



HAL
open science

**Aux limites de la kinesthésie : intégration
multisensorielle de signaux visuels, proprioceptifs et
sonores**

Marion Giroux

► **To cite this version:**

Marion Giroux. Aux limites de la kinesthésie : intégration multisensorielle de signaux visuels, proprioceptifs et sonores. Psychologie. Université Savoie Mont Blanc, 2021. Français. NNT : 2021CHAMA030 . tel-03587218

HAL Id: tel-03587218

<https://theses.hal.science/tel-03587218v1>

Submitted on 24 Feb 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ SAVOIE MONT BLANC

Spécialité : **Sciences cognitives, psychologie et neurocognition**

Arrêté ministériel : 25 Mai 2016

Présentée par

Marion GIROUX

Thèse dirigée par **Michel GUERRAZ**, codirigée par **Christian GRAFF** et co-encadrée par **Julien BARRA**

préparée au sein du **Laboratoire de Psychologie et NeuroCognition** (LPNC, UMR CNRS 5105) dans l'**École Doctorale Ingénierie pour la Santé, la Cognition et l'Environnement** (EDISCE).

Aux limites de la kinesthésie : Intégration multisensorielle de signaux visuels, proprioceptifs et sonores

Thèse soutenue publiquement le **18 octobre 2021**,
devant le jury composé de :

Pr. François OSIURAK

Professeur à l'Université Lyon 2 (Rapporteur)

Dr. Isabelle VIAUD-DELMON

Directrice de recherche au CNRS (Rapporteuse)

MD. Anne-Emmanuelle PRIOT

Médecin en chef, IRBA (Rapporteuse)

Dr. Anne KAVOUNOUDIAS

Maîtresse de conférences à l'Université Aix-Marseille (Examinatrice)

Pr. Marion LUYAT

Professeure à l'Université de Lille (Présidente du jury)

Pr. Michel GUERRAZ

Professeur à l'Université Savoie Mont-Blanc (Directeur)

Dr. Christian GRAFF

Maître de conférences à l'Université Grenoble Alpes (Codirecteur,
membre invité)

Dr. Julien BARRA

Maître de conférences à l'Université Savoie Mont Blanc (Co-encadrant,
membre invité)

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier les membres de mon jury, les rapporteurs : François Osiurak, Isabelle Viaud-Delmon et Anne-Emmanuelle Priot, ainsi que les examinateurs : Anne Kavounoudias et Marion Luyat, qui me font l'honneur de lire et d'évaluer mon travail. Merci pour votre temps.

Je remercie également mes directeurs et encadrant de thèse, Michel Guerraz, Christian Graff et Julien Barra. Merci Michel pour votre accompagnement depuis mon Master II de Recherche et tout au long de ces trois années de doctorat. Merci pour votre enthousiasme apparemment infini et contagieux vis-à-vis des différentes activités de recherche, enthousiasme qui a su me motiver à des moments où j'en avais besoin. Je vous remercie également sincèrement pour la qualité de votre encadrement et votre grande disponibilité. Merci Christian pour votre regard différent sur mes thématiques de recherche et vos commentaires pertinents qui ont permis d'améliorer grandement la qualité des articles et de ce document. Merci pour votre investissement dans mon travail. Enfin, merci Julien pour ton encadrement et tes réflexions sur les expérimentations. Merci pour le temps passé à m'apprendre à utiliser les logiciels dont j'avais besoin.

Je tiens également à remercier Pierre Alain Barraud pour la création du dispositif de bras robot utilisé dans toutes les expériences de ce travail. Merci à Issam-Eddine Zrelli à qui nous devons le développement informatique de nos expériences en réalité virtuelle. Merci à Jessica Bourgin qui a pris le relais après le départ d'Issam. Merci également à Eric Guinet et Sylvain Huet sans qui l'étude utilisant la sonification des mouvements n'aurait pas pu voir le jour. Je remercie aussi tous les participants de mes différentes études.

Je remercie Hans Rocha IJerman et Fabien Cignetti pour leur investissement dans mon comité de suivi individuel de thèse et pour leurs conseils.

Merci à Boris New pour son accompagnement dans mes premiers pas dans le rôle d'enseignante. Tu as su me transmettre ton plaisir et ton enthousiasme vis-à-vis de l'enseignement.

Bien sûr, je remercie chaleureusement tous les membres, anciens membres et collaborateurs du célèbre bureau 603, collègues et amis (Roman, Noémie, Delphine, Nele, Jérémy, Morgane, Aurélien, Mélodie, Léa, Séphora, Jessica, Louise...). Merci pour le support constant via

Messenger malgré les différents confinements et le télétravail. Merci pour les apéros, les rires et les longues conversations aux pauses café. J'aurais aimé vous voir plus souvent... Je remercie aussi les doctorants de Grenoble (Maëlle, Elise, Céline, Olivier, Elie, Sonja, Svetlana, Samuel, Merrick, Thomas...) qui ont su m'accueillir bien que je n'aie pas été pas souvent présente sur ce site.

Et comme il n'y a pas que le travail dans la vie, je tiens à remercier toutes ces personnes qui m'ont accompagnée durant ces trois dernières années et sans qui ma santé mentale aurait sûrement beaucoup souffert. Merci à ma famille, à mes amis (et à mon chat évidemment).

Merci à mes parents bien sûr, pour leur soutien moral indéfectible. Merci de m'avoir donné le goût d'apprendre sans lequel je n'en serais pas là aujourd'hui. Merci pour la confiance que vous avez en moi et en mes choix. Hein Papa, je suis la digne fille d'un père tel que toi n'est-ce pas ;) ? Merci à mes sœurs Anna et Mélanie (et ma nièce, Alice, qui est venue au jour au cours de ce travail) et à leurs compagnons Florian et Pierre.

Merci à Guillaume. Tu as su me supporter et répondre inlassablement à mes questions de statistiques (entre autres) malgré les difficultés auxquelles tu étais confronté. Merci d'être à mes côtés.

Merci à tous mes amis sans qui la vie n'aurait pas de saveur, merci Elise, Hugo, Marie-Laure, Nathan, Alexis, Marc, Mathilde, Val, Violetta, Maëlle, Maxime, Florence, Antho et tous les autres que je ne peux pas citer ici. Merci aussi à la Guilde des Loups d'Almyr et à tous ses membres. Merci pour votre folie et ces combats à l'épée dont je ne me lasserai jamais. Pour l'héritage d'Almyr ! Merci à la Graen Rot pour votre amitié et votre talent.

Merci à mes supports psychologiques, Dr Aline Perrollet et Marie-France Béget (et Printemps aussi bien sûr) qui m'ont non seulement permis de surmonter les difficultés auxquelles j'étais confrontée mais également d'avancer vers une plus grande sérénité.

Enfin, merci à toutes ces autres personnes qui comptent pour moi et que je n'ai pas pu citer. Merci d'être dans ma vie.

Résumé

La kinesthésie est la perception consciente des mouvements des différentes parties de son propre corps dans l'espace. Elle résulte de l'intégration de multiples signaux sensoriels tels que les signaux visuels, proprioceptifs ou tactiles. L'intégration multisensorielle dépendrait de trois types de congruence : les congruences temporelle, spatiale et sémantique. Pour que l'intégration soit optimale, les différents signaux sensoriels devraient survenir en même temps, au même endroit et être associés sémantiquement. L'objectif principal de cette thèse visait à étudier les mécanismes d'intégration sensorielle en jeu dans la kinesthésie en utilisant des signaux artificiels. Pour cela, nous avons étudié la mesure dans laquelle des signaux sensoriels artificiels pouvaient prendre part à la kinesthésie en fonction de leur degré d'incongruence avec les signaux naturels, générant ainsi des situations ne pouvant être obtenues avec des signaux naturels.

Nous avons adapté le paradigme miroir à la réalité virtuelle, remplaçant les signaux visuels naturels (i.e., le reflet du bras dans le miroir) par des signaux artificiels (i.e., les bras d'un avatar). Cette implémentation du paradigme miroir en réalité virtuelle nous a permis de manipuler différents degrés d'incongruence sémantique (dissimilarité morphologique entre avatar et corps réel) ou spatiale (perspective dans laquelle est vu l'avatar) entre stimuli visuels provenant de l'avatar et stimuli non visuels (notamment proprioceptifs) provenant du corps du participant. Dans leur ensemble, nos résultats ont fait apparaître que l'incongruence sémantique ou spatiale n'empêchait pas la contribution (et donc l'intégration) au percept kinesthésique des informations visuelles provenant de l'avatar, même lorsque le niveau d'incongruence était important (e.g., bras de l'avatar représentés par trois points ; perspective à la troisième personne). Cependant, cette contribution se réduisait quand le niveau d'incongruence augmentait, l'information visuelle ayant donc d'autant moins de poids dans le percept kinesthésique (multisensoriel) que l'incongruence augmente (Articles 1-3).

Dans ce travail nous avons également exploré l'hypothèse selon laquelle seuls des signaux visuels issus du corps même du participant ou de tout objet incarné, pouvaient être pris en compte à des fins kinesthésiques. Cette hypothèse est partiellement validée par une analyse transversale des résultats des cinq expériences des Articles 2, 3 et 4, faisant apparaître un lien positif entre le niveau d'incarnation de l'avatar et l'intensité des illusions kinesthésiques telle

qu'évaluée par des mesures subjectives de vitesse et de durée des illusions. Toutefois, l'étude dédiée (Article 4), visant à manipuler expérimentalement le niveau d'incarnation d'un avatar, n'a pas permis d'apporter la preuve d'un tel lien.

Enfin, nous avons aussi testé si un stimulus auditif généré par sonification des mouvements pouvait contribuer à la kinesthésie, en l'absence de vision. Dans cette étude (Article 5), les informations auditives préalablement associées aux mouvements n'ont pas été efficaces pour générer des illusions de mouvement.

Dans leur ensemble, les résultats obtenus ont mis en évidence la contribution de stimuli visuels artificiels à la kinesthésie. De plus, ils indiquent que cette contribution varie en fonction du degré de congruence sémantique et spatiale entre les stimuli artificiels et les stimuli naturels.

Abstract

Kinaesthesia is the conscious perception of the movements of different parts of one's own body in space. It results from the integration of multiple sensory signals such as visual, proprioceptive, or tactile signals. Multisensory integration would depend on three congruencies : temporal, spatial and semantic congruencies. For the integration to be optimal, the different sensory signals should occur at the same time, at the same place and be semantically associated. The main objective of this work was to study the sensory integration mechanisms involved in kinaesthesia using artificial signals. To this end, we investigated the extent to which artificial sensory signals could take part in kinaesthesia depending on their degree of congruency with natural signals, thus generating situations that could not be produced with natural signals alone.

We adapted the mirror paradigm to virtual reality, substituting the natural visual signals (i.e., the arm reflection in the mirror) with artificial signals (i.e., avatar's arms). This implementation of the mirror paradigm in virtual reality allowed us to manipulate different degrees of semantic incongruency (morphological dissimilarity between avatar and real body) or spatial incongruency (perspective from which the avatar is seen) between visual stimuli coming from the avatar and non-visual stimuli (especially proprioceptive) coming from the participant's body. Overall, our results showed that semantic or spatial incongruencies did not prevent the contribution (and thus the integration) of visual information from the avatar to the kinaesthetic percept, even when the level of incongruency was high (e.g., avatar's arms represented by three dots; third-person perspective). However, this contribution was reduced as the level of incongruency increased, with visual information having less weight in the kinaesthetic (multisensory) percept as incongruency increased (Articles 1-3).

In this work we also explored the hypothesis that only visual signals coming from the participant's own body or from any embodied object could be considered for kinaesthetic purposes. This hypothesis is partially validated by a cross-sectional analysis of the results of the five experiments in Articles 2, 3, and 4, showing a positive relationship between the level of embodiment of the avatar and the intensity of kinaesthetic illusions as assessed by subjective measures of speed and duration of illusions. However, the dedicated study (Article 4), aimed at

experimentally manipulating the level of avatar embodiment, did not provide evidence for such a link.

Finally, we also tested whether an auditory stimulus generated by sonification of movements could contribute to kinaesthesia, in the absence of vision. In this study (Article 5), auditory information previously associated with movements was not effective in generating illusions of movement.

Overall, the results obtained demonstrated the contribution of artificial visual stimuli to kinaesthesia. Moreover, they indicate that this contribution varies according to the degree of semantic and spatial congruency between artificial and natural stimuli.

Conseils d'utilisation du document

Afin de faciliter la lecture de ce document, des renvois ont été créés lorsque le texte fait référence à d'autres parties du document. Les numéros des pages concernées sont affichés et si vous lisez ce document via sa version PDF, il vous suffit de cliquer sur le lien écrit en [bleu souligné](#) (généralement le numéro de page). Lorsque vous voulez revenir à votre point de départ, il vous suffit de faire Alt + flèche de gauche, ce qui vous permet de reprendre votre lecture là où vous l'aviez laissée.

Certaines figures ne pouvant être intégrées dans un document de ce type (e.g., vidéos, fichiers audio), des liens sont également disponibles pour les afficher en ligne. Si vous lisez ce document en version imprimée, vous pourrez accéder à ces fichiers via un QRcode.

Table des matières

Remerciements	2
Résumé.....	4
Abstract	6
Conseils d'utilisation du document.....	8
Table des matières	10
Partie Théorique.....	15
I- Introduction.....	15
II- La Kinesthésie	15
a. Définition	15
b. La commande motrice dans la kinesthésie	17
c. Multiples sources sensorielles.....	19
i. Informations vestibulaires.....	20
ii. Tact	20
iii. Proprioception musculaire	22
1. Proprioception musculaire dans la kinesthésie.....	23
2. Proprioception musculaire et couplage bimanuel	24
iv. Vision	27
v. Audition	31
III- Perception de son propre corps	35
a. Les représentations corporelles	36
b. Incarnation	38
i. Bases neurales de l'incarnation.....	43
ii. Lien avec la cognition incarnée	44
c. La conscience de soi corporelle.....	45
IV- L'Intégration Multisensorielle	48
a. Introduction.....	48
b. Approche probabiliste de la perception.....	50
c. Intégration Multisensorielle dans la perception du corps	53
i. Perturbations de la perception du corps.....	53
ii. Modulation de la perception du corps et incarnation d'objets	56
1. Modulation de la perception du corps sans illusion d'incarnation	56
2. Incarnation de segments corporels.....	57
3. Incarnation de corps entiers.....	61

d.	Intégration multisensorielle dans la kinesthésie.....	63
IV-	Limites de l'intégration multisensorielle.....	65
a.	Limites et contraintes de l'intégration multisensorielle.....	65
i.	La congruence temporelle.....	66
ii.	La congruence spatiale.....	68
iii.	La congruence sémantique.....	69
b.	Dépasser les limites de l'intégration multisensorielle.....	71
i.	L'incongruence temporelle.....	71
ii.	L'incongruence spatiale.....	73
iii.	L'incongruence sémantique.....	74
iv.	Congruences spatiale et sémantique dans la kinesthésie.....	77
Partie	Expérimentale.....	81
I-	Introduction.....	81
II-	Dispositifs Expérimentaux et Procédures.....	82
a.	Etudes en réalité virtuelle.....	82
i.	Participants.....	82
ii.	Matériel.....	83
1.	Le matériel de réalité virtuelle.....	83
2.	L'avatar.....	84
3.	Les manipulanda.....	86
iii.	Procédure.....	87
1.	Phase d'incarnation de l'avatar.....	87
2.	Phase expérimentale d'induction de l'illusion kinesthésique.....	88
iv.	Mesures de l'illusion kinesthésique.....	91
v.	Questionnaire d'incarnation.....	91
b.	Etude avec sonification des mouvements.....	92
i.	Participants.....	92
ii.	Matériel.....	93
iii.	Procédure.....	95
1.	Phase d'appropriation du son.....	95
2.	Phase expérimentale d'induction de l'illusion kinesthésique.....	96
iv.	Mesures de l'illusion kinesthésique.....	97
III-	Chapitre 1 : Limites de l'intégration de signaux visuels artificiels dans la kinesthésie – Congruence Sémantique.....	98
a.	Les contributions respectives des afférences visuelles et proprioceptives à l'illusion miroir en réalité virtuelle (Article 1 - Etude Princeps Avatar).....	98

i.	Introduction.....	98
ii.	Méthode.....	99
iii.	Résultats.....	100
iv.	Discussion.....	101
v.	Article 1 – <i>Etude Princeps Avatar</i>	102
b.	De l’incarnation d’un Point-Light Display en réalité virtuelle à la perception de ses propres mouvements (Article 2 – <i>Etude Point-Light Display Obscurité</i> et <i>Etude Point-Light Display Lumière</i>).....	117
i.	Introduction.....	117
ii.	Méthode.....	118
iii.	Résultats.....	119
iv.	Discussion.....	120
v.	Article 2 – <i>Etudes Point-Light Display</i>	121
IV-	Chapitre 2 : Limites de l’intégration de signaux visuels artificiels dans la kinesthésie – Congruence Spatiale.....	133
a.	Intégration multisensorielle des indices visuels provenant d'avatars à la première et à la troisième personne dans la perception de ses propres mouvements (Article 3 – <i>Etude Perspective Miroir</i> et <i>Etude Perspective 3ème Personne</i>).....	133
i.	Introduction.....	133
ii.	Méthode.....	134
iii.	Résultats.....	137
iv.	Discussion.....	138
v.	Article 3 – <i>Etudes Perspectives</i>	139
V-	Chapitre 3 : Illusion d’incarnation de l’avatar et illusions kinesthésiques.....	162
a.	Explorer le lien entre les illusions kinesthésiques et l’incarnation d’avatar en réalité virtuelle (Article 4 - <i>Etude Incarnation</i>).....	162
i.	Introduction.....	162
ii.	Méthode.....	163
iii.	Résultats.....	164
iv.	Discussion.....	165
v.	Article 4 - <i>Etude Incarnation</i>	166
VI-	Chapitre 4 : Intégration de signaux auditifs artificiels dans la kinesthésie via la sonification des mouvements.....	189
a.	Evaluer la contribution de la sonification des mouvements à la perception de ses propres mouvements (Article 5 – <i>Etude Sonification</i>).....	189
i.	Introduction.....	189
ii.	Méthode.....	190

iii.	Résultats	191
iv.	Discussion	192
v.	Article 5 – <i>Etude Sonification</i>	193
Discussion	221
I-	Réalité virtuelle et kinesthésie : Congruence Sémantique.	221
a.	L’impact du réalisme de l’avatar sur les illusions kinesthésiques	221
b.	Un Point-Light-Display constitue-t-il une incongruence sémantique extrême ?	222
c.	Congruence sémantique morphologique et congruence sémantique dynamique	223
II-	Réalité virtuelle et kinesthésie : Congruence Spatiale	225
a.	Modulation des illusions kinesthésiques par la perspective de l’avatar	225
b.	Pluralité des points de vue à la troisième personne	226
III-	Réalité virtuelle : Incarnation et Kinesthésie	228
a.	Liens entre sensation d’incarnation et illusions kinesthésiques	228
b.	Illusions d’incarnation et illusions kinesthésiques, deux facettes d’un même phénomène ?.....	230
c.	Limites du questionnaire d’incarnation utilisé	231
IV-	Kinesthésie basée sur la sonification des mouvements	232
a.	Absence de contribution de stimuli auditifs artificiels à la kinesthésie	232
b.	Une utilisation des informations auditives pour l’action mais pas pour la perception ?....	233
c.	Une origine proprioceptive des illusions inverses ?	234
V-	Les limites de l’intégration multisensorielle dans la kinesthésie	237
VI-	Les limites méthodologiques de ce travail	238
a.	Population étudiée	238
i.	Genre des participants	238
ii.	Age des participants	240
b.	Mesures subjectives explicites	242
i.	Biais liés à l’utilisation de mesures subjectives explicites	242
ii.	Avantages des mesures subjectives explicites	245
iii.	De possibles mesures objectives des illusions kinesthésiques	246
VII-	Ouverture vers des applications cliniques	248
Conclusion	251
Références	253
Annexe I : Barra et al., 2019	285
Annexe II : Barra et al., 2020	288
Annexe III : Rapport aux jeux vidéo et à la réalité virtuelle de la population étudiée.....		299

Annexe IV : Items du questionnaire d'incarnation de Gonzalez-Franco & Peck (2018) utilisés dans ce travail de thèse et traduits de l'anglais.	308
Annexe V : Actes de colloques IMPEC 2020 - Preprint.....	309

Partie Théorique

I- Introduction

Dans la première partie de ce document, nous allons tout d'abord définir ce qu'est la kinesthésie et décrire les différents composants sensorimoteurs qui jouent un rôle dans celle-ci. La kinesthésie, c'est-à-dire la perception consciente de ses propres mouvements, constitue une perception « dynamique » de son propre corps. Nous aborderons et définirons donc également des concepts ayant trait à la perception de son propre corps de façon plus globale tels que le schéma corporel, l'image corporelle, la sensation d'incarnation et la conscience de soi corporelle. Ces différents concepts, de même que la kinesthésie, reposent sur l'intégration de multiples informations sensorielles. L'intégration multisensorielle sera donc abordée de façon générale, notamment en traitant des approches probabilistes de la perception puis de façon plus spécifique concernant la perception du corps puis la perception kinesthésique. Pour que l'intégration entre plusieurs stimuli sensoriels ait lieu, ces différents stimuli doivent être considérés comme provenant d'une même source. Pour cela, trois indices peuvent être utilisés : la congruence sémantique (dans le sens d'une association préalable entre les stimuli), la congruence spatiale et la congruence temporelle. Nous développerons donc l'importance et l'impact de ces trois types de congruence sur l'intégration multisensorielle. Nous mettrons également en avant l'existence d'une certaine tolérance à l'incongruence, que ce soit dans la perception du corps ou dans la perception kinesthésique. Néanmoins, le faible nombre de travaux s'intéressant aux limites de l'intégration multisensorielle dans la kinesthésie nous conduit à nous interroger sur l'impact de différents degrés d'incongruence sur l'intégration multisensorielle, notamment lorsqu'il est question de stimuli artificiels, qu'ils soient visuels ou auditifs.

II- La Kinesthésie

a. Définition

Le terme kinesthésie est utilisé avec des significations différentes selon les époques et les auteurs. C'est Bastian en 1887 qui introduit ce terme, le définissant comme le « sens du mouvement », regroupant toutes les sensations générées ou résultant des mouvements de notre corps. Selon lui, ces « impressions kinesthésiques » regroupent un très grand nombre de

sensations d'origines variées, formant différents groupes, dont le plus important serait le groupe du « sens musculaire » dérivant des différents états de contractions ou tensions des muscles (Bastian, 1887). La définition de Bastian, de même que celle encore aujourd'hui utilisée par Proske et Gandevia (2018) inclut à la fois le sens du mouvement et le sens de la position des segments du corps. Cependant ces deux sens, bien que fortement corrélés dans la vie de tous les jours, peuvent être manipulés indépendamment l'un de l'autre, indiquant qu'ils sont en fait distincts d'un point de vue physiologique et fonctionnel. En effet, la fatigue musculaire altère le sens de la position mais pas le sens du mouvement (Allen & Proske, 2006), et une vibration à faible fréquence (20Hz) du muscle induit des erreurs de position sans entraîner d'illusion de mouvement (McCloskey, 1973). Il est intéressant de noter que ces différentes études indiquent qu'il est possible de manipuler le sens de la position sans manipuler le sens du mouvement mais l'inverse ne semble pas être observé dans la littérature, du moins à notre connaissance. Il n'y aurait pas une totale indépendance entre sens de la position et sens du mouvement. Néanmoins, ces deux sens génèrent des sensations, des perceptions phénoménologiques bien distinctes et sont étudiés par des tâches différentes. Lorsque l'on questionne le sens de la position, il peut être demandé de reproduire une position perçue précédemment ou la position de l'autre bras, d'indiquer par pointage où se situe tel segment corporel (Allen & Proske, 2006; Proske & Gandevia, 2012, 2018) ou encore de placer le segment dans une position particulière (Wingert et al., 2009). Lorsque l'on questionne le sens du mouvement, il s'agit généralement de détecter un mouvement passif, d'en indiquer la vitesse et/ou la direction (Chancel, Brun, et al., 2016; Chancel et al., 2017; Guerraz et al., 2012; Metral et al., 2013, 2015; Proske & Gandevia, 2012; Wingert et al., 2009). Il apparaît donc pertinent d'étudier séparément le sens du mouvement du sens de la position et c'est pourquoi certains auteurs définissent la kinesthésie comme étant le sens du mouvement des parties de son propre corps, écartant ainsi le sens de la position (Chancel, 2016; Guerraz et al., 2018; Kavounoudias, 2018; Wingert et al., 2009). C'est cette définition du terme kinesthésie que nous utiliserons tout au long de ce document, le sens du mouvement étant l'objet d'étude de cette thèse.

La kinesthésie consisterait donc en cette capacité que nous avons à percevoir consciemment les mouvements des différentes parties de notre corps les unes relativement aux autres et dans l'espace. Or, ces sensations kinesthésiques sont moins saillantes que celles procurées par nos

autres sens tels que la vue ou l'odorat. En effet, selon Bastian (1887), ces derniers sont souvent à la fois la cause et le guide de nos actions, tandis que les sensations kinesthésiques, elles, se cantonnent à leur rôle de guide, n'étant pas l'objet d'intérêt de nos comportements. Elles ont donc peu d'emprise sur nous (i.e., « *grabbiness* » en anglais, selon le terme employé par O'Regan, 2011), c'est-à-dire qu'elles ne vont pas détourner notre attention d'une activité que nous sommes en train d'entreprendre, elles auraient donc une « présence perceptive » moins importante que les cinq sens canoniques. Néanmoins, notre attention peut se tourner volontairement vers ces sensations, nous permettant, par exemple, un apprentissage plus efficace de nouvelles capacités motrices. Nous avons donc accès consciemment à un percept kinesthésique, c'est-à-dire à une sensation de mouvement, et ce percept résulte de l'intégration de différents signaux à la fois périphériques (sensoriels) et centraux (moteurs). Dans ce travail de thèse nous nous sommes focalisés uniquement sur le rôle des signaux périphériques que je vais décrire plus en détails ci-après (c). Ces derniers sont activés seuls, c'est-à-dire sans signal central, uniquement lors de mouvements subis ou passifs. Ainsi, nous nous limitons dans ce travail à la perception des mouvements passifs, les mouvements actifs bénéficiant également des commandes motrices. Il reste néanmoins important de rappeler ici, le rôle joué par ces dernières dans la perception des mouvements actifs.

b. La commande motrice dans la kinesthésie

Lorsque nous effectuons un mouvement volontaire (ou automatique, voir Prablanc & Martin, 1992), une commande motrice est envoyée aux effecteurs musculaires depuis le cortex moteur primaire. En parallèle, une copie de cette commande motrice, appelée copie d'efférence, serait également générée afin de prédire les conséquences sensorielles attendues du mouvement et permettant la correction de ce dernier si les conséquences sensorielles observées diffèrent de celles attendues (Angel, 1976; Helmholtz, 1867). En effet, l'existence de cette copie de la commande motrice a été proposée en premier lieu par von Helmholtz pour expliquer notre capacité à localiser des objets visuels. Pour déterminer la position d'un objet, le système nerveux central a besoin de connaître la position de l'objet sur la rétine mais également la position de l'œil dans l'orbite. Pour cela, il prédirait la position de l'œil par rapport à une copie de la commande motrice envoyée aux muscles des yeux (Helmholtz, 1867). La copie d'efférence permettrait de faire la distinction entre mouvements oculaires et mouvements

d'objets extérieurs (les deux résultant en un déplacement de l'objet visuel sur la rétine) et donc de percevoir le monde extérieur comme « stable » et « immobile » alors que les informations visuelles bougent à chaque mouvement de l'œil. Les conséquences sensorielles (i.e., sur la rétine) du mouvement de l'œil seraient anticipées, permettant de « supprimer » le mouvement visuel perçu. Ce n'est pas le cas lors de mouvements passifs de l'œil (i.e., par des pressions sur le côté de l'œil) qui génèrent la perception d'un mouvement de l'environnement (Bridgeman, 2007; Helmholtz, 1867). Plus précisément, lors d'un mouvement volontaire ou automatique de l'œil, une commande motrice est envoyée aux muscles des yeux ce qui permet le mouvement oculaire ; simultanément, la copie d'efférence serait utilisée pour prédire les retours sensoriels attendus à la suite de ce mouvement (e.g., déplacement de l'environnement visuel sur la rétine). Les prédictions seraient alors comparées aux retours sensoriels réels ; si ces derniers correspondent aux prédictions, le monde extérieur serait perçu comme stable, le mouvement sur la rétine étant imputé au mouvement de l'œil (voir Figure 1 pour un schéma illustrant ce modèle de la copie d'efférence).

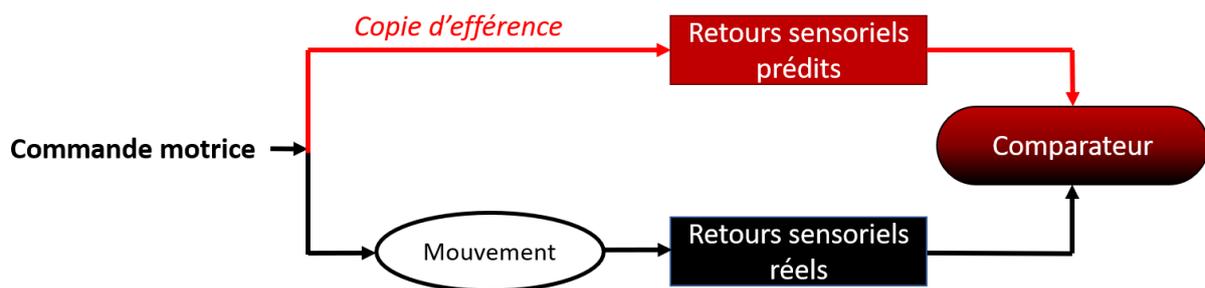


Figure 1. Schéma du modèle de la copie d'efférence

Depuis, le concept de copie d'efférence a été étendu à tous les mouvements volontaires et non plus uniquement aux mouvements des yeux. Elle jouerait notamment un rôle dans l'identification des conséquences sensorielles de nos propres actions et dans la génération d'illusions de mouvements en l'absence de retours sensoriels. En effet, cette copie d'efférence permettrait donc de prédire, pour chacun de nos mouvements, leurs conséquences sensorielles (e.g., visuelles, tactiles). Par exemple, si je touche ma joue avec ma main, les perceptions tactiles au niveau de ma main et de ma joue pourront être prédites. La comparaison entre les prédictions et les perceptions permettraient ainsi de savoir que notre mouvement est bien la cause de ces sensations tactiles, empêchant tout effet de « surprise » et entraînant une atténuation perceptive (i.e., retours sensoriels prédits perçus avec moins

d'intensité). C'est très certainement pour cette raison qu'il est difficile de se chatouiller soi-même (Blakemore et al., 2000). De plus, cette copie d'efférence interviendrait également dans la génération d'illusions de mouvement lorsqu'aucun retour sensoriel n'est disponible. En effet, de nombreuses personnes, dans les suites de l'amputation d'un de leur membre, ressentent des sensations dites fantômes, c'est-à-dire qu'elles perçoivent différentes sensations plus ou moins agréables (picotements, douleurs) dans le membre qui pourtant n'est plus là (Ramachandran & Hirstein, 1998; Ramachandran & Rogers-Ramachandran, 2000). Plus intéressant encore, un grand nombre d'entre elles se disent capables de « bouger » volontairement ce membre fantôme, du moins dans les premiers temps suivant leur amputation (Henderson & Smyth, 1948; Reilly et al., 2006), et les activations des neurones moteurs d'un membre continuent d'être associés aux mouvements de ce membre après l'amputation (Mercier et al., 2006). En outre, un phénomène similaire est observé lors de l'ischémie transitoire d'un membre, paralysant et anesthésiant ce dernier de façon temporaire, (L. D. Walsh et al., 2010). Dans ce cas, bien que la commande motrice ne puisse pas aboutir dû à l'absence de l'effecteur ou à sa paralysie, elle serait tout de même envoyée et la copie d'efférence générée. Les conséquences sensorielles du mouvement seraient alors prédites et comme il n'y a pas de retours sensoriels pour les contredire, un mouvement serait alors perçu. La commande motrice (via la copie d'efférence) joue donc un rôle important dans la perception des mouvements volontaires et aurait un impact sur les retours sensoriels provenant des différentes modalités. Il est donc important de noter que les différentes observations reportées dans cette thèse (Partie Expérimentale) concernent la perception des mouvements passifs et ne sont pas forcément tout à fait transposables à la perception des mouvements volontaires.

c. Multiples sources sensorielles

Comme évoqué précédemment, outre l'implication de la commande motrice dans la kinesthésie, de multiples sources sensorielles (ou afférences sensorielles) participent à la formation des percepts de mouvement. C'est notamment le cas des informations vestibulaires, du toucher, de la proprioception musculaire, de la vision et de l'audition. Un paradigme optimal permettant de démontrer le rôle d'un sens en particulier dans la kinesthésie consiste à générer des illusions de mouvements à l'aide de ce sens-là. En effet, l'induction d'illusions permet d'isoler un sens, ce qui n'est pas toujours possible lors d'un mouvement réel. C'est pourquoi

nombre des travaux présentés ci-dessous utilisent justement ce paradigme d'induction d'illusion pour attester du rôle d'un sens ou d'un autre. Cette thèse est dans la continuité de cette approche, les études réalisées utilisant également ce type de paradigme.

i. Informations vestibulaires

Le système vestibulaire, situé dans l'oreille interne, a pour fonction de détecter des mouvements d'accélération de la tête. Il est composé de trois canaux semi-circulaires détectant les accélérations angulaires dans les différentes dimensions de l'espace (tangage, roulis et lacet) ainsi que de deux otolithes détectant les accélérations linéaires horizontales (utricle) et verticales (sacculle). Ces deux dernières structures permettent également de connaître la position de la tête par rapport à la gravité. Le système vestibulaire permet donc de percevoir les mouvements de la tête et, par extension, du corps entier dans l'espace (Angelaki & Cullen, 2008; Deroualle, 2017; Metral, 2016). Ceci est notamment mis en évidence par l'induction de sensations de mouvement lors de stimulations artificielles du système vestibulaire, en absence de mouvement réel. Différentes sensations de mouvements du corps (e.g., rotation, tangage) peuvent ainsi être induites par stimulation vestibulaire calorique, consistant à injecter de l'air froid ou chaud dans l'une des deux oreilles des sujets, ou par stimulation vestibulaire galvanique, consistant à stimuler électriquement le nerf vestibulaire à l'aide d'électrodes (Fitzpatrick et al., 1994, 2002; Kolev & Georgieva-Zhostova, 2014). Ces méthodes démontrent que les informations vestibulaires sont particulièrement pertinentes lorsqu'il s'agit de percevoir les mouvements de son corps, donc dans la kinesthésie. Cependant, dans ce travail de thèse, nous ne nous attarderons pas plus sur les informations vestibulaires étant donné que nous nous intéressons principalement à la kinesthésie des membres supérieurs, et donc à la perception de parties du corps en absence de mouvement du corps entier ou de la tête.

ii. Tact

Les afférences tactiles, véhiculées par les différents mécanorécepteurs spécialisés localisés dans la peau (corpuscules de Meissner, de Pacini et de Ruffini, disques de Merkel), vont jouer un rôle crucial dans la perception de nos mouvements (Blanchard et al., 2011, 2013; Grill & Hallett, 1995). Les stimuli tactiles peuvent en effet empêcher ou induire des illusions de

mouvements. Par exemple, Roll et collaborateurs (2002) ont mis en évidence des illusions de mouvement du corps entier lors de stimulations tactiles de la plante du pied. Les participants se tenaient debout, les yeux bandés, sur une matrice de stimulation tactile composée de micro-vibrateurs. Les stimulations tactiles ainsi appliquées induisaient l'illusion que le corps se penchait dans la direction où la pression sous le pied augmentait (R. Roll et al., 2002). De telles stimulations tactiles peuvent également induire des illusions de mouvements de segments corporels. En effet, la rotation d'un disque texturé (e.g., tissu de coton sergé) sous la main d'un participant aux yeux bandés induit une illusion de rotation du poignet dans le sens opposé au sens de rotation du disque. En outre, la vitesse du mouvement illusoire augmente lorsque la vitesse de rotation du disque augmente elle aussi (Blanchard et al., 2011; Chancel et al., 2016; Kavounoudias et al., 2008). Des illusions de mouvements des doigts ont également été induites grâce à de simples tensions de la peau. En effet, lorsque l'on « plie » un doigt, c'est-à-dire lorsque l'on fléchit le doigt, la peau des deux côtés de la phalange concernée est étirée sur le dessus du doigt tandis qu'elle est relâchée sur le dessous. L'inverse se produit lors de l'extension du doigt (bien que dans une moindre mesure). De plus, les récepteurs cutanés sont sensibles à la vitesse du mouvement, plus le mouvement est rapide et plus la fréquence de décharge de ces derniers est importante (Grill & Hallett, 1995). En reproduisant ces patterns de tension de la peau (mécaniquement ou par stimulations électriques), il est possible d'induire l'illusion d'un mouvement de flexion ou d'extension du doigt correspondant au pattern utilisé (Collins & Prochazka, 1996; Edin & Johansson, 1995). Ceci est également vrai pour d'autres parties du corps comme le genou ou le coude (Collins et al., 2005). L'application de stimulations tactiles indiquant un mouvement permet donc d'induire des illusions de mouvement du corps entier ou de segments corporels. De plus, lors de l'induction d'une illusion de mouvement du bras par manipulation des afférences proprioceptives via la méthode vibratoire (voir ci-après : Proprioception musculaire, page [22](#)), toucher un objet extérieur à son corps et immobile (e.g., une table), empêche la survenue de l'illusion. Dans ce cas, l'information tactile témoignant d'une absence de mouvement empêche l'illusion de mouvement (Rabin & Gordon, 2004). Dans ce travail de thèse, nous avons utilisé des mouvements passifs pour manipuler la proprioception musculaire que nous décrivons ci-après. Toutefois, il est important de noter que de tels mouvements, en plus de générer des signaux proprioceptifs de mouvement, génèrent également des signaux tactiles cutanés auxquels nous ne ferons cependant plus référence par

la suite. Nous allons maintenant nous attarder plus en détail sur la modalité proprioceptive ainsi que sur les modalités visuelles et auditives qui étaient au centre des intérêts de ce travail.

iii. Proprioception musculaire

Tout comme le terme kinesthésie, la proprioception peut également avoir de multiples définitions, parfois confondues avec celles de la kinesthésie ou se chevauchant plus ou moins. Par exemple, pour Proske et Gandevia (2012), la proprioception au sens large désigne les sensations conscientes dont le stimulus provient uniquement du corps propre. Ainsi, ils regroupent sous ce terme les sens du mouvement, de la position (i.e., dans quelle position se trouvent les différentes parties de notre corps), de la force (i.e., quelle contraction nos muscles réalisent), de l'effort (i.e., la quantité d'effort fournit pour réaliser l'action), de la lourdeur (i.e., quel est le poids de l'objet que nous portons) et de l'équilibre (i.e., sensations relatives au maintien d'une posture, de l'équilibre).

