the robust Stroop interference effect when an observer is frequently looking at them (Huguet, Galvaing, Monteil, & Dumas, 1999).

However, the effect of social facilitation has mainly been ascribed to an increase of arousal, leading to a facilitation of the dominant response selection (Zajonc, 1965). We have demonstrated that this cannot be the case in our task. Moreover, even if it relied on a different mechanism (e.g. Baron, Moore, & Sanders, 1978), social facilitation would predict a general enhancement of performance in the eye contact context. The results at the secondary memory task allows us to reject such a hypothesis. In that secondary task, eye contact did not lead to better performance than the averted eyes context. Others studies in the literature, using different tasks, also failed to report better performance under direct gaze as compared to other gaze direction contexts (e.g. detection of a target letter or a spelling mistake in words [Conty, Russo, et al., 2010]; gender discrimination of faces [Vuilleumier, George, Lister, Armony, & Driver, 2005]), leaving aside the mere effect of "social facilitation".

In conclusion, self-focused attention induced by eye contact per se appears to be the most parsimonious explanation of our results. By shifting attention toward the self, eye contact seems to increase self-awareness just as placing someone in front of his/her own reflection does (Ainley et al., 2012; Carver & Scheier, 1978; Scheier & Carver, 1977). The self-focused attention hypothesis further entails that the effect reported here is likely not restricted to interoceptive awareness. Ainley et al. (2012) indeed suggested that the enhancement of bodily self-awareness by self-focused attention occurs on the basis of a top-down gating of attention that results in an increased sensitivity to all aspects of self-processing. Eye contact may thus enhance several forms of self-awareness. This proposal is supported by the finding that eye contact enhances public self-awareness as measured with self-report (Pönkänen et al., 2011). Still, such a proposal requires further investigation, as the self-awareness effect of eye contact may be a core element of normal human cognition (Reddy, 2003).

The present work may offer new insight regarding the mechanisms involved in eye contact effects. Indeed, several authors have related eye contact effects to an activation of the brain arousal system (e.g. Hood, Macrae, Cole-Davies, & Dias, 2003). Alternatively, one may argue that the self-reflective power of eye contact accounts for a majority of eye contact effects. For instance, self-awareness has been claimed to bias the encoding process toward the aspects of the environment potentially relevant for the self (Hull, Van Treuren, Ashford, Propsom, & Andrus, 1988). In this respect, the self-reflective power of eye contact predicts better memory for faces and discourses encoded with a direct gaze (Fullwood & Doherty-Sneddon, 2006; Mason et al., 2004). By modulating our ability to place the self in a social context, the self-reflective power of eye contact may also predict our tendency to adopt affiliate behaviour when perceiving eye contact (Bateson et al., 2006; Ernest-Jones et al., 2011). In line with such a proposal, effects on pro-social behaviour have been induced by increasing self-attention through video self-image exposure and also through the completion of a biographical questionnaire (Duval, Duval, & Neely, 1979).

Interoceptive awareness has generally been considered a robust trait variable because experimental attempts to manipulate it have often been ineffective (Fairclough & Goodwin, 2007; Khalsa et al., 2008; Stevens et al., 2011). Only a few manipulations have been found to successfully sharpen interoceptive awareness (e.g. viewing oneself in a mirror or in a photograph, Ainley et al., 2012; Ainley et al., 2013). Here, we have shown that direct gaze offers this possibility. The present work may thus have therapeutic implications. It has been emphasized that the use of eye contact during the therapeutic process increased the appraisal of the therapist's interpersonal skills and effectiveness by observers (Sherer & Rogers, 1980). Our results further suggest that the use of eye contact might stimulate interoceptive awareness in people whose condition is associated with interoceptive hyposensitivity, e.g. anorexia nervosa (Pollatos et al., 2008), major depression disorder (Furman, Waugh, Bhattacharjee, Thompson, & Gotlib, 2013) and alexithymia (Herbert, Herbert, & Pollatos, 2011), though this remains to be specifically investigated. If we wager on a more general effect on self-awareness, the use of eye contact could even benefit people suffering from pathologies known to be associated with more general self-awareness alterations, such as Alzheimer's disease (Gil et al., 2001) and schizophrenia (Hur, Kwon, Lee, & Park, 2013).