Dans ce travail de recherche, nous désignons sous ce terme « proprioception », la proprioception musculaire uniquement, c'est-à-dire exclusivement les sensations provenant des muscles et plus particulièrement des fuseaux neuromusculaires (FNM). Ces FNM sont des mécanorécepteurs qui se situent au sein des muscles et sont composés de fibres musculaires modifiées qui changent de longueur lorsque le muscle s'allonge ou se raccourcit. Ces fibres musculaires ne participent pas à la contraction du muscle mais ont un rôle sensitif. En effet, les FNM véhiculent des informations sur l'élongation et le raccourcissement des muscles grâce à deux types de terminaisons sensorielles. Les techniques de microneurographie (Hagbarth & Vallbo, 1968), qui consistent en l'enregistrement unitaire des afférences sensorielles via une microélectrode insérée dans un nerf superficiel, ont permis de distinguer les propriétés spécifiques de ces deux types de terminaisons sensorielles. Les terminaisons primaires, de gros diamètre, codent les changements de longueur du muscle ainsi que leur vitesse, leur fréquence de décharge augmentant de façon proportionnelle à la vitesse d'étirement du muscle. Les terminaisons secondaires, de plus petit diamètre et donc à conduction plus lente, codent quant à elles les états de longueur du muscle, de préférence lorsque le muscle est au repos, leur fréquence de décharge étant d'autant plus élevée que le muscle est dans un état étiré (Macefield & Knellwolf, 2018; J.-P. Roll et al., 1989; J.-P. Roll & Vedel, 1982). Étant donné ces spécificités, les terminaisons primaires joueraient un rôle à la fois dans la perception des

mouvements et dans la perception des positions du membre tandis que les terminaisons secondaires participeraient uniquement à la perception des positions.

1. Proprioception musculaire dans la kinesthésie

L'implication de la proprioception musculaire dans la perception de ses propres mouvements, passant donc principalement par les terminaisons primaires des FNM, a pu être mise en évidence de différentes façons. Tout d'abord, les personnes atteintes de neuropathie sensorielle (*large-fiber sensory neuropathy*) se retrouvent en grande difficulté pour exécuter des mouvements en l'absence de la vision du membre concerné. En effet, cette pathologie entraîne la perte totale des informations tactiles et proprioceptives provenant du corps, les sensations de douleur et de chaleur n'étant quant à elles pas atteintes. Bien qu'exempt d'atteinte motrice primaire, ces patients présentent des difficultés dans l'exécution de leurs mouvements, principalement lorsqu'ils ne peuvent plus contrôler visuellement ces derniers (Cole, 2016; Ghez et al., 1995). Ainsi, cette absence de retour tactile et proprioceptif altère grandement la perception de mouvement et, par voie de conséquence, l'exécution volontaire de mouvement. Ensuite, chez le sujet sain, des sensations illusoire de mouvement d'un membre peuvent être induites par la vibration du muscle à certaines fréquences. En effet, les vibrations de faible amplitude (entre 0.2 et 0.5 mm) du muscle induisent des micro-étirements de ce dernier, ce qui constitue une stimulation particulièrement efficace des terminaisons primaires des FNM, comme constaté par la neuromicrographie (J.-P. Roll et al., 1989; J.-P. Roll & Vedel, 1982). Les vibrations vont donc exciter les terminaisons primaires, leur fréquence modulant l'activité électrique de ces dernières de telle façon que lorsque la fréquence de vibration se trouve entre 0 et 90 Hz environ, la fréquence de décharge des terminaisons primaires lui est proportionnelle (J.-P. Roll et al., 1989). Une sensation illusoire de mouvement du segment ainsi stimulé est alors perçue, sensation allant dans le sens d'un étirement du muscle vibré. Par exemple, la vibration du fléchisseur du coude (i.e., le biceps) génère l'illusion d'une extension du bras et la vibration de l'extenseur du coude (i.e., le triceps) entraîne l'illusion d'une flexion du bras (Proske & Gandevia, 2012). De même que différentes fréquences de vibration modulent la fréquence de décharge des FNM, elles modulent également la vitesse de ces illusions de mouvement. En effet, la vitesse perçue de l'illusion augmente lorsque la fréquence de vibration augmente, jusqu'à atteindre un pic aux alentours de 80 Hz, avant de

décroître de nouveau progressivement pour des fréquences supérieures. Ainsi, la fréquence optimale pour induire une illusion de mouvement par la méthode vibratoire semble se situer aux alentours de 80 Hz (J.-P. Roll et al., 1989). Il est intéressant de noter que l'illusion d'extension du bras peut s'accompagner d'illusions corporelles telle que l'allongement du nez si, lors de la vibration du fléchisseur du coude, le participant tient son nez entre ses doigts. En effet, la vibration génère une illusion d'extension du bras, la main s'éloignant donc du visage du participant. Comme il tient son nez tout au long de ce mouvement illusoire, une sensation d'allongement du nez peut apparaître. Il s'agit de l'illusion de Pinocchio (Lackner, 1988). En outre, la vibration simultanée de deux muscles antagonistes à la même fréquence n'entraîne aucune illusion de mouvement (Calvin-Figuère et al., 1999) mais dégrade ou masque les afférences proprioceptives. En effet, lors d'un mouvement réel, tel un mouvement d'extension du bras, le biceps, muscle agoniste est étiré et le triceps, muscle antagoniste, se raccourcit. C'est l'inverse en cas de flexion. Comme expliqué plus tôt, la vibration d'un muscle simule un mouvement dans le sens de son étirement (e.g., une extension du bras lors de la vibration du biceps et une flexion du bras pour le triceps). La vibration simultanée des deux antagonistes, le biceps et le triceps par exemple, générera donc des messages incohérents de flexion et d'extension simultanées du bras. Ces messages vont donc s'inhiber réciproquement, dégradant et masquant d'autres messages proprioceptifs s'ils surviennent. Ce masquage proprioceptif se traduit notamment par une altération des performances dans des tâches perceptives et motrices (e.g., tâche d'appariement segmentaires, production de force, Bock et al., 2007; Brun & Guerraz, 2015).

2. Proprioception musculaire et couplage bimanuel

Les afférences proprioceptives musculaires bilatérales seraient intégrées, tout du moins en ce qui concerne les membres supérieurs, facilitant le couplage bimanuel. En effet, la manipulation des informations proprioceptives d'un bras impacte à la fois la perception et le comportement associés à ce bras stimulé, mais aussi le comportement moteur de l'autre bras (Brun et al., 2015; Brun & Guerraz, 2015) et les mouvements et positions perçus de ce dernier (Hakuta et al., 2014; Izumizaki et al., 2010). Une telle intégration bilatérale a notamment été mise en évidence dans l'étude du phénomène de Kohnstamm (appelé aussi post-effet moteur).

Le phénomène de Kohnstamm consiste en une réponse motrice involontaire faisant suite à une contraction isométrique (i.e., contraction non accompagnée de mouvement) soutenue et prolongée d'un muscle. C'est ce phénomène qui est parfois utilisé par les écoliers pour s'amuser. En effet, si un individu est ceinturé, ses bras serrés le long de son corps et qu'il force avec ces derniers comme s'il voulait les écarter de son corps, lorsqu'il cesse de forcer et qu'il est « libéré », ses bras vont s'écarter du corps et s'élever dans un mouvement parfaitement involontaire, donnant une impression amusante de légèreté. Ce phénomène peut également être expérimenté lorsque l'on se tient de profil contre un mur, le dos de la main et l'épaule contre ce dernier. Après avoir fortement poussé contre le mur avec le bras sur une durée allant de 10 secondes à 1 ou 2 minutes et s'être écarté du mur, quelques secondes après l'arrêt de la contraction le bras s'élève doucement et involontairement pour environ 75% des individus sains (De Havas et al., 2017; Kohnstamm, 1915; Salmon, 1914). Ce phénomène s'observe aussi lors de la contraction isométrique prolongée du biceps. C'est notamment ce qui a été fait dans une étude de Brun et collaborateurs (2015). Dans cette étude, le participant était assis face à une table, l'avant-bras reposant sur un support et tenant une poignée (fixe) dans la main. Il devait alors tirer sur la poignée avec une force isométrique constante pendant 35 secondes avant de la lâcher et d'arrêter la contraction. Un mouvement involontaire de flexion du bras avait alors lieu (phénomène de Kohnstamm). Ces mêmes auteurs ont montré que la vitesse de ce déplacement involontaire, variable selon les participants, pouvait être manipulée via le déplacement passif du bras opposé. En effet, lorsque le participant relâchait la poignée, son autre bras pouvait être déplacé passivement en flexion, à une vitesse de $4^\circ/\text{s}$. Dans ce cas, la vitesse du phénomène de Kohnstamm s'ajustait sur la vitesse du déplacement passif de l'autre bras, augmentant si la vitesse du phénomène de Kohnstamm était originellement inférieure à $4^\circ/\text{s}$ et diminuant si elle en était originellement supérieure. De plus, dans une seconde expérience, les auteurs ont montré que la vitesse du phénomène de Kohnstamm s'ajustait également à la vitesse du mouvement illusoire ressenti dans le bras opposé. Comme nous l'avons vu précédemment, il est possible d'induire des illusions de mouvement du bras à l'aide de vibrations du muscle et la vitesse de ce mouvement illusoire dépend de la fréquence des vibrations. Dans cette expérience, juste après l'arrêt de la contraction isométrique permettant l'induction du phénomène de Kohnstamm, le triceps du bras opposé était vibré, simulant une flexion du bras. Là encore, la vitesse du phénomène de Kohnstamm corrélait avec

celle du déplacement simulé dans l'autre bras, dépendant de la fréquence de vibration utilisée (Brun et al., 2015). On observe donc un couplage bilatéral entre les deux bras et ce couplage dépendrait tout au moins pour partie des informations proprioceptives. En effet, Brun et Guerraz (2015) ont montré, dans un paradigme similaire à celui présenté à l'instant, que lorsque les informations proprioceptives provenant du bras controlatéral (bras non-sujet au phénomène de Kohnstamm) sont masquées par vibrations simultanées des muscles antagonistes, ce couplage bimanuel n'a pas lieu. Dans ces conditions, la vitesse du phénomène de Kohnstamm ne s'ajustait plus à la vitesse du déplacement passif du bras controlatéral (Brun & Guerraz, 2015). Ainsi, les informations proprioceptives musculaires en provenance du bras controlatéral sont bien intégrées pour contrôler les caractéristiques cinématiques du mouvement de l'autre bras. C'est aussi vrai lorsque l'on s'intéresse aux illusions de mouvement, et non plus à un mouvement involontaire (Hakuta et al., 2014; Izumizaki et al., 2010; Kigawa et al., 2015; Proske & Gandevia, 2018). En effet, les illusions de mouvement induites par la méthode vibratoire peuvent être modulées par un mouvement passif du bras opposé. Lors de la vibration du fléchisseur du coude, une illusion d'extension du bras est perçue. Lorsque le bras controlatéral est déplacé en même temps que le premier bras est vibré, la vitesse perçue de l'illusion d'extension va augmenter ou diminuer selon le sens du déplacement du bras controlatéral. Si ce dernier est déplacé en extension, la vitesse de l'illusion sera plus faible tandis que s'il est déplacé en flexion, elle sera plus forte (Izumizaki et al., 2010). De même, les illusions de mouvement sont modulées par le mouvement illusoire du bras controlatéral. Lorsque le fléchisseur du coude du bras controlatéral est vibré pendant l'induction de l'illusion d'extension dans le premier bras, un ralentissement de cette dernière est observé et à l'inverse, lors de l'arrêt de la vibration du bras controlatéral, l'illusion accélère (Hakuta et al., 2014; Kigawa et al., 2015). Ainsi, l'illusion de mouvement induite par vibration d'un bras est atténuée par la vibration ou le mouvement réel, dans un sens identique, de l'autre bras alors qu'elle est renforcée par un mouvement dans le sens opposé (Hakuta et al., 2014; Izumizaki et al., 2010; Kigawa et al., 2015; Proske & Gandevia, 2018).

De ce fait, la proprioception musculaire ipsilatérale et controlatérale joue un rôle particulièrement important dans la kinesthésie. Les afférences proprioceptives provenant d'un bras permettent ainsi d'en percevoir le mouvement mais également de moduler la perception du mouvement de l'autre bras (intégration bilatérale).

iv. Vision

L'implication de la vision dans un grand nombre des processus perceptifs ne fait aucun doute et la perception des mouvements de notre corps ne fait pas exception. En effet, le flux visuel est particulièrement impliqué dans la perception des mouvements de notre corps comme le montre les phénomènes de vections (Brandt et al., 1972; Dichgans & Brandt, 1973; Lee & Lishman, 1975; Mach, 1875; Wood, 1895). Une vection est définie comme une sensation illusoire de mouvement de son propre corps induite par la vision d'un flux visuel en mouvement chez un observateur statique (Palmisano et al., 2015). Par exemple, le phénomène de vection le plus courant a lieu lorsque nous sommes dans un train à l'arrêt dans une gare et que le train situé à côté du nôtre démarre. Durant un instant nous avons alors l'impression que c'est notre train qui bouge. Dans cette situation, le flux visuel que nous avons reçu nous indique un mouvement de la quasi-totalité de notre environnement ce qui correspond, en général, à un mouvement de notre corps dans l'espace. Si, alors que nous expérimentons cette sensation de vection, nous fixons notre regard sur le quai de gare, elle va immédiatement disparaître, l'ambiguïté entre mouvement d'un objet extérieur et mouvement de notre propre corps sera levée. De façon expérimentale, il existe différentes façons de créer ces phénomènes de vections au moyen de stimulation optocinétique, c'est-à-dire en faisant défiler ou tourner un pattern visuel (e.g., des points noirs sur un fond blanc) pour conduire à une illusion de déplacement linéaire dans les différentes directions de l'espace (i.e., vection linéaire : avant-arrière ; haut-bas ; droite-gauche) ou de rotation (i.e., vection circulaire), voir Figure 2 pour un exemple d'appareil utilisé (Brandt et al., 1972; Lestienne et al., 1977; Ohmi et al., 1987; Telford et al., 1992).



Figure 2. Chaise et tambour rotatif utilisé dans l'étude de Palmisano et Gillam (1998) pour induire une vection circulaire. Le tambour, avec des rayures verticales noires et blanches, peut être abaissé autour de la tête du participant afin que la pièce ne soit plus visible. Une fois en place, il est mis en rotation, induisant une sensation de vection circulaire. Illustration provenant de Palmisano, S., Allison, R. S., Schira, M. M., & Barry, R. J. (2015). Future challenges for vection research : Definitions, functional significance, measures, and neural bases. *Frontiers in Psychology*, 6. DOI : 10.3389/fpsyg.2015.00193.

De nos jours, il est également possible d'induire ces phénomènes de vections par le biais de la réalité virtuelle. En effet, avec le développement de nouvelles technologies il est possible d'immerger le participant dans un environnement virtuel riche. Le participant peut alors être exposé à un flux visuel plus ou moins complexe, induisant des sensations de mouvement variées (Gallagher et al., 2019; Hettinger et al., 2014; Kuiper et al., 2019), voir encadré n°[1](#) (page [29](#)) sur la réalité virtuelle et la réalité augmentée.

Il est également possible d'induire des sensations de mouvements limitées à des segments corporels sur un principe identique à celui utilisé pour les vections. En effet, la rotation d'un pattern visuel (e.g., composés de points noir et blanc) situé sous la main (ou le bras) d'un participant conduit à la sensation d'un mouvement de rotation du poignet (ou du coude) dans le sens opposé, la vitesse de cette sensation de mouvement augmentant lorsque la vitesse de rotation du disque augmente (Blanchard et al., 2013; Chancel, Blanchard, et al., 2016; Tardy-Gervet et al., 1984).

Réalité virtuelle et réalité augmentée sont deux technologies qui se sont récemment démocratisées et dont l'évolution technique permet de plus en plus d'applications, que ce soit dans le domaine des loisirs (e.g., jeux vidéo), de la recherche ou de la rééducation. Elles sont souvent confondues du fait de leur évolution conjointe et de leur proximité technologique. Pourtant, une distinction importante les différencie. En effet, si la réalité augmentée « augmente » le réel, la réalité virtuelle le remplace. Avec la réalité augmentée, le monde virtuel « s'ajoute » au monde réel à l'aide de vidéo projecteurs (e.g., Valoclimb qui consiste à projeter sur un mur d'escalade différents jeux avec lesquels on peut interagir, Figure 3, A et B) ou de vidéos en temps réel (e.g., Pokémon Go, un célèbre jeu dans lequel il est possible de « voir » des créatures imaginaires, les Pokémons, dans le monde réel via la caméra d'un téléphone portable, Figure 3, C).



Figure 3. Exemples de réalité augmentée. A) QR code (scanner ou [CTRL + clic](#)) vers une courte vidéo du mur d'escalade interactif en réalité augmentée de Valoclimb (vidéo de Valo motion), B) un exemple de jeu proposé par ce dispositif, image prélevée sur le site de [Valoclimb](#). C) Exemple de l'utilisation de Pokémon Go. Crédits : Reuters. Prélevé sur le site de [latribune.fr](#).

Avec la réalité virtuelle, un monde virtuel créé par ordinateur est dévoilé à l'utilisateur à l'aide d'écrans ou de casques de réalité virtuelle, ces derniers enregistrant les mouvements de la tête, permettent d'explorer l'environnement virtuel de façon naturelle (voir Figure 4). Le monde virtuel remplace le monde réel, l'utilisateur n'a donc plus d'indices sur le monde réel à l'inverse de la réalité augmentée.

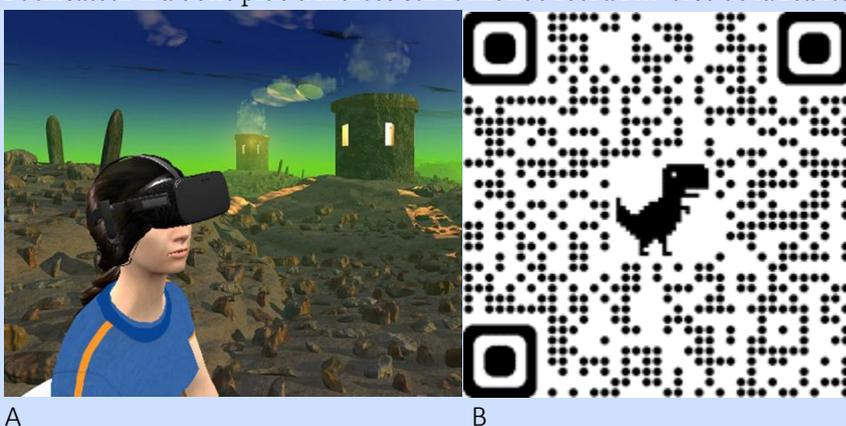


Figure 4. Exemples de réalité virtuelle. (A) L'utilisateur porte un casque de réalité virtuelle ce qui lui permet d'explorer un environnement virtuel en bougeant naturellement la tête. (B) QR code (scanner ou [CTRL + clic](#)) vers une courte vidéo présentant la vue du monde réel, la vue subjective du participant dans le monde virtuel et une vue d'ensemble de l'environnement virtuel utilisé dans une de nos études (*Etude Perspective Miroir*).

En outre, l'implication de la vision dans la perception de ses propres mouvements ne se limite pas à l'interprétation de flux visuel. En effet, la vision nous donne des indices directs particulièrement importants sur le mouvement de nos membres. Comme nous l'avons dit plus tôt, les patients atteints de neuropathie sensorielle ont de grandes difficultés à réaliser des

mouvements en l'absence de vision de l'effecteur. Or, lorsqu'ils peuvent voir ce dernier, ils sont de nouveau capables de réaliser des mouvements corrects bien que toujours déficitaires par rapport à des sujets sains (Sanes et al., 1985). Dans ce cas, la vision du membre semble compenser, tout au moins partiellement, la perte totale de proprioception et de tact (Cole, 2016; Ghez et al., 1995). Dans la même idée, chez le sujet sain, le visionnage d'une vidéo de son propre membre en mouvement, mais pas celui d'une autre personne, peut générer une illusion de mouvement (Kaneko et al., 2015). De même, le paradigme miroir a longtemps été pensé comme un moyen d'induire « visuellement » des illusions de mouvements. Dans ce paradigme, un miroir est placé dans le plan sagittal (i.e., plan séparant la partie droite de la partie gauche du corps) du participant, ses bras étant disposés de part et d'autre de ce miroir. Ainsi, lorsque le participant regarde dans le miroir, un de ses bras est caché derrière et l'autre se reflète, le reflet se substituant à l'image du bras caché, semblant « être » le bras caché, voir Figure 5. Lorsque le bras reflété dans le miroir est mobilisé, une sensation de mouvement dans le bras caché, pourtant immobile, peut apparaître. Ce mouvement illusoire est appelé illusion miroir (Guerraz et al., 2012; Ramachandran & Altschuler, 2009).

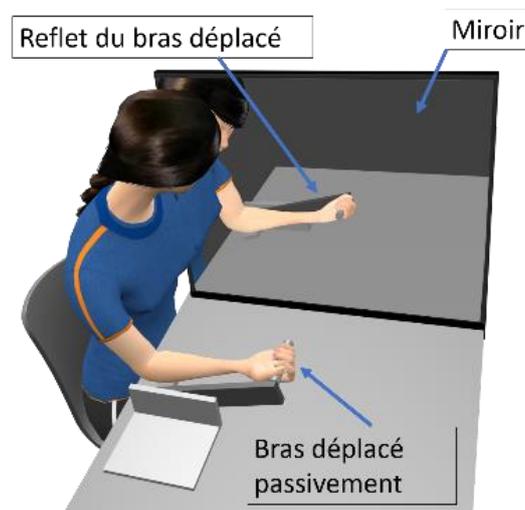


Figure 5. Représentation du dispositif utilisé dans le paradigme miroir. Le miroir est placé entre les deux bras du participant, dans le plan sagittal. Le bras gauche est dissimulé derrière ce miroir tandis que le bras droit se reflète dans ce dernier. Le reflet du bras droit est alors superposé à la position occupée par le bras gauche. Lorsque le bras droit est déplacé passivement, son reflet bouge également et le participant peut avoir la sensation que son bras gauche est également en train de réaliser ce mouvement. C'est l'illusion miroir.

Le rôle de la vision dans l'illusion miroir n'est plus à démontrer. On sait par exemple que l'illusion est moins fréquente et moins intense lorsque les informations visuelles de

mouvement, provenant du miroir, sont dégradées (Chancel, Brun, et al., 2016) et que, une fois induite, elle disparaît lorsque la vision du reflet dans le miroir n'est plus disponible (Chancel et al., 2017). Néanmoins, et bien qu'incontestable, le rôle de la vision semble avoir été surestimé. En effet, plusieurs études ont mis en évidence l'implication des informations proprioceptives controlatérales dans l'induction de cette illusion de mouvement. En effet, un masquage des afférences proprioceptives du bras déplacé et reflété, réalisé à l'aide de vibrations simultanées des muscles agonistes et antagonistes du bras, entraîne une diminution des illusions de mouvement (Chancel, Brun, et al., 2016). De même, lorsque l'illusion est installée, elle peut perdurer quelques secondes après l'occlusion de la vision si tant est que le bras continue d'être déplacé alors qu'elle disparaît immédiatement si le bras s'arrête de bouger (Chancel et al., 2017). L'illusion miroir serait donc le résultat d'une intégration multisensorielle entre les informations visuelles et les informations proprioceptives controlatérales (i.e., provenant du bras qui n'est pas soumis à l'illusion : le bras déplacé). L'intégration multisensorielle est abordée en détail dans la Partie III (page [48](#)) notamment en ce qui concerne la perception de son propre corps et de ses propres mouvements et la question de l'intégration visuo-proprioceptive dans l'illusion miroir sera très largement développée plus loin puisqu'ayant fait l'objet de la première étude de cette thèse.

v. Audition

L'audition nous permettrait également de percevoir les mouvements de notre corps entier. En effet, si l'on se déplace à vélo, ou à ski par exemple, plus nous allons vite et plus il y a de bruit (le vent dans nos oreilles), dans ce cas, le bruit nous donne une information sur notre vitesse. De même, en passant devant une source sonore fixe (e.g., une fontaine, la musique d'un bar), nous aurons d'autres informations sur notre mouvement, sa direction, sa vitesse par rapport à cette source sonore. Si l'on s'en approche, le son deviendra plus fort, si l'on s'en éloigne, moins fort (entre autres), si l'on tourne autour il restera à la même intensité mais il sera plus fort dans l'oreille la plus proche de la source sonore que dans l'autre (i.e., disparité binaurale). De plus, des indices spectraux, plus complexes, pourraient également participer à la perception des mouvements puisqu'ils permettent de localiser une source sonore (Andéol et al., 2013 ; Doucet et al., 2005; Middlebrooks & Green, 1991). Cette implication de la modalité auditive dans la perception des mouvements du corps entier a été mise en évidence expérimentalement. En

effet, le phénomène de vection présenté ci-dessus pour la modalité visuelle s'applique également à la modalité auditive. L'exposition – les yeux bandés – à des sons en mouvement ou, plus efficacement, à un champ acoustique en mouvement, conduit à la sensation d'être soi-même en mouvement, soit en rotation (i.e., vection circulaire) quand le champ acoustique tourne soit en translation (i.e., vection linéaire) lorsqu'il se déplace linéairement (voir Våljamäe, 2009 pour une revue de littérature).

Ces phénomènes seraient d'autant plus importants que les sons utilisés sont écologiques. En effet, les sons provenant de sources « naturelles » tels que le son d'une fontaine ou le son d'un vélo conduisent à des vections circulaires plus fortes que des sons artificiels comme un bruit rose (Larsson et al., 2004). En outre, les sons provenant de sources sonores sensées être fixes (i.e., une fontaine) ainsi qu'un plus grand nombre de sources sonores différentes congruentes conduiraient à des phénomènes de vections plus intenses (Martens, 2004).

Les sons relatifs à nos actions nous sont également utiles à l'exécution de nos mouvements, notamment dans le sport, qui demande des mouvements précis. Par exemple, les services de joueurs expérimentés au tennis sont moins bons s'ils ne peuvent pas entendre (Takeuchi, 1993) et l'écoute du son généré par un mouvement performant juste avant l'action permet des performances meilleures et moins variables au lancer de marteau (Agostini et al., 2004). De même, perturber le retour auditif (i.e., bruit de pas) en ajoutant un délai diminue la performance au saut de haies (Kennel et al., 2015). Cependant, nos mouvements ne génèrent pas tous des sons et l'information sonore, quand elle est disponible, est souvent très sommaire (e.g., bruit de pas, bruit du marteau dans l'air). La sonification des mouvements permet de générer un feedback auditif plus complet sur le mouvement et également d'obtenir une information auditive sur des mouvements qui ne produisent pas naturellement de son. En effet, la sonification des mouvements permet de transformer les caractéristiques spatiales et temporelles du mouvement (e.g., vitesse, orientation spatiale) en signal acoustique, voir encadré n°2 (page 34). Il existe de multiples façons de sonifier les mouvements, le choix dépendant notamment de l'objectif de la sonification et du type de mouvement. Par exemple, il est possible de traduire les modifications de pression hydrodynamique exercée par la main lors des mouvements de nage en crawl en changements de fréquence sonore (hauteur du son). Cette sonification permet d'ailleurs d'améliorer la stabilité et le contrôle moteur des mouvements (Chollet et al., 1988, 1992). Dans une étude s'intéressant à l'aviron, c'est

l'accélération du bateau qui entraînait des changements de hauteur de son, plus l'accélération était forte, plus le son était aigu, ce qui améliorait la vitesse et la synchronisation de l'équipe (Schaffert et al., 2010; Schaffert & Mattes, 2011). Ainsi la sonification des mouvements peut être utilisée afin d'améliorer les performances sportives et plus largement les capacités motrices comme le contrôle moteur et l'apprentissage moteur (Brock et al., 2012; Danna et al., 2013; Dyer et al., 2017; Effenberg, 2004; Effenberg et al., 2011, 2015). Par exemple, des méthodes de sonification du mouvement ont été développées afin d'aider l'apprentissage de l'écriture chez les enfants. Ces méthodes génèrent en temps réel une « trace sonore » à partir de la trace écrite, au cours de l'écriture. Ces méthodes permettent une amélioration de l'apprentissage de l'écriture, notamment chez des enfants dysgraphiques (Danna et al., 2013; Effenberg et al., 2015). La sonification des mouvements est également utilisée dans la rééducation motrice auprès de patients atteints de la maladie de Parkinson et de patients ayant eu un accident vasculaire cérébral (AVC), (Bevilacqua et al., 2018; Gorgas et al., 2017; Maulucci & Eckhouse, 2001; Schmitz et al., 2014; Scholz et al., 2015, 2016; Véron-Delor et al., 2019). Par exemple, une méthode de rééducation de l'écriture – similaire à celle utilisée dans l'apprentissage de l'écriture chez les enfants décrite ci-dessus – permet une amélioration des performances d'écriture chez des patients atteints de la maladie de Parkinson, connue pour induire des difficultés graphomotrices importantes et invalidantes (Danna et al., 2013; Effenberg et al., 2015; Véron-Delor et al., 2019). La sonification des mouvements est également utilisée dans la rééducation post-AVC, notamment en ce qui concerne la motricité des membres supérieurs. La sonification est utilisée comme feedback auditif en temps réel lors des entraînements dans lesquels différents mouvements sont réalisés (e.g., mouvements d'atteinte ou de saisie). Par exemple, Scholz et collaborateurs (2015, 2016) ont utilisé une méthode de sonification dans laquelle, les mouvements verticaux (i.e., bas-haut) étaient traduits en changement de note (hauteur du son), les mouvements latéraux (i.e., gauche-droite) en modification du timbre et les mouvements horizontaux (i.e., avant-arrière) en modification de volume sonore. Ce codage des mouvements en trois dimensions était utilisé pour entraîner les patients à jouer une mélodie à l'aide de leurs mouvements, ce qui semblait en améliorer la fluidité (Scholz et al., 2015, 2016). Ces stimuli auditifs influent donc sur la réalisation de ces multiples tâches motrices, suggérant qu'ils pourraient également contribuer à la perception des mouvements bien qu'aucune étude à notre connaissance ne se soit penchée directement

sur ce sujet. Néanmoins, il est important de noter que ces différents exemples de la contribution du son dans des tâches motrices (e.g., contrôle moteur, apprentissage moteur, rééducation motrice) se font systématiquement dans un contexte où le feedback sonore s'ajoute aux afférences sensorielles naturelles (e.g., vision, toucher). Un certain nombre des études réalisées à ce sujet s'intéressent justement à l'intégration d'informations multisensorielles (Effenberg, 2005; Effenberg et al., 2015). Nous abordons en détails l'intégration multisensorielle dans la Partie III (Partie III- L'Intégration Multisensorielle, page [48](#)).

2

Sonification

Selon Kramer, la sonification se définirait comme « la transformation des relations entre les données en des relations perçues dans un signal acoustique dans le but d'en faciliter la communication de l'interprétation » (Kramer et al., 1999). Cette définition est affinée par Hermann (2008) qui indique que pour porter le nom de sonification, une technique qui utilise des données en entrée et des sons en sortie doit respecter les règles suivantes :

- Le son doit refléter une propriété ou relation objective dans les données d'entrée.
- La transformation est systématique et reproductible (les mêmes données avec les mêmes interactions génèrent le même son).
- Le système peut être utilisé avec d'autres données et réutilisé pour les mêmes données.

La sonification peut être utilisée à des fins très variées. Par exemple, elle s'avère un outil intéressant pour l'exploration et la présentation de données complexes et dynamiques pouvant difficilement être représentées visuellement (e.g., analyses chimiques, économiques, séismologie, flux de circulation routière, activité électrique de populations de neurones ou de poissons à faibles décharges), (Dubus & Bresin, 2013; Halim et al., 2006; Hermann & Ritter, 1999; Hopkins & Bass, 1981; Jovanov et al., 1999; Shiomi et al., 2020; Weinberg & Thatcher, 2006). Elle peut également être utilisée comme substitution sensorielle en transformant des caractéristiques visuelles (e.g., pixels) en caractéristiques sonores pour des personnes malvoyantes (Arno et al., 1999; Kolykhalova et al., 2016; Stoll et al., 2015; Striem-Amit et al., 2012; Zhao et al., 2008). Enfin, elle peut être utilisée, comme nous l'avons vu, pour sonifier des mouvements en transformant des données spatiales (e.g., coordonnées, angles...) en sons à chaque instant, permettant ainsi de véhiculer une information de mouvement sous la forme d'un signal sonore.

L'utilisation du son présente plusieurs avantages. Tout d'abord, contrairement à un graphique par exemple, il a une nature dynamique, ce qui le rend particulièrement pertinent dans la présentation de données dynamiques (e.g., flux de circulation routière). De plus, il peut aisément être utilisé en plus du canal visuel. Enfin, il est possible de jouer sur ses nombreuses caractéristiques pour représenter les variations dans les données : le timbre, la hauteur du son (la note), le volume sonore, la localisation spatiale, la durée, le tempo. Par exemple, les mouvements sont généralement sonifiés (i.e., convertis en signal sonore) en jouant sur la hauteur du son et/ou sur sa spatialisation (Dubus & Bresin, 2013) tandis que pour sonifier des données catégorielles, l'utilisation de sons de timbres différents est recommandée.

En résumé

La perception de ses propres mouvements, que nous appelons dans ce travail kinesthésie, est un construit résultant de l'intégration de multiples sources sensori-motrices. La commande motrice, les informations vestibulaires, la vision, la proprioception musculaire, le tact de même que l'audition contribuent à la génération de percepts de mouvements, pouvant conduire à des illusions de mouvements lorsqu'ils sont manipulés indépendamment (e.g., vections visuelles et auditives, illusions vibratoires, tactiles). L'étude indépendante de chaque modalité permet d'évaluer l'impact de chacune d'entre elle sur la kinesthésie en contrôlant les autres modalités. Il est bien entendu tout à fait possible d'induire des illusions de mouvements en manipulant conjointement plusieurs modalités ce que nous verrons plus en détail dans la Partie III sur l'Intégration Multisensorielle. En effet, dans la vie de tous les jours et en l'absence de pathologie, les informations provenant de toutes ces modalités sont accessibles et modulées conjointement. Lorsque l'on bouge un bras par exemple, les informations motrices, tactiles, proprioceptives, visuelles et auditives indiquent toutes un mouvement de ce bras. Les informations provenant de ces différentes modalités sensorielles doivent donc être intégrées pour former un percept de mouvement unique. Avant de nous intéresser à ces mécanismes d'intégration multisensorielle, il est nécessaire de parler de la perception de son propre corps puisque la kinesthésie en est une facette spécifique focalisée sur une dimension dynamique ce corps, c'est-à-dire ses mouvements.

III- Perception de son propre corps

La perception de son propre corps peut être conceptualisée de différentes façon, en s'intéressant aux *représentations* du corps, à la *sensation d'incarnation* que l'on peut ressentir envers ce corps ou même à l'aspect corporel de la *conscience de soi* (i.e., « le sentiment que les expériences conscientes sont liées au soi et sont des expériences d'une entité unitaire (« Je ») » ; Blanke 2012). Nous allons définir et développer ces différents concepts abordant tous la question de la perception du corps.

a. Les représentations corporelles

L'idée de « représentation du corps » semble globalement acceptée dans la littérature. Toutefois, des débats subsistent toujours sur l'identité, la dénomination et le nombre de ces représentations. La vision la plus répandue semble admettre l'existence de plusieurs représentations corporelles avec notamment une séparation entre un « schéma corporel » (*Body schema*) et une « image corporelle » (*Body Image*), deux représentations multimodales distinctes du corps desservant différentes fonctions. D'autres visions ne sont pas en accord avec cette représentation plurielle du corps et, à titre d'exemple, nous présentons ici le modèle de la matrice corporelle, modèle supportant une représentation unique du corps.