5. Conclusions

We have provided the first empirical evidence that human bodily self-awareness may become more acute when one is subjected to another's gaze. We have further

demonstrated that this effect is not mediated by an increase of arousal elicited by eye contact, which could have been associated with more internal salience in this condition. We thus propose that eye contact triggers self-focused attention, a mechanism the activation of which could lead to an enhancement not only of bodily self-awareness but of other aspects of self-awareness as well.

Author contributions

M.B. designed the experiments, collected, analysed, and interpreted the data, and wrote the manuscript. L.C. managed the research and contributed to the experimental design, data analyses and interpretation, and the writing of the manuscript. E.M. and N.H. contributed to data collection and analysis. J.L.P. and V.B. contributed to the experimental design, data interpretation, and the writing of the manuscript.

Acknowledgements

This research was made possible by an advanced grant, "Dividnorm" project # 269616, from the European Research Council. We thank Julie Grèzes and Valentin Wyart for their advice.

References

Ainley, V., Maister, L., Brokfeld, J., Farmer, H., & Tsakiris, M. (2013). More of myself: Manipulating interoceptive awareness by heightened attention to bodily and narrative aspects of the self. *Consciousness and Cognition, 22*(4), 1231–1238. http://dx.doi.org/10.1016/j.concog.2013.08.004.

Ainley, V., Tajadura-Jimenez, A., Fotopoulou, A., & Tsakiris, M. (2012). Looking into myself: The effect of self-focused attention on interoceptive sensitivity. *Psychophysiology, 49*(11), 1504–1508. http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8986.2012.01468.x.

Argyle, M. (1975). *Bodily communication*. Oxford England: International Universities Press.

Auzoult, L. (2013). A French version of the situational self-awareness scale. *Revue Européenne de Psychologie Appliquée/European Review of Applied Psychology, 63*(1), 41–47.

Baron, R. S., Moore, D., & Sanders, G. S. (1978). Distraction as a source of drive in social facilitation research. *Journal of Personality and Social Psychology, 36*(8), 816–824.

Bateson, M., Nettle, D., & Roberts, G. (2006). Cues of being watched enhance cooperation in a real-world setting. *Biology Letters, 2*(3), 412–414.

Bradley, M. M., Codispoti, M., Cuthbert, B. N., & Lang, P. J. (2001). Emotion and motivation I: Defensive and appetitive reactions in picture processing. *Emotion, 1*(3), 276–298. http://dx.doi.org/10.1037//1528-3542.1.3.276.

Cameron, O. G. (2001). Interoception: The inside story—A model for psychosomatic processes. *Psychosomatic Medicine, 63*(5), 697–710.

Carver, C. S., & Scheier, M. F. (1978). Self-focusing effects of dispositional self-consciousness, mirror presence, and audience presence. *Journal of Personality and Social Psychology, 36*(3), 324–332.

Conty, L., Gimmig, D., Belletier, C., George, N., & Huguet, P. (2010a). The cost of being watched: Stroop interference increases under concomitant eye contact. *Cognition, 115*(1), 133–139. http://dx.doi.org/10.1016/j.cognition.2009.12.005.

Conty, L., Russo, M., Loehr, V., Hugueville, L., Barbu, S., Huguet, P., et al. (2010b). The mere perception of eye contact increases arousal during a word-spelling task. *Social Neuroscience, 5*(2), 171–186.

Craig, A. D. B. (2010). The sentient self. *Brain Structure and Function, 214*(5–6), 563–577. http://dx.doi.org/10.1007/s00429-010-0248-y.

Damasio, A. (2010). *Self comes to mind: Constructing the conscious brain*. New York, NY US: Pantheon/Random House.

Damasio, A., & Carvalho, G. B. (2013). The nature of feelings: Evolutionary and neurobiological origins. *Nature Reviews. Neuroscience, 14*(2), 143–152. http://dx.doi.org/10.1038/nrn3403.

Dan-Glauser, E. S., & Gross, J. J. (2013). Emotion regulation and emotion coherence: Evidence for strategy-specific effects. *Emotion, 13*(5), 832–842. http://dx.doi.org/10.1037/a0032672.

Davis, D., & Brock, T. C. (1975). Use of first person pronouns as a function of increased objective self-awareness and performance feedback. *Journal of Experimental Social Psychology, 11*(4), 381–388. http://dx.doi.org/10.1016/0022-1031(75)90017-7.

Duval, S., Duval, V. H., & Neely, R. (1979). Self-focus, felt responsibility, and helping behavior. *Journal of Personality and Social Psychology, 37*(10), 1769–1778. http://dx.doi.org/10.1037/0022-3514.37.10.1769.

Ernest-Jones, M., Nettle, D., & Bateson, M. (2011). Effects of eye images on everyday cooperative behavior: A field experiment. *Evolution and Human Behavior, 32*(3), 172–178. http://dx.doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2010.10.006.

Fahrenberg, J., Franck, M., Baas, U., & Jost, E. (1995). Awareness of blood pressure: Interoception or contextual judgement? *Journal of Psychosomatic Research, 39*(1), 11–18. http://dx.doi.org/10.1016/0022-3999(94)00070-L.

Fairclough, S. H., & Goodwin, L. (2007). The effect of psychological stress and relaxation on interoceptive accuracy: Implications for symptom perception. *Journal of Psychosomatic Research, 62*(3), 289–295. http://dx.doi.org/10.1016/j.jpsychores.2006.10.017.

Farroni, T., Menon, E., & Johnson, M. H. (2006). Factors influencing newborns' preference for faces with eye contact. *Journal of Experimental Child Psychology, 95*(4), 298–308. http://dx.doi.org/10.1016/j.jecp.2006.08.001.

Frischen, A., Bayliss, A. P., & Tipper, S. P. (2007). Gaze cueing of attention: Visual attention, social cognition, and individual differences. *Psychological Bulletin, 133*(4), 694–724. http://dx.doi.org/10.1037/0033-2909.133.4.694.

Fullwood, C., & Doherty-Sneddon, G. (2006). Effect of gazing at the camera during a video link on recall. *Applied Ergonomics, 37*(2), 167–175. http://dx.doi.org/10.1016/j.apergo.2005.05.003.

Furman, D. J., Waugh, C. E., Bhattacharjee, K., Thompson, R. J., & Gotlib, I. H. (2013). Interoceptive awareness, positive affect, and decision making in major depressive disorder. *Journal of Affective Disorders, 151*(2), 780–785. http://dx.doi.org/10.1016/j.jad.2013.06.044.

Gil, R., Arroyo-Anllo, E. M., Ingrand, P., Gil, M., Neau, J. P., Ornon, C., et al. (2001). Self-consciousness and Alzheimer's disease. *Acta Neurologica Scandinavica, 104*(5), 296–300. http://dx.doi.org/10.1034/j.1600-0404.2001.00280.x.

Govern, J. M., & Marsch, L. A. (2001). Development and validation of the situational self-awareness scale. *Consciousness and Cognition, 10*(3), 366–378. http://dx.doi.org/10.1006/ccog.2001.0506.

Helminen, T. M., Kaasinen, S. M., & Hietanen, J. K. (2011). Eye contact and arousal: The effects of stimulus duration. *Biological Psychology, 88*(1), 124–130. http://dx.doi.org/10.1016/j.biopsycho.2011.07.002.

Herbert, B. M., Herbert, C., & Pollatos, O. (2011). On the relationship between interoceptive awareness and alexithymia: Is interoceptive awareness related to emotional awareness?: Interoceptive awareness and alexithymia. *Journal of Personality, 79*(5), 1149–1175. http://dx.doi.org/10.1111/j.1467-6494.2011.00717.x.

Hietanen, J. K., Leppänen, J. M., Peltola, M. J., Linna-aho, K., & Ruuhiala, H. J. (2008). Seeing direct and averted gaze activates the approach – Avoidance motivational brain systems. *Neuropsychologia, 46*(9), 2423–2430. http://dx.doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.02.029.

Hood, B. M., Macrae, C. N., Cole-Davies, V., & Dias, M. (2003). Eye remember you: The effects of gaze direction on face recognition in children and adults. *Developmental Science, 6*(1), 67–71.

Howell, D. C. (2001). *Statistical methods for psychology* (5th ed.). Pacific Grove, CA: Wadsworth Publishing.

Huguet, P., Galvaing, M. P., Monteil, J. M., & Dumas, F. (1999). Social presence effects in the Stroop task: Further evidence for an attentional view of social facilitation. *Journal of Personality and Social Psychology, 77*(5), 1011–1025. http://dx.doi.org/10.1037/0022-3514.77.5.1011.

Hull, J. G., & Levy, A. S. (1979). The organizational functions of the self: An alternative to the Duval and Wicklund Model of self-awareness. *Journal of Personality and Social Psychology, 37*(5), 756–768. http://dx.doi.org/10.1037/0022-3514.37.5.756.