Les termes schéma corporel et image corporelle sont largement utilisés dans la littérature. Cependant ils ne sont pas toujours utilisés avec la même signification et il est donc nécessaire de les définir plus en détail ici.

Le schéma corporel : Dans son travail de thèse, Morgane Metral a recensé, parmi les articles faisant explicitement référence au schéma corporel dans leur titre entre 1952 et 2014, les principales définitions associées au schéma corporel. Parmi ces définitions, trois caractéristiques du concept de schéma corporel ressortent. Le schéma corporel pourrait être défini selon ces trois caractéristiques et serait alors « *une représentation interne, fiable et non consciente des segments corporels et de la posture* », « *un support de la motricité* » et « *une représentation en lien avec l'environnement [...] rapidement adaptable* » (Metral, 2016, pp. 13–14). Le schéma corporel constituerait donc une représentation globale et modulable de notre corps, de sa forme, de sa position et de ses mouvements permettant de planifier et exécuter nos actions. Cette représentation du corps serait essentielle pour nous permettre d'agir et est même considérée comme une représentation du corps *pour l'action*, ou pour le contrôle moteur, par nombre de chercheurs et notamment Head et Holmes qui sont les premiers à le définir (S. Gallagher, 2005; Head & Holmes, 1911). En effet, pour effectuer une action, comme manger un morceau de gâteau, il nous faut savoir où se situe le gâteau par rapport à nous mais également où se situe notre bras et notre main dans l'espace, dans quelle posture est notre main, quelles sont la forme et la taille de notre bras pour déterminer si nous pouvons atteindre le gâteau ou non (e.g., trop éloigné, dans une boîte trop exiguë), et enfin quelle est la distance entre notre bras et notre bouche une fois le gâteau saisi. Toutes ces informations sont nécessaires pour déterminer les gestes à effectuer pour mener à bien notre action ; c'est le

schéma corporel qui regrouperait toutes ces informations provenant de multiples récepteurs sensoriels. En outre, le schéma corporel ferait l'objet d'une mise à jour constante permettant de prendre en compte les changements de position mais également les changements de forme (e.g., prise ou perte de poids, chirurgie, amputation) et de taille (e.g., croissance) des différents segments de notre corps. Il s'agirait donc d'une représentation en temps réel (« *Online* »), construite à chaque instant par les informations sensorielles (Carruthers, 2009).

L'image corporelle : L'unité de l'image corporelle est parfois remise en cause car souvent pensée comme « tout ce qui n'est pas le schéma corporel » (de Vignemont, 2010). Elle est considérée comme un système conscient de perceptions, attitudes et croyances sur son propre corps (S. Gallagher, 2005) et regrouperait donc les représentations perceptuelles, conceptuelles et émotionnelles (*body percept, body concept, body affect*) du corps. Alors que le schéma corporel est exclusivement une représentation en temps réel, l'image corporelle serait à la fois composée de représentations en temps réel et de représentations hors ligne (« *Offline* »). Elle comporterait donc des éléments construits en temps réel à l'aide des informations sensorielles (e.g., la vision d'un hématome sur une partie du corps) mais également des éléments plus durables, qui ne seraient pas mis à jour facilement ni rapidement, sur ce à quoi ressemble le corps habituellement (e.g., le fait que l'on ait deux mains). L'image corporelle ne serait pas impliquée dans l'action à l'opposé du schéma corporel qui existerait *pour l'action*.

Comme évoqué plus tôt, cette distinction entre schéma corporel et image corporelle, bien que largement répandue et ayant fait preuve d'une certaine utilité clinique, fait toujours l'objet de débats théoriques et d'autres construits sont également utilisés dans la littérature comme c'est le cas pour la matrice corporelle (*body matrix*). En effet, certains auteurs supposent plutôt l'existence d'une unique représentation, à la fois multisensorielle, dynamique et flexible, de l'espace entourant directement le corps dans un cadre de référence centré sur ce corps et n'impliquant donc pas cette distinction entre schéma et image corporels. La matrice corporelle est un construit fonctionnel, supposant une interrelation entre les processus et construits cognitifs (e.g., appartenance, souvenirs corporels) et les fonctions corporelles homéostatiques (e.g., thermorégulation), impliquant ainsi à la fois des processus multisensoriels ascendants (*bottom-up*) et descendants (*top-down*). Cette matrice corporelle permettrait l'intégration des informations sensorielles somatotopiques, peripersonnelles et spatiales, centrées sur le corps

ce qui permettrait une adaptation face aux changements de l'environnement et du corps pour maintenir un bon contrôle homéostatique sur ce dernier (Barrett, 2017; Matamala-Gomez et al., 2021; Moseley et al., 2012; Riva, 2018).

Ainsi, les représentations corporelles, que l'on parle du schéma, de l'image ou de la matrice corporels, résultent toutes de l'intégration d'informations multisensorielles provenant du corps (ou de l'espace entourant le corps). Quel que soit le construit théorique considéré, ces représentations corporelles joueraient un rôle crucial dans la perception de notre propre corps et impacteraient nos comportements et nos ressentis. Ces représentations peuvent par ailleurs être affectées par certaines pathologies, manipulations multisensorielles expérimentales, ou lors d'illusions d'incarnation (*embodiment* en anglais) ou d'appartenance (*ownership* en anglais), voir revue de littérature de Barra et collaborateurs (2019, 2020) en Annexe I et II (pages [285](#) et [288](#)). Par exemple, l'image corporelle serait atteinte dans l'héminégligence corporelle, le schéma corporel dans la désafférentation (Gallagher, 2005) et il y aurait une atteinte conjointe du schéma et de l'image corporels dans l'anorexie mentale (Metral et al., 2014). Nous verrons plus en détail les illusions d'incarnation et d'appartenance (i.e., sensation d'incarnation ressentie pour des objets extérieurs à son propre corps) dans la Partie III sur l'intégration multisensorielle (page [56](#)), ces termes décrivant très souvent des phénomènes très similaires. Nous allons maintenant nous focaliser sur la définition de ce qu'est la *sensation d'incarnation*.

b. Incarnation

Plusieurs définitions de l'incarnation sont proposées par différents auteurs, plus ou moins spécifiques mais se recoupant fortement. Pour Candidi, Aglioti, et Haggard (2012), il existerait trois niveaux d'incarnation. Le premier niveau définit les sensations corporelles comme étant « incarnées » puisqu'elles proviennent des récepteurs sensoriels de notre corps. Le deuxième niveau se présente comme une représentation du corps en tant qu'objet physique et lieu de sensations, impliquant l'intégration multisensorielle. Le troisième niveau quant à lui permettrait de comprendre et représenter les états d'autrui en les liant aux états de son propre corps. En ce qui nous concerne, nous nous intéresserons principalement au deuxième niveau d'incarnation proposé par ces auteurs et les définitions suivantes se situent également à ce niveau (Candidi et al., 2012).

Gonzalez-Franco et Peck (2018), définissent l'incarnation dans la perspective de l'incarnation d'avatars en réalité virtuelle. Dans ce contexte, l'incarnation de l'avatar serait une illusion correspondant à la sensation que l'avatar – représentant le soi et étant colocalisé à son propre corps – a remplacé son corps, que ce soit à un niveau physique ou à un niveau fonctionnel, lorsqu'immérgé dans l'environnement virtuel. De Vignemont quant à elle a traité la question de l'incarnation de façon plus large et l'a définie en suggérant qu'un « *objet E est incorporé si et seulement si certaines propriétés de E sont traitées de la même façon que les propriétés du corps réel* » (de Vignemont, 2011a). Sa définition s'applique donc tout autant au corps réel, qu'à un avatar, une prothèse, un outil ou des parties du corps factices. Elle désigne sous le terme de « *sense of embodiment* », la phénoménologie de « *ce que ça fait d'avoir un corps* ». Kilteni, Groten, et Slater (2012) enrichissent cette définition en spécifiant que la sensation d'incarnation correspond aux sensations liées au fait d'être dans un corps, de le posséder et de le contrôler. En effet, ces auteurs mettent en évidence trois sous-composantes de l'incarnation. Selon eux, une sensation d'incarnation envers un corps E aurait lieu si et seulement si au moins l'une des trois sensations suivantes est ressentie avec au moins une intensité minimale :

- Sensation d'être localisé dans le corps E (Auto-localisation ou *Self-Location* en anglais)
- Sensation d'être agent des mouvements du corps E (Agentivité ou *Agency*)
- Sensation que le corps E nous appartient (Appartenance ou *Ownership*)

La sensation d'incarnation résulterait donc de la synthèse de ces trois sous-composantes et s'exprimerait sur une échelle continue allant d'une « absence de sensation d'incarnation » à une « intensité maximale de cette sensation », l'intensité maximale n'étant a priori atteinte qu'envers le corps réel (Kilteni, Groten, et al., 2012). Ces trois sous-composantes ont été mises en évidence par de nombreuses études s'intéressant justement aux illusions « d'incarnation » (i.e., illusions d'être incarné dans un corps factice ou virtuel). Longo et collaborateurs (2008) ont ainsi pu séparer ces sous-composantes à l'aide d'une analyse en composantes principales lors d'une étude sur l'illusion de la main en caoutchouc (*Rubber Hand Illusion*, voir ci-après, page [41](#), une description de cette illusion), séparant ainsi l'appartenance, l'agentivité et l'auto-localisation. Ces différents sous-composantes peuvent se définir ainsi :

L'appartenance : Il s'agit de la sensation qu'un corps ou une partie d'un corps nous appartient. Cette sensation d'appartenance (e.g., ressentir une jambe comme étant la sienne)

n'est pas forcément congruente avec le jugement d'appartenance (e.g., savoir qu'une jambe est la sienne). L'appartenance émergerait de la combinaison d'influences *top-down* (processus cognitifs modulant les traitements sensoriels comme, par exemple, la ressemblance de l'objet au corps humain) et *bottom-up* (afférences sensorielles) (Tsakiris, 2010; Tsakiris & Haggard, 2005).

L'agentivité : Il s'agit de la sensation d'être l'auteur des actions de ce corps, que ce corps obéit à nos intentions. L'agentivité est intimement liée au contrôle moteur (Preston & Newport, 2010). Dans le cas de la réalité virtuelle, l'agentivité se définit par une sensation de pouvoir contrôler le corps virtuel comme le sien. Cette sensation d'agentivité résulterait notamment de la comparaison entre les conséquences sensorielles prédites des actions (par la copie d'efférence) et les conséquences réelles de celles-ci (David et al., 2008). Si les conséquences prédites et les conséquences réelles correspondent, alors cette sensation d'agentivité a lieu.

L'auto-localisation : Il s'agit de la sensation d'être localisé dans ce corps (Arzy, Thut, et al., 2006). Cela correspond au volume d'espace dans lequel on se sent être et donc, à l'espace du corps (Lenggenhager et al., 2009). Lorsqu'il est question de réalité virtuelle, ce concept d'auto-localisation fait référence à la sensation d'être localisé dans le corps virtuel, et s'intéresse à cet espace du corps précisément. Cette particularité le différencie de la sensation de présence, c'est-à-dire de la sensation d'être présent dans un monde virtuel, avec ou sans corps (voir encadré [3](#) page [41](#) sur le concept de présence).

Nous parlerons dans la suite de ce document de la sensation d'incarnation au sens global, sans forcément entrer dans les détails de ses sous-composantes. En effet, d'après la définition que nous utilisons, il y a sensation d'incarnation si et seulement si une des trois sous-composantes de cette sensation (appartenance, agentivité et auto-localisation) est présente. Ainsi, lorsqu'il y a sensation d'appartenance envers un objet par exemple, il y a sensation d'incarnation de celui-ci. Cette définition de l'incarnation est récente (Longo et al., 2008) et ne fait pas encore l'objet d'un consensus. C'est pourquoi de nombreux auteurs n'évaluent pas l'incarnation de façon détaillée, et ne différencient pas ses sous-composantes. Les études que nous présentons dans la suite de ce document concernant la sensation d'incarnation (i.e., Modulation de la perception du corps et incarnation d'objets, page [56](#)) ont évalué cette dernière par le biais de mesures subjectives (questionnaires) et/ou objectives (dérive proprioceptive, réactions

physiologiques à la menace). Les études citées dans la suite de ce document concernant la sensation d'incarnation utilisaient toutes des questionnaires s'intéressant à une ou plusieurs sous-composantes de l'incarnation, la sensation d'appartenance étant systématiquement évaluée, sauf lorsque cela est spécifié autrement. Les questions utilisées prenaient généralement la forme d'affirmation de ce type : « C'était comme si la main factice était ma main » pour lesquelles le participant devait donner son degré d'accord sur une échelle de Likert ou une échelle visuelle analogue, le plus souvent en 7 points (e.g., de -3 à 3). Le nombre de questions (i.e., de 1 à 18) et les échelles variaient d'une étude à l'autre. Une minorité des études utilisaient des questionnaires permettant une différenciation des différentes sous-composantes (i.e., moins de 30% d'entre elles). Ainsi, bien qu'il eût été intéressant de différencier les sensations d'appartenance, d'agentivité et d'auto-localisation, la rareté d'utilisation de questionnaires permettant leur identification ne nous l'a pas permis.

3

Le concept de présence

Le concept de « présence » est central lorsque l'on s'intéresse à la réalité virtuelle. En effet, bien que ce concept puisse s'appliquer à des médias anciens tels que le livre, il a suscité un intérêt croissant avec le développement des nouvelles technologies. Avec l'apparition de médias variés et leur démocratisation comme ce fut le cas pour la télévision, de nouvelles expériences subjectives ont vu le jour. Ce concept de présence a eu différentes définitions selon les auteurs et ses domaines d'application. Par exemple, le développement de la téléopération, permettant d'agir à distance en commandant des robots (que ce soit dans le domaine médical pour réaliser des opérations chirurgicales ou dans le domaine militaire et spatial) a vu émerger le concept de « téléprésence ». La téléprésence est définie comme étant le sentiment d'être physiquement présent sur le site du téléopérateur avec les objets virtuels (Minsky, 1980; Sheridan, 1992). Le concept de « présence virtuelle » quant à lui a été défini en rapport avec le développement de médias modélisant un environnement virtuel à l'aide d'ordinateurs comme c'est le cas des jeux vidéo, de la réalité augmentée et de la réalité virtuelle, voir encadré 1. La présence virtuelle a donc été définie comme étant le sentiment d'être physiquement présent dans l'environnement généré par l'ordinateur (Minsky, 1980). Plus tard, Sanchez-Vives & Slater (2005) ont défini plus précisément la présence comme faisant référence au fait de se comporter et de se sentir comme si nous étions présents dans un monde virtuel créé par ordinateur, ne conservant que le sens de présence virtuelle. Ce sentiment de présence dans un environnement virtuel peut être impacté par différents facteurs notamment par l'utilisation de feedbacks provenant de différentes modalités sensorielles (e.g., signaux haptiques ; Biocca, Kim, and Choi 2001; Sallnäs, Rasmussen-Gröhn, and Sjöström 2000; Sanchez-Vives and Slater 2005) et l'absence de conflits entre les différentes informations sensorielles (Akiduki et al., 2003; Regan, 1995).

La sensation d'incarnation a été largement étudiée dans la littérature, notamment à travers l'illusion de la main en caoutchouc. Cette illusion a été utilisée par un grand nombre de chercheurs, et l'on peut d'ailleurs relever que Google Scholar et Pubmed, au printemps 2021,

donnent environ 6 340 et 495 articles respectivement, contenant l'expression exacte de « *Rubber Hand Illusion* », 385 fois dans le titre même de l'article pour Google Scholar et 180 fois pour Pubmed. Pour induire cette illusion, une main en caoutchouc est placée devant un participant, à côté de sa vraie main qui, elle, est cachée à sa vue, voir Figure 6. La main en caoutchouc et la main du participant sont alors touchées de façon parfaitement synchronisée. Ainsi, le participant voit une stimulation sur la main en caoutchouc tout en ressentant une stimulation correspondante sur sa propre main. Ce couplage visuo-tactile entraîne la sensation que cette main factice fait partie de son propre corps, c'est à dire une sensation d'incarnation. En effet, les participants vont plus facilement reporter avoir l'impression que la main en caoutchouc est la leur et avoir une réaction (motrice et physiologique) si elle est menacée (e.g., si elle est poignardée). De plus, ce couplage multisensoriel entraîne également ce que l'on appelle une dérive proprioceptive (*proprioceptive drift* en anglais), le participant ayant l'impression que sa main se situe entre la main en caoutchouc et la position réelle de sa main. Cette illusion a notamment permis de montrer l'intégration des informations visuelles et tactiles dans la perception de notre propre corps (Botvinick & Cohen, 1998). De nombreuses variantes de cette illusion ont également été créées afin d'explorer plus largement l'incarnation et l'intégration multisensorielle dans la perception du corps ce dont nous parlerons plus largement dans la Partie III concernant l'Intégration Multisensorielle (page [53](#)).

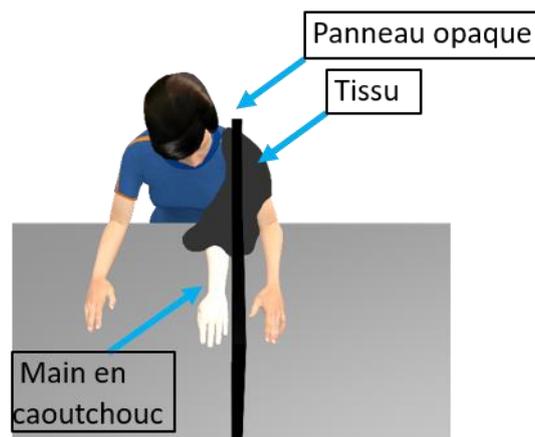


Figure 6. Représentation du dispositif utilisé pour induire l'illusion de la main en caoutchouc. Le bras droit est dissimulé derrière un panneau opaque et une main en caoutchouc est placée dans la même position que la main dissimulée, l'extrémité de la main en caoutchouc étant cachée sous un tissu pour donner l'impression qu'elle est reliée au corps.

Dans la littérature anglophone, on retrouve fréquemment trois différents termes pour désigner ce type de phénomènes : « *incorporation* », « *appropriation* » et « *embodiment* ». Certains auteurs semblent utiliser ces différents termes comme des synonymes (e.g., Lira et al., 2017) tandis que d'autres vont y voir quelques nuances. Par exemple, le terme « *incorporation* » serait plus approprié pour parler de l'incarnation d'objets pour lesquels une sensation d'appartenance peut avoir lieu et qui remplace une partie du corps (e.g., une main en caoutchouc, une prothèse). Le terme d'« *incorporation* » serait ainsi utilisé en opposition au terme « *extension* » qui, lui, ferait référence à l'incarnation d'outils, pour lesquels il n'y a pas de sensation d'appartenance et qui s'additionnent au corps (De Preester & Tsakiris, 2009; de Vignemont & Farne, 2010; de Vignemont, 2011b). Outre cette proposition de distinction, la littérature semble manquer de définitions claires des termes « *incorporation* » et « *appropriation* ». Si l'on s'intéresse au sens commun du terme « *appropriation* » que ce soit en français ou en anglais, il fait référence au fait de faire sien quelque chose qui ne nous appartient pas. En ce sens, il semble ainsi plus particulièrement relié à la sensation d'appartenance (*ownership*). Nous avons donc choisi d'utiliser le terme « *embodiment* » car il faisait l'objet de définitions plus détaillées et particulièrement adaptées aux études en réalité virtuelle. Nous avons fait le choix de traduire ce terme par « *incarnation* » comme l'a fait Gorisse dans son travail de thèse (Gorisse, 2019) bien que ce terme soit parfois traduit par « *incorporation* » (de Vignemont & Farne, 2010), pour éviter d'ajouter de la confusion. Dans ce document, nous utiliserons donc le terme d'*incarnation* dans le sens de la *sensation d'incarnation* ressentie envers son propre corps ou des objets extérieurs (i.e., illusions d'incarnation), définie comme la phénoménologie d'avoir (appartenance), de contrôler (agentivité) et d'être localisé (auto-localisation) dans ce corps. La définition que nous utilisons repose ainsi principalement sur celles données par de Vignemont (2011) et Kilteni et collaborateurs (2012) et elle inclut également la définition donnée par Gonzalez-Franco et Peck (2018) lorsqu'elle s'applique à l'illusion d'incarnation d'un avatar en réalité virtuelle.

i. Bases neurales de l'incarnation

Différentes zones cérébrales seraient impliquées dans l'incarnation, notamment la jonction temporo-pariétale (*temporoparietal junction* : TPJ) qui joue un rôle important dans le traitement de soi, voir Figure 7. En effet, la TPJ jouerait un rôle dans l'agentivité (Chaminade &

Decety, 2002; Farrell & Robertson, 2000, p. 200; Farrer & Frith, 2002), la distinction soi/autrui et l'imagerie mentale de son propre corps (Blanke & Arzy, 2005; Maguire et al., 1998; Ruby & Decety, 2001; Vogeley & Fink, 2003; Zacks et al., 1999), l'intégration multisensorielle des informations liées au corps (Blanke et al., 2002; Leube et al., 2003), ainsi que dans le traitement visuel des corps humains (Beauchamp et al., 2002; Grossman & Blake, 2002; Vaina et al., 2001) et enfin dans la prise de perspective visuo-spatiale (Maguire et al., 1998 ; Ruby & Decety, 2001; Vallar et al., 1999; Vogeley & Fink, 2003). En outre, il a été démontré qu'en cas d'atteinte neurologique de cette zone, une sensation de désincarnation, c'est-à-dire une absence de sensation d'incarnation de son propre corps peut apparaître (Blanke et al., 2002, 2004). L'aire extrastriée du corps (*extrastriate body area* : EBA) (voir Figure 7) quant à elle, répond de façon sélective à la vision du corps et aux parties du corps humain (Astafiev et al., 2004; Downing et al., 2001) mais aussi à des mouvements imaginés et réels de son propre corps (Astafiev et al., 2004).

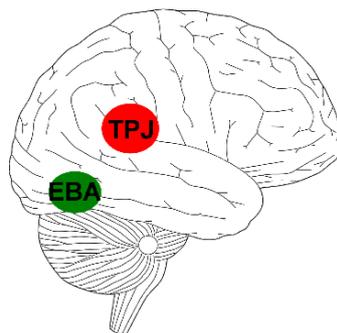


Figure 7. Localisation schématique de la jonction temporo-pariétale en rouge (TPJ) et de l'aire extrastriée du corps en vert (EBA).

ii. Lien avec la cognition incarnée

La cognition incarnée est un mouvement de pensée qui accorde une place importante au corps dans la cognition, allant jusqu'à rejeter la notion de *représentation* très utilisée jusqu'alors. Ce mouvement s'oppose à la pensée dualiste séparant le corps de l'esprit qui inspirait les autres mouvements en psychologie cognitive. Il existe des courants plus ou moins radicaux de cognition incarnée, allant du rejet total de l'existence de représentations à une remise en question moins drastique, tolérant l'existence de certaines représentations (Alsmith & de Vignemont, 2012). L'idée principale de ce mouvement est que l'incarnation des êtres humains

dans un corps limite et impose le type de processus cognitifs disponibles, influençant la nature de nos expériences et de nos interactions avec l'environnement (S. Gallagher, 2005)

La cognition incarnée nous dit donc qu'être dans un corps influence notre cognition, structure notre perception, limite et impose nos processus cognitifs. Elle s'intéresse la plupart du temps au fait d'être incarné dans son propre corps physique et réel. Cependant elle peut également utiliser les illusions d'incarnation (ou de désincarnation) envers des objets ou des avatars pour tester ses prédictions. La cognition incarnée étudie les conséquences de l'incarnation sur la cognition. En ce qui nous concerne, nous nous intéressons plutôt à comment et dans quelles circonstances une sensation illusoire d'incarnation a lieu et nous abordons rapidement le lien entre ces sensations et la perception de ses propres mouvements. On pourrait donc penser que nous sommes dans une certaine mesure dans le cadre de référence de la cognition incarnée bien que nos objectifs et nos hypothèses ne cherchent pas à tester ces théories mais uniquement à mieux comprendre le fonctionnement multisensoriel de la kinesthésie. Nous ne nous intéressons pas aux conséquences de cette incarnation sur d'autres fonctions cognitives et il est évident, même dans d'autres courants de pensées, que le fait d'être dans un corps a un impact sur la perception de ce même corps. En outre, dans ce travail nous ne rejetons pas l'existence de représentations corporelles telles que le schéma corporel et l'image corporelle définis plus tôt, leur existence étant également acceptée, dans une certaine forme, par des chercheurs se réclamant du courant de la cognition incarnée tels que Gallagher.

c. La conscience de soi corporelle

Un autre terme est également utilisé dans la littérature s'intéressant à la perception du corps et se rapproche grandement de la définition que nous venons de donner de l'incarnation. Il s'agit de la conscience de soi corporelle (« *Bodily self-consciousness* » en anglais), une partie de la conscience de soi permettant d'attribuer au soi les expériences conscientes en tant qu'expériences d'une entité unitaire (Blanke, 2012) et se basant sur le corps. Elle dépendrait de l'agentivité, en impliquant les signaux moteurs (Gallese & Sinigaglia, 2010; Jeannerod, 2003), de l'intéroception (perception des états internes du corps ; Craig, 2002) et également de l'intégration de signaux extéroceptifs. La conscience de soi corporelle est donc en grande partie définie par rapport à la façon dont sont intégrés les différents signaux. Blanke et al. (2015) décrivent de façon détaillée les contraintes et les substrats neurophysiologiques sous-tendant

l'intégration multisensorielle pour la conscience de soi corporelle. Cette intégration serait contrainte par quatre paramètres : la proprioception, la vision, l'espace peripersonnel et ce qu'ils nomment l'incarnation.

Les deux premiers paramètres, les informations proprioceptives et visuelles sur la configuration du corps, permettraient de savoir où se situent chaque partie du corps dans l'espace et les unes par rapport aux autres et ainsi, déterminer si un stimulus est lié au corps (et à quelle partie du corps) ou non. En effet, dans la perception de son corps, pour que des signaux provenant de différentes modalités soient intégrés, ils doivent être « recalibrés » sur un cadre de référence commun à ces modalités. Par exemple, les informations tactiles sont perçues sur une partie du corps (e.g., le doigt), donc dans un référentiel centré sur cette partie du corps (e.g., la main). Les informations auditives quant à elles sont perçues par nos oreilles et donc dans un référentiel centré sur la tête. Pour que ces différents signaux soient intégrés il faut qu'ils soient dans le même référentiel et pour cela, des informations supplémentaires telles que les informations proprioceptives et les informations visuelles du corps sont nécessaires. Par exemple, il faut savoir où le doigt est positionné par rapport à la main, au bras ou encore à la tête, et également comment la tête est orientée pour que les informations tactiles provenant du doigt et les informations auditives de cet événement soient intégrées.

L'espace peripersonnel (troisième paramètre) représente l'espace d'interaction potentielle entre le corps et son environnement. Cet espace entoure chaque partie du corps et reste « ancré » à celle-ci même en cas de déplacement. C'est dans cet espace que les informations provenant de stimuli externes pourraient interagir avec les stimuli corporels. L'intégration des stimuli multisensoriels liés au corps n'aurait lieu que lorsque les stimuli extéroceptifs se situent dans cet espace.

Le quatrième paramètre est désigné par les auteurs sous le terme d'incarnation pour évoquer la modulation de la conscience de soi corporelle induite par la manipulation synchrone et prolongée de stimulations multisensorielles. Ces stimulations multisensorielles synchrones de la partie du corps réel et de l'objet extérieur (e.g., une main en caoutchouc) entraîneraient une modification de l'espace peripersonnel ainsi que la sensation illusoire d'incarnation de l'objet extérieur (e.g., l'illusion de la main en caoutchouc) témoignant d'une modulation de la conscience de soi corporelle.

La question des substrats cérébraux sous-tendant cette intégration multisensorielle participant à la conscience de soi corporelle a également été abordée par Blanke et collaborateurs (2015). Ces derniers évoquent bien évidemment les neurones multimodaux (bi ou trimodaux) répondant à la fois à des stimuli tactiles et à des stimuli visuels et/ou auditifs. Ces neurones ont donc la particularité de répondre à plusieurs modalités sensorielles et/ou d'avoir une réponse plus importante en situation multimodale qu'en situation unimodale. De plus, les champs récepteurs tactiles de ces neurones multimodaux sont étendus sur une surface supérieure à celle des champs récepteurs des neurones unimodaux tactiles dans le cortex somatosensoriel. Les champs récepteurs des autres modalités (visuelles ou auditives) de ces neurones multimodaux se calqueraient sur les champs récepteurs tactiles, se limitant à l'espace peripersonnel de la partie du corps concernée, rejoignant le 3^{ème} paramètre évoqué plus tôt. Ces neurones multimodaux intègrent également des informations proprioceptives voire même vestibulaires pour que les champs récepteurs des différentes modalités puissent être harmonisés quels que soient les mouvements de la partie du corps, rejoignant le 1^{er} paramètre. C'est ainsi que la position des yeux, de la tête et du bras modulent les réponses des neurones multimodaux frontopariétaux codant l'espace peripersonnel de la main (Fogassi et al., 1996; Graziano et al., 1997) alors que seule la position des yeux et de la tête influence la réponse des neurones codant le visage (Avillac et al., 2005; Duhamel et al., 1998; Graziano & Gross, 1995). Blanke et collaborateurs repèrent également les réseaux cérébraux sous-tendant la conscience de soi corporelle et ses modifications. Ils repèrent notamment deux réseaux fortement interconnectés, un réseau fronto-pariétal incluant le sillon intrapariétal et le cortex prémoteur et un réseau temporo-pariétal incluant le gyrus supramarginal, l'insula et le gyrus temporal supérieur. Le premier traiterait plutôt les informations concernant la sensation d'appartenance de la main et du visage tandis que le second traiterait plutôt les aspects plus globaux de la conscience de soi corporelle liés au tronc. Les zones cérébrales impliquées contiennent des populations de neurones multimodaux. En outre, de nombreuses autres zones cérébrales joueraient un rôle dans la conscience de soi corporelle, qu'il s'agisse de parties de corps ou du corps entier, notamment l'insula, connu pour traiter des informations sensorielles intéroceptives (Critchley et al., 2004; Peyron et al., 2000; Williams et al., 2000; Zaki et al., 2012). Dans la suite de ce travail, nous avons choisi de parler principalement de la sensation d'incarnation plutôt que de conscience de soi corporelle. En effet, le concept d'incarnation

nous apparaît le plus adapté et le mieux défini par rapport à notre thématique et plus particulièrement du fait de l'utilisation d'avatars en réalité virtuelle dans la majorité de nos études.

En résumé

Ces différents concepts de représentations corporelles, incarnation et conscience de soi corporelle regroupent des idées communes et se superposent partiellement. On se sent « incarné » dans son propre corps, on peut le bouger à loisir grâce au schéma corporel et on sait à quoi il ressemble (i.e., on se perçoit) à l'aide de l'image corporelle. On a « conscience » de ce corps comme faisant parti de « soi » et ce qui arrive à ce corps est perçu comme arrivant à « soi ». Pour parvenir à cet état fonctionnel, l'intégration d'informations multisensorielles est nécessaire et implique tout un réseau cortical (fronto-temporo-pariétal). Nous allons voir à présent les mécanismes d'intégration multisensorielle ainsi que l'implication de cette intégration dans la perception de son propre corps et de ses propres mouvements.

IV- L'Intégration Multisensorielle

a. Introduction

Notre environnement est complexe et, par nature, multisensoriel. Chaque événement, chaque objet à percevoir est la source de plusieurs stimuli, pouvant provenir de différentes modalités. Ainsi, pour un même événement ou un même objet, des informations redondantes et/ou complémentaires sont véhiculées par plusieurs sens. Par exemple, la perception du déplacement d'une voiture fera intervenir la vision mais également l'audition (i.e., le bruit du moteur) et pourquoi pas une certaine perception tactile via les vibrations dans le sol. Les informations provenant des différents sens sont alors combinées ou intégrées pour former un percept unifié du déplacement de la voiture. Elles seraient combinées (*combinaison sensorielle*) si elles sont complémentaires et intégrées (*intégration sensorielle*) si elles sont redondantes (Ernst & Bühlhoff, 2004).

La combinaison sensorielle permet d'obtenir une estimation perceptive plus solide en situation multisensorielle qu'en situation unisensorielle puisque la quantité d'information disponible sur l'événement est plus importante. Par exemple, lorsque l'on tient un objet dans sa main pour l'identifier, l'information tactile sur l'arrière de l'objet et l'information visuelle sur le devant de

l'objet sont complémentaires et permettent ainsi une meilleure reconnaissance de ce dernier (Newell et al., 2001).

L'intégration sensorielle quant à elle, permet d'obtenir une perception plus fiable, plus précise, plus rapide grâce à des informations redondantes véhiculées par différents sens. L'estimation perceptive sera alors plus proche de la réalité, plus exacte et/ou plus fiable, c'est-à-dire moins variable (en temps normal dans un contexte naturel). En effet, nos estimations perceptives sont forcément bruitées, par un bruit intrinsèque provenant du système physiologique de transmission de l'information (i.e., les potentiels récepteurs, synaptiques, d'action) et par un bruit extrinsèque provenant de la situation perceptive. Des informations redondantes permettent de réduire ce bruit, améliorant l'exactitude, la fiabilité et la rapidité de la perception, et donc également des réponses aux stimuli (Laurienti et al., 2004). Dans ce travail nous nous intéresserons plus précisément à l'intégration plutôt qu'à la combinaison sensorielle (ou multisensorielle) bien qu'il ne soit pas forcément évident de strictement distinguer ces deux stratégies d'interactions sensorielles. En effet, il serait raisonnable de penser qu'en situation écologique, ces deux stratégies peuvent avoir lieu dans la même situation perceptive puisque de nombreuses situations mettent en jeu plusieurs modalités sensorielles véhiculant tout autant des informations redondantes et complémentaires. Par exemple, lorsque l'on discute avec quelqu'un, nous *l'entendons* parler mais nous le *voyons* parler également. Or, l'audition et la vision, dans cette situation, transmettent des informations redondantes sur ce qui est dit mais également des informations complémentaires. En effet, s'il est possible de « lire » sur les lèvres certains phonèmes (i.e., sons de la langue), d'autres ne sont pas visibles. Seulement 40 à 60% des phonèmes d'une langue pourraient être appréhendés par lecture labiale (Schwartz, 2004). De même, dans un environnement bruyant, certains phonèmes ne seront pas audibles. Bien que la lecture labiale apporte toujours un complément à la perception auditive (i.e., intégration sensorielle), elle est d'autant plus importante dans un environnement bruité où le signal sonore est peu audible (i.e., combinaison sensorielle) puisque ce dernier ne suffit plus pour permettre une bonne compréhension du discours (Sumbly & Pollack, 1954). Les phonèmes visibles, entendus clairement bénéficieraient alors de l'intégration sensorielle tandis que les phonèmes visibles mal entendus bénéficieraient de la combinaison sensorielle. Dans les deux cas, il y a un avantage perceptif lorsque les informations visuelles et auditives sont congruentes.

Cependant, que ce soit en situation écologique ou expérimentale, il arrive que les informations sensorielles provenant des différents sens soient incongruentes. Dans l'exemple pris ci-dessus, lorsque les mouvements des lèvres et le signal sonore sont incongruents, la perception en est affectée et se situe à mi-chemin entre les deux stimuli (visuel et auditif), c'est l'effet McGurk. Par exemple, si un visage articulant le son /ga/ est présenté en même temps que le stimulus auditif /ba/, c'est le son /da/ qui est perçu. Ainsi, le stimulus visuel et le stimulus sonore sont intégrés, la perception résultant de cette intégration tenant compte de ces deux types d'informations (McGurk & Macdonald, 1976).

De cette façon, l'intégration multisensorielle jouerait un rôle dans la plupart de nos activités perceptives, que ce soit pour la perception du monde extérieur mais également pour la perception de notre propre corps. Les différentes stimulations unisensorielles sont intégrées pour former un percept unifié final. Nous allons voir par la suite comment fonctionne cette intégration.

b. Approche probabiliste de la perception

De nombreux auteurs proposent une approche probabiliste de la perception et de l'intégration multisensorielle. Cette approche suggère que le système perceptif fonctionnerait selon un modèle d'estimation probabiliste optimale (*Maximum Likelihood Estimate*, voir encadré n°4 page 52 pour plus de détails). Cela signifie que chaque sens procurerait une estimation du phénomène à percevoir, plus ou moins fiable selon le sens et le phénomène en question, et chacune de ces estimations unisensorielles participerait à l'estimation finale, multisensorielle. Des poids seraient alloués à chaque estimation en fonction de leur fiabilité dans la situation cible afin de parvenir à un percept final optimal, c'est à dire le moins bruité possible. L'étude la plus célèbre sur ce sujet est celle d'Ernst et Bank (2002). Cette étude a permis de montrer que le système perceptif semble fonctionner selon les principes d'estimation probabiliste optimale lors d'une tâche d'estimation de la taille d'une barre à l'aide de la vision et du toucher. La taille de la barre visuelle était volontairement différente de la taille haptique, ce qui permettait d'estimer les poids relatifs attribués à la vision et au toucher. La vision étant plus fiable dans cette tâche, le percept final était plus proche de la taille visuelle que de la taille haptique, témoignant d'un poids plus important attribué à la vision. Lorsque la vision était dégradée et donc lorsque l'estimation visuelle était moins fiable, le percept final se rapprochait de la taille

haptique de la barre, démontrant la diminution du poids alloué à la vision comme le prédisaient les auteurs. D'autre part, la variance associée aux estimations bimodales était moins importante que les variances des estimations unimodales, comme prédit par le modèle (Ernst & Banks, 2002).