Hull, J. G., Van Treuren, R. R., Ashford, S. J., Propsom, P., & Andrus, B. W. (1988). Self-consciousness and the processing of self-relevant information. *Journal of Personality and Social Psychology, 54*(3), 452–465. http://dx.doi.org/10.1037/0022-3514.54.3.452.

Hur, J.-W., Kwon, J. S., Lee, T. Y., & Park, S. (2013). The crisis of minimal self-awareness in schizophrenia: A meta-analytic review. *Schizophrenia Research*. http://dx.doi.org/10.1016/j.schres.2013.08.042.

Jones, E. E. (1990). *Interpersonal perception*. New York: W.H. Freeman.
Khalsa, S. S., Rudrauf, D., Damasio, A. R., Davidson, R. J., Lutz, A., & Tranel, D. (2008). Interoceptive awareness in experienced meditators. *Psychophysiology, 45*(4), 671–677. http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8986.2008.00666.x.
Kuzmanovic, B., Georgescu, A. L., Eickhoff, S. B., Shah, N. J., Bente, G., Fink, G. R., et al. (2009). Duration matters: Dissociating neural correlates of detection and evaluation of social gaze. *NeuroImage, 46*(4), 1154–1163. http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.03.037.
Lang, P. J., Bradley, M. M., & Cuthbert, B. N. (2008). *International affective picture system (IAPS): Affective ratings of pictures and instruction manual. Technical Report A-8*. University of Florida, Gainesville, FL.
Lang, P. J., Greenwald, M. K., Bradley, M. M., & Hamm, A. O. (1993). Looking at pictures: Affective, facial, visceral, and behavioral reactions. *Psychophysiology, 30*(3), 261–273. http://dx.doi.org/10.1111/1469-8986.ep11656928.
Langner, O., Dotsch, R., Bijlstra, G., Wigboldus, D. H. J., Hawk, S. T., & van Knippenberg, A. (2010). Presentation and validation of the Radboud faces database. *Cognition and Emotion, 24*(8), 1377–1388. http://dx.doi.org/10.1080/02699930903485076.
Mason, M., Hood, B., & Macrae, C. N. (2004). Look into my eyes: Gaze direction and person memory. *Memory, 12*(5), 637–643. http://dx.doi.org/10.1080/09658210344000152.
Miyazaki, Y. (2013). Increasing visual search accuracy by being watched. *PLoS ONE, 8*(1), e53500. http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0053500.
Nichols, K. A., & Champness, B. G. (1971). Eye gaze and the GSR. *Journal of Experimental Social Psychology, 7*(6), 623–626. http://dx.doi.org/10.1016/0022-1031(71)90024-2.
Pennebaker, J. W., & Lightner, J. M. (1980). Competition of internal and external information in an exercise setting. *Journal of Personality and Social Psychology, 39*(1), 165–174. http://dx.doi.org/10.1037/0022-3514.39.1.165.
Pollatos, O., Kurz, A.-L., Albrecht, J., Schreder, T., Kleemann, A. M., Schöpf, V., et al. (2008). Reduced perception of bodily signals in anorexia nervosa. *Eating Behaviors, 9*(4), 381–388. http://dx.doi.org/10.1016/j.eatbeh.2008.02.001.
Pönkänen, L. M., Peltola, M. J., & Hietanen, J. K. (2011). The observer observed: Frontal EEG asymmetry and autonomic responses differentiate between another person's direct and averted gaze when the face is seen live. *International Journal of Psychophysiology, 82*(2), 180–187. http://dx.doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2011.08.006.
Reddy, V. (2003). On being the object of attention: Implications for self–other consciousness. *Trends in Cognitive Sciences, 7*(9), 397–402. http://dx.doi.org/10.1016/S1364-6613(03)00191-8.
Schandry, R. (1981). Heart beat perception and emotional experience. *Psychophysiology, 18*(4), 483–488. http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8986.1981.tb02486.x.
Scheier, M. F., & Carver, C. S. (1977). Self-focused attention and the experience of emotion: Attraction, repulsion, elation, and depression. *Journal of Personality and Social Psychology, 35*(9), 625–636.
Senju, A., & Hasegawa, T. (2005). Direct gaze captures visuospatial attention. *Visual Cognition, 12*(1), 127–144. http://dx.doi.org/10.1080/13506280444000157.
Senju, A., & Johnson, M. H. (2009). The eye contact effect: Mechanisms and development. *Trends in Cognitive Sciences, 13*(3), 127–134. http://dx.doi.org/10.1016/j.tics.2008.11.009.
Sherer, M., & Rogers, R. W. (1980). Effects of Therapist's nonverbal communication on rated skill and effectiveness. *Journal of Clinical Psychology, 36*(3), 696–700.
Silvia, P. J., & Gendolla, G. H. E. (2001). On introspection and self-perception: Does self-focused attention enable accurate self-knowledge? *Review of General Psychology, 5*(3), 241–269. http://dx.doi.org/10.1037/1089-2680.5.3.241.
Stevens, S., Gerlach, A. L., Cludius, B., Silkens, A., Craske, M. G., & Hermann, C. (2011). Heartbeat perception in social anxiety before and during speech anticipation. *Behaviour Research and Therapy, 49*(2), 138–143. http://dx.doi.org/10.1016/j.brat.2010.11.009.
Vuilleumier, P., George, N., Lister, V., Armony, J., & Driver, J. (2005). Effects of perceived mutual gaze and gender on face processing and recognition memory. *Visual Cognition, 12*(1), 85–101. http://dx.doi.org/10.1080/13506280444000120.
Wegner, D. M., & Giuliano, T. (1980). Arousal-induced attention to self. *Journal of Personality and Social Psychology, 38*(5), 719–726. http://dx.doi.org/10.1037/0022-3514.38.5.719.
Zajonc, R. B. (1965). Social facilitation. *Science, 149*(3681), 269–274.

Annexe 2 – Processus neuronaux à l'origine des rythmes du cerveau

Les interactions neuronales locales – excitatrices ou inhibitrices – produiraient des oscillations rapides dans la bande de fréquence gamma[38]. Ces oscillations neuronales rapides locales seraient liées, au sein de chaque cycle oscillatoire, aux neurones excitateurs qui active les interneurones GABAergiques[39] qui en retour vont de manière synchrone supprimer les excitations locales. Il a ainsi été montré que l'activation d'interneurones GABAergiques – qui ont été la cible de manipulation optogénétique – dans le cortex somatosensoriel de souris, avec de la lumière pulsée, induit des oscillations gamma (Cardin et al., 2009). L'activité des interneurones GABAergiques serait nécessaire et suffisante pour produire des oscillations gamma (pour revue, Jia & Kohn, 2011; Whittington, Traub, & Jefferys, 1995). Ces interactions oscillatoires gamma façonneraient l'encodage neuronal de nos représentations cognitives, motrices et sensorielles dans de petites régions du cerveau (par exemple les caractéristiques sensorielles des stimuli dans les aires somatosensorielles, ou des plans moteurs dans les régions motrices). On observe ainsi une augmentation de la puissance des oscillations gamma avec le contraste de stimuli visuels (Henrie & Shapley, 2005), et dans une large gamme de processus cognitifs incluant le groupage perceptif (Tallon-Baudry & Bertrand, 1999), l'attention orientée sur des stimuli visuels (P Fries, Reynolds, Rorie, & Desimone, 2001) et la mémoire de travail (Pesaran, Pezaris, Sahani, Mitra, & Andersen, 2002).

Le lien entre ces représentations locales, se feraient par l'intégration de ces informations via des interactions longues distances dans des fréquences plus lentes (beta, alpha, thêta), qui pourraient même atteindre des régions sous-corticales (Buzsáki, Logothetis, & Singer, 2013; Donner & Siegel, 2011). Les mécanismes de génération des fréquences lentes sont moins bien compris (pour une revue voir Siegel et al., 2012). A l'heure actuelle, les oscillations dans les bandes de fréquences beta lors de processus de prise de décision sont par exemple interprétées comme des phénomènes de réverbération à large échelle qui médient les activités locales persistantes durant l'accumulation d'évidences sensorielles (Donner & Siegel, 2011), et qui

[38] Le signal en EEG, LFP et en MEG est classiquement décomposé en 5 bandes de fréquences : gamma (~ 30-100 Hz), beta (~ 12-30 Hz), alpha (~ 8-12 Hz), theta (~ 4-8 Hz) et delta (~ 2-4 Hz).

[39] Le GABA (acide γ-aminobutyrique) est un neurotransmetteur inhibiteur.

aurait pour origine les couches corticales profondes (high Beta) ou l'interaction entre couches corticales profondes et superficielles (low Beta).