Les approches bayésiennes considèrent également, qu'en plus d'une prise en compte des estimations de chaque modalité sensorielle et de leurs variances respectives, les connaissances préalables sur le monde, les attentes perceptives et les contraintes a priori (conscientes ou non) participeraient à l'estimation finale (Dokka et al., 2010; Gau & Noppeney, 2016; Spence et al., 2001). Toutes ces informations « a priori », rassemblées sous le terme *prior* seraient alors ajoutées sous la forme d'un facteur supplémentaire dans le modèle d'estimation probabiliste optimale (voir encadré n°4, page 52 pour des détails supplémentaires). En effet, les estimations unimodales et leurs variances ne suffisent pas à rendre compte de certaines observations. Par exemple, lorsque deux types de stimuli (e.g., visuels et tactiles) sont présentés dans un contexte où ils sont la plupart du temps congruents, l'intégration multisensorielle aura plus de chances d'avoir lieu (pour un essai incongruent cible) que lorsqu'ils sont présentés dans un contexte où ils sont la plupart du temps incongruents (Gau & Noppeney, 2016). De même, un stimulus visuel aura moins de chance d'être pris en compte dans le contrôle de la posture (vections posturales) lorsque sa vitesse de déplacement s'éloigne des limites du mouvement biologique (Dokka et al., 2010). Dans ces deux situations, des connaissances *a priori* sur le contexte, la familiarité d'association entre les signaux unimodaux (Gau & Noppeney, 2016) et sur les capacités physiques du corps humains (Dokka et al., 2010) interviennent dans le processus d'intégration multisensorielle. Comme nous l'avons déjà évoqué, la kinesthésie résulte d'une intégration multisensorielle et cette intégration multisensorielle à des fins perceptives ne dérogerait pas à la règle et suivrait également un modèle bayésien (Chancel, 2016; Chancel, Blanchard, et al., 2016), ce qui sera abordé ultérieurement (Intégration multisensorielle dans la kinesthésie, page 63). Avant cela, nous allons parler de l'intégration multisensorielle dans la perception de son propre corps de façon plus globale.

4

Estimation probabiliste optimale et Modèles Bayésiens

Chaque signal sensoriel est bruité et donc l'estimation sensorielle qui en résulte l'est également. En fait, chaque modalité sensorielle fournit une distribution des percepts possibles, compatibles avec la stimulation. Ces distributions se présentent sous la forme de gaussiennes dont la moyenne est l'estimation perceptive la plus probable et l'inverse de sa variance représente la fiabilité de cette estimation (voir Figure 8). Ces distributions sont appelées fonctions de vraisemblance (*Likelihood* en anglais). Lors d'une situation multimodale, la distribution de l'estimation perceptive résulte du produit normalisé des distributions de chaque modalité impliquée, ce qui a pour conséquence une diminution de la variabilité du percept en condition multimodale par rapport à chacune des conditions unimodales :

$$\mathbf{Likelihood}_x \propto \mathbf{Likelihood}_{x1} \times \mathbf{Likelihood}_{x2}$$

Avec $x1$ et $x2$ les modalités sensorielles 1 et 2

Le percept final peut alors être calculé en faisant une moyenne des estimations les plus probables dans chaque situation unimodale, pondérées par leur fiabilité :

$$\mathbf{Estimation}_{\text{multisensorielle}} = \mathbf{W}_1 \times \mathbf{Estimation}_1 + \mathbf{W}_2 \times \mathbf{Estimation}_2$$

Avec $\mathbf{Estimation}_x$, l'estimation perceptive de la modalité x et \mathbf{W}_x , le poids attribué à la modalité x correspondant à :

$$\mathbf{W}_x = \frac{\frac{1}{\sigma_x^2}}{\frac{1}{\sigma_x^2} + \frac{1}{\sigma_{x'}^2}}$$

Plus la modalité sensorielle sera fiable (i.e., plus sa variance σ^2 sera faible), plus l'estimation perceptive finale multisensorielle sera proche de l'estimation de celle-ci, voir Figure 8 comme exemple.

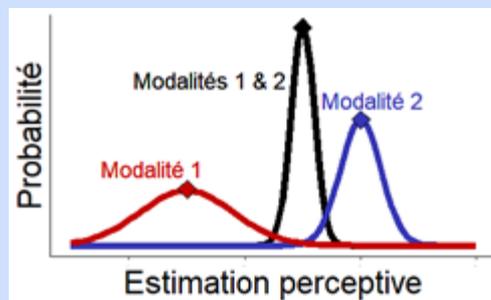


Figure 8. Exemple de situation d'intégration multisensorielle. Les fonctions de vraisemblance pour chacune des modalités prises séparément sont représentées (en rouge pour la modalité 1 et en bleu pour la modalité 2) de même que la fonction de vraisemblance résultant de leur intégration (en noir). Les estimations les plus probables pour chaque cas sont représentées par des losanges de la couleur appropriée. On remarque que la modalité 1 est moins fiable que la modalité 2 et que l'estimation multimodale est plus probable que chacune des estimations unimodales, sa fonction de vraisemblance ayant une fiabilité supérieure (variance inférieure), à celles des fonctions unimodales.

Les modèles bayésiens ajoutent à ce modèle la notion de « *prior* », constitué de toutes les informations a priori, pertinentes pour la situation, conscientes ou non, comme les connaissances antérieures ou la familiarité d'association entre les deux modalités dans cette situation. L'estimation finale tiendra alors compte de ce prior :

$$\mathbf{Likelihood}_x \propto \mathbf{Likelihood}_{x1} \times \mathbf{Likelihood}_{x2} \times \mathbf{Prior}$$

Avec $x1$ et $x2$ les modalités sensorielles 1 et 2

c. Intégration Multisensorielle dans la perception du corps

Lorsque l'intégration multisensorielle est perturbée (ou manipulée) comme lors de lésions cérébrales, de pathologies psychiatriques ou d'expériences en laboratoire, les représentations corporelles, sensations d'incarnation ou conscience de soi corporelle, sont, elles-aussi, altérées (ou modifiées). Des erreurs dans l'exécution d'actions et/ou dans la perception de son corps (e.g., désafférentation, anorexie mentale ; S. Gallagher, 2005; Metral et al., 2014), des sensations de désincarnation (e.g., asomatognosie ; Arzy, Overney, et al., 2006), ou encore des sensations d'incarnation envers des objets extérieurs (e.g., illusion de la main en caoutchouc ; Botvinick & Cohen, 1998) peuvent ainsi survenir.

i. Perturbations de la perception du corps

La sensation d'incarnation permet de se sentir comme étant dans un corps, de ressentir ce corps comme nous appartenant et agissant sur commande. Or, de nombreuses manifestations cliniques attestent que cette sensation d'incarnation, résultant de processus d'intégration multisensorielle impliquant un large réseau cérébral, peut être altérée. En effet, certains patients vont ignorer voire rejeter totalement certaines parties de leurs corps, les considérant comme étrangères, ne faisant pas partie d'eux, ne ressentant donc plus cette sensation d'incarnation à leur égard. On peut par exemple citer le cas de la négligence unilatérale dans laquelle le patient, à la suite d'une lésion cérébrale (le plus souvent de l'hémisphère droit), présente un déficit important de l'attention, négligeant l'espace controlésionnel (Berberovic et al., 2004). Le patient ne répond plus aux stimuli provenant de cet espace et peut aller jusqu'à « ignorer » tout son hémicorps controlésionnel, c'est la négligence corporelle (Danckert & Ferber, 2006). Ces patients vont par exemple ne raser que la moitié de leur visage ou ne maquiller qu'un seul de leurs yeux. En plus de négliger l'hémi-espace gauche (dans le cas d'une lésion hémisphérique droite), ils perdent donc également la sensation d'incarnation concernant la partie gauche de leur corps, comme si leur représentation corporelle était amputée d'un hémicorps (Giummarra et al., 2008). L'héminégligence n'est qu'une des nombreuses manifestations cliniques d'un défaut d'incarnation. Il est intéressant de noter que dans certains troubles, une partie corporelle n'est pas négligée mais est considérée comme n'appartenant pas au patient. C'est le cas notamment dans l'asomatognosie, la somatoparaphrénie, (Arzy, Overney, et al., 2006; Feinberg et al., 2010; Vallar & Ronchi, 2009)

ou encore dans le trouble de l'identité et de l'intégrité corporelle (*Body integrity identity disorder*), les premières étant consécutives à une lésion cérébrale identifiée, la dernière relevant pour partie de la sphère psychiatrique. Dans l'asomatognosie et la somatoparaphrénie, les patients n'identifient plus un de leur membre (présentant généralement des déficits moteurs et sensoriels) comme étant le leur et peuvent, par exemple, le prendre pour celui du clinicien. Dans la somatoparaphrénie, des confabulations s'ajoutent à ce manque d'incarnation, certains patients pouvant attribuer un surnom et une identité propre au membre atteint (Feinberg et al., 2010). Le trouble de l'identité corporelle quant à lui est aussi rare que singulier (First & Fisher, 2012; Stone et al., 2020). Il se définit par l'envie d'être amputé de l'un de ses membres pourtant tout à fait fonctionnel ; ce membre est considéré comme ne faisant pas partie de la personne, donc non « incarné », d'où le souhait du patient de l'amputer de manière à ce que son corps corresponde enfin à sa représentation corporelle (Berger et al., 2005; First, 2005).

On peut également citer plusieurs situations dans lesquelles le patient se perçoit soit comme sans corps soit en dehors de son corps. Dans le cas de la neuropathie sensorielle par exemple, les patients n'ont plus d'afférences proprioceptives et tactiles en provenance du corps physique et se sentent, au début de la pathologie, désincarnés, comme flottants et sans corps (Cole, & Paillard, 1995). L'expérience de sortie de corps (*Out-of-Body Experience*) témoigne également d'un défaut d'incarnation, mais cette fois-ci envers le corps entier. Durant cette expérience de sortie de corps, l'individu perçoit le monde *et lui-même* à partir d'une perspective visuo-spatiale différente de la sienne, le plus souvent associée à des illusions vestibulaires telles que la sensation de flotter dans l'air (Blanke et al., 2002; Blanke & Arzy, 2005). Enfin, l'on peut signaler le syndrome de la main étrangère (*Alien Hand Syndrome*) pouvant apparaître consécutivement à des lésions notamment des lobes frontaux médians et du corps calleux antérieur. Ce membre « étranger » est perçu par le patient comme pouvant se mouvoir indépendamment de sa volonté et en conflit avec les mouvements volontaires exécutés avec l'autre membre. Le patient expérimente donc une absence d'*agentivité* envers ce membre, également liée à une perte de la sensation d'*appartenance*, et donc d'incarnation, d'où la notion de « membre étranger » (Biran et al., 2006; Kumral, 2001). Ces différentes manifestations cliniques d'un défaut d'incarnation envers son propre corps témoignent du décalage, parfois extrême, entre le corps physique et le corps représenté (voir Barra et al., 2019 en Annexe I, page [285](#)).

Ces différentes atteintes de la sensation d'incarnation envers son propre corps (et des représentations corporelles) proviendraient d'altération de l'intégration multisensorielle. Par exemple, Blanke et collaborateurs (2002, 2004) suggèrent que l'expérience de sortie de corps serait reliée à un échec d'intégration des informations proprioceptives, tactiles et visuelles concernant son propre corps, associé à un dysfonctionnement vestibulaire. L'héminégligence semble elle aussi découler d'un déficit d'intégration multisensorielle comme le propose Jacobs et collaborateurs (2012). En effet, l'héminégligence semble toucher toutes les modalités et la sévérité de la négligence visuelle corrèle avec celle des autres modalités. De plus, les zones cérébrales les plus souvent touchées dans l'héminégligence sont connues pour leur rôle multisensoriel. Les auteurs reportent également que certaines techniques de stimulation sensorielle et d'adaptation sensorimotrice utilisées pour réduire la négligence ont un impact sur plusieurs modalités même si elles ne sont pas directement ciblées par l'intervention. Ainsi, il ne s'agirait pas d'un déficit d'une modalité sensorielle spécifiquement mais d'un déficit de plus haut niveau, lors de l'intégration multisensorielle (Jacobs et al., 2012). Des hypothèses similaires de déficit d'intégration multisensorielle sont également soutenues par différents auteurs concernant la somatoparaphrénie (Garbarini et al., 2020; Vallar & Ronchi, 2009), l'asomatognosie (Arzy, Overney, et al., 2006; Ehrsson, 2020) ou encore le trouble de l'identité et de l'intégrité corporelle (Giummarra et al., 2011). De façon plus large, Pazzaglia et collaborateurs (2020) proposent que la perception erronée de la sensation d'appartenance du corps serait reliée à une altération de la convergence des signaux multisensoriels dans le cortex fronto-temporo-pariétal. La diminution de l'activité de ce réseau, après un accident vasculaire cérébral ou l'ablation d'une tumeur par exemple, impacterait la conscience de soi corporelle et donc la sensation d'incarnation (Pazzaglia et al., 2020). Ces différents arguments en faveur de déficits d'intégration multisensorielle dans les pathologies touchant la sensation d'incarnation de son propre corps sont corroborés par les études sur le sujet sain. En effet, comme nous allons le voir ci-après, de nombreuses études ont mis en évidence la modification de la perception du corps via des manipulations expérimentales de l'intégration multisensorielle chez le sujet sain, passant ou non par l'induction d'illusions d'incarnation.

ii. Modulation de la perception du corps et incarnation d'objets

Les représentations corporelles déterminent la façon dont nous utilisons et percevons notre corps et elles sont construites et mises à jour par l'intégration d'informations multisensorielles et motrices. Ces représentations corporelles sont malléables et font montre d'une importante plasticité. En effet, elles peuvent être modulées notamment via la manipulation expérimentale des différents signaux sensoriels, et s'étendre jusqu'à inclure des objets extérieurs. Dans ce dernier cas, une sensation d'incarnation envers l'objet est ressentie. Ces illusions d'incarnation témoignent du fait que les représentations peuvent se nourrir d'informations sensorielles ne provenant pas du corps réel. Ces illusions peuvent consister en l'incarnation de parties de corps factices, telle qu'une main en caoutchouc (e.g., Botvinick and Cohen, 1998) ou de corps entiers tels que des avatars virtuels humanoïdes (e.g., Banakou et al., 2013; Maselli & Slater, 2013). Comme évoqué plus tôt, en raison de la faible proportion d'articles différenciant les différentes sous-composantes de l'incarnation, nous nous intéressons ici uniquement à la sensation d'incarnation globale, qui nous apporte tout de même un éclairage intéressant concernant l'intégration multisensorielle dans la perception de son propre corps.

1. Modulation de la perception du corps sans illusion d'incarnation

Des stimulations multisensorielles et sensorimotrices peuvent moduler la perception du corps et les représentations corporelles sans pour autant faire intervenir d'illusions d'incarnation. C'est notamment le cas dans l'illusion de la main de marbre (i.e., *marble hand illusion* en anglais). Dans l'étude de Senna et collaborateurs (2014), les participants étaient assis devant une table, les bras reposant sur cette dernière. Un cache empêchait le participant de voir sa main. L'expérimentateur tapotait alors doucement la main du participant avec un petit marteau (i.e., stimulation tactile) tandis qu'un retour auditif était donné au participant. Cette stimulation auditive correspondait au bruit du marteau sur la peau puis était progressivement remplacé par le bruit du marteau contre du marbre. Après cinq minutes de stimulations audio-tactiles synchrones, les participants ressentaient leur main comme étant plus lourde, moins sensible, plus dure, moins naturelle et plus rigide qu'avant. Cet effet n'était pas observé si les stimulations auditives et tactiles n'étaient pas synchrones. Dans cet exemple, la perception du corps est modifiée, la texture perçue de sa propre main étant altérée en faveur d'une texture plus proche du son entendu (i.e., plus proche de celle du marbre) du fait de la congruence entre

les informations tactiles et auditives. Des indices sonores associés à l'exécution de mouvements peuvent également modifier la représentation de la taille de son corps ou des parties de son corps (Tajadura-Jiménez et al., 2012; Tajadura-Jiménez, Tsakiris, et al., 2015; Tajadura-Jiménez et al., 2018). Par exemple, Tajadura-Jiménez et collaborateurs (2018) ont mis en évidence la modification implicite et explicite de la représentation de la taille des participants lors d'une tâche de lâcher de balle avec retour auditif différé. Dans cette étude, les participants se tenaient debout, une balle dans la main et ils devaient la lâcher devant eux. Le retour auditif de l'impact de la balle sur le sol leur était transmis avec un délai, comme si la distance entre la balle et le sol était plus importante qu'en réalité. Alors, les participants se sentaient et se comportaient comme s'ils avaient des jambes plus longues qu'en réalité (Tajadura-Jiménez et al., 2018).

2. Incarnation de segments corporels

Comme nous l'avons vu plus tôt, il est possible d'éprouver des sensations d'incarnation envers des objets extérieurs, tels que des parties du corps voire des corps entiers factices ou virtuels. C'est notamment le cas dans la très célèbre illusion de la main en caoutchouc déjà évoquée (page [41](#)). En effet, lorsqu'une main en caoutchouc placée devant le participant est touchée en même temps que la main réelle du participant, dissimulée à sa vue, ce dernier ressent la main en caoutchouc comme étant sienne (Botvinick & Cohen, 1998). Une fois incarnée, une menace ou une blessure de cette main factice (e.g., poignardée), induira chez le participant des réponses comportementales (e.g., mouvement de retrait de la main ; Tsuji et al., 2013), physiologiques (e.g., réponse électrodermale ; Armel & Ramachandran, 2003; Ehrsson et al., 2008; Tsuji et al., 2013) et corticales (e.g., activation d'aires cérébrales associées à l'anxiété et à la conscience intéroceptive ; Ehrsson et al., 2007) similaires à celles observées lorsque la main réelle est menacée. En outre, plus le sentiment d'incarnation de cette main factice est important plus fortes seront les réactions à la menace (Armel & Ramachandran, 2003; Ehrsson et al., 2007, 2008). Une dérive proprioceptive est également associée à cette illusion d'incarnation. En effet, le participant va sentir sa main réelle comme se situant plus proche de la main en caoutchouc qu'elle ne l'est réellement (Botvinick & Cohen, 1998; Kammers et al., 2009; Tsakiris & Haggard, 2005). Toutes ces manifestations, tant comportementales que physiologiques sont très largement minorées lorsque les stimulations visuelles et tactiles ne

sont pas synchrones. C'est bien l'intégration multisensorielle, et plus précisément ici l'intégration visuo-tactile, qui permet l'inclusion de la main en caoutchouc dans la représentation corporelle, les informations provenant de la main factice étant traitées comme si elles provenaient du corps réel. Il est intéressant de noter qu'une fois incorporée, le déplacement physique de cette main factice donne lieu à une illusion de mouvement (illusion kinesthésique) de la main cachée du participant. Ceci a été mis en évidence dans une étude de Metral & Guerraz (2019). Dans cette étude, en plus du dispositif utilisé pour induire l'illusion d'incarnation par stimulation visuo-tactile, la main en caoutchouc était placée sur un rail permettant de la déplacer sur le plan sagittal ou latéral. La main factice était déplacée après 180s de stimulations visuo-tactiles, synchrones ou non. Une illusion de mouvement, allant dans le sens du déplacement de la main factice, venait alors s'ajouter à l'illusion d'incarnation de la main lorsque les stimulations étaient synchrones. Les auteurs relèvent par ailleurs que plus la sensation d'incarnation de la main factice était forte, telle qu'évaluée par les neufs items du questionnaire d'incarnation utilisé par Botvinick et Cohen (1998), plus l'illusion kinesthésique était intense. Dans leur ensemble, les résultats de l'étude de Metral & Guerraz (2019) attestent que les informations visuelles de mouvement provenant de la main factice incarnée sont traitées comme le sont celles provenant du corps réel.

De nombreuses variantes et adaptations de l'illusion de la main en caoutchouc ont été développées, utilisant notamment d'autres combinaisons multisensorielles. Par exemple l'illusion peut être modulée par l'ajout de stimuli auditifs aux stimulations visuo-tactiles, la renforçant lorsqu'ils sont congruents et la réduisant s'ils ne le sont pas (Radziun & Ehrsson, 2018). D'autres variants n'utilisent plus ce couplage visuo-tactile, par exemple, la version dite « somatique » de cette illusion manipule l'intégration proprio-tactile. Le participant a les yeux bandés ; l'expérimentateur déplace l'index gauche du participant afin qu'il touche une main droite factice ; simultanément, l'expérimentateur touche la vraie main droite du participant au même endroit. Cette congruence proprio-tactile entraîne, pour le participant, l'illusion de toucher sa propre main (Ehrsson et al., 2005). Des variantes visuo-proprioceptive utilisent quant à elles des mouvements passifs de la main du participant, associés à la vision de la main en caoutchouc réalisant le même mouvement. Une illusion d'incarnation de la main factice est alors induite, de façon similaire à la version originale de l'illusion, uniquement lorsque les

mouvements réels sont synchronisés aux mouvements de la main factice (Dummer et al., 2009; Kalckert & Ehrsson, 2012, 2014a).

Il est également possible d'induire de telles illusions à l'aide de mouvements volontaires. En effet, en couplant le mouvement réel et volontaire de la main du participant à celui d'une main factice ou virtuelle de telle sorte que lorsque le participant initie un mouvement, la main factice exécute le même mouvement, des sensations d'incarnation envers cette dernière apparaissent. Ce couplage est généralement appelé couplage visuomoteur, néanmoins il est nécessaire de préciser qu'il implique une congruence entre les informations motrices, proprioceptives et tactiles provenant du corps réel avec les informations visuelles provenant de la main factice ou virtuelle. La congruence sensorimotrice ainsi perçue permet notamment d'avoir la sensation de contrôler le segment corporel factice, autrement dit une sensation d'agentivité envers celui-ci. Une fois encore, l'absence de synchronisation entre la commande motrice et le comportement de la main factice empêche l'illusion d'incarnation d'avoir lieu (Braun et al., 2014; Dummer et al., 2009; Kalckert & Ehrsson, 2012, 2014a, 2014b; Sanchez-Vives et al., 2010; Tsakiris et al., 2006; L. D. Walsh et al., 2011).

Des sensations d'incarnation peuvent également être induites envers un doigt factice. Dans une idée similaire à la version somatique de l'illusion de la main en caoutchouc, Héroux et collaborateurs ont réalisés une étude dans laquelle les participants étaient assis face à une table composée de deux « étages ». Leur bras droit était posé sur l'étage du bas, l'index tendu et installé dans un dispositif pouvant le relier ou non à un doigt factice situé sur l'étage du dessus. Le bras gauche était placé sur ce deuxième étage et tenait le doigt factice entre l'index et le pouce, voir Figure 9. Un cache empêchait le participant de voir ses bras. L'expérimentateur pouvait alors attraper l'index et le pouce du participant tenant le doigt factice pour le faire bouger. Le mouvement du doigt factice induisait le même mouvement à l'index droit du participant, générant l'illusion que le participant tenait son index droit dans sa main gauche. Le couplage des informations proprioceptives (i.e., mouvement passif des doigts de la main gauche et de l'index de la main droite) et tactiles (i.e., tenir un doigt factice dans la main gauche) permettaient l'incarnation du doigt factice. A l'inverse, l'incarnation du doigt n'avait pas lieu si les stimulations n'étaient pas synchrones (Héroux et al., 2013).

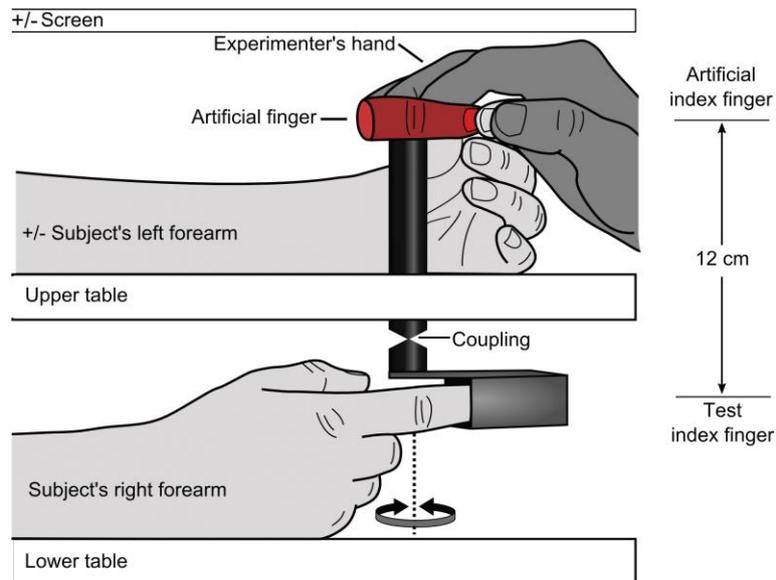


Figure 9. Figure extraite de l'article de Héroux et al., 2013, représentant l'installation expérimentale. Les participants avaient leur main droite posée sur la table du bas et leur main gauche sur la table du haut. L'index droit était maintenu dans un tube relié par un mécanisme à un doigt factice. La ligne pointillée indique l'axe de rotation du mécanisme. Il était possible de coupler ou découpler le doigt factice et le doigt réel, ce qui permettait un mouvement congruent ou non entre ces derniers. L'expérimentateur tenait l'index gauche et le pouce du participant pour lui faire tenir le doigt factice et le déplacer.

Héroux, M. E., Walsh, L. D., Butler, A. A., & Gandevia, S. C. (2013). Is this my finger? Proprioceptive illusions of body ownership and representation. *The Journal of Physiology*, 591(22), 5661-5670. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2013.261461>

Outre les mains et les doigts, il est également possible d'induire des illusions d'incarnation du visage. En effet, si un visage est présenté face au participant (e.g., celui d'un partenaire ou sur un écran) et que l'on touche de façon synchrone le visage de ce dernier et le visage qu'il voit en face de lui, en miroir (i.e., quand la joue gauche du participant est touchée, c'est la joue droite du visage présenté face à lui qui est touchée), il peut avoir l'illusion de se regarder dans un miroir alors que le visage qu'il voit n'est pas le sien (i.e., « *enfacement illusion* » en anglais). De plus, cette illusion va entraîner une altération de la représentation de son propre visage, s'attribuant des traits du visage vu, altérant la discrimination soi-autrui, ce qui n'est pas le cas lorsque les stimulations visuo-tactiles sont asynchrones (Porciello et al., 2018; Sforza et al., 2010; Tsakiris, 2008).

De cette façon il est possible d'éprouver des sensations d'incarnation envers différents segments corporels factices, que ce soit la main, les doigts ou même le visage. Il est raisonnable de penser qu'il en va probablement de même pour d'autres segments corporels tels que les

pieds et les jambes par exemple. Il est même possible d'éprouver des sensations d'incarnation envers un corps entier factice ou virtuel comme nous allons le voir ci-après.

3. Incarnation de corps entiers

Des illusions d'incarnation d'un corps entier peuvent également avoir lieu. Pour ce faire, le participant porte un casque de réalité virtuelle qui lui permet de voir le corps « cible » à la première personne, que ce soit un corps factice (e.g., mannequin), un corps virtuel (e.g., avatar) ou le corps réel de quelqu'un d'autre. Des stimulations tactiles synchrones sont alors appliquées sur le corps cible et sur le corps du participant, ce qui donne lieu à la sensation d'être incarné dans le corps cible et à des réactions similaires à celles observées lors de l'illusion de la main en caoutchouc comme les réactions physiologiques à la menace, (Petkova & Ehrsson, 2008; Slater et al., 2010; van der Hoort et al., 2011). La congruence visuo-proprioceptive peut également permettre ce type d'illusion d'incarnation de corps entier. En effet, lorsqu'un avatar est vu à la première personne et dans la même posture que l'utilisateur, il y a une congruence entre les informations visuelles (provenant de l'avatar) et les informations proprioceptives de posture (provenant du corps réel). Si l'avatar est réaliste, il est alors possible d'avoir une sensation d'incarnation envers ce dernier sans nécessiter de stimulations supplémentaires (Maselli & Slater, 2013). En outre, l'incarnation de corps entiers, et principalement d'avatars en réalité virtuelle, se fait le plus souvent par un couplage visuomoteur. A l'aide de capteurs de mouvements, il est aujourd'hui relativement aisé de coupler les mouvements d'un avatar dans la réalité virtuelle, aux mouvements réels du participant. Avec un tel couplage sensorimoteur, il est alors possible d'éprouver une sensation d'incarnation envers un avatar vu à la première personne, même s'il a des différences morphologiques par rapport à notre corps réel. En effet, il est possible de se sentir incarné dans le corps d'un enfant ou d'un adulte miniature (Banakou et al., 2013), dans un corps ayant une couleur de peau différente de la nôtre (Peck et al., 2013) et même dans un corps humanoïde pourvu d'une queue, si tant est que les mouvements des hanches contrôlent les mouvements de cette dernière (Steptoe et al., 2013). Là encore, des sensations d'incarnation et des réactions physiologiques à la menace sont observées en faveur du corps virtuel. De plus, l'incarnation d'un avatar ayant un corps différent de celui du participant peut modifier la perception de son propre corps. C'est notamment le cas dans une étude menée par Normand et collaborateurs (2011) dans laquelle les participants incarnaient

un avatar d'une corpulence plus forte que la leur. Les mouvements des participants étaient reproduits fidèlement par l'avatar et lorsqu'ils touchaient leur ventre avec un objet, ils voyaient l'avatar toucher lui aussi son ventre avec l'objet. Cette combinaison multisensorielle et motrice induisait une illusion d'incarnation envers l'avatar. De plus, les participants estimaient la taille de leur ventre réel comme plus gros qu'il ne l'était réellement. Le fait de se sentir incarné dans un avatar de plus forte corpulence semblait impacter ainsi la représentation de leur propre corps (Normand et al., 2011). De même, lorsque l'on se sent incarné dans un corps beaucoup plus petit ou beaucoup plus grand que le sien, notre perception des objets qui nous entourent s'en trouve altérée, les objets étant perçus plus grands lorsqu'on se sent incarné dans un corps plus petit et plus petits lorsque l'on se sent incarné dans un corps plus grand (Banakou et al., 2013; van der Hoort et al., 2011). L'incarnation d'avatar peut également avoir un impact sur les comportements et les attitudes de l'utilisateur, appelé effet Proteus, (M. Beaudoin et al., 2020; Peck et al., 2013; Reinhard et al., 2020; Yee et al., 2009; Yee & Bailenson, 2007). Par exemple, l'incarnation d'un avatar à la peau foncée peut entraîner une réduction des préjugés raciaux implicites chez les personnes à la peau blanche (Peck et al., 2013). Néanmoins, nous ne nous attarderons pas sur ce point ici car il dépasse largement le cadre de ce document.

En résumé

Ainsi, les stimulations multisensorielles et sensorimotrices peuvent affecter les représentations corporelles, en incarnant ou non des objets extérieurs, modulant la façon dont nous nous percevons (e.g., Normand et al., 2011; Senna et al., 2014; Tajadura-Jiménez et al., 2018), dont nous percevons les objets qui nous entourent (Banakou et al., 2013; van der Hoort et al., 2011) et modifiant même nos attitudes et comportements (Peck et al., 2013; Yee & Bailenson, 2007). Lors de l'incarnation d'objets extérieurs, les réactions comportementales, physiologiques et corticales généralement associées au corps propre sont observées pour ces derniers. Ces objets extérieurs peuvent donc être traités comme s'ils appartenaient au corps réel ou le remplaçaient.

d. Intégration multisensorielle dans la kinesthésie

Nous venons donc de voir en détail l'impact de stimulations multisensorielles et sensorimotrices sur la perception de son propre corps, par le biais d'incarnation d'objets extérieurs ou non. Comme nous l'avons vu également dans la première partie de ce document, la kinesthésie fait intervenir de nombreuses informations sensorielles. Dans la vie de tous les jours, ces sens ne sont pas stimulés indépendamment et doivent donc être intégrés. En ce qui concerne la perception de ses propres mouvements, l'association de stimulations de différentes modalités sensorielles peut moduler le mouvement perçu. L'utilisation d'informations multisensorielles permet notamment de renforcer des illusions de mouvement lorsqu'elles sont congruentes entre elles et indiquent un mouvement ou de diminuer voire abolir les illusions lorsqu'elles sont incongruentes, certaines indiquant un mouvement, d'autre une absence de mouvement ou un mouvement dans le sens opposé. Par exemple, l'amplitude des illusions de mouvement induites par vibration des muscles (i.e., stimulation proprioceptive) au niveau des doigts, des coudes et des genoux se trouve fortement renforcée lors de l'ajout d'une stimulation tactile (i.e., étirements de la peau) congruente (Collins et al., 2005). Les stimulations proprioceptives et tactiles sont donc intégrées, leur association générant des illusions de plus forte amplitude qu'en situation unimodale. Cette intégration multisensorielle pourrait même être prédite à l'aide de modèles bayésiens. En effet, une étude menée en 2016 (Chancel, Blanchard, et al., 2016) s'est intéressé à l'intégration visuo-tactile dans la perception des mouvements de rotation du poignet. Dans cette étude, des stimulations visuelles consistant en un pattern visuel rotatif placé sous la main des participants pouvaient être associées à des stimulations tactiles, consistant en la rotation d'un disque texturé sous la main. Séparément, chacune de ces stimulations induisent des illusions de rotation du poignet en sens inverse à celui de la rotation du pattern visuel ou tactile (voir Partie I, page [27](#) et page [20](#)). Dans cette étude, les participants devaient indiquer, dans un paradigme de choix forcé, si le mouvement perçu au niveau du poignet était plus ou moins rapide qu'un mouvement de référence. Cette tâche permettait de déterminer un seuil de discrimination pour chaque condition unimodale et pour la condition visuo-tactile. Les résultats obtenus indiquaient que ce seuil était plus bas lors des stimulations bimodales que lors des stimulations unimodales tactiles ou visuelles, témoignant d'une meilleure discrimination en situation multisensorielle. En effet, en condition bimodale, une vitesse de stimulation (vitesse de rotation du disque)

moins importante était nécessaire pour que l'illusion soit perçue comme aussi rapide que le mouvement de référence. Un bénéfice perceptif est donc observé en situation multimodale et peut être prédit via l'estimation probabiliste optimale (voir encadré n°4, page 52). Ainsi, les informations visuelles et tactiles sont intégrées de façon optimale pour la perception de la vitesse des mouvements de la main. De même, nous avons déjà évoqué dans la Partie I (page 31) l'intégration visuo-proprioceptive prenant place lors du paradigme miroir. Pour rappeler ici en quoi consiste ce paradigme, il s'agit de placer un miroir dans le plan sagittal du participant, ses bras étant disposés de part et d'autre de ce miroir. Lorsque le participant regarde dans ce miroir, il perçoit le reflet d'un bras, reflet qui se trouve en lieu et place du bras dissimulé derrière le miroir. Lorsque le bras reflété est mis en mouvement, son reflet bouge également et une sensation de mouvement dans le bras caché, pourtant immobile, peut apparaître. Il s'agit de l'illusion miroir. La vision joue de façon évidente un rôle important dans la survenue de cette illusion comme détaillé dans la Partie I. Néanmoins, elle n'est pas la seule information sensorielle impliquée dans la survenue et le maintien de cette illusion. En effet, dans cette illusion les informations visuelles indiquent un mouvement du bras cible (i.e., bras sujet à l'illusion) mais plus encore, elles indiquent un mouvement bilatéral synchrone des deux bras. Parallèlement, deux types d'informations proprioceptives sont également disponibles : a) les informations proprioceptives ipsilatérales provenant du bras cible et indiquant son immobilité et b) les informations proprioceptives controlatérales provenant du bras opposé et indiquant un mouvement congruent avec les informations visuelles. Ces deux types d'informations proprioceptives devraient donc avoir des effets opposés sur l'illusion, les premières diminuant son effet et le seconde l'intensifiant. C'est en effet ce qui est observé. Comme nous l'avons également abordé précédemment, l'application simultanée de vibrations de même fréquence sur deux muscles antagonistes (e.g., le biceps et le triceps) dégrade ou masque les afférences proprioceptives de l'articulation en question (e.g., le coude). Lorsque ce masquage proprioceptif est appliqué sur le bras cible dans le paradigme miroir, les informations proprioceptives provenant de ce dernier sont altérées et on observe des illusions miroir plus prononcées (plus rapides et commençant plus tôt) qu'en absence de masquage (Guerraz et al., 2012). A l'inverse, le masquage des informations proprioceptives du bras controlatéral, celui qui est déplacé et reflété, entraîne une diminution de la vitesse de l'illusion miroir c'est à dire du mouvement illusoire perçu dans le bras cible (Chancel, Brun, et al., 2016). Les vibrations

peuvent également être utilisées pour simuler, au niveau des fuseaux neuromusculaires (i.e., les principaux récepteurs proprioceptifs) un mouvement, ce qui conduit à des illusions de mouvements en absence de vision du segment corporel concerné. Lorsque les vibrations appliquées au bras cible correspondent à un mouvement congruent avec celui observé dans le miroir, les informations proprioceptives et visuelles étant alors congruentes, l'illusion de mouvement perçue dans le bras cible est plus forte que dans les conditions visuelles ou proprioceptives seules. Les deux types d'informations sensorielles sont donc intégrés pour générer un percept de mouvement plus intense (Guerraz et al., 2012). En outre, une fois l'illusion miroir induite grâce au paradigme miroir, elle peut perdurer après l'occlusion de la vision si et seulement si le bras controlatéral continue d'être déplacé (Chancel et al., 2017). Tous ces résultats pris ensemble témoignent bien de l'intégration conjointe des informations visuelles et proprioceptives (controlatérales et ipsilatérales). L'intégration multisensorielle joue donc un rôle particulièrement important dans la perception de ses propres mouvements, les différentes informations sensorielles de mouvement participant à un percept unique.

IV- Limites de l'intégration multisensorielle

a. Limites et contraintes de l'intégration multisensorielle

Toutes les informations sensorielles que nous percevons ne sont pas intégrées en un percept unique et heureusement. En effet, nous sommes exposés à une multitude de stimulations sensorielles provenant d'une pluralité de sources et événements différents. Ces stimulations sensorielles ne doivent être intégrées que si elles proviennent de la même source c'est-à-dire, si elles ont la même cause. Cela n'aurait aucun sens d'intégrer le bruit d'une voiture avec la sensation tactile des vêtements sur notre peau ! C'est pourquoi l'intégration entre différents stimuli sensoriels n'a lieu qu'à certaines conditions. Il faut que les différents stimuli soient considérés comme provenant d'une source unique pour être intégrés. Dans le cas contraire l'intégration n'a pas lieu et on dit alors qu'il y a ségrégation. Ainsi, la cause des différents stimuli devra être inférée. Cette inférence causale est possible à l'aide de plusieurs paramètres ou indices indiquant une cause commune ou non et ainsi permettant de déterminer quels stimuli doivent être intégrés et quels stimuli doivent être ségrégués. Comme nous le verrons ci-après, les congruences temporelle, spatiale et sémantique entre les différents stimuli permettent cette discrimination. Une congruence entre les stimuli unimodaux jouera en faveur d'une

intégration tandis qu'une incongruence plaidera plutôt pour une ségrégation. En effet, si l'on voit un chien "aboyer" mais qu'un aboiement a lieu plusieurs secondes après, il est peu probable que ces deux stimulations proviennent de la même source. De la même façon, si l'on voit un chien à sa droite et que l'on entend un aboiement provenant de sa gauche, il est également peu probable que les deux stimulations proviennent de la même source. C'est également le cas si l'on voit le chien aboyer mais que l'on entend en même temps et venant de la même direction, un miaulement (incongruence sémantique). Dans ces trois exemples, il est peu probable que les stimuli visuels et auditifs aient une cause commune, ils ne seront donc pas intégrés et donneront lieu à la perception de deux événements distincts.

i. La congruence temporelle

Lors de la survenue d'un événement, les différentes informations sensorielles qui lui sont reliées ont lieu simultanément ou sont reliées précisément dans le temps. Lorsque vous claquez une porte, vous la voyez se fermer et en même temps, vous entendez le son qu'elle produit en se fermant. De même, vous sentez, au niveau tactile, le moment où vous n'êtes plus en contact avec elle et vous entendez le bruit de claquement quelques instants plus tard. Dans ce dernier cas les informations tactiles et auditives ne sont pas simultanées mais elles sont tout de même congruentes d'un point de vue temporel, le son faisant très rapidement suite au lâcher de la porte, dépendamment de la force utilisée pour la claquer (entre autres). La congruence temporelle serait donc un indice particulièrement efficace pour déterminer si différentes informations sensorielles ont une cause commune. C'est notamment ce qui a été mis en évidence dans de nombreux phénomènes d'intégration multisensorielle. Par exemple, dans l'effet McGurk (cité page [50](#)) résultant d'une intégration visuo-auditive, lorsque les mouvements des lèvres d'une personne et le signal sonore véhiculent chacun une information différente, la perception en est affectée et se situe à mi-chemin entre les deux stimuli (visuel et auditif). Cependant, cet effet n'a lieu que si le stimulus auditif est administré dans une fenêtre temporelle relativement courte (environ 200 ms) autour du stimulus visuel (van Wassenhove et al., 2007). Lorsque le stimulus auditif est administré en dehors de cette fenêtre temporelle, l'intégration entre le stimulus auditif et le stimulus visuel n'a pas lieu. Les deux types de stimuli ne sont plus considérés comme provenant du même événement.

La congruence temporelle est également de grande importance lorsqu'il est question de la perception de son propre corps. Nous avons vu précédemment que de multiples informations sensorielles étaient utilisées dans la perception de son propre corps et qu'il était possible d'induire des illusions d'incarnation en les manipulant. Nous avons également vu que différentes combinaisons multisensorielles pouvaient être utilisées pour générer ces sensations d'incarnation envers des objets extérieurs tels que des parties du corps factices ou virtuelles. Lors de ces illusions d'incarnation, les différents stimuli sont considérés comme ayant une cause commune : le corps. Les stimuli provenant réellement du corps (e.g., stimuli tactiles) sont alors intégrés avec les stimuli provenant de l'objet (e.g., stimuli visuels). Ce serait cette intégration qui induirait ces illusions d'incarnation. Ces illusions sont très sensibles à la congruence temporelle entre les différentes informations. En effet, l'illusion de la main en caoutchouc, résultant de l'intégration de stimuli visuels et tactiles, a lieu uniquement lorsque les stimulations sont synchrones. Elle n'a pas lieu si les stimulations appliquées à la main du participant (tactiles) et celles appliquées sur la main en caoutchouc (visuelles) ne sont pas simultanées. C'est ainsi qu'un délai supérieur à 300 ms entre les deux types de stimulations empêche l'apparition de l'illusion d'incarnation de la main factice (Armel & Ramachandran, 2003; Shimada et al., 2009, 2014; Tsakiris & Haggard, 2005). Les stimuli tactiles appliqués sur la main du participant ne sont plus intégrés avec les stimuli visuels provenant de la main en caoutchouc, n'étant plus considérés comme ayant une cause commune. Ceci s'observe également pour les illusions d'incarnation utilisant d'autres combinaisons sensorielles et motrices. Par exemple, les illusions d'incarnation d'un avatar en réalité virtuelle, induites via un couplage sensorimoteur, ne peuvent avoir lieu que si les mouvements de l'avatar sont synchronisés avec ceux du participant. S'il existe un délai ou simplement que l'avatar ne bouge pas en même temps que le participant, l'illusion d'incarnation en est grandement réduite voire entièrement abolie (Banakou et al., 2013; Kim et al., 2020; Normand et al., 2011; Weijis et al., 2020). La congruence temporelle entre les informations sensorielles provenant d'un objet extérieur et celles provenant du corps réel semble donc cruciale pour qu'elles soient considérées comme découlant de la même source (le corps) et donc pour qu'elles soient intégrées, résultant en une illusion d'incarnation.

ii. La congruence spatiale

De la même façon, lorsqu'un événement survient, il a lieu dans un espace donné. Si l'on reprend l'exemple du claquement de porte, vous voyez la porte se fermer et le son qu'elle produit en se fermant provient de sa direction. De même, les informations tactiles, proprioceptives et motrices reçues lors de cette action seront congruentes avec la position de la porte. Si la porte est face à vous, il aura fallu la pousser et donc étirer le bras devant vous, dans un mouvement de rotation allant dans le sens de fermeture de cette porte. Les informations visuelles du mouvement de la porte seront donc congruentes spatialement avec le mouvement réalisé pour la fermer. En ce qui concerne la perception de son propre corps, la congruence spatiale est également un indicateur particulièrement important pour l'inférence causale. En effet, si vous voyez quelqu'un vous toucher un doigt de la main droite et qu'en même temps vous vous sentez touchés sur le pied gauche, il est peu probable que vous considériez que c'est l'action de cette personne qui a entraîné cette sensation tactile sur votre pied. Ceci est également vrai dans le cas des illusions d'incarnation. Par exemple, pour induire l'illusion de la main en caoutchouc, mesurée par questionnaire et/ou par une dérive proprioceptive, il faut que les stimulations appliquées sur la main factice correspondent à celles appliquées sur la main du participant. C'est-à-dire qu'il faut que la même partie de la main soit stimulée, dans un mouvement allant dans la même direction. Si l'auriculaire du participant est stimulé, il faut que ce soit l'auriculaire de la main factice qui le soit également, pas un autre doigt ou une autre partie de la main (Costantini & Haggard, 2007; Limanowski et al., 2014; Riemer et al., 2014). De la même façon, l'illusion, mesurée par une dérive proprioceptive ou un report subjectif de vivacité, ne fonctionne pas si la main en caoutchouc est placée dans une position différente (e.g., tournée à 180°) de celle de la main réelle (Costantini & Haggard, 2007; Ehrsson et al., 2004; Tsakiris & Haggard, 2005) ou si elle est trop éloignée de celle-ci (Kalckert & Ehrsson, 2014b). Pour pouvoir être incarnée, il faut donc que la main factice soit placée dans une position et localisation particulière et que les stimulations visuo-tactiles soient spatialement congruentes. Là encore, il en va de même lorsqu'on s'intéresse à des avatars en réalité virtuelle. En effet, la localisation spatiale de l'avatar par rapport au point de vue du participant va impacter la sensation d'incarnation envers celui-ci. Un avatar vu à la troisième personne ne sera pas incarné aussi facilement et aussi fortement qu'un avatar à la première personne, si tant est qu'une sensation d'incarnation puisse avoir lieu. La colocalisation entre l'avatar et le

corps du participant serait un élément important de l'illusion d'incarnation (Debarba et al., 2017; Gonzalez-Franco & Peck, 2018; Gorisse et al., 2017; Maselli & Slater, 2013, 2014; Petkova et al., 2011; Slater et al., 2010). La congruence spatiale entre les informations sensorielles provenant d'un objet extérieur et celles provenant du corps réel est donc elle-aussi particulièrement importante pour que ces informations soient considérées comme ayant une cause commune.

iii. La congruence sémantique

Le contexte ainsi que nos connaissances et croyances sur le monde et notre corps vont également permettre de déterminer si différentes informations sensorielles ont une cause commune. En effet, certains stimuli auront une plus grande probabilité *a priori* de provenir d'une même source que d'autres. Par exemple, si vous entendez un chant d'oiseau lorsque vous claquez une porte, vous n'allez pas considérer que c'est la porte qui a causé ce bruit. A la rigueur, vous allez vous demander pourquoi la porte n'a pas claqué correctement mais vous n'allez pas percevoir le claquement de porte comme étant la cause du chant d'oiseau que vous avez entendu. Vos connaissances sur le bruit que fait une porte qui se claque et sur ce qu'est un chant d'oiseau vont impacter votre perception de l'événement. Un son brusque de porte qui se claque aura quant à lui une plus forte probabilité *a priori* d'être causé par la porte que vous venez de pousser violemment pour la claquer, et ce indépendamment des congruences spatiale et temporelle. Ainsi, la congruence sémantique et contextuelle est un autre indice permettant de déterminer si les différents stimuli proviennent ou non d'une même source. Ceci est également vrai lorsque l'on s'intéresse à la perception de son propre corps. Par exemple, l'apparence de l'objet à incarner va impacter son incarnation. L'illusion de la main en caoutchouc classique n'a pas lieu si l'objet censé représenter la main, n'a pas l'apparence d'une main humaine (Hohwy & Paton, 2010; Tsakiris, 2010). En effet, on n'observe pas de sensation d'incarnation envers un bloc de bois alors qu'elle est ressentie envers une main en caoutchouc (Hohwy & Paton, 2010; Tsakiris, 2010). De même, si la latéralité de la main factice diffère de celle de la main stimulée du participant, l'illusion n'a pas lieu (Tsakiris et al., 2007). Il faut également que la posture de la main factice soit plausible d'un point de vue anatomique (Ehrsson et al., 2004; Kalckert & Ehrsson, 2012; Kiltner et al., 2015; Tsakiris, 2010). La texture (Haans et al., 2008), la taille (Armel & Ramachandran, 2003) et même l'apparente connexion

au reste du corps (Perez-Marcos et al., 2012) modulent également l'intensité de l'illusion d'incarnation d'une partie du corps factice, l'intensité diminuant lorsque l'on s'éloigne d'une représentation réaliste. Il en va de même lorsque l'on s'intéresse au corps entier. L'incarnation d'un mannequin vu à la première personne est possible à l'aide de stimulation visuo-tactiles similaires à celles utilisées pour l'illusion de la main en caoutchouc. Néanmoins, cette illusion n'a pas lieu si, à la place du mannequin, un objet de même taille mais ne ressemblant pas au corps humain est utilisé (Petkova & Ehrsson, 2008). De cette façon, nos connaissances sur ce à quoi ressemble notre main (ou notre corps), sa forme, sa latéralité et ses contraintes anatomiques vont impacter l'intégration des informations visuelles venant de l'objet (e.g., main factice, mannequin, objet non-corporel) aux informations tactiles ressenties sur notre corps réel. Si l'objet à incarner ressemble à une partie du corps humain, il est plus probable *a priori* qu'il fasse partie du corps que si ce n'est pas le cas. Il est donc plus probable que les stimuli visuels provenant de ce dernier proviennent du corps et donc qu'ils proviennent de la même cause que les stimuli tactiles.

En résumé

Les congruences temporelles, spatiales et sémantiques sont des paramètres cruciaux pour déterminer si les différentes informations sensorielles proviennent de la même source et du même événement. Dans la perception de son propre corps, ces trois types de congruences vont donc être utilisés pour déterminer si ces informations proviennent du corps propre ou non et donc si elles pourront conduire à des illusions, notamment des illusions d'incarnation. Les congruences temporelles, spatiales et sémantiques sont souvent pensées comme étant des limites de l'intégration multisensorielle. L'idée étant que si elles ne sont pas respectées, il y a ségrégation, c'est à dire l'intégration multisensorielle n'a pas lieu. Néanmoins, ces limites ne sont pas aussi strictes et rigides qu'on pourrait le croire au vu des différents résultats présentés jusqu'à présent. L'intégration multisensorielle serait, certes, impactée et modulée par différents degrés d'incongruence mais pas systématiquement empêchée.

b. Dépasser les limites de l'intégration multisensorielle

Les conséquences d'une incongruence, qu'elle soit temporelle, spatiale ou sémantique, peuvent être variables notamment selon le type de perception en jeu et les modalités sensorielles concernées. En effet, certains décalages empêcheront tout simplement l'intégration multisensorielle d'avoir lieu, comme nous venons de le voir, tandis que d'autres n'auront pas d'impact notable. Si l'on reprend l'exemple de l'effet McGurk, le stimulus auditif doit être administré dans une fenêtre temporelle courte autour du stimulus visuel ce qui signifie qu'il n'est pas nécessaire d'avoir une parfaite correspondance temporelle entre les deux, un délai de moins de 200 ms n'impactant pas l'illusion (van Wassenhove et al., 2007). En ce qui concerne l'aspect spatial, on peut citer l'effet ventriloque. Cet effet correspond à l'intégration d'un stimulus sonore avec un stimulus visuel alors qu'ils ne sont pas situés au même endroit, le stimulus auditif étant perçu comme provenant de la source visuelle. C'est notamment le cas lorsque l'on regarde un film au cinéma. L'image du personnage en train de parler se situe sur un écran tandis que le son de sa voix provient d'un haut-parleur, placé à un endroit différent de la pièce. Néanmoins, le son est perçu comme provenant de l'écran et même plus précisément, comme provenant de la bouche du personnage (Warren et al., 1981). Dans cet exemple, l'incongruence spatiale n'a pas entraîné de ségrégation sensorielle, l'intégration des différents signaux provenant d'endroits différents étant justement à la base cette illusion. Comme nous le verrons ci-dessous, pour ce qui concerne la perception de son propre corps, un certain degré d'incongruence n'entraîne pas non plus nécessairement une ségrégation sensorielle, qu'il s'agisse d'incongruence temporelle, spatiale ou sémantique (voir Kilteni et al., 2015 pour une revue de littérature).

i. L'incongruence temporelle

Bien que la congruence temporelle entre les différents signaux sensoriels joue un rôle important dans leur intégration, comme nous l'avons vu plus tôt, il existe une certaine tolérance. En effet, tout comme pour l'effet McGurk, l'illusion d'incarnation d'une main en caoutchouc peut avoir lieu si la stimulation tactile se situe dans une certaine fenêtre temporelle autour de la stimulation visuelle. Un délai jusqu'à 300 ms n'a pas d'impact sur cette illusion et au-delà de 300 ms, l'illusion diminue progressivement (Shimada et al., 2009, 2014). Cette diminution progressive témoigne à la fois de l'impact de la congruence temporelle mais

également du fait qu'elle n'agit pas de façon binaire, la moindre incongruence menant automatiquement à une ségrégation sensorielle, mais plutôt de façon continue. Le stimulus visuel, provenant de l'objet extérieur au corps semble prendre de moins en moins part au percept final (i.e., la sensation d'incarnation) lorsque l'incongruence temporelle augmente. Dans le cas de l'illusion de la main en caoutchouc, plus le délai entre la stimulation tactile et la stimulation visuelle augmente, et moins il est probable qu'elles aient une cause commune, c'est-à-dire, moins il est probable que la stimulation visuelle provienne du corps réel. En effet, la stimulation tactile, par nature, provient du corps et donc si les stimulations tactile et visuelle ne proviennent pas de la même source, cela signifie que la stimulation visuelle ne provient pas du corps. Les conséquences sur l'intégration multisensorielle seraient donc également graduées. Si l'on se replace dans le cadre des modèles bayésiens (voir Approche probabiliste de la perception, page [50](#)), on pourrait interpréter ce phénomène comme une repondération des différentes informations sensorielles. Plus l'incongruence temporelle entre les stimuli provenant du corps (e.g., tactiles) et ceux provenant de l'objet (e.g., visuels) augmente, moins il est probable que ces derniers proviennent du corps et donc moins leur poids dans le percept final sera important. Par voie de conséquence, moins les stimuli provenant de l'objet extérieur auront de poids et moins la sensation d'incarnation sera intense.

Une importante incongruence temporelle n'entraîne pas nécessairement une ségrégation des stimuli pour autant. Maselli et Slater (2013) ont notamment mis en évidence le fait que lorsqu'un avatar réaliste d'un point de vue anthropomorphique est vu en réalité virtuelle, à la première personne et donc superposé au corps réel, une illusion d'incarnation peut avoir lieu même en l'absence d'autres stimulations. De plus, elle peut perdurer même si des stimuli visuo-tactiles asynchrones sont présentés. Ces stimuli visuo-tactiles asynchrones peuvent même être perçus comme n'étant pas « totalement faux », si tant est que les mouvements de la tête du participant soient couplés avec ceux de la caméra. Dans ce cas, l'illusion d'incarnation du corps, induite à l'aide d'un couplage visuo-proprioceptif, est non seulement maintenue malgré des stimulations visuo-tactiles temporellement incongruentes mais en plus, ces stimulations visuo-tactiles peuvent être partiellement intégrées et considérées comme provenant du corps (Maselli & Slater, 2013). Il semblerait donc que si d'autres indices indiquent que les différentes stimulations sensorielles proviennent bien de la même source (e.g., congruence spatiale), une incongruence temporelle importante pourrait être tolérée et ne pas conduire à une

ségrégation sensorielle. Ainsi, l'incongruence temporelle entre les stimuli provenant du corps et ceux provenant de l'objet extérieur n'entraînerait finalement qu'une diminution des poids alloués à ces derniers, avec pour conséquence une diminution de l'intensité de l'illusion d'incarnation envers l'objet. Il semblerait également que si d'autres indices (e.g., congruence spatiale et sémantique) indiquent que cet objet fait tout de même partie du corps, son poids dans le percept final sera moins impacté par l'incongruence temporelle.

ii. L'incongruence spatiale

De nombreuses études se sont intéressées à l'impact de l'incongruence spatiale dans la perception du corps. Tout d'abord, l'exemple de l'illusion de la main en caoutchouc en elle-même témoigne d'une intégration multisensorielle dans une situation d'incongruence spatiale. En effet, la stimulation tactile appliquée à la main réelle est intégrée avec la stimulation visuelle provenant de la main factice, placée à côté ou *au-dessus*. Les deux types de stimuli ne proviennent donc pas du même endroit. De nombreuses études se sont penchées sur l'impact de la distance, qu'elle soit sur le plan vertical ou horizontal, entre la main factice et la main réelle (Ehrsson et al., 2004; Haans et al., 2008; IJsselsteijn et al., 2006; Kalckert & Ehrsson, 2014b; Zopf et al., 2010). Par exemple, Zopf et collaborateurs (2010) ont montré que l'illusion de la main en caoutchouc pouvait toujours avoir lieu et avec la même intensité, que la main factice soit placée à 15 ou à 45 cm de la main réelle, sur le plan horizontal. Sur le plan vertical, Kalckert et Ehrsson (2014b) ont montré qu'une distance de 12 ou 27,5 cm n'entraînait pas non plus de différence au niveau de l'illusion. De même, une légère rotation de la main réelle par rapport à la main factice (10°) n'impacte pas non plus l'illusion, telle que mesurée par une dérive proprioceptive (Costantini & Haggard, 2007). Si l'on s'intéresse à des illusions d'incarnation du corps entier, un certain décalage spatial entre le corps factice et le corps réel est également toléré (Debarba et al., 2015; Gorisse et al., 2017; Maselli & Slater, 2014; Yuan & Steed, 2010). Par exemple, l'illusion d'incarnation d'un corps virtuel, induite par stimulation visuo-tactile, n'est pas impactée si ce dernier est vu à partir d'une perspective visuelle décalée latéralement d'environ 25 cm, chevauchant ainsi uniquement partiellement le corps réel (Maselli & Slater, 2014). Là encore, ces différents résultats témoignent bien du fait qu'une certaine incongruence spatiale n'a pas forcément d'impact sur l'intégration multisensorielle et donc sur l'illusion d'incarnation. Néanmoins, comme dans le cas de l'incongruence temporelle,

dépassé un certain degré d'incongruence spatiale entre les différents stimuli, le poids des stimuli provenant de l'objet extérieur dans le percept final sera moins important, conduisant à des illusions d'incarnation moins intenses. C'est notamment ce qui est observé lorsque la distance verticale entre la main factice et la main réelle dépasse 43 cm (Kalckert & Ehrsson, 2014b). De même, s'il est possible d'éprouver une sensation d'incarnation envers un avatar vu à la 3^{ème} personne (à l'aide de stimulations visuomotrices), et donc ne coïncidant pas du tout avec le corps réel, cette illusion en est grandement réduite par rapport aux illusions observées avec des avatars à la première personne (Debarba et al., 2015; Gorisse et al., 2017). Une certaine incongruence spatiale semble donc être tolérée et ne pas empêcher l'intégration multisensorielle. Cependant, comme pour la congruence temporelle, au-delà d'une certaine limite, l'incongruence spatiale impacte l'intégration, de façon progressive, probablement par un mécanisme de repondération sensorielle.

iii. L'incongruence sémantique

Nous avons vu précédemment l'importance de nos connaissances sur notre propre corps et l'environnement qui l'entoure dans l'intégration multisensorielle. Pourtant, de nombreuses études ont montré qu'il était possible de ressentir des illusions d'incarnation pour des parties de corps différant drastiquement en termes de taille, forme ou même nombre, des parties réelles d'un corps humain (Ehrsson, 2009; Guterstam et al., 2011, 2013, 2020; Kilteni, Normand, et al., 2012; Ma & Hommel, 2015b, 2015a; Schwind et al., 2018). Par exemple, il est possible d'incarner un bras jusqu'à trois fois plus long qu'un bras normal (Kilteni, Normand, et al., 2012). Dans cette étude, les participants étaient placés en réalité virtuelle, dans laquelle ils pouvaient voir deux bras virtuels, à la première personne. Le bras virtuel droit pouvait être de taille normale, deux fois, trois fois ou quatre fois plus long qu'un bras normal. Les mouvements des participants étaient reproduits fidèlement par les bras virtuels, permettant une congruence visuomotrice et des stimuli tactiles congruents étaient également présentés. Les participants pouvaient alors incarner le bras virtuel, qu'il soit de taille normale ou jusqu'à trois fois plus long. Toutefois, l'illusion diminuait avec l'augmentation de la taille du bras (Kilteni, Normand, et al., 2012). Dans cet exemple, une différence importante entre la taille du bras virtuel et la taille connue de son bras (ainsi que la taille possible d'un bras humain) n'empêchait pas l'apparition de l'illusion, les stimulations visuomotrices et tactiles étant interprétées comme provenant du

corps réel malgré cette incongruence sémantique. De nombreux exemples de ce type peuvent être rapportés, concernant le nombre ou l'apparence de parties du corps factice. Il est par exemple possible d'éprouver une sensation d'incarnation envers deux mains factices de même latéralité. Pour cela Ehrsson (2009) a utilisé un paradigme similaire à celui de l'illusion de la main en caoutchouc, à la différence près que deux mains en caoutchouc étaient utilisées, placées l'une à côté de l'autre, au-dessus de l'endroit où était dissimulée la main réelle du participant. À la suite de stimulations visuo-tactiles synchrones, les deux mains factices étaient alors incarnées, le participant ayant alors l'impression d'avoir deux mains droites. Ce phénomène a également été observé pour l'incarnation simultanée de deux corps entiers d'avatar (Guterstam et al., 2020). Il est même possible d'incarner des objets ne ressemblant pas du tout à une partie du corps humain. En effet, une fois l'illusion de la main en caoutchouc induite, remplacer la vision de cette dernière par la vue d'un objet non-corporel comme une boîte en carton, n'empêche pas forcément l'illusion de perdurer (Hohwy & Paton, 2010). Plus intéressant encore, lorsque les mouvements de la main du participant contrôlent directement les mouvements d'un ballon présenté en trois dimensions ou même d'un simple carré en deux dimensions, une sensation d'incarnation envers cet objet peut avoir lieu (Ma & Hommel, 2015b, 2015a). Il en va de même lorsqu'on s'intéresse au corps entier. Comme évoqué plus tôt (page 61), des sensations d'incarnation envers des corps d'apparence très différente de celle de son propre corps peuvent avoir lieu, que ces différences concernent la taille, l'âge, la corpulence ou encore la couleur de peau (Banakou et al., 2013; Normand et al., 2011; Peck et al., 2013). Il est également possible de se sentir incarné dans un corps « invisible », c'est-à-dire un volume d'espace vide (Guterstam et al., 2015) ou même dans un corps possédant des parties de corps supplémentaires non-humaines comme une queue, si tant est qu'elle puisse être contrôlée par les mouvements du participant (Steptoe et al., 2013). Ainsi, des différences drastiques entre ce que l'on connaît de notre corps et des corps humains en général et les objets extérieurs, n'empêchent pas forcément l'incarnation de ces derniers. Les informations multisensorielles et motrices provenant du corps et de l'objet en question pouvant tout de même être intégrées. Néanmoins, ces illusions d'incarnation peuvent s'avérer moins intenses que celles obtenues avec des parties de corps ou corps entier factices plus ressemblants au corps humain (Ehrsson, 2009; Kilteni, Normand, et al., 2012), cette différence n'étant pas observée par tous les auteurs (Ma & Hommel, 2015a; Peck et al., 2013). De plus, il n'est possible

de « dépasser » l'incongruence sémantique que dans certaines conditions. Comme nous l'avons vu dans la partie précédente, l'incongruence sémantique peut totalement empêcher l'intégration multisensorielle et l'incarnation de la partie du corps factice. La différence observée entre les études mettant en avant la nécessité d'une ressemblance anatomo-mimétique pour l'incarnation et celles indiquant qu'une telle ressemblance n'est pas nécessaire, proviendrait des mécanismes sous-tendant l'incarnation. En effet, les études témoignant de l'importance cruciale de la congruence sémantique utilisaient principalement des stimulations visuo-tactiles pour induire la sensation d'incarnation (e.g., Hohwy & Paton, 2010; Tsakiris, 2010). A l'inverse, dans la majorité des exemples présentés à l'instant, l'incarnation d'un objet différant d'une façon ou d'une autre d'un corps (ou d'une partie du corps) humain réaliste était possible grâce à des stimulations sensorimotrices synchrones (e.g., Ma & Hommel, 2015a et b). Il semblerait donc que l'importance de la congruence sémantique dépende du type de stimulation utilisé. Au vu de ces différents résultats il serait raisonnable de penser que lorsqu'un objet n'a *a priori* aucune chance de faire partie du corps (e.g., ballon) il y aurait besoin d'un plus grand faisceau de preuves le liant aux informations sensorielles provenant du corps pour qu'il puisse être incarné. Des stimulations visuo-tactiles synchrones ne suffiraient donc pas. Un couplage visuomoteur quant à lui fait intervenir non seulement la commande motrice mais également des informations proprioceptives et tactiles congruentes temporellement et spatialement avec la stimulation visuelle provenant de l'objet. Comme nous l'avons vu plus tôt, l'impact d'un type de congruence pourrait varier selon les autres types de congruence. Toutes ces informations indiqueraient une cause commune aux informations visuelles et sensorimotrices, rendant plus probable l'incarnation de l'objet que lors de stimulations visuo-tactiles seules. De plus, le couplage visuomoteur permettrait la génération d'une sensation d'agentivité (Ma & Hommel, 2015b, 2015a; Peck et al., 2013; Steptoe et al., 2013), c'est-à-dire la sensation d'avoir un contrôle sur l'objet, ce que ne permettrait pas les stimulations visuo-tactiles (Kalckert & Ehrsson, 2014b).

En résumé

Les congruences temporelles, spatiales et sémantiques semblent donc être des indices importants permettant de déterminer si les différents signaux sensoriels (et moteur) doivent être intégrés ou ségrégués lors de la perception de son propre corps. Néanmoins, elles ne

constituent pas des règles strictes puisqu'une incongruence n'impacte pas forcément l'intégration multisensorielle. De plus, elles semblent agir de façon continue, plus le degré d'incongruence augmente et plus l'intensité des illusions d'incarnation diminue. Dans le cadre des modèles bayésiens, il semblerait que l'incongruence, qu'elle soit temporelle, spatiale ou sémantique, entraîne une repondération des différentes stimulations sensorielles, attribuant moins de poids à celles indiquant une incarnation du corps (ou de la partie du corps) factice. L'impact d'un type de congruence sur l'intégration multisensorielle semble également dépendre des autres congruences. En effet, si les autres indices convergent vers une intégration multisensorielle, l'indice incongruent ne l'empêchera pas d'avoir lieu, ne conduira donc pas à une ségrégation et aura un impact moindre sur la pondération. De plus, plus la quantité d'informations sensorielles congruentes indiquant l'incarnation de l'objet est importante (e.g., couplage visuomoteur), moins l'impact d'un type d'incongruence semble important.

iv. Congruences spatiale et sémantique dans la kinesthésie

Ce que nous avons vu jusqu'à présent concernant les impacts des différents types de congruences sur l'intégration multisensorielle s'intéressait principalement à la perception du corps et plus précisément à la sensation d'incarnation. Peu d'études à notre connaissance se sont intéressées aux limites de l'intégration multisensorielle dans la kinesthésie. Quelques études nous apportent néanmoins des indices à ce sujet. Dans une étude précédemment citée (page [58](#)), une main en caoutchouc était incarnée à l'aide de stimulations visuo-tactiles avant d'être déplacée. Le déplacement de cette main factice générait une illusion de mouvement dans la main réelle du participant (Metral & Guerraz, 2019). Comme nous l'avons évoqué plus tôt, la main en caoutchouc est, par définition, placée à un endroit différent de celui de la main réelle. Le fait que des illusions kinesthésiques puissent être induites à l'aide d'une main factice ainsi incarnée démontre qu'il est possible que les informations visuelles de mouvement provenant d'une localisation différente de celle de la partie du corps réelle participent au percept kinesthésique. Une autre étude s'est intéressée directement à l'effet de la congruence spatiale dans la kinesthésie en utilisant le paradigme miroir (décrit page [30](#)). Dans ce dernier, la vision du reflet de son bras en mouvement dans un miroir positionné le long de l'axe médian (séparant les côtés gauche et droit du corps) donne l'apparence d'un mouvement bimanuel

symétrique, ce qui induit une illusion de mouvement dans l'autre bras, statique et caché de l'autre côté du miroir. Comme nous l'avons vu plus tôt, cette illusion miroir découle de l'intégration d'informations visuelles provenant du miroir et d'informations proprioceptives (voir page [64](#)). Les informations visuelles provenant du miroir indiquent un mouvement symétrique bilatéral, corroboré par les informations proprioceptives provenant du bras controlatéral (en mouvement) mais pas par les informations proprioceptives provenant du bras sujet à l'illusion (qui reste statique). Néanmoins, dans la position de départ, les informations proprioceptives de position du bras sujet à l'illusion et les informations visuelles provenant du miroir sont congruentes. En effet, le reflet du bras controlatéral apparaît comme étant placé au même endroit que le bras ipsilatéral, dans une superposition spatiale parfaite. L'étude de Metral et collaborateurs (2015) s'est intéressée au rôle de cette congruence spatiale entre le reflet et le bras sujet à l'illusion. Pour cela, la position de départ du bras controlatéral était toujours fléchie tandis que celle du bras ipsilatéral, caché derrière le miroir, était plus au moins étendue, allant d'une position de flexion similaire à celle du bras controlatéral (0°) jusqu'à une position d'extension totale (90°). L'incongruence spatiale entre les informations visuelles et proprioceptives allaient donc de 0° à 90° . L'illusion miroir était ensuite induite de la même façon que dans le paradigme miroir traditionnel, le bras controlatéral étant déplacé passivement tandis que le participant regardait son reflet dans le miroir. Les résultats ont montré que la fréquence de l'illusion ne diminuait que légèrement lorsque l'incongruence spatiale augmentait. De plus, elle restait relativement élevée même dans la condition d'incongruence la plus importante (i.e., illusions présentes dans 64% des essais avec une incongruence de 90° pour 96% en absence d'incongruence). Néanmoins, plus l'incongruence spatiale était importante plus l'apparition de l'illusion avait lieu tard et plus sa vitesse était faible (Metral et al., 2015). Pris dans leur ensemble, ces résultats indiquent qu'une position similaire n'est pas forcément nécessaire pour induire des illusions miroir, l'incongruence spatiale n'empêchant pas l'intégration des différentes informations sensorielles. Cependant, tout comme nous l'avons vu pour les illusions d'incarnation, plus l'incongruence augmente, moins l'illusion est intense. Le poids attribué aux informations visuelles provenant du miroir (et indiquant un mouvement) diminuerait avec l'augmentation de l'incongruence. De cette façon, les informations proprioceptives ipsilatérales, indiquant l'immobilité du bras, auraient une plus grande part dans le percept final, expliquant la moindre fréquence et intensité de l'illusion de

mouvement. Cette repondération se ferait ainsi en faveur des stimuli proprioceptifs ipsilatéraux. On peut supposer que lorsqu'il est question de la perception de ses propres mouvements, les stimuli visuels de mouvement doivent être interprétés comme provenant du corps propre pour pouvoir contribuer au percept final. Une telle condition ne serait pas requise concernant les stimuli proprioceptifs puisqu'ils proviennent *nécessairement* du corps. En cas d'incongruence, il semble alors logique que les stimuli proprioceptifs, provenant du corps par définition, soient favorisés par rapport aux stimuli visuels (voir Discussion page [238](#)).

Un article de Guerraz et collaborateurs (2018) apporte quant à lui quelques éclaircissements concernant la congruence sémantique. En effet, les études présentées dans cet article utilisaient également le paradigme miroir et s'intéressaient à la contribution d'outils au percept kinesthésique. Dans ces études, les participants tenaient des outils dans leurs mains et le miroir reflétait soit l'outil, soit le bras du participant, soit les deux. Les résultats obtenus ont montré que des illusions de mouvement avaient lieu lorsque seul l'outil était visible dans le miroir, bien qu'avec une fréquence et une intensité moins importante que lors de la vision du bras ou du bras et de l'outil en même temps. Les informations visuelles de mouvement provenant d'un outil étaient ainsi intégrées avec les informations proprioceptives bien que l'outil ne ressemble pas à une partie du corps humain et n'en est de plus, qu'une extension. En outre, les auteurs ont également montré que si le participant tient un outil différent dans chacune de ses mains, les illusions diminuent et même disparaissent lorsque seul l'outil est visible dans le miroir. On retrouve là aussi des résultats cohérents avec ceux observés pour les illusions d'incarnation, l'incongruence sémantique n'induisant pas forcément une ségrégation sensorielle. De plus, on retrouve aussi l'impact de l'incongruence sur l'intensité de l'illusion, les illusions étant moins intenses en situation incongruente qu'en situation congruente.

Il semblerait donc que l'intégration multisensorielle pour la kinesthésie suive les mêmes règles que pour la perception du corps, ces règles n'étant pas strictes et, au contraire, tolérant un certain degré d'incongruence. Néanmoins, les études sur le sujet sont très peu nombreuses et ne permettent pas d'avoir une connaissance étendue de l'impact de ces contraintes dans la kinesthésie. Dans ce travail de thèse nous nous sommes donc interrogés sur les limites de l'intégration multisensorielle dans la kinesthésie. Jusqu'où est-il possible de les repousser ? C'est-à-dire quels types de signaux peuvent être intégrés pour former un percept

kinesthésique ? Nous avons vu que des signaux sensoriels artificiels provenant d'objets extérieurs (e.g., vibrations, mains en caoutchouc, mains virtuelles, retour audio modifiés...) peuvent être intégrés comme s'ils étaient naturels, participant à la perception du corps propre ainsi que des mouvements. Cependant, des signaux artificiels différant des signaux naturels (sémantiquement ou spatialement) peuvent-ils participer à la perception kinesthésique et jusqu'à quel point peuvent-ils différer de ces derniers ?

Pour répondre à ces questions nous avons présenté des signaux sensoriels artificiels de mouvements des bras ; des signaux visuels étaient produits par réalité virtuelle et des signaux auditifs par sonification. Ces techniques nous ont ainsi permis d'étudier les limites de l'intégration multisensorielle de signaux artificiels lorsqu'il est question de la perception de ses propres mouvements.

Partie Expérimentale

I- Introduction

Les études réalisées dans cette thèse s'intéressent à l'intégration de signaux visuels et auditifs artificiels dans la formation de percept de mouvement du bras en l'absence d'accès à leur homologue naturel. En outre, la similarité entre ces signaux artificiels et les signaux naturels était modulée pour en étudier l'importance et l'effet sur leur intégration à des fins kinesthésiques. Au vu de la littérature présentée ci-dessus, nous faisons l'hypothèse que la disparité entre signaux naturels et artificiels n'empêcherait pas l'intégration de ces derniers au percept kinesthésique mais que leur contribution au percept final serait inversement proportionnelle à l'importance de cette disparité. Dans le Chapitre 1, les études s'intéressaient à la contribution des signaux visuels artificiels provenant d'un avatar vu à la première personne en réalité virtuelle ainsi qu'à l'impact du réalisme morphologique de l'avatar sur cette contribution. Elles s'intéressaient donc à l'impact de la congruence sémantique (dans le sens d'une association préalable) entre les signaux artificiels (visuels) et les signaux naturels (proprioceptifs). Dans le Chapitre 2, les études réalisées s'intéressaient à l'impact de la perspective visuelle de l'avatar sur la contribution des informations provenant de cet avatar dans la kinesthésie. Elles se focalisaient donc sur la congruence spatiale. Dans le Chapitre 3, nous présentons une étude qui s'intéressait au lien entre sensation d'incarnation de l'avatar en réalité virtuelle et utilisation des informations visuelles de mouvement provenant de ce dernier dans la kinesthésie. Nous supposons que lorsque l'incarnation était limitée voir empêchée par l'absence de couplage visuomoteur préalable entre mouvements des bras du participant et mouvements des bras de l'avatar, la participation des informations visuelles provenant de l'avatar au percept kinesthésique serait grandement réduite. Enfin, dans le Chapitre 4, l'étude réalisée questionnait la contribution de signaux auditifs issus de la sonification des mouvements dans la kinesthésie. Ces signaux auditifs étaient totalement artificiels puisqu'ils ne correspondaient à aucun signal naturel. Nous supposons cependant qu'ils pourraient être intégrés dans la formation du percept kinesthésique bien qu'avec une contribution moins flagrante que les informations visuelles artificielles étudiées dans les études précédentes.

II- Dispositifs Expérimentaux et Procédures

a. Etudes en réalité virtuelle

i. Participants

Les participants recrutés dans nos études en réalité virtuelle étaient exclusivement des femmes et toutes étaient étudiantes en licence de psychologie de l'Université Savoie Mont Blanc. Nous avons choisi de n'utiliser qu'un seul avatar avec tous les participants pour éviter de rajouter du bruit dans nos résultats. Pour cela, nous avons opté pour l'utilisation d'un avatar de genre féminin (voir L'avatar page [84](#)) et donc choisi de ne recruter que des participantes. En effet, nous ne voulions pas que l'utilisation d'un avatar d'un genre différent de celui du participant puisse affecter l'incarnation de l'avatar, créant potentiellement des différences entre hommes et femmes uniquement dues au genre de l'avatar. Ce choix méthodologique et ses conséquences seront abordés dans la discussion générale de cette thèse (voir page [238](#)). Les participantes avaient toutes une vision normale ou corrigée et ne présentaient pas de troubles sensoriels ou moteurs des membres supérieurs. La moyenne d'âge de nos participantes sur l'ensemble des études était de 20,08 ans (Ecart-type (ET) = 4,06) et leur index de latéralité mesuré par le questionnaire de latéralité d'Edimbourg était de 74,46 (ET = 39,96). Un questionnaire en ligne nous a permis d'observer que la population étudiée n'était pas constituée de gros joueurs de jeux vidéo, presque un quart d'entre eux déclarant ne jamais jouer. Pour ce qui est de la réalité virtuelle, un peu plus de la moitié des répondants au questionnaire avaient déjà eu une expérience en réalité virtuelle mais il s'agissait principalement d'une expérience ponctuelle, très peu d'entre eux jouaient régulièrement à des jeux vidéo en réalité virtuelle, voir encadré n°[5](#), page [83](#) pour plus de détails.

5 Rapport aux jeux vidéo, à la réalité virtuelle et aux avatars dans la population étudiée

Nous avons proposé un questionnaire en ligne à un échantillon de la population étudiée dans nos études en réalité virtuelle, c'est-à-dire les étudiants de licence de psychologie de l'Université Savoie Mont Blanc de Chambéry. Cent-dix-neuf réponses complètes, dont 95 provenant de femmes, ont été recueillies afin de mieux cerner et caractériser les rapports aux jeux vidéo, à la réalité virtuelle et aux avatars de cette population. Parmi ces 119 répondants, 23% déclaraient ne jamais jouer aux jeux vidéo. Pour les autres, le temps médian passé à jouer dans la semaine précédant la réponse au questionnaire était de 5 h (IQR = 9) et de 20 h (IQR = 40) lors du mois précédent. Les avatars les plus utilisés dans les jeux vidéo auxquels jouaient les répondants étaient humanoïdes et ils étaient un peu plus souvent vus à la troisième personne qu'à la première personne. Pour ce qui est de la réalité virtuelle, un peu plus de la moitié des répondants avaient déjà eu une expérience en réalité virtuelle mais il s'agissait principalement d'une expérience ponctuelle (86%), très peu d'entre eux (N = 9) jouaient régulièrement à des jeux vidéo en réalité virtuelle. Même pour ces derniers, ils avaient très peu joué au cours de l'année écoulée (temps médian de 10 h, intervalle inter-quartile = 16,5). Pour cette petite proportion d'utilisateurs de la réalité virtuelle, les avatars utilisés étaient principalement humanoïdes et vus à la première personne. Des résultats plus détaillés, présentant notamment les différences entre les hommes et les femmes, ainsi que le questionnaire lui-même sont présentés en Annexe III, page [299](#).

ii. Matériel

Le même matériel a été utilisé dans toutes les études réalisées en réalité virtuelle présentées dans ce document, ces dernières se distinguant presque exclusivement par les stimulations visuelles présentées dans l'environnement virtuel.

1. Le matériel de réalité virtuelle

Les participantes étaient immergées dans un environnement virtuel à l'aide d'un casque de réalité virtuelle (Oculus Rift ou Oculus Quest 2 ; Oculus VR, Irvine, CA, US). Ce dernier était équipé d'un système de localisation en temps réel des mouvements de la tête permettant à l'utilisateur d'explorer naturellement l'environnement virtuel en tournant la tête. Un casque audio 3D supra-auriculaire était également intégré dans le casque de réalité virtuelle, permettant la diffusion d'un bruit blanc durant nos différentes études pour masquer le bruit du moteur du manipulandum (voir le paragraphe suivant : Les manipulanda, page [86](#)). Les scénarii de réalité virtuelle utilisés ont été développés avec le logiciel Unity (Unity Technologies SF, US). Ils étaient couplés à un système de capture du mouvement électromagnétique (Liberty™, Polhemus, Colchester, VT, US) fonctionnant à une fréquence d'échantillonnage de 240 Hz. Les deux capteurs de mouvement utilisés étaient fixés sur des protège-poignets limitant de possibles mouvements de poignet des participantes. L'ordinateur hébergeant ces dispositifs était équipé d'une carte graphique MSI Geforce GTX 980 Gaming 46 ainsi que d'un

processeur Intel core i7 – 4790K. L'environnement virtuel était similaire dans les études présentées ci-après, les quelques variations, décrites dans les résumés des études, pouvaient concerner l'apparence de l'avatar, l'éclairage de la pièce virtuelle, la perspective dans laquelle l'avatar était vu par la participante et la présence ou non d'un miroir faisant face à la participante. L'environnement virtuel se présentait alors sous la forme d'une pièce rectangulaire, au sol et au mur en damier. Un avatar était assis à une table placée au centre de cette pièce et faisant face à une horloge. Selon la phase de l'expérience (voir Procédure, page [87](#)), des manipulanda étaient représentés ou non sur cette table (voir Figure 10).

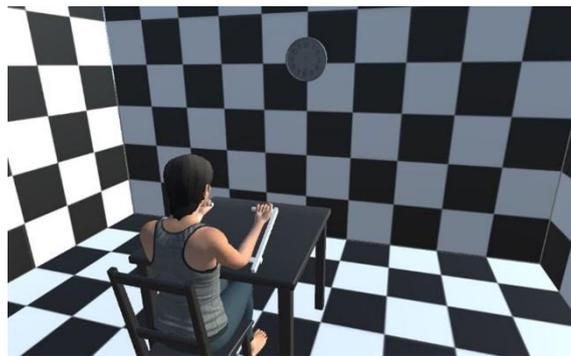


Figure 10. Vue externe de l'environnement virtuel

2. L'avatar

L'avatar utilisé avait été créé sur le logiciel libre MakeHuman (MakeHuman Team, 2017). Il s'agissait d'un personnage féminin, jeune et relativement réaliste (Figure 12, A). On peut caractériser l'avatar utilisé par rapport à ses degrés de fidélité comportementale et visuelle. La fidélité comportementale correspond aux propriétés dynamiques de l'avatar, c'est-à-dire aux animations corporelles et aux expressions de son visage (Gorisse, 2019). Dans nos études, un système de capture du mouvement permettait de coupler les mouvements des avant-bras (et de la tête) de la participante à ceux de l'avatar, ce qui permet un haut niveau de fidélité comportementale. Cependant, notre avatar n'était articulé qu'au niveau des coudes et de la tête, tout autre mouvement de la participante n'étant pas retranscrit dans la réalité virtuelle. L'avatar utilisé présentait donc un degré important de fidélité comportementale pour certains mouvements uniquement, l'avatar ne pouvant pas exécuter d'autres mouvements ou expressions faciales.

La fidélité visuelle quant à elle peut être divisée en trois paramètres différents : l'anthropomorphisme, le réalisme et la véracité (Garau, 2003; Gorisse, 2019; Mansour et al., 2006). Le degré d'anthropomorphisme de l'avatar correspond à sa ressemblance avec un

humanoïde, c'est-à-dire qu'il possède deux bras, deux jambes, une tête et qu'il est bipède. Notre avatar étant de forme humaine, son degré d'anthropomorphisme était maximal. Le degré de réalisme correspond à son photoréalisme, c'est-à-dire à quel point il pourrait être confondu avec une photo. L'avatar utilisé dans nos études était relativement réaliste mais ne pouvait en aucun cas être confondu avec la photo d'une personne réelle, il était donc loin d'un degré maximal de réalisme sans pour autant être stylisé. Enfin, le degré de véracité correspond à la ressemblance de l'avatar avec l'utilisateur. Etant donné que notre avatar n'était pas individualisé, il présentait un très faible degré de véracité bien que du même genre que les participantes, voir Figure 11 pour une représentation des différents paramètres de la fidélité visuelle ainsi que l'estimation du degré d'anthropomorphisme, de réalisme et de véracité de notre avatar.

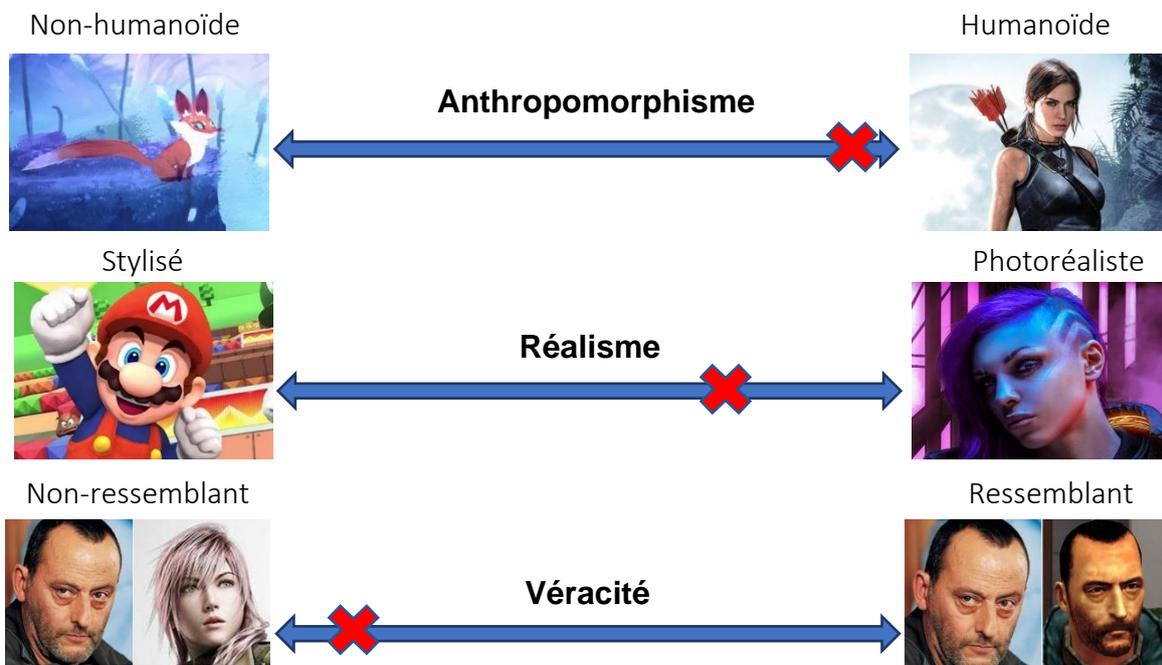


Figure 11. Les différents paramètres de fidélité visuelle : l'anthropomorphisme, le réalisme et la véracité. La croix rouge représente la position estimée de l'avatar utilisé dans nos études pour chacun de ces paramètres.

L'avatar utilisé avait donc un degré relativement élevé de fidélité comportementale mais uniquement pour certains mouvements, il était parfaitement anthropomorphique, relativement réaliste et peu ressemblant aux participantes. Dans les études réalisées, cet avatar pouvait être vu dans une perspective à la première personne (Article 1, 2 et 4), via un miroir ou à la troisième personne (Article 3). Ses avant-bras pouvaient être représentés de façon réaliste

(Figure 12, A) ou uniquement par trois sphères rouges (Figure 11, B, Article 2). L'avatar était entièrement représenté dans l'environnement virtuel mais, étant toujours vu assis à une table, les participantes ne pouvaient voir que le haut de son corps.

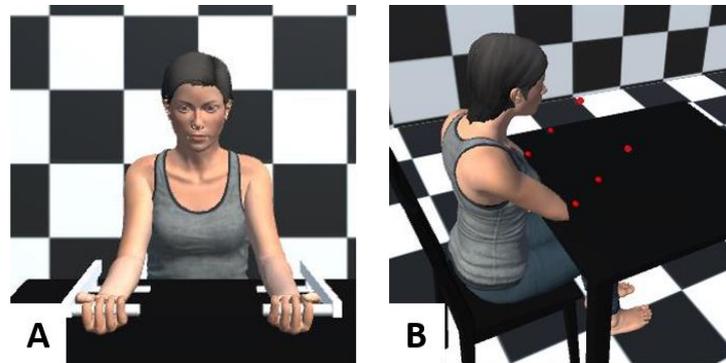


Figure 12. Avatars utilisés dans les études présentées dans cette thèse, avec les avant-bras réalistes ou des avant-bras représentés par trois sphères rouges.

3. Les manipulanda

Les participantes étaient installées à une table, les coudes posés sur celle-ci (phase d'incarnation, page [87](#)) ou les avant-bras placés sur des manipulanda alignés avec leurs épaules (phase expérimentale d'induction de l'illusion kinesthésique, page [88](#)). Ces derniers consistaient en un bras de bois sur lequel étaient fixés un support pour le coude ainsi qu'une poignée (voir Figure 13). Le manipulandum de droite était fixe, maintenant le bras des participantes à 30° par rapport à l'horizontale, tandis qu'un moteur à courant continu permettait de déplacer le manipulandum gauche en flexion (de 15° à 45°) ou en extension (de 45° à 15°) à une vitesse de 3.8°/s pendant 8 secondes, soit 30°.

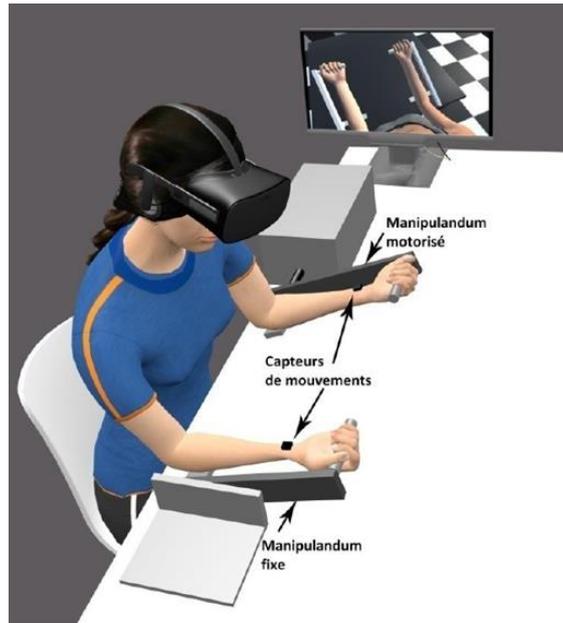


Figure 13. Représentation de l'installation expérimentale avec le manipulandum fixe à droite, le manipulandum motorisé à gauche, les capteurs de mouvements, le casque de réalité virtuelle ainsi que la vue de la participante dans l'environnement virtuel.

iii. Procédure

Toutes les études en réalité virtuelle présentées dans ce document commençaient systématiquement par une phase d'incarnation de l'avatar suivie d'une phase d'induction de l'illusion kinesthésique (essais expérimentaux), puis ces deux phases alternaient. La structure de l'expérience, pouvant bien entendu varier selon le nombre et le type de conditions expérimentales, était sensiblement similaire d'une étude à l'autre. En effet, des *sessions* dans lesquelles un même avatar était utilisé regroupaient plusieurs *blocs* d'essais expérimentaux. Un bloc correspondait à une phase expérimentale d'induction de l'illusion kinesthésique (voir Figure 15 pour un exemple de structure expérimentale). L'ordre des sessions et des blocs à l'intérieur des sessions était soit contrebalancé lorsque cela était possible, soit présenté de manière aléatoire aux participantes.

1. Phase d'incarnation de l'avatar

Au cours de cette phase, il était demandé aux participantes de bouger les bras en flexion et en extension, de façon libre pendant une durée imposée pouvant aller de 30 secondes à 1 minute. Pendant cette phase, les mouvements des bras des participantes étaient associés aux mouvements des bras de l'avatar permettant un couplage visuomoteur entre les stimuli visuels

provenant de l'avatar et les stimuli moteurs provenant du corps des participantes. Une phase d'incarnation d'une minute était réalisée au début de chaque session et était suivie (à partir de l'Article 2) d'un questionnaire d'incarnation (voir Questionnaire d'incarnation, page [91](#)). Des phases d'incarnation plus courtes (30 secondes) étaient réalisées entre les blocs de la même session, voir Figure 15. L'utilisation d'un tel couplage visuomoteur devait permettre une incarnation rapide de l'avatar (e.g., 10-30 s : Kalckert & Ehrsson, 2012), notre phase d'incarnation d'une minute étant ainsi largement suffisante. De plus, le couplage visuomoteur est considéré comme un moyen autant voire même plus efficace que des stimulations visuo-tactiles pour générer une illusion d'incarnation (Kokkinara & Slater, 2014). Il permet notamment la génération d'une sensation d'agentivité (Ma & Hommel, 2015b, 2015a; Peck et al., 2013; Steptoe et al., 2013), c'est-à-dire la sensation d'avoir un contrôle sur l'avatar, ce que ne permettent pas forcément les stimulations visuo-tactiles (Kalckert & Ehrsson, 2014b).

2. Phase expérimentale d'induction de l'illusion kinesthésique

Cette phase se présentait sous la forme de blocs consistant en une succession de flexions et d'extensions (réelles et/ou virtuelles), chaque mouvement de flexion ou d'extension formant un essai expérimental. Tous les blocs incluaient le même nombre de flexions et d'extensions. Chaque bloc était réalisé dans une modalité de stimulation : a) *bimodale* : le bras gauche réel de la participante était déplacé et les deux bras de l'avatar reproduisaient le même mouvement (Figure 14, A et C) ; b) *visuelle* : les deux bras de l'avatar étaient déplacés en l'absence de mouvement réel du bras de la participante (Figure 14, A et C) ou ; c) *proprioceptive* : le bras gauche réel de la participante était déplacé tandis que les bras de l'avatar étaient dissimulés dans des boîtes virtuelles (Figure 14, B et D) . La condition bimodale permettait une réplique, en réalité virtuelle, du paradigme miroir classique. En effet, comme nous l'avons vu dans la partie théorique de ce document, l'illusion kinesthésique induite dans le paradigme miroir résulte de l'intégration des informations visuelles et des informations proprioceptives (voir page [64](#)). De ce fait, en combinant mouvement réel passif du bras gauche et mouvement visuel bilatéral, la condition bimodale reproduit la stimulation visuo-proprioceptive ayant lieu dans le paradigme miroir. L'utilisation d'une condition unimodale visuelle et d'une condition unimodale proprioceptive permettait alors d'observer les contributions respectives de ces deux modalités dans la survenue de l'illusion kinesthésique ce qui était notamment l'objet de l'Article

1 (*Etude Princeps Avatar*). De plus, la comparaison entre la condition bimodale et la condition proprioceptive permettait de déterminer la contribution de l'information visuelle au percept kinesthésique et donc son intégration avec les informations proprioceptives controlatérales. En effet, si les illusions étaient plus fréquentes ou plus intenses dans la condition bimodale que dans la condition proprioceptive, cela voudrait dire que l'information visuelle avait joué un rôle dans ces illusions.

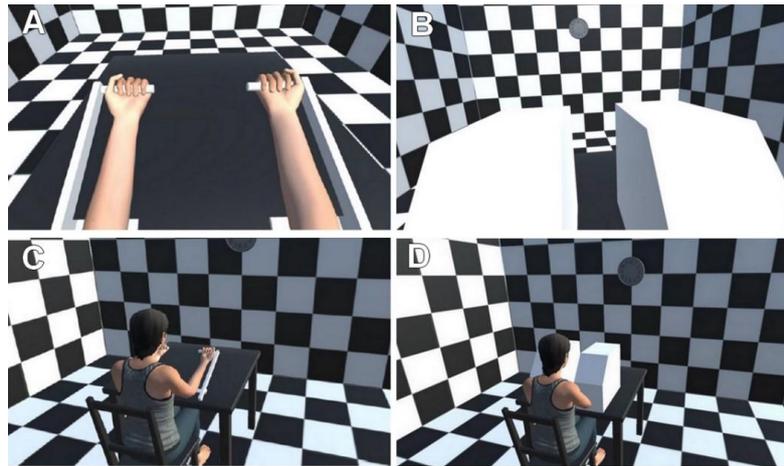


Figure 14. Exemple tiré de l'Article 1. Les images du dessus montrent la vue des participantes à la première personne lorsque les bras étaient visibles (conditions visuelle et bimodale : A) ou masqués (condition proprioceptive : B). Les images du dessous représentent une vue de l'environnement virtuel dans lequel est situé l'avatar, lorsque les bras étaient visibles (C) ou masqués (D).

Les participantes avaient pour consignes de ne pas résister aux mouvements passifs imposés par le manipulandum et de prêter attention à ce qu'elles ressentaient dans leur bras droit tout en regardant les bras de l'avatar. Après chaque essai expérimental, elles devaient estimer différents paramètres de la sensation de mouvement qu'elles avaient (ou non) ressentie dans leur bras droit. Des essais contrôles – dans lesquels les bras de l'avatar étaient dissimulés dans des boîtes virtuelles et durant lesquels aucun mouvement réel n'avait lieu – étaient ajoutés pseudo-aléatoirement (un en position initiale d'extension et un autre en position initiale de flexion) dans chaque bloc dans la deuxième étude de l'Article 3 (*Etude Perspective 3^{ème} Personne*, page [133](#)), voir Figure 15. Il s'agissait donc d'essais « leurres » ou « sham » en anglais. Ces essais permettaient de déterminer si des illusions kinesthésiques pouvaient avoir lieu en l'absence de stimulations indiquant un mouvement. Il est tout à fait concevable d'observer de telles illusions, qui pourraient sembler aberrantes de prime abord. En effet, la présence de telles illusions pourrait refléter des « sensations spontanées » ayant lieu en raison de l'attention

portée sur le bras cible (R. Beaudoin & Michael, 2014; Michael et al., 2015) ou un biais provenant de la demande expérimentale. Ce dernier point est notamment abordé dans la discussion générale de cette thèse (page 242). Ces essais contrôles permettaient donc d’avoir une idée d’une « ligne de base », c’est-à-dire des illusions observées ne dépendant pas des stimulations manipulées dans les essais expérimentaux.

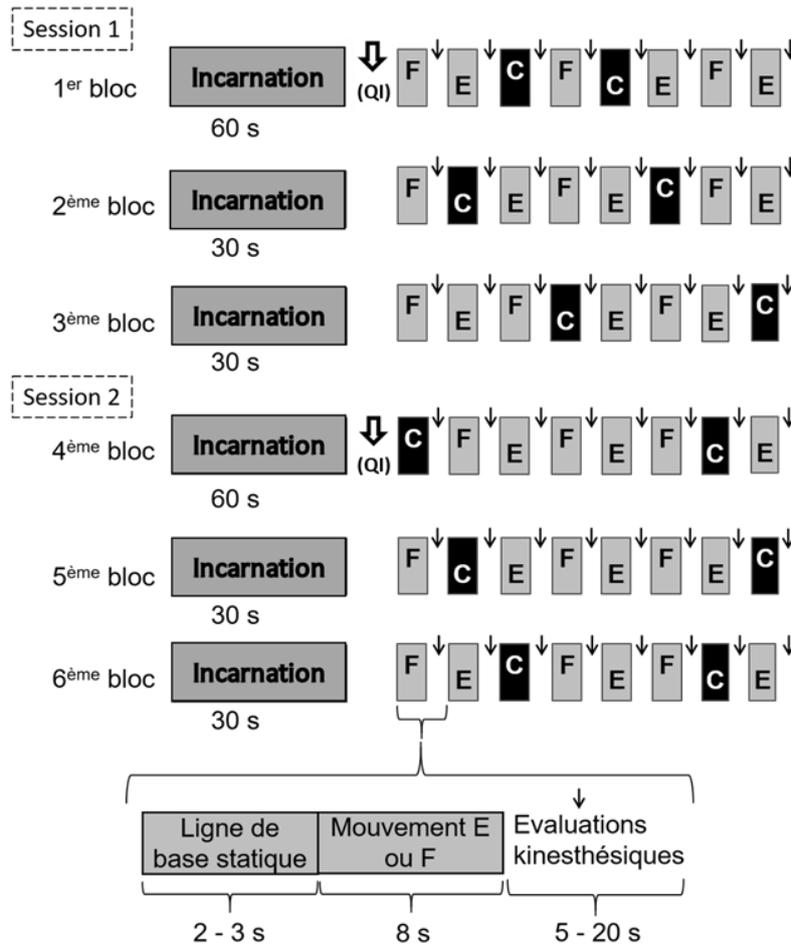


Figure 15. Exemple de structure expérimentale avec deux sessions, trois blocs par session (i.e., trois modalités différentes) et six essais expérimentaux (F pour les flexion et E pour les extensions) plus deux essais contrôles (C) par bloc. Une phase d’incarnation de 60 secondes suivie d’un questionnaire d’incarnation (QI) avait lieu au début de chaque session tandis qu’une phase d’incarnation plus courte de 30 secondes avait lieu entre les deux blocs de chaque session. Les participantes devaient estimer différents aspects de la sensation de mouvement ressentie après chaque essai. Cet exemple correspond aux études de l’Article 2 (*Etudes Point-Light Display*), excepté les essais contrôles qui n’avaient lieu que dans l’*Etude Perspective 3^{ème} Personne* et l’*Etude Sonification*.

iv. Mesures de l'illusion kinesthésique

Après chaque essai, les participantes devaient estimer différents paramètres de la sensation de mouvement perçue dans leur bras droit. Il est important de rappeler ici qu'à l'exclusion de la phase d'incarnation, ce bras droit était systématiquement statique. Elles devaient en estimer la vitesse par rapport au mouvement réel et/ou virtuel du bras gauche, sur une échelle allant de 0 (aucune sensation de mouvement) à 10 (sensation d'un mouvement aussi rapide du bras droit que le mouvement du bras gauche réel et/ou virtuel). Elles devaient également indiquer si le mouvement ressenti allait dans le même sens que le mouvement réel et/ou virtuel du bras gauche ou dans le sens opposé. Les mouvements allant dans le sens opposé étaient alors notés avec des valeurs négatives de vitesse. Ainsi le score de vitesse pouvait aller de -10 (mouvement aussi rapide que celui du bras gauche –réel et/ou virtuel– mais dans le sens opposé) à +10 (mouvement aussi rapide que celui du bras gauche –réel et/ou virtuel– et dans le même sens). Les participantes devaient ensuite estimer le début et la fin de la sensation de mouvement ressentie par rapport au début du mouvement réel et/ou virtuel. Chaque mouvement durant 8 secondes, les scores de début et de fin de la sensation de mouvement pouvaient aller de 0 à 8 (e.g., un score de début de 1 et un score de fin de 7 signifiaient que la sensation de mouvement avait débuté 1 seconde après le début du mouvement et s'était terminée 1 seconde avant la fin du mouvement). A partir de ces estimations de début et de fin de l'illusion, la durée totale de l'illusion était calculée. Après avoir ainsi évalué la vitesse, le début et la fin de l'illusion, l'essai suivant était réalisé et ainsi de suite.

v. Questionnaire d'incarnation

A partir de l'Article 2 (*Etudes Point-Light Display*, page [117](#)), les participantes devaient répondre à un questionnaire d'incarnation après chaque première phase d'incarnation avec un nouvel avatar. Ce questionnaire consistait en un certain nombre d'items pertinents (9, 13 ou 15 selon les études) provenant du questionnaire d'incarnation de Gonzalez-Franco et Peck (2018), voir Annexe IV, page [308](#). Ce questionnaire permettait d'évaluer la sensation d'incarnation éprouvée par la participante envers l'avatar en s'intéressant à différentes facettes de cette incarnation : a) l'appartenance (items 1 à 5), b) la localisation de soi (items 14 et 15), c) l'agentivité (items 6 à 9) et d) l'apparence externe (items 17 à 20). Le choix des items dépendait de leur pertinence par rapport aux différentes conditions expérimentales et des contraintes

expérimentales (e.g., temps de passation). Chaque item se présentait sous la forme d'une affirmation (e.g., « C'était comme si les bras virtuels étaient mes bras ») que la participante devait juger sur une échelle de Likert allant de -3 (Pas du tout d'accord) à +3 (Tout à fait d'accord) en passant par 0 (ni d'accord ni en désaccord). Un score pour chaque sous-composante, de même qu'un score global d'incarnation étaient calculés sous la forme d'une moyenne pondérée, selon les recommandations de Gonzalez-Franco & Peck (2018). Ce score donnait plus de poids à l'appartenance, la localisation de soi et l'agentivité qu'à l'apparence externe, comme on peut le voir dans la formule suivante présentée à titre d'exemple :

(EQ. 1)

$$\text{Score d'incarnation} = \text{Appartenance} + \text{Agentivité} + \text{Localisation} + \text{Apparence}$$

Avec :

$$\text{Appartenance} = \left(\frac{Q1 - Q2 - Q3 + Q4 - Q5}{3} \right) * 2$$

$$\text{Agentivité} = \left(\frac{Q6 + Q7 + Q8 - Q9}{4} \right) * 2$$

$$\text{Localisation} = \left(\frac{Q14 - Q15}{2} \right) * 2$$

$$\text{Apparence} = \left(\frac{Q17 + Q18 + Q19 + Q20}{4} \right)$$

b. Etude avec sonification des mouvements

i. Participants

Les participants recrutés dans notre étude utilisant la sonification étaient étudiants en licence de psychologie de l'Université Grenoble Alpes. Il y avait 34 femmes et 3 hommes avec une moyenne d'âge \pm ET de 21,22 ans \pm 4,9 et un index de latéralité moyen de 74,32 \pm 40,85 selon le Questionnaire de Latéralité d'Edimbourg (Oldfield, 1971). Les participants avaient tous une audition normale et ne présentaient pas de troubles sensoriels ou moteurs des membres supérieurs. Plus de la moitié (25/37) déclarait pratiquer ou avoir pratiqué une activité musicale, 12 d'entre eux pratiquaient ou avaient pratiqué la danse, 16 un ou plusieurs instruments et 6 le chant. Toutes activités confondues, la médiane du temps passé à pratiquer par semaine était

de 2 h, et la médiane du nombre d’années de pratique était de 7 ans et demi pour la danse, 4 ans pour les instruments et 3 ans pour le chant.

ii. Matériel

Dans l’étude utilisant la sonification des mouvements (voir Chapitre 4, page [189](#)) les participants étaient équipés d’un casque audio stéréo supra-auriculaire à réduction de bruit active permettant de les isoler efficacement des bruits extérieurs (Sony WH-CH700N NFC – Noise cancelling). Ils étaient assis à une table placée dans l’espace couvert par le système de capture du mouvement (Vicon Motion System, Oxford, UK). Ce dernier consistait en sept caméras infrarouges traquant des marqueurs placés sur chacun des bras des participants et permettant ainsi de reconstruire leur position et leur mouvement dans un espace en trois dimensions. Plusieurs marqueurs, assemblés d’une manière spécifique, formaient un objet identifiable par le système et différentiable des autres objets. Trois objets ont ainsi été créés, le premier pour le bras droit, le second pour le bras gauche et le dernier représentant le plan de la table, définissant l’horizontale. Les objets créés pour les bras étaient fixés sur des protections de poignets portées par les participants, assurant l’alignement de leurs poignets avec leurs avant-bras durant toute la durée de l’expérience. Les angles entre le plan de la table et les deux autres objets étaient enregistrés en temps réel et traduits en sons avec le logiciel PureData. La Figure 16 représente l’architecture du système utilisé, de la capture du mouvement à l’émission du son dans le casque audio.

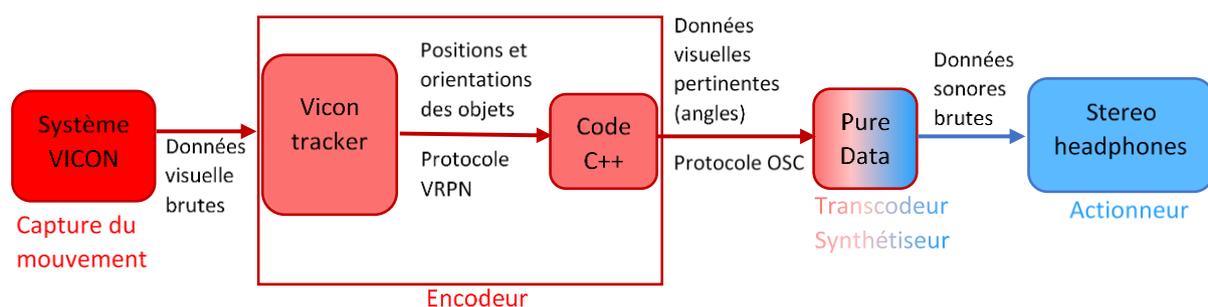


Figure 16. Architecture du système de sonification du mouvement, passant de la capture du mouvement (données visuelles, en rouge) par le système Vicon jusqu’à l’émission des sons (données sonores, en bleu) correspondants dans le casque audio.

Le logiciel PureData permettait de choisir la fonction de conversion des angles en fréquences sonores ainsi que de manipuler différentes caractéristiques du son. Dans l’étude réalisée,

lorsque l'angle entre le plan de la table et le bras changeait de trois degrés, un déclencheur était activé et entraînait l'émission d'un son bref (~ 150 ms). La fréquence du son émis dépendait de la valeur de l'angle et du bras en mouvement (droit ou gauche). Le son qui en résultait était donc un son discontinu dont la fréquence variait lorsque l'angle changeait. Les sons ainsi produits variaient entre $f_{min} = 220$ Hz (0°) et $f_{max} = 880$ Hz (90°) pour le bras droit et entre $f_{min} = 55$ Hz (0°) et $f_{max} = 220$ Hz (90°) pour le bras gauche, permettant une perception correcte du son sur toute la gamme des mouvements possibles de même qu'une ségrégation de flux entre les mouvements du bras droit, plus aigus et les mouvements du bras gauche, plus graves. La formule permettant de convertir un angle d'entrée ($\theta_{entrée}$) en une fréquence audio de sortie (f_{sortie}) est présentée dans l'équation suivante :

$$(EQ. 2) \quad f_{sortie} = \exp\left(\frac{\ln(f_{max}) - \ln(f_{min})}{\theta_{max} - \theta_{min}} * \theta_{entrée} + (\ln(f_{max}) - (a * \theta_{max}))\right)$$

Avec θ_{max} l'angle maximal entre l'avant-bras et le plan de la table, f_{max} la fréquence audio maximale correspondant à θ_{max} , θ_{min} l'angle minimal entre l'avant-bras et le plan de la table et f_{min} la fréquence audio minimale correspondant à θ_{min} .

Les mêmes manipulanda utilisés dans les études en réalité virtuelle et décrits plus tôt (Les manipulanda, page [86](#)), étaient utilisés dans une configuration similaire, le manipulandum de droite restant toujours statique, à 30° par rapport à l'horizontale, celui de gauche pouvant déplacer le bras du participant à une vitesse de $3.8^\circ/s$ entre 15° et 45° , voir Figure 17 pour une représentation du dispositif expérimental.

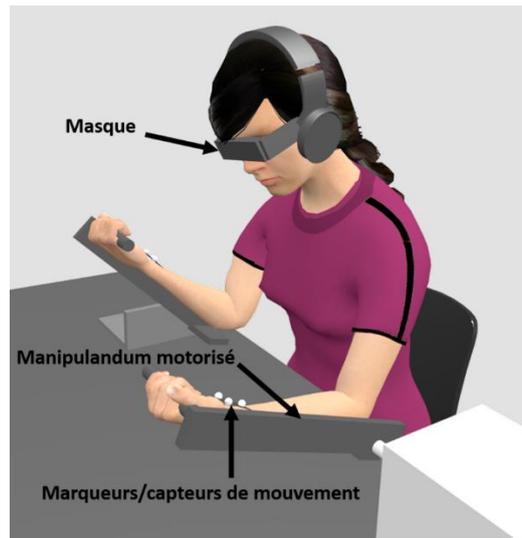


Figure 17. Représentation du dispositif expérimental.

iii. Procédure

Les participants étaient donc équipés du casque audio à réduction de bruit active et des protections de poignets sur lesquelles étaient fixés les capteurs pour le système Vicon. Comme dans les études en réalité virtuelle, plusieurs phases alternaient, une phase d’appropriation du son et une phase d’induction de l’illusion kinesthésique dans laquelle les essais expérimentaux avaient lieu. La structure générale de l’expérience était également similaire, avec des sessions regroupant plusieurs blocs d’essais expérimentaux. Un bloc consistait en une phase expérimentale d’induction de l’illusion kinesthésique et était toujours précédé par une phase d’appropriation du son, voir Figure 18 pour un exemple de structure expérimentale. L’ordre des sessions était contrebalancé et les blocs à l’intérieur des sessions étaient présentés de manière aléatoire aux participants.

1. Phase d’appropriation du son

Il s’agissait d’une phase analogue à la phase d’incarnation de l’avatar décrite plus tôt (Phase d’incarnation de l’avatar, page [87](#)). Les participants devaient bouger leurs bras en flexion et en extension pendant une durée imposée de 1 à 2 minutes, tout en regardant leurs bras. Durant cette phase, ils devaient réaliser les mouvements de flexion et d’extension de différentes façons : a) de façon très lente, b) à une vitesse naturelle, c) avec les deux bras simultanément et de façon synchrone, d) avec les deux bras simultanément mais de façon asynchrone et enfin e) avec un seul bras à la fois.

Pendant cette phase, les mouvements des bras du participant étaient couplés aux feedbacks auditifs, induisant une congruence sensorimotrice entre les stimuli auditifs délivrés dans le casque audio et les stimuli moteurs, proprioceptifs et visuels provenant du corps du participant. Une phase d'appropriation de deux minutes était réalisée au début de chaque session et des phases d'appropriation plus courtes (1 minute) étaient réalisées entre les blocs de la même session, voir Figure 18.

2. Phase expérimentale d'induction de l'illusion kinesthésique

Au cours de cette phase, les participants avaient les yeux bandés afin qu'ils ne puissent pas voir leurs bras. Cette phase était très similaire à celle décrite plus tôt (Phase expérimentale d'induction de l'illusion kinesthésique, page [88](#)), la modalité auditive remplaçant la modalité visuelle des études en réalité virtuelle. Ainsi la condition bimodale se définissait par le déplacement du bras gauche réel du participant et un feedback auditif correspondant au même mouvement, réalisé par les deux bras simultanément. La condition visuelle était remplacée par une condition auditive dans laquelle un feedback auditif correspondant au mouvement simultané des deux bras était transmis en l'absence de mouvement réel du participant. Enfin, dans la condition proprioceptive, le bras gauche réel du participant était déplacé tandis qu'un bruit blanc était émis à la place du feedback auditif. Les participants avaient pour consignes de ne pas résister aux mouvements passifs imposés par le manipulandum et de prêter attention à ce qu'ils ressentaient dans leur bras droit ainsi qu'aux sons qu'ils entendaient. Après chaque essai expérimental, ils devaient estimer différents paramètres de la sensation de mouvement qu'ils avaient (ou non) ressentie dans leur bras droit. Des essais contrôles –dans lesquels un bruit blanc était délivré et durant lesquels aucun mouvement réel n'avait lieu– étaient ajoutés pseudo-aléatoirement (un en position initiale d'extension et un autre en position initiale de flexion) dans chaque bloc, voir Figure 18.

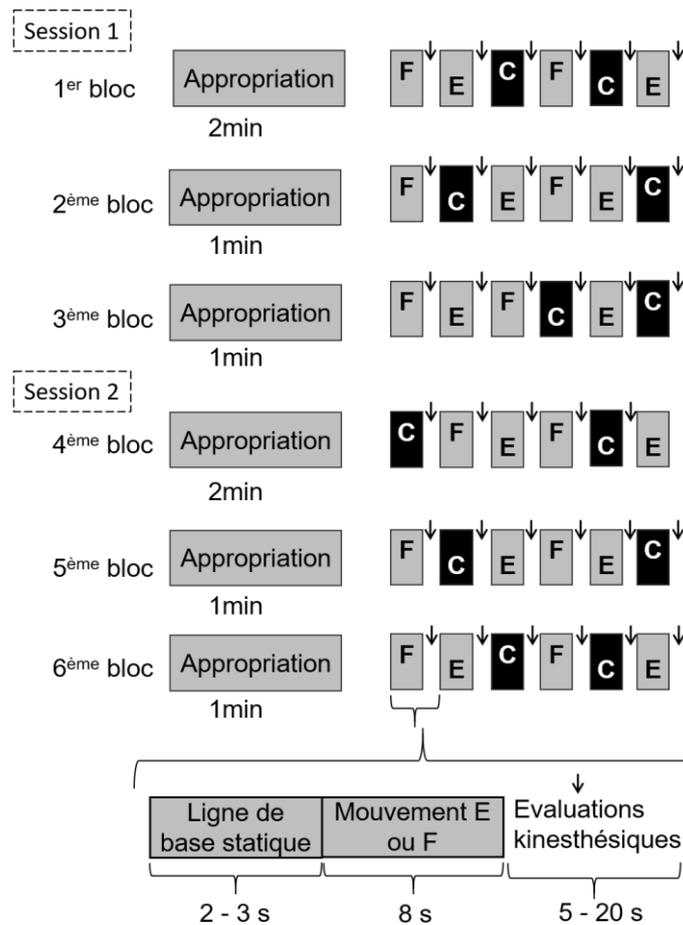


Figure 18. Structure expérimentale utilisée dans l'*Etude Sonification* avec deux sessions, trois blocs par session (i.e., trois modalités différentes) et quatre essais expérimentaux (F pour les flexion et E pour les extensions) plus deux essais contrôles (C) par bloc. Une phase d'appropriation de 2 minutes avait lieu au début de chaque session tandis qu'une phase d'appropriation plus courte de 1 minute avait lieu entre les blocs de chaque session. Les participants devaient estimer différents aspects de la sensation de mouvement ressentie après chaque essai.

iv. Mesures de l'illusion kinesthésique

Les mêmes mesures de l'illusion kinesthésique étaient utilisées (voir Mesures de l'illusion kinesthésique, page 91), les participants devant estimer la vitesse, le début, la fin et la direction de l'illusion par rapport au déplacement réel et/ou auditif du bras gauche.

III- Chapitre 1 : Limites de l'intégration de signaux visuels artificiels dans la kinesthésie – Congruence Sémantique.

- a. Les contributions respectives des afférences visuelles et proprioceptives à l'illusion miroir en réalité virtuelle (Article 1 - *Etude Princeps Avatar*)

- i. Introduction

Lors de la perception de nos propres mouvements la vision est souvent jugée comme dominante au vu de son rôle important, aisément observable. En effet, de nombreuses illusions de mouvement peuvent être induites sur la base d'informations visuelles comme c'est le cas pour les vections – illusions de mouvement du corps entier causées par le déplacement d'un stimuli visuel (Brandt et al., 1972; Dichgans & Brandt, 1973; Lee & Lishman, 1975; Mach, 1875; Wood, 1895) – des illusions de mouvements du poignet induites par rotation d'un pattern visuel sous ce dernier (Blanchard et al., 2013) ou encore l'illusion miroir. Dans l'illusion miroir, le déplacement d'un bras reflété dans un miroir placé perpendiculairement au corps et dans sa ligne médiale génère une illusion de mouvement dans l'autre bras, immobile et placé de l'autre côté du miroir, hors de la vue du participant (Guerraz et al., 2012; Ramachandran & Altschuler, 2009). Si la vision dans ce dernier cas joue un rôle incontestable, d'autres études mettent en évidence l'implication des informations proprioceptives controlatérales dans l'induction de l'illusion de mouvement. En effet, un masquage des afférences proprioceptives du bras déplacé et reflété, réalisé à l'aide de vibrations simultanées des muscles agonistes et antagonistes du bras, entraîne une diminution des illusions de mouvement (Chancel, Brun, et al., 2016). De même, lorsque l'illusion est installée, elle peut perdurer après l'occlusion de la vision si tant est que le bras continue d'être déplacé alors qu'elle disparaît immédiatement si le bras s'arrête de bouger (Chancel et al., 2017). L'illusion miroir serait donc non pas une illusion purement visuelle comme on peut souvent le lire dans la littérature (voir notamment Ramachandran & Altschuler, 2009), mais le résultat d'une intégration multisensorielle entre les informations visuelles et les informations proprioceptives controlatérales. Afin de déterminer les contributions respectives de la vision et de la proprioception dans cette illusion et par extension dans la perception des mouvements des bras, il fallait être en mesure d'évaluer l'implication de l'une et de l'autre de ses modalités de manière indépendante. Une telle évaluation n'est pas possible dans le paradigme miroir. En effet, dans ce paradigme, le bras reflété doit nécessairement bouger, et

par voie de conséquence, générer des signaux proprioceptifs, pour que son reflet dans le miroir soit en mouvement. Afin de lever ce verrou technique, nous avons adapté le paradigme miroir en réalité virtuelle. Cela nous a permis de manipuler le feedback visuel (i.e., mouvements des bras de l'avatar) indépendamment des mouvements réels des bras des participantes. Cette adaptation en réalité virtuelle nous a ainsi permis de répondre à deux objectifs fondamentaux ; le premier était de déterminer l'implication réelle des informations visuelles manipulées isolément à la kinesthésie. Le second était de déterminer les limites de l'intégration des signaux visuels à la kinesthésie et dans le cas présent, déterminer leur implication lorsqu'ils proviennent d'un objet externe, l'avatar.

ii. Méthode

Les participantes (n = 34) étaient immergées dans un environnement virtuel dans lequel elles pouvaient voir, en perspective à la première personne, un (leur) avatar (voir Figure 19). Une phase d'incarnation initiale, consistant en un couplage visuomoteur entre les mouvements réels des bras de la participante et les mouvements des bras de l'avatar, permettait de s'approprier cet avatar. Une fois cette phase d'incarnation effectuée, la phase expérimentale d'induction d'illusion kinesthésique pouvait avoir lieu. Trois conditions étaient alors réalisées:

- Une condition « visuelle » dans laquelle les bras de l'avatar étaient déplacés sans qu'aucun mouvement réel de la participante n'ait lieu.
- Une condition « proprioceptive » dans laquelle seul le bras gauche réel de la participante était déplacé (les bras de l'avatar étant dissimulés dans des boîtes virtuelles, Figure 19, C et D)
- Une condition « bimodale » dans laquelle les bras de l'avatar et le bras gauche réel de la participante étaient déplacés, répliquant en réalité virtuelle le paradigme miroir traditionnel.

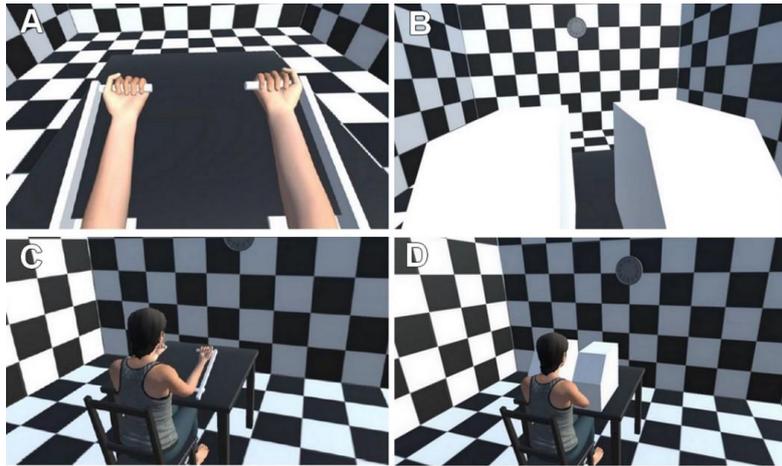


Figure 19. Environnement et avatar dans la réalité virtuelle. Les images du dessus montrent la vue de la participante (à la première personne) lorsque les bras étaient visibles (A) ou masqués (B) et les images du dessous montrent une vue à la troisième personne de l'environnement virtuel lorsque les bras étaient visibles (C) ou masqués (D).

Huit essais étaient réalisés dans chaque condition expérimentale. Les participantes devaient estimer la vitesse ainsi que le début et la fin de l'illusion de mouvement perçue dans leur bras droit pour chacun de ces essais. Quatre questions du questionnaire de présence de Witmer et collaborateurs (1998) permettaient de tester l'étendue de l'immersion virtuelle et de vérifier que la participante avait un sentiment de présence dans l'environnement virtuel que nous proposons (Witmer & Singer, 1998).

iii. Résultats

Lorsque les déplacements des bras de l'avatar étaient couplés avec le déplacement de leur bras gauche (condition bimodale), les participantes ont rapporté de fréquentes sensations de mouvement dans leur bras droit, pourtant statique, dans une direction congruente avec le déplacement des bras de l'avatar et de leur bras gauche. Ces illusions étaient à la fois nettement plus fréquentes, plus rapides et duraient significativement plus longtemps dans cette condition bimodale que dans chacune des conditions unimodales (visuelle et proprioceptive). Les caractéristiques des illusions induites dans ces deux dernières conditions unimodales étaient sensiblement similaires avec toutefois des illusions plus rapides dans la condition visuelle, voir Figure 20. En outre, il est intéressant de noter que la durée tout comme la vitesse des illusions en condition bimodale, étaient plus importantes que la somme des durées et vitesses rapportées dans les deux conditions unimodales, attestant d'une intégration supra-additive de ces signaux lorsque présents simultanément.

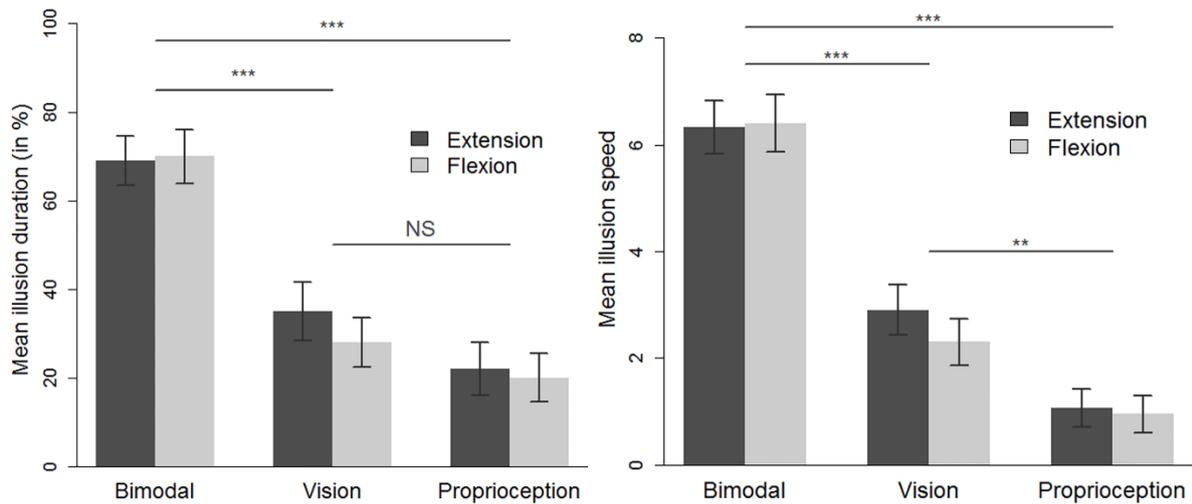


Figure 20. Durée (à gauche) et vitesse (à droite) moyennes de l'illusion en fonction de la modalité (Bimodale, Visuelle, Proprioceptive) et du type de mouvement (Flexion, Extension).

iv. Discussion

Nous avons donc observé des illusions de mouvement induites par la vision du mouvement des bras d'un avatar associée au déplacement réel d'un seul des bras des participantes (condition bimodale). Cette condition réplique, en réalité virtuelle, les résultats observés dans le paradigme miroir classique. En outre, cette illusion miroir virtuelle semble bien résulter d'une intégration multisensorielle puisque les illusions étaient plus rapides et duraient plus longtemps lorsque les stimuli visuels étaient couplés aux stimuli proprioceptifs controlatéraux (condition bimodale) que lorsqu'ils étaient présentés séparément (condition visuelle). L'illusion miroir ne serait donc pas, comme nous nous y attendions, une illusion purement visuelle. De plus, bien que l'avatar ressemble peu aux participantes puisqu'il n'était pas individualisé (degré de véracité faible) et qu'il ne possédait pas un réalisme maximal (voir L'avatar, page 84), les informations visuelles de mouvement qu'il convoyait étaient traitées comme si elles provenaient du corps réel, participant au percept kinesthésique. Ainsi, la fidélité visuelle de l'avatar, et donc la congruence sémantique entre information visuelle et information proprioceptive, ne semblait pas être une condition nécessaire à la participation de cet avatar dans la kinesthésie.

Éléments clés à retenir de cet article.

- Les informations visuelles de mouvement provenant d'un avatar, réaliste d'un point de vue anthropomorphique et vu à la première personne en réalité virtuelle, sont traitées comme si elles provenaient du corps réel lorsqu'il s'agit de percevoir ses propres mouvements.
- Les informations visuelles ainsi que les informations proprioceptives controlatérales sont intégrées pour former un percept de mouvement plus prégnant que dans des situations unimodales (uniquement visuelle ou proprioceptive).

v. Article 1 – *Etude Princeps Avatar*

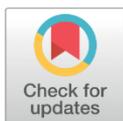
RESEARCH ARTICLE

The respective contributions of visual and proprioceptive afferents to the mirror illusion in virtual reality

Marion Giroux¹, Julien Barra¹, Issam-Eddine Zrelli¹, Pierre-Alain Barraud², Corinne Cian^{1,3}, Michel Guerraz^{1*}

1 Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LPNC, Grenoble, France, **2** Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, CHU Grenoble Alpes, Grenoble INP, TIMC-IMAG, Grenoble, France, **3** Institut de Recherche Biomédicale des Armées, Brétigny sur Orge, France

* michel.guerraz@univ-smb.fr



OPEN ACCESS

Citation: Giroux M, Barra J, Zrelli I-E, Barraud P-A, Cian C, Guerraz M (2018) The respective contributions of visual and proprioceptive afferents to the mirror illusion in virtual reality. PLoS ONE 13 (8): e0203086. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203086>

Editor: Markus Lappe, University of Muenster, GERMANY

Received: May 31, 2018

Accepted: August 14, 2018

Published: August 30, 2018

Copyright: © 2018 Giroux et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: Data are available from the following address: <https://figshare.com/articles/6809042>, with the DOI: [10.6084/m9.figshare.6809042](https://doi.org/10.6084/m9.figshare.6809042).

Funding: This work was supported through funding from the University Savoie Mont Blanc (France).

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

Abstract

The reflection of passive arm displacement in a mirror is a powerful means of inducing a kinaesthetic illusion in the static arm hidden behind the mirror. Our recent research findings suggest that this illusion is not solely visual in origin but results from the combination of visual and proprioceptive signals from the two arms. To determine the respective contributions of visual and proprioceptive signals to this illusion, we reproduced the mirror paradigm in virtual reality. As in the physical version of the mirror paradigm, one of the participant's arms (the left arm, in our study) could be flexed or extended passively. This movement was combined with displacements of the avatar's left and right forearms, as viewed in a first-person perspective through a virtual reality headset. In order to distinguish between visual and proprioceptive contributions, two unimodal conditions were applied separately: displacement of the avatar's forearms in the absence of physical displacement of the left arm (the visual condition), and displacement of the left forearm while the avatar's forearms were masked (the proprioceptive condition). Of the 34 female participants included in the study, 28 experienced a kinaesthetic mirror illusion in their static (right) arm. The strength of the illusion (expressed in terms of speed and duration) evoked by the bimodal condition was much higher than that observed in either of the two unimodal conditions. Our present results confirm that the involvement of visual signals in the mirror illusion—often considered as a prototypic visual illusion—has been overstated. The mirror illusion also involves non-visual signals (bilateral proprioceptive-somaesthetic signals, in fact) that interact with the visual signals and strengthen the kinaesthetic effect.

Introduction

The nature of most events humans are confronted with, rarely, if ever, consists of a unimodal sensory signal. In addition, no sensory system is precise and accurate enough to provide a robust percept under all conditions. To overcome this uni-sensory limitation, the central

nervous system can combine and integrate all available signals for a more robust percept [1]. Despite these evidences, vision remains often considered in sensory neurosciences to dominate perception, particularly when the spatial domain is concerned [2–4]. The fact that illusory movements of the whole body or of individual body parts can be evoked by visual manipulation attests, indeed, of the importance of visual signals, particularly when kinaesthesia (the sense of movement) is concerned. For instance, participants confronted with the motion of a large part of the visual scene (such as when a nearby train starts to move) often report a sensation of body displacement in the opposite direction [5–7]. The illusory movement can be limited to a body segment (the participant's hand, for example) when the rotating visual scene is displayed immediately underneath or around the said segment [8]. The mirror illusion evoked by the reflection of someone's own moving hand through a mirror positioned in the sagittal plan is particularly fascinating. The "virtual hand" stands in for the unseen one, and displacement gives the appearance of symmetrical, bimanual movements; the unseen static hand (hidden behind the mirror) is perceived to move [9,10]. In addition to its scientific interest, the mirror illusion has been extensively used in rehabilitation wards to promote recovery from hemiplegia or to alleviate phantom limb pain in amputees [11].

Visual signals undoubtedly constitute an essential component of the mirror illusion, as demonstrated by Ramachandran and Altschuler's 2009 study [9]. These researchers suggested that mirror neurons (which are known to fire when someone performs a motor task or simply observes someone else performing the task [12]) have a key role in the mirror illusion and mirror therapy. These neurons provide a neurophysiological mechanism through which visual signals are interpreted as proprioceptive or tactile signals and then elicit a mirror illusion. However, the enthusiasm for the "mirror" illusion should not make us forget that, as for most events humans are confronted with, non-visual signals accompany the reflected hand in the mirror, and might also contribute to the illusion. In a recent series of experiments, we confirmed that the mirror's reflection of passive arm displacement is a powerful means of inducing a kinaesthetic illusion [10,13]. However, we also showed that masking the muscle proprioceptive afferents (by co-vibrating the biceps and triceps antagonist muscles at 40Hz) of the passively displaced reflected arm reduces the intensity of the kinaesthetic illusion perceived in the unseen arm behind the mirror [14]. We also showed that the so called mirror illusion can even survive visual occlusion [15]. In that study, once participants experienced the illusion that their hidden arm was moving, then either their view of the mirror was occluded (using occlusive glasses) and /or arm displacement was prevented. We found that once the kinaesthetic illusion was evoked, it could survive visual occlusion for a few seconds and decayed slowly as long as the contralateral arm was still moving [15]. Taken as a whole, these results (i) suggest that the mirror illusion is not purely visual but results from multisensory integration, and (ii) confirm that proprioceptive afferents are bimanually integrated (see also [16] and [17]).

Since the virtual moving mirror hand in the mirror paradigm is systematically accompanied by non-visual signals related to the real, moving hand (the image of which is reflected in the mirror), it is particularly difficult to determine the involvement of visual signals *per se*. To overcome this methodological issue, we designed an experiment in which the mirror paradigm was reproduced in virtual reality. The rationale was to separate one modality from another (vision of the avatar from proprioception of the passively moved arm) in order to better understand the respective contribution of these two modalities in the so called mirror illusion. Only passive arm displacements were considered in the present experiment. Participants were equipped with position sensors located on their forearms, which enabled us to couple real displacements of participant's forearms with those of the avatar's forearms viewed via a virtual reality headset. As in the physical version of the mirror paradigm, one of the participant's

forearms (the left one, in the present study) could be passively flexed or extended. These passive movements were combined with displacements of the avatar's left and right forearms. Vision and proprioception were therefore combined in this sensory condition (bimodal condition). In order to distinguish between visual and proprioceptive contributions to the kinaesthetic mirror illusion, two unimodal conditions were applied separately: displacement of the avatar's forearms in the absence of physical displacement of the left forearm (the visual unimodal condition), and displacement of the left forearm while the avatar's forearms were masked (the proprioceptive unimodal condition). Participants were required in each of these three sensory conditions (bimodal, vision and proprioception) to verbally rate the direction, the speed and the duration of the illusory displacement experienced in the right arm. Our results showed that the kinaesthetic mirror illusion arises from the integration of visual and bilateral proprioceptive afferents.

Method

Participants

Since the avatar used here was a female, only females were included in the experiment. Thirty-four healthy adult females took part in the experiment (mean \pm standard deviation (SD) age: 20.5 ± 4.2 years). None of the study participants had a history of visual, proprioceptive or neuromuscular disorders. All the participants provided their written, informed consent prior to initiation of the experiment. The study was performed in accordance with the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki and was approved by the local independent ethics committee (C.E.R.E.U.S _2018_4, Savoie Mont Blanc University, Chambéry, France).

Material

A head-mounted display (HMD) designed for immersive virtual reality environments (Oculus Rift; Oculus VR, Irvine, CA, US) was used in the present experiment. The HMD included built-in, real-time tracking mechanisms to estimate the head's position and orientation; this feature enables perspective correction and allows the user to move his head freely in a room-sized environment. The HMD also features supra-aural 3D spatial audio headphones, through which white noise was played during the experiment. The virtual reality scenario was developed with Unity software (Unity Technologies SF, US) and ran on a computer equipped with a MSI Geforce GTX 980 Gaming 4G graphics card (Micro-Star International, Taiwan) and an Intel Core i7-4790K processor (Intel Corporation, US). The virtual environment consisted in a 3D room with checkerboard pattern walls covered and a clock positioned on the wall facing the participant. The avatar was a seated female with the elbows positioned on a virtual table, viewed from a first-person perspective. Displacements of the avatar's forearms were driven in real time by the displacements of the participant's forearms, as sensed by an electromagnetic motion capture system (Liberty™, Polhemus, Colchester, VT, US) at a frequency of 240 Hz.

The participant sat at a table with his forearms placed forwards, in parallel and in the sagittal plan. During the experiment, each of the forearms was held by a manipulandum aligned with the participant's shoulder. In order to avoid wrist movements, participants wore splints on each hand on which the sensors were positioned. Each manipulandum consisted of a wooden arm (on which the participant positioned his forearm) and a handgrip at the end of the wooden arm. The right manipulandum was fixed, whereas the left manipulandum was fitted with a low-noise synchronous DC motor (24V, Maxon with planetary Maxon reductor 1296:1 Switzerland) and could flex or extend (via a remote control) the participant's left forearm from the initial starting position (Fig 1). The manipulandum's angular speed was set to $3.8^\circ/\text{s}$. The participant's left forearm was positioned on the manipulandum so that the latter's

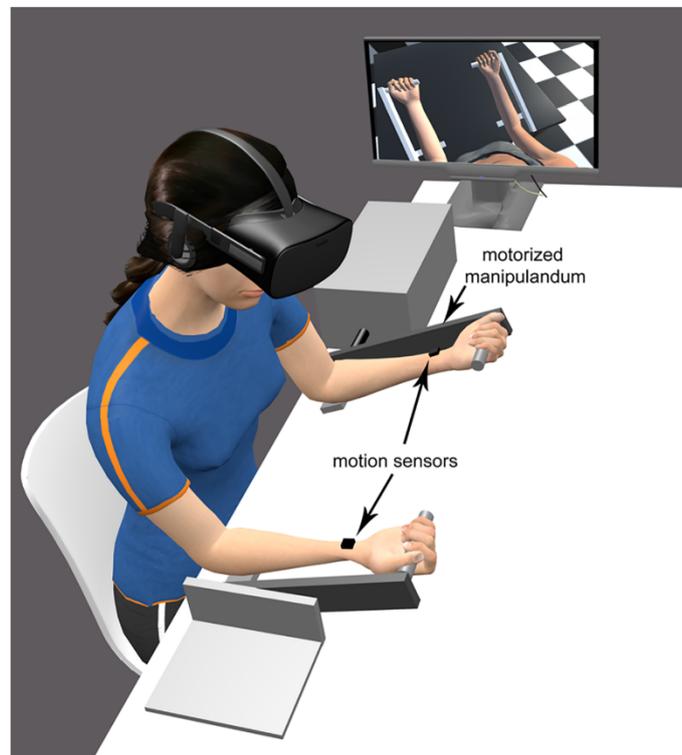


Fig 1. The experimental setup, in which the seated participant wore a virtual reality HMD. The experimenter's monitor replicated the participant's view of the virtual scene.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203086.g001>

rotational axis coincided with that of the elbow joint. The two manipulanda were replicated in the virtual environment, with the avatar's hands holding the handgrips.

Procedure

Wearing the virtual reality HMD, the participant sat at a table, with his elbows on the table. Before each block of trials, the participant had to actively flex and extend his forearms for a minute by alternating phase and antiphase movements. During this appropriation phase, the avatar's forearms faithfully reproduced the participant's real movements, as captured by the electromagnetic motion capture system. After the first period of appropriation, the participant filled out a brief, French-language questionnaire containing 4 of the 24 items (1, 5, 14, 15) from Witmer et al.'s presence questionnaire [18]. The latter contains a set of assertions, and each item is scored on a seven-point Likert scale. A mean score was computed for each participant. The score for the question "14" from Witmer et al.'s presence questionnaire was inverted for computational purposes. Witmer et al.'s presence questionnaire tests the extent of virtual immersion and checks that the participant has a feeling of "presence" in the virtual environment. Each of the 34 participants had a score attesting to a feeling of presence. The mean \pm SD score (on the 7-point scale) for the four assertions was 6.3 ± 0.6 , with a lowest score of 4.5. This appropriation phase was repeated after each block of four experimental trials.

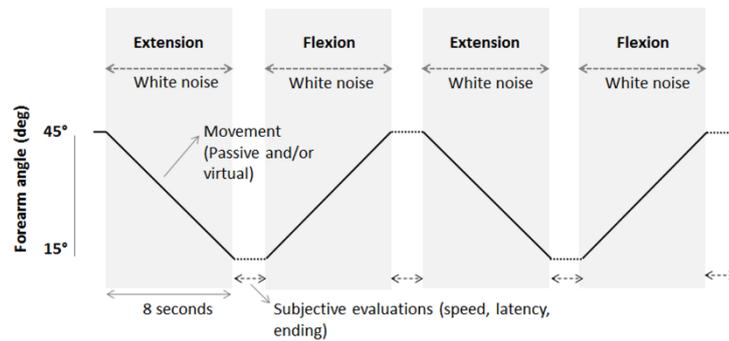


Fig 2. A block of four trials. The solid line represents the displacement of the left forearm through flexion-extension of the left arm by the motorised manipulandum.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203086.g002>

Once the first appropriation phase had been completed, the participant’s forearms were positioned on the manipulanda. The right arm remained static and was held at 30° to the horizontal plane. The left arm was positioned at either 15° or 45° relative to the horizontal plane before each sequence of four trials. Following a baseline period of a few seconds, the left arm could be passively moved with an angular amplitude of 30°, a constant angular speed of 3.8°/s and thus a duration of 8 s. The sequence of movements consisted of four movements with two flexion and extension movements (Fig 2). Each sequence of movements therefore included four trials. During the interval between each movement, the participant subjectively estimated the direction, speed and duration of any illusory movement (see below for details). Participants were told not to resist the passive movements.

In the “bimodal” condition, displacement of the participant’s left forearm was coupled in real time to displacement of the avatar’s forearms, both of which moved with the same angular amplitude and speed as the participant’s real left forearm (from either 15° to 45° or from 45° to 15°, relative to the horizontal plane). Hence, visual stimulation (displacement of the avatar’s forearms) was combined with real displacement of the left arm, as it would be in the “physical” mirror paradigm. In the “proprioceptive” unimodal condition, the avatar’s arms were masked by two virtual boxes on the virtual table (Fig 3). The 3D virtual room was still visible. Lastly, in the “visual” unimodal condition, the two avatar’s arms were flexed and extended at 3.8°/s for 8 s while the participant’s right and left forearms remained static and positioned at 30° (relative to the horizontal plane).

Whatever the experimental condition, participants were required to look at and pay attention to their virtual right forearm. The investigator checked that this was the case on the monitor showing the participant’s view of the virtual scene. Each experimental condition (the bimodal condition and each of the two unimodal conditions) was repeated eight times in blocks of four trials and in a pseudo-random order, giving a total of 24 flexion or extension trials. Each trial consisted in a baseline period of 5 to 10 seconds with static real and virtual arms followed by a 8 seconds period of real or virtual arm displacement. Following each trial, the participant was required to verbally rate the direction and speed of the illusory displacement experienced in its right static arm on an integer scale from 0 to 10. A rating of 0 corresponded to the absence of illusory displacement, and 10 corresponded to the same speed of displacement as for the passively moved left forearm or its avatar. The participant was also required to estimate the time (in seconds) to onset of the illusory displacement and the time to offset, that

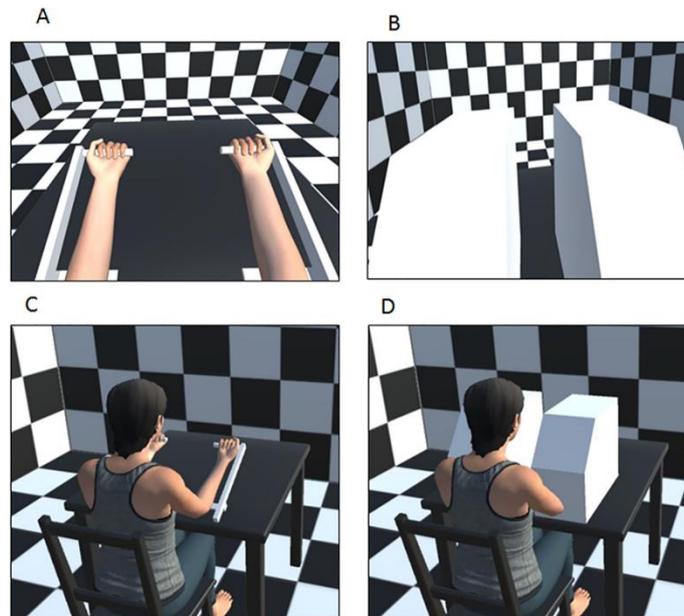


Fig 3. The virtual reality setup. The upper panels show the participant's view (i.e. a first-person perspective) when the avatar's forearms were visible (A) or masked (B). The lower panels show a third-person perspective of the virtual environment when the avatar's forearms were visible (C) or masked (D).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203086.g003>

is, from the beginning of the arm displacement, ranging therefore from 0 seconds (no illusion) to 8 seconds (sustained illusion throughout the whole arm displacement). Once these different parameters had been rated, the next trial began. In order to become familiarized with these verbal ratings, the participant performed familiarization trials. The participant was allowed to rest for approximately five minutes after half of the 24 recorded trials had been performed.

Data analysis

Three different measures were used to estimate and quantify the illusion.

Occurrence of the illusion: The occurrence of an illusion was noted whenever the participant reported an illusory displacement.

The Speed of illusory movement: This measure corresponded to the estimated speed of the illusion (from 0 to 10) recorded after each trial.

The duration of the illusion: The duration of the illusion corresponded to the time between the onset and offset of the illusory displacement expressed in percentage of time relative to the duration of the arm displacement.

Statistics

The speed and duration of illusory movement were analysed in two-way repeated-measures analysis of variance (ANOVA) with three sensory conditions (*bimodal, proprioceptive, visual*) and two movement direction conditions (*flexion, extension*). The values stated by the

participants were Huynh-Feldt corrected, and post-hoc tests were performed using Holm’s correction for multiple comparisons. One sample t-tests against zero were performed to test whether the illusion was present in the different sensory modalities. Pearson correlation analysis was performed to investigate the putative linear relationship between the observed illusions under the different experimental conditions. The threshold for statistical significance was set to $p < 0.05$.

Results

A combination of vision of the displacement avatar’s forearms (flexion or extension) and passive displacement of the participant’s left forearm evoked a “virtual” mirror illusion of right forearm displacement in the same direction in 28 (82%) of the 34 study participants. Three participants experienced a kinaesthetic illusion in the opposite direction in some trials under the bimodal condition, whereas the remaining three participants failed to experience a kinaesthetic illusion in that bimodal condition. Given that the objective of the present study was to evaluate the respective contributions of visual and proprioceptive signals to the kinaesthetic mirror illusion, these six participants were excluded from further analysis. Hence, the final analysis included 28 participants.

Occurrence of the kinaesthetic illusion

As mentioned above, the 28 participants included in the final analysis experienced—at least once over 8 trials—a kinaesthetic illusion in the bimodal condition, that is, when vision of the avatar’s moving forearms was combined with passive displacement of the participant’s left forearm. When each trial per sensory condition ($n = 8$) and each participant ($n = 28$) were considered (224 trials in total per sensory condition), the illusion occurrence rate reached 85% under the bimodal condition, 42.5% under the visual unimodal condition (i.e. when vision of the moving avatar’s forearms was not accompanied by passive displacement of the left forearm) and 24.5% under the proprioceptive unimodal condition (i.e. when vision of the avatar’s forearms was prevented during passive displacement of the participant’s left forearm) (Table 1).

The Speed of illusory movement (subjective rating)

As mentioned above, a rating of 0 corresponded to the absence of illusory displacement, and 10 corresponded to the same speed of displacement as for the passively moved left forearm or its avatar. As can be seen from Fig 4, the mean \pm SD speed of the kinaesthetic illusion was higher in the bimodal condition (6.3 ± 2.7) than in the two unimodal conditions (vision: 2.6 ± 2.3 ; proprioception: 1 ± 1.7). Indeed, the ANOVA revealed a significant effect of the sensory condition ($F_{(2,54)} = 53.2, p < 0.0001, \eta^2 p = 0.66$). A Holm post-hoc analysis confirmed that when the flexion and extension movements were pooled, the mean speed of the illusion was higher in the bimodal condition as compared to the unimodal visual condition ($p < 0.0001$),

Table 1. The mean \pm SD occurrence, speed and duration of the kinaesthetic illusion under each of the experimental conditions.

	Bimodal		Unimodal			
	Vision + proprioception		Vision		Proprioception	
	Extension	Flexion	Extension	Flexion	Extension	Flexion
Occurrence (%)	85	85	47	38	27	22
Speed	6.3 ± 2.7	6.4 ± 2.9	2.9 ± 2.5	2.3 ± 2.3	1.1 ± 1.9	0.9 ± 1.9
Duration (%)	69 ± 30	70 ± 32	35 ± 34	28 ± 31	22 ± 32	19 ± 29

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203086.t001>

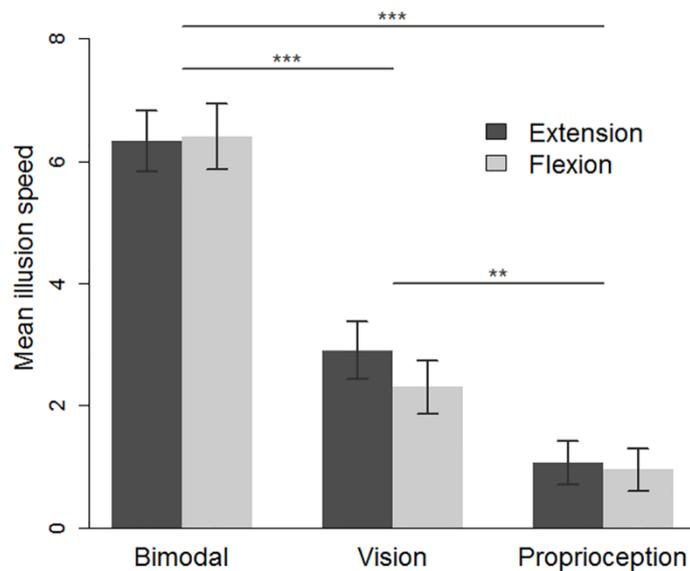


Fig 4. The mean speed of the illusion, as a function of the sensory condition (bimodal, vision, and proprioception) and the movement direction condition (extension and flexion). * $p < 0.05$, *** $p < 0.001$. The error bars correspond to the standard error of the mean.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203086.g004>

the latter being higher than in the unimodal proprioception condition ($p = .004$). One sample t-test analysis showed that the mean illusion was significantly different from zero in the three sensory conditions (bimodal: $t_{(27)} = 12.5$, $p < .001$; vision: $t_{(27)} = 6.001$, $p < .001$; proprioception $t_{(27)} = 3.2$, $p = .004$) attesting that kinaesthetic illusion, though variable in terms of occurrence and speed, were present in the three sensory conditions. However, it must be mentioned that the sum of the illusion speeds observed in the two unimodal conditions was significantly smaller than that observed in the bimodal condition ($t(27) = 4.5$ $p < .0001$).

The mean \pm SD speed of the illusion was similar for the extension (3.4 ± 1.72) and flexion (3.2 ± 1.70) movements as revealed by the absence of a significant main effect ($F_{(1,27)} = 0.77$, $p = 0.38$, $\eta^2 p = 0.03$). The interaction between sensory and direction of movement factors was not significant ($F_{(2,54)} = 1.7$, $p = 0.18$, $\eta^2 p = 0.06$).

Correlation analysis showed that the speed of the illusion in the visual unimodal condition appeared to be a much better predictor of the speed in the bimodal condition ($r = 0.45$, $p = 0.015$) than that in the proprioceptive unimodal condition was ($r = 0.03$, $p = 0.87$). The two unimodal conditions were not significantly correlated with one another ($r = 0.12$, $p = 0.53$).

The duration of the illusion (expressed in percentage of time)

Statistical analyses of the kinaesthetic illusion's duration gave rather similar results to that related to the speed of the illusion (see Fig 5). Indeed, the ANOVA revealed a significant effect of the sensory condition ($F_{(2,54)} = 29$, $p < 0.0001$, $\eta^2 p = 0.52$) with a mean \pm SD duration of the kinaesthetic illusion longer in the bimodal condition ($69.5\% \pm 30.4$) than in the two unimodal conditions (vision: $31.5\% \pm 32$; proprioception: $20.5\% \pm 28$). A Holm post-hoc analysis confirmed that when the flexion and extension movements were pooled, the mean duration of the illusion was longer in the bimodal condition as compared to the two unimodal conditions

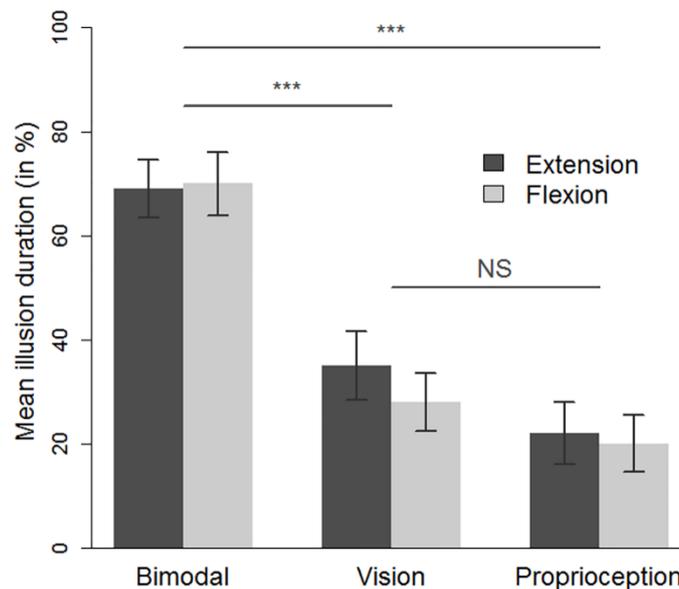


Fig 5. The mean duration of the illusion, expressed in percentage, as a function of the sensory condition (bimodal, vision, and proprioception) and the movement direction condition (extension and flexion). *** $p < 0.001$, NS: non significant. The error bars correspond to the standard error of the mean.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203086.g005>

(bimodal vs visual: $p < 0.0001$; bimodal vs proprioceptive: $p < 0.0001$). The mean duration of the illusion was not different between the two unimodal conditions ($p = 0.12$). Neither the main effect of movement ($F_{(1,27)} = 1.1$, $p = 0.31$, $\eta^2 p = 0.04$) nor the interaction between movement and sensory condition ($F_{(2,54)} = 2.4$, $p = 0.09$, $\eta^2 p = 0.08$) reached significance. As for the speed parameter, the sum of the illusion durations observed in the two unimodal conditions was significantly smaller than that observed in the bimodal condition ($t_{(27)} = 2.1$, $p = .04$).

As for speed analysis, correlation analysis showed that the duration of the illusion in the visual unimodal condition appeared to be a better predictor of the duration in the bimodal condition ($r = 0.44$, $p = 0.02$) than that in the proprioceptive unimodal condition was ($r = 0.30$, $p = 0.11$). The two unimodal conditions were not significantly correlated with one another ($r = 0.21$, $p = 0.27$).

Discussion

The real and virtual mirror paradigms

In the physical mirror paradigm, the participant sees the reflection of one arm in the mirror. This creates (by symmetry) a virtual opposite arm, and the real opposite arm remains out of sight. This visual arrangement creates vivid body illusions [19,20]; when the visible arm is moved (either actively or passively), its reflection in the mirror produces a kinaesthetic illusion of symmetrical bimanual movement (i.e. an illusory displacement of the static arm hidden behind the mirror) [10,21,22]. Here, both the image of the moved arm and its reflection in the mirror were replaced by the virtual arms of an avatar, as seen from a first person perspective. Our present results revealed that in most participants, the combination of passive

displacement of the participant's left forearm with visual displacement of the forearm's avatars created a kinaesthetic illusion in their static (right) arm in the same direction of movement. This kinaesthetic illusion mimics the one classically reported in the "physical" mirror paradigm, and we shall refer to it henceforth as the "virtual mirror illusion".

The proportion of our participants that failed to experience a virtual mirror illusion ($n = 3$, ~ 9%) was slightly smaller than the proportion (15–20%) that typically fails to experience a physical mirror illusion [13–15, 23]. Three other participants reported a reverse illusion on a few occasions (in 7 of the 264 trials), i.e. illusory displacements in the direction opposite to that visualized for the avatar's forearms. The low proportion of these reverse illusions prevents us from drawing any meaningful conclusions.

The virtual mirror illusion is not purely visual in origin

A large body of literature data attests to the strong involvement of visual signals in kinaesthesia in general and the mirror illusion in particular [8–9, 24–26]. The results of the present experiment do not challenge this view but show that the visual signals' involvement in the mirror illusion—often considered as a prototypic visual illusion—is overstated. In the physical mirror paradigm, the reflection of an arm is inevitably accompanied by proprioceptive signals from the moved arm. These concomitance prevents any attempt to distinguish between the respective contributions of visual and proprioceptive signals to the genesis of illusion. Here, we used virtual reality to circumvent this methodological issue; the avatar's forearms could be moved with or without concomitant movement of the participant's left arm. Our results revealed that the kinaesthetic illusion was stronger (in terms of speed and duration) and more frequent when the displacements of the avatar's forearms were combined with real passive displacement of the left arm than when the latter was static. Furthermore, kinaesthetic illusions (albeit weaker and less frequent) were reported when the avatar's forearms were masked. Taken as a whole, our results are in line with the hypothesis whereby the kinaesthetic mirror illusion is not purely visual in origin but involves non-visual signals (namely bilateral proprioceptive signals).

The bimanual integration of proprioceptive afferents in both movement perception and motor control has been reported in the literature. Indeed, stimulating the muscle proprioceptive afferents of one arm affects both the motor behaviour of the other arm [27–30] and its perceived position and movement [16,17,31,32,33]. For instance, the proprioceptive processing error observed when participants are asked to point to their unseen hand [30,31,34] is lower when the two hands move together [30,31] than when only one hand moves. In the field of perception, Izumizaki et al. [16] and Hakuta et al. [17] showed that stimulating the muscle proprioceptive afferents of one arm (using tendon vibration) modified the perceived position of the other arm. Furthermore, we recently showed that once the mirror illusion has been evoked, it can survive visual occlusion for a few seconds (as long as the contralateral arm is still moving) and decays slowly. Taken as a whole, our past and present results confirm that kinaesthesia involves all the available sensory signals—including those originating from contralateral body segments.

Should a real mirror box or a virtual mirror box be used in rehabilitation?

The mirror arrangement has been extensively used not only in rehabilitation wards but also in homecare programs for hemiplegic patients or for amputees suffering from phantom limb pain (for a critical review, see [11]). The mirror box's low cost, low technical complexity, ease of use, and ability to resurrect phantom limbs all contribute to the popularity of this approach to rehabilitation [11]. Although a number of published studies have emphasized the effectiveness of mirror-like virtual displays for phantom limb pain [35] or motor recovery

[36,37], virtual reality remains a highly technical, expensive tool that may not provide more clinical benefit than conventional rehabilitation protocols can ([38]; for a review, see [37]). With a view to rehabilitation, some facets of the virtual mirror box should nevertheless be considered. Firstly, clinicians know well that rehabilitation therapy may be lengthy when the patient loses interest. Virtual reality designs (including mirror-like setups) should be considered as adjuncts to standard care, and (with a view to improving the patient's compliance) can be made far more entertaining than a physical mirror box increasing consequently patient's compliance [38]. Secondly, patients must have one valid body segment for movement or for reflection in an actual mirror to operate. As a consequence, bilateral amputees or patients paralysed on both sides of the body cannot benefit from physical mirror therapy but might benefit from virtual mirror therapy; the participant would see two of the avatar's arms or legs moving in the virtual scene. Considering the limited impact of visual stimulation not accompanied by concomitant proprioceptive (or motor) signals, a virtual reality display should nevertheless be combined with other signals (see [39]) (those originating from valid body segments, for example). Lastly, one possible advantage of virtual mirror therapy is that the avatar's arms (or legs) are unlikely to be confused with real limbs. This might reduce the side effects of physical mirror therapy in (for example) patients who cannot bear to see a reflexion of a lost limb that they are still mourning

Conclusion

Here, we reproduced the kinaesthetic mirror illusion in a virtual reality experiment. A combination of passive displacement of the left forearm with displacements of the avatar's forearms induced a vivid illusory displacement of the static right arm in most participants. Our results also showed that the virtual image of a moving arm is not sufficient *per se* to systematically elicit strong "virtual" mirror illusions but is magnified by concomitant bilateral proprioceptive signals. Virtual reality could conceivably be introduced into rehabilitation wards as an adjunct to conventional treatments for motor rehabilitation, pain relief, etc. The potential benefits of virtual mirror therapy might be related to the intensity and quality of concomitant signals from the affected and/or healthy limbs, just as in the physical mirror illusion.

Acknowledgments

We thank Ariane Pinnelli for her help in data collection. The authors also wish to thank Dr David Fraser (Biotech Communication, Damery, France) for improving the manuscript's English.

Author Contributions

Conceptualization: Marion Giroux, Julien Barra, Pierre-Alain Barraud, Corinne Cian, Michel Guerraz.

Data curation: Marion Giroux, Julien Barra, Michel Guerraz.

Formal analysis: Marion Giroux, Julien Barra, Michel Guerraz.

Funding acquisition: Michel Guerraz.

Investigation: Marion Giroux, Julien Barra, Issam-Eddine Zrelli, Corinne Cian, Michel Guerraz.

Methodology: Marion Giroux, Julien Barra, Issam-Eddine Zrelli, Pierre-Alain Barraud, Corinne Cian, Michel Guerraz.

Project administration: Julien Barra, Michel Guerraz.

Resources: Pierre-Alain Barraud, Michel Guerraz.

Software: Issam-Eddine Zrelli.

Supervision: Julien Barra, Michel Guerraz.

Validation: Marion Giroux, Julien Barra, Issam-Eddine Zrelli, Pierre-Alain Barraud, Corinne Cian, Michel Guerraz.

Visualization: Marion Giroux, Julien Barra, Issam-Eddine Zrelli, Pierre-Alain Barraud, Corinne Cian, Michel Guerraz.

Writing – original draft: Marion Giroux, Julien Barra, Issam-Eddine Zrelli, Pierre-Alain Barraud, Corinne Cian, Michel Guerraz.

References

1. Ernst MO, Bühlhoff HH. Merging the senses into a robust percept. *Trends in cognitive sciences*. 2004 April 8 (4):162–169.
2. Hay JC, Pick HL, Ikeda K. Visual capture produced by prism spectacles. *Psychonomic science*. 1965 Jan 1; 2(1–12):215–6.
3. Van Beers RJ, Sittig AC, Gon JJ. Integration of proprioceptive and visual position-information: An experimentally supported model. *Journal of neurophysiology*. 1999 Mar 1; 81(3):1355–64. <https://doi.org/10.1152/jn.1999.81.3.1355> PMID: 10085361
4. Bresciani JP, Drewing K, Ernst MO. Human haptic perception and the design of haptic-enhanced virtual environments. In *The Sense of Touch and its Rendering 2008* (pp. 61–106). Springer, Berlin, Heidelberg.
5. Dichgans J, Brandt T. Visual-vestibular interaction: Effects on self-motion perception and postural control. In *Perception 1978* (pp. 755–804). Springer, Berlin, Heidelberg.
6. Seno T, Fukuda H. Stimulus meanings alter illusory self-motion (vection)—experimental examination of the train illusion. *Seeing and Perceiving*. 2012 Jan 1; 25(6):631–45. PMID: 23550369
7. Laboissière R, Barraud PA, Cian C. Real and visually-induced body inclination differently affect the perception of object stability. *PLoS one*. 2017 Oct 16; 12(10):e0186431. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186431> PMID: 29036180
8. Blanchard C, Roll R, Roll JP, Kavounoudias A. Differential contributions of vision, touch and muscle proprioception to the coding of hand movements. *PLoS one*. 2013 Apr 23; 8(4):e62475. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062475> PMID: 23626826
9. Ramachandran VS, Altschuler EL. The use of visual feedback, in particular mirror visual feedback, in restoring brain function. *Brain*. 2009 Jun 8; 132(7):1693–710.
10. Guerraz M, Provost S, Narison R, Brugnon A, Virolle S, Bresciani JP. Integration of visual and proprioceptive afferents in kinesthesia. *Neuroscience*. 2012 Oct 25; 223:258–68. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2012.07.059> PMID: 22864182
11. Deconinck FJ, Smorenburg AR, Benham A, Ledebt A, Feltham MG, Savelsbergh GJ. Reflections on mirror therapy: a systematic review of the effect of mirror visual feedback on the brain. *Neurorehabilitation and Neural Repair*. 2015 May; 29(4):349–61. <https://doi.org/10.1177/1545968314546134> PMID: 25160567
12. Di Pellegrino G, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V, Rizzolatti G. Understanding motor events: a neurophysiological study. *Experimental brain research*. 1992 Oct 1; 91(1):176–80. PMID: 1301372
13. Metral M, Chancel M, Brun C, Luyat M, Kavounoudias A, Guerraz M. Kinaesthetic mirror illusion and spatial congruence. *Experimental brain research*. 2015 May 1; 233(5):1463–70. <https://doi.org/10.1007/s00221-015-4220-1> PMID: 25665873
14. Chancel M 2017, Brun C, Kavounoudias A, Guerraz M. The kinaesthetic mirror illusion: How much does the mirror matter?. *Experimental brain research*. 2016 Jun 1; 234(6):1459–68. <https://doi.org/10.1007/s00221-015-4549-5> PMID: 26790422
15. Chancel M, Kavounoudias A, Guerraz M. What's left of the mirror illusion when the mirror can no longer be seen? Bilateral integration of proprioceptive afferents!. *Neuroscience*. 2017 Oct 24; 362:118–26. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2017.08.036> PMID: 28843995

16. Izumizaki M, Tsuge M, Akai L, Prose U, Homma I. The illusion of changed position and movement from vibrating one arm is altered by vision or movement of the other arm. *The Journal of physiology*. 2010 Aug 1; 588(15):2789–800.
17. Hakuta N, Izumizaki M, Kigawa K, Murai N, Atsumi T, Homma I. Proprioceptive illusions created by vibration of one arm are altered by vibrating the other arm. *Experimental brain research*. 2014 Jul 1; 232(7):2197–206. <https://doi.org/10.1007/s00221-014-3911-3> PMID: 24671653
18. Witmer BG, Singer MJ. Measuring presence in virtual environments: A presence questionnaire. *Presence*. 1998 Jun; 7(3):225–40.
19. Ramachandran VS, Hirstein W. The perception of phantom limbs. The DO Hebb lecture. *Brain: a journal of neurology*. 1998 Sep 1; 121(9):1603–30.
20. Zampini M, Moro V, Aglioti SM. Illusory movements of the contralesional hand in patients with body image disorders. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*. 2004 Nov 1; 75(11):1626–8.
21. Dohle C, Püllen J, Nakaten A, Küst J, Rietz C, Karbe H. Mirror therapy promotes recovery from severe hemiparesis: a randomized controlled trial. *Neurorehabilitation and neural repair*. 2009 Mar; 23(3):209–17. <https://doi.org/10.1177/1545968308324786> PMID: 19074686
22. Metral M, Bletttery B, Bresciani JP, Luyat M, Guerraz M. Trying to move your unseen static arm modulates visually-evoked kinesthetic illusion. *PLoS one*. 2013 Nov 11; 8(11):e80360. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080360> PMID: 24348909
23. Chancel M, Blanchard C, Guerraz M, Montagnini A, Kavounoudias A. Optimal visuotactile integration for velocity discrimination of self-hand movements. *Journal of neurophysiology*. 2016 Jul 6; 116(3):1522–35. <https://doi.org/10.1152/jn.00883.2015> PMID: 27385802
24. Botvinick M, Cohen J. Rubber hands 'feel' touch that eyes see. *Nature*. 1998 Feb; 391(6669):756. <https://doi.org/10.1038/35784> PMID: 9486643
25. Touzalin-Chretien P, Ehrler S, Dufour A. Dominance of vision over proprioception on motor programming: evidence from ERP. *Cerebral cortex*. 2009 Dec 21; 20(8):2007–16. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhp271> PMID: 20026485
26. Tardy-Gervet MF, Gilhodes JC, Roll JP. Perceptual and motor effects elicited by a moving visual stimulus below the forearm: An example of segmentary vection. *Behavioural brain research*. 1984 Feb 1; 11(2):171–84. PMID: 6704236
27. Ridderikhoff A, Peper CL, Beek PJ. Bilateral phase entrainment by movement-elicited afference contributes equally to the stability of in-phase and antiphase coordination. *Neuroscience Letters*. 2006 May 15; 399(1–2):71–5. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2006.01.026> PMID: 16472912
28. Brun C, Guerraz M. Anchoring the “floating arm”: use of proprioceptive and mirror visual feedback from one arm to control involuntary displacement of the other arm. *Neuroscience*. 2015 Dec 3; 310:268–78. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2015.09.052> PMID: 26415771
29. Brun C, Metral M, Chancel M, Kavounoudias A, Luyat M, Guerraz M. Passive or simulated displacement of one arm (but not its mirror reflection) modulates the involuntary motor behavior of the other arm. *Neuroscience*. 2015 Jan 29; 285:343–55. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2014.11.036> PMID: 25433237
30. Kuehn E, De Havas J, Silkoset E, Gomi H, Haggard P. On the bimanual integration of proprioceptive information. *Experimental brain research*. 2015 Apr 1; 233(4):1273–88. <https://doi.org/10.1007/s00221-015-4205-0> PMID: 25618007
31. Wong JD, Wilson ET, Kistemaker DA, Gribble PL. Bimanual proprioception: are two hands better than one?. *Journal of neurophysiology*. 2013 Dec 31; 111(6):1362–8. <https://doi.org/10.1152/jn.00537.2013> PMID: 24381030
32. Dietz V, Macaуда G, Schrafl-Altarmatt M, Wirz M, Kloter E, Michels L. Neural coupling of cooperative hand movements: a reflex and fMRI study. *Cerebral Cortex*. 2013 Oct 11; 25(4):948–58. <https://doi.org/10.1093/cercor/bht285> PMID: 24122137
33. Haggard P, Newman C, Blundell J, Andrew H. The perceived position of the hand in space. *Perception & Psychophysics*. 2000 Jan 1; 62(2):363–77.
34. Cordo PJ, Gurfinkel VS, Levik Y. Position sense during imperceptibly slow movements. *Experimental brain research*. 2000 May 1; 132(1):1–9. PMID: 10836631
35. Ambron E, Miller A, Kuchenbecker KJ, Laurel B, Coslett H. Immersive low-cost Virtual reality Treatment for Phantom limb Pain: evidence from Two cases. *Frontiers in Neurology*. 2018; 9:67. <https://doi.org/10.3389/fneur.2018.00067> PMID: 29515513
36. Lee SH, Lee JY, Kim MY, Jeon YJ, Kim S, Shin JH. Virtual reality rehabilitation with functional electrical stimulation improves upper extremity function in patients with chronic stroke: a pilot randomized controlled study. *Archives of physical medicine and rehabilitation*. 2018 Mar 2.

37. Laver KE, Lange B, George S, Deutsch JE, Saposnik G, Crotty M. Virtual reality for stroke rehabilitation. *Cochrane Database of Systematic Reviews*. 2017; Issue 11. Art. No.: CD008349. <https://doi.org/10.1002/14651858.CD008349.pub4> PMID: 29156493
38. Brunner I, Skouen JS, Hofstad H, Strand LI, Becker F, Sanders AM, Pallesen H, Kristensen T, Michielssen M, Verheyden G. Virtual reality training for upper extremity in subacute stroke (VIRTUES): study protocol for a randomized controlled multicenter trial. *BMC neurology*. 2014 Dec; 14(1):186.
39. Marasco PD, Hebert JS, Sensinger JW, Shell CE, Schofield JS, Thumser ZC, Nataraj R, Beckler DT, Dawson MR, Blustein DH, Gill S. Illusory movement perception improves motor control for prosthetic hands. *Science translational medicine*. 2018 Mar 14; 10(432):eaao6990.

b. De l'incarnation d'un Point-Light Display en réalité virtuelle à la perception de ses propres mouvements (Article 2 – *Etude Point-Light Display Obscurité* et *Etude Point-Light Display Lumière*)

i. Introduction

Les informations visuelles jouent un grand rôle dans la perception de nos propres mouvements en association avec des informations motrices (Gandevia et al., 2006; Metral et al., 2013), proprioceptives (Proske & Gandevia, 2018) ou tactiles (Blanchard et al., 2011; Chancel, Brun, et al., 2016). Nous venons de voir dans *l'Etude Princeps Avatar* que ces informations visuelles peuvent provenir d'un avatar en réalité virtuelle et tout de même participer à la kinesthésie, malgré les dissimilarités entre avatar et corps réel. Cependant, l'avatar utilisé représentait tout de même un corps humain réaliste, fournissant un degré de congruence sémantique morphologique important. Dans ce second article nous avons cherché à évaluer la contribution des informations visuelles provenant d'un avatar lorsque ce dernier n'était pas réaliste et donc lorsque la congruence sémantique était réduite. Pour cela, les bras de l'avatar étaient représentés par un Point-Light Display (PLD). Un PLD est une animation constituée uniquement de points placés aux principales articulations du corps, qui permet d'identifier correctement certaines caractéristiques de l'acteur et de ses actions (Johansson, 1973 ; pour une revue de littérature voir Troje, 2013). Ces PLD transmettent quasi exclusivement des informations sur le mouvement biologique et presque aucune information morphologique. Cela semblait donc le candidat idéal pour transmettre l'information de mouvement tout en limitant au maximum la congruence sémantique. Cette information de mouvement utilisée dans la perception visuelle d'autrui peut-elle être également utilisée dans la perception de nos propres mouvements ? Nous savons que ces informations visuelles même grandement appauvries peuvent toujours prendre part au percept kinesthésique (Chancel et al., 2016). Dans cette étude, le paradigme miroir était utilisé pour induire des illusions kinesthésiques et le reflet dans le miroir était masqué à différents degrés (de 0% à 100% par pas de 16%). Même au niveau extrême de masquage (84%), les illusions étaient beaucoup plus fréquentes et rapides que lorsque le miroir était entièrement masqué (100%). Ce résultat suggère que l'information visuelle n'a pas besoin d'avoir une résolution spatiale précise pour être utilisée à des fins kinesthésiques. Cependant, dans cette étude, les informations visuelles transmettaient tout de même la forme globale du bras malgré son masquage partiel (masque du reflet à 84%), ce qui n'est pas le cas avec un PLD.

C'est pourquoi les deux études que nous avons réalisées cherchaient à déterminer si l'information visuelle de mouvement provenant d'un PLD était suffisante pour être utilisée dans le percept kinesthésique et par conséquent, si l'incongruence sémantique limitait cette contribution de l'information visuelle à la kinesthésie.

ii. Méthode

Les participantes (n = 60) étaient immergées, via un casque de réalité virtuelle, dans un environnement virtuel (plongé dans le noir : *Etude Point-Light Display Obscurité*, et éclairé : *Etude Point-Light Display Lumière*). Elles y voyaient un avatar à la première personne dont les avant-bras étaient représentés soit de façon réaliste, soit par un PLD (voir Figure 21, A et B). Une phase d'incarnation permettait l'incarnation de l'avatar par un couplage entre les mouvements réels et actifs des bras des participantes et les mouvements des bras de l'avatar (couplage visuomoteur). Trois conditions étaient réalisées lors de la phase expérimentale, avec les deux types d'avatar :

- Une condition visuelle dans laquelle les bras de l'avatar étaient déplacés sans qu'aucun mouvement réel des participantes n'ait lieu.
- Une condition proprioceptive dans laquelle seul le bras gauche réel des participantes était déplacé (les bras de l'avatar étant dissimulés dans des boîtes virtuelles, Figure 21, C)
- Une condition bimodale dans laquelle les bras de l'avatar et le bras gauche réel des participantes étaient déplacés.

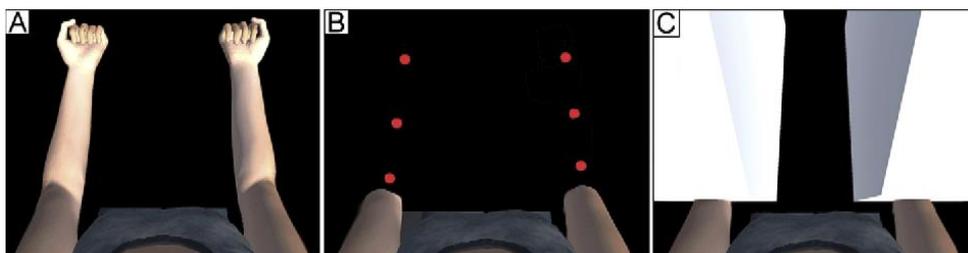


Figure 21. Représentations de l'avatar en réalité virtuelle. Les différentes images montrent la vue de l'avatar par les participantes (à la première personne) lorsque les bras étaient (A) visibles et représentés de façon réaliste, (B) visibles et représentés par un Point Light Display ou (C) masqués par des boîtes virtuelles.

Pour chaque essai de chacune des conditions expérimentales, les participantes devaient estimer la vitesse ainsi que le début et la fin de l'illusion de mouvement perçue dans leur bras droit. Un questionnaire d'incarnation composé de 9 items (1-3, 6-9, 14 et 15) du questionnaire de Gonzalez-Franco & Peck (2018) permettait d'évaluer les différents aspects de l'incarnation de chaque type d'avatar (Appartenance, Localisation et Agentivité). Les deux expériences présentées dans cet article ont été pré-registrées (*Etude Point-Light Display Obscurité* : <https://osf.io/v9x5e> et *Etude Point-Light Display Lumière* : <https://osf.io/9x8jm>).

iii. Résultats

Lorsque l'environnement était plongé dans le noir, avec seuls les avatars de bras visibles (*Etude Point-Light Display Obscurité*), les illusions duraient plus longtemps en condition bimodale que dans chacune des deux conditions unimodales (visuelle et proprioceptive), et ce, tout autant pour l'avatar réaliste que pour l'avatar PLD. Les illusions étaient également plus rapides en condition bimodale que dans les conditions unimodales mais uniquement pour l'avatar réaliste, voir Figure 22. Lorsque l'environnement était éclairé (*Etude Point-Light Display Lumière*), les illusions duraient à nouveau plus longtemps et étaient plus rapides en condition bimodale que dans chacune des deux conditions unimodales et ce, que l'avatar soit réaliste ou en PLD. Quel que soit l'environnement (obscur ou éclairé), les illusions étaient plus rapides et duraient plus longtemps avec l'avatar réaliste qu'avec l'avatar PLD, Figure 23. En outre, on n'observait pas de différence significative en termes de score d'incarnation entre les deux types d'avatar. Les médianes des scores d'incarnation (entre 1,51 et 1,88) semblaient indiquer la présence d'une sensation d'incarnation quel que soit l'avatar ou l'environnement puisque le score pouvait aller de - 3 (absence de sensation d'incarnation) à + 3 (sensation d'incarnation maximale).

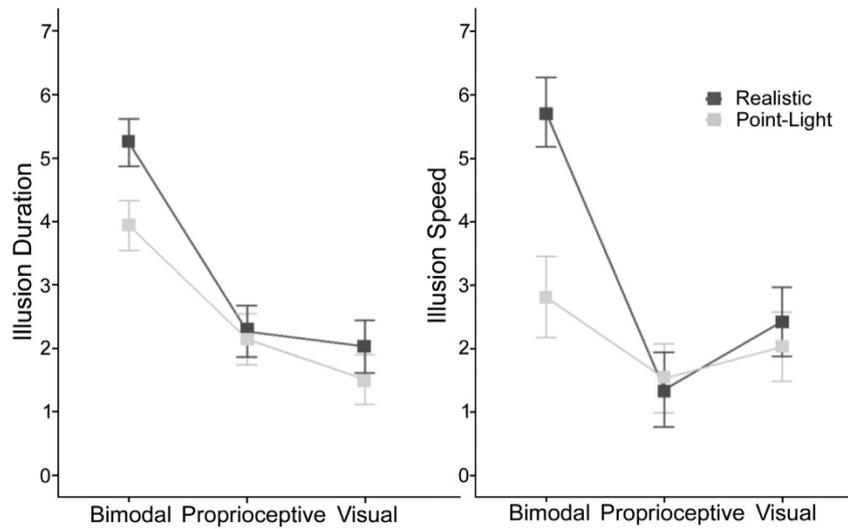


Figure 22. Durée (à gauche) et vitesse (à droite) moyennes de l'illusion en fonction de la modalité de présentation (Bimodale, Proprioceptive ou Visuelle) et du type d'avatar (Réaliste en noir et Point Light Display en gris) lorsque l'environnement était plongé dans le noir (*Etude Point-Light Display Obscurité*).

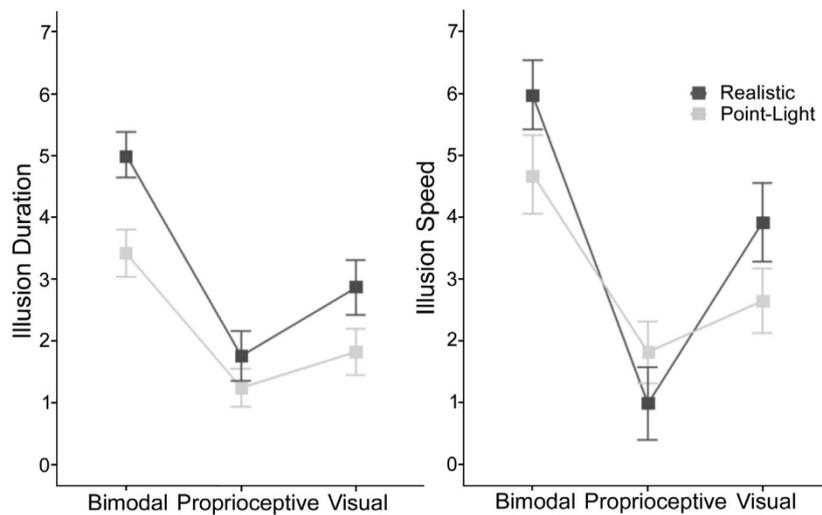


Figure 23. Durée (à gauche) et vitesse (à droite) de l'illusion en fonction de la modalité de présentation (Bimodale, Proprioceptive ou Visuelle) et du type d'avatar (Réaliste en noir et Point Light Display en gris) lorsque l'environnement était éclairé (*Etude Point-Light Display Lumière*).

iv. Discussion

Le couplage visuomoteur entre les mouvements de la participante et ceux de l'avatar semble permettre l'incarnation de ce dernier, qu'il soit réaliste ou non. L'incarnation ne nécessiterait donc pas une correspondance morphologique entre avatar et corps réel dans