Les rythmes alpha seraient quant à eux liés à des processus neuronaux différents selon les régions cérébrales, qui prendraient par exemple origine dans des couches corticales superficielles dans les régions sensorielles haut niveau (Siegel et al., 2012), ou dans des couches profondes pour les régions sensorielles bas-niveau en interaction avec les rythme alpha provenant du thalamus (Bollimunta, Mo, Schroeder, & Ding, 2011).

Les oscillations dans les bandes de fréquences thêta pourraient quant à elles être liées aux computations neuronales dans l'hippocampe – et notamment à l'encodage d'informations de navigation dans des espaces physiques ou mnésiques (Buzsáki, 2005). Ces rythmes plus lents remettraient à zéro ou biaiseraient les computations locales dans de multiples régions corticales par des synchronies de phase ou des couplages d'amplitude cross-fréquentiels. Ainsi par exemple les oscillations thêta hippocampo-entorhinales moduleraient les patterns des oscillations gamma néocorticales qui émergent au niveau local (Sirota et al., 2008). Les oscillations alpha observées dans les régions sensorielles bas niveaux pourraient quant à elles – par des projections neuronales descendantes dans les couches profondes de ces régions – moduler les fréquences oscillatoires gamma observées dans ces régions – liées à des processus ascendants dans les couches neuronales superficielles (Siegel et al., 2012). Ces exemples illustrent ainsi comment les oscillations lentes pourraient exercer des modulations descendantes sur des processus cognitifs locaux – ou processus ascendant – en jeux[40]. Il est toutefois à noter que les cinq bandes de fréquences classiquement utilisées par les neuroscientifiques pour décomposer le signal cérébral ne capturent pas la réelle dynamique fréquentielle des oscillations sous-tendant des processus cognitifs particuliers. Les effets liées à un processus peuvent s'étendre à une multitude de ces bandes (par exemple les célèbres phénomènes de suppression perceptive s'étendent des bandes de fréquences beta à thêta), et différents processus peuvent avoir lieu dans différentes sous-bandes de ces catégories classiques (par exemple l'attention accordée à une cible et sa détéction impliquent des sous-bandes gamma différentes; Donner & Siegel, 2011).

[40] Il est à noter que la théorie computationnelle du cerveau prédictif abordée dans le second chapitre postule que les erreurs de prédictions seraient encodées dans les couches corticales superficielles et les prédictions dans les couches corticales profondes avec des interactions entre ces signaux à différents niveaux de la hiérarchie (Seth & Friston, 2016). On voit ainsi que cette théorie est accord avec les substrats neuronaux qui ont été proposés pour expliquer la génération des oscillations lentes et des oscillations rapides gamma.

Table des illustrations

Figure 1. Différentes théories de l'incarnation…….15

Figure 2. Exemples de pensées sur les deux dimensions du soi : le "Je" et le "Moi"……..18

Figure 3. Deux modèles du soi narratif…….……19

Figure 4. Un sens de l'identité situé…….…….23

Figure 5. Deux modèles de la construction d'un sens du soi chez l'enfant…….……..26

Figure 6. Chevauchement des régions du DMN (*Default Mode Network,* ou *Réseau du Mode par Default*) et des régions activées par les paradigmes de cognition sociale…….……..28

Figure 7. Trois dimensions de l'intéroception distinctes……..32

Figure 8. Exemple d'installations expérimentales utilisées pour créer l'illusion de main artificielle (A) et l'illusion de hors-corps (B)…….……39

Figure 9. Comparaison de la taille de la sclérotique de différentes espèces de primates ……45

Figure 10. Le modèle du "fast-track modulator"……..48

Figure 11. Amélioration de la précision intéroceptive par le regard direct……..……52

Figure 12. Le modèle de traitement du regard direct proposé par Conty, George et Hietanen (2016) ……...55

Figure 13. Modulation de l'effet d'adaptation à la direction du regard par la croyance d'être observé …….58

Figure 14. Les deux voies du toucher : socio-affective et discriminative……66

Figure 15. Les réseaux de repos…….……..70

Figure 16. Nœuds clés et sous-systèmes au sein du DMN……..…….74

Figure 17. Illustration des voies neuronales de la cognition orientée vers l'intérieur et de la cognition orientée vers l'extérieur…….……78

Figure 18. Fonctions supposées de l'insula……..…….81

Figure 19. Profils de co-activation des sous-divisions de l'insula……..…..…..82

Figure 20. Le réseau de la saillance : un rôle de coordination entre le réseau du mode par défaut et le réseau exécutif central……...84

Figure 21. Interactions de réseaux mettant en forme les profils spectraux de fonctions cognitives…….…….....……86

Figure 22. Décours temporel d'un essai……94

Figure 23. Décours temporel d'une session expérimentale……..…123

Résumé :

Les êtres humains sont une espèce dite « consciente ». Nous sommes capables de percevoir et identifier nos pensées, émotions, et actions présentes, ainsi que de porter un regard réflexif sur nos expériences passées. Les situations de contact interpersonnel avec d'autres membres de notre espèce (ou contact social) participeraient à la construction d'un sens basique du soi durant l'enfance, et de nos représentations de soi tout au long de la vie. Bien que l'on retrouve cette hypothèse de manière répandue dans la littérature, l'effet du contact social sur la conscience de soi n'a été que très peu investigué expérimentalement. Cette thèse teste cet effet potentiel chez l'adulte. Deux études combinant mesures électrophysiologiques et réponses comportementales montrent une augmentation d'une forme minimale de conscience de soi – i.e. la conscience des informations afférentes provenant du corps, suite à un contact social. Cet effet est reproduit dans 3 modalités sensorielles (contact social visuel, auditif et tactile). Une troisième étude en magnétoencéphalographie teste l'effet d'un contexte de contact interpersonnel, multisensoriel, accru (versus réduit), entre un expérimentateur et des participants, sur la connectivité fonctionnelle des réseaux cérébraux dits de repos, et sur le contenu des pensées des participants. Nos résultats mettent en évidence une augmentation des processus cérébraux et cognitifs orientés sur le soi sous une forme hautement intégrée, associée à une diminution des processus sensoriels orientés sur l'environnement extérieur, à la suite de la situation de contact social accru. Dans l'ensemble, nos résultats suggèrent que le contact social améliore plusieurs facettes de la représentation de soi, aussi bien des aspects corporels basiques d'un soi minimal, que des aspects plus haut-niveau et intégrés d'un soi narratif. Cette propriété réflexive du contact social dépendrait de processus cognitifs descendants liés à la signification du contact social (i.e. le fait d'être l'objet de l'attention d'autrui). Nos interactions sociales tout au long de la vie pourraient ainsi induire un contexte cérébral et cognitif centré sur un soi multifacette qui favoriserait la conscience de soi, et la construction d'un sens de l'identité incarné et situé.

Mots clés : Conscience de soi, Soi, Contact interpersonnel, Interaction sociale, Conscience Corporelle, Intéroception, Magnétoencéphalographie, Réseaux de repos, Réseau du mode par défaut.

Self-awareness and Social contact

Abstract:

Human beings are a species equipped with self-consciousness. We are able to perceive and identify our thoughts, emotions, and actions, as well as to reflect on our past experiences. Situations of interpersonal contact with other members of our species could contribute to the construction of a basic sense of self during childhood and to self-representations through lifespan. Although this hypothesis is widespread in the literature, the effect of social contact on self-awareness has been rarely been investigated experimentally. The aim of this PhD thesis is to investigate such an effect in human adults. In two studies combining electrophysiological measurements and behavioural responses, we show an enhancement of a minimal form of self-awareness – i.e. the awareness of the afferent information arising from the body, following social contact. This is reproduced across three sensory modalities (social contact via visual, auditory and tactile stimulations). In a third study, we use magnetoencephalography to test the effect of an increased (versus reduced) multisensory, interpersonal contact context between an experimenter and participants, on the functional connectivity of resting-state networks and on the participants' thought contents. Our results revealed an enhancement of self-oriented cognitive and brain processes in a highly integrated form, associated to a decrease in externally oriented sensory processes, as a result of the social context of increased interpersonal contact. Together, our results suggest that social contact enhances multiple facets of self-representation, including basic bodily aspects of a minimal self, as well as higher level and integrated aspects of a narrative self. The reflective property of social contact may depend on top-down cognitive processes related to the meaning of social contact (viz. 'to be the object of somebody else's attention). Our social interactions throughout lifespan may thus induce a cerebral and cognitive context centred on a multifaceted self, which would foster self-awareness and the construction of an embodied and embedded sense of identity.

Keywords: Self-awareness, Self, Social contact, Social interaction, Bodily awareness, Interoception, Magnetoencephalography, Resting state networks, Default Mode Network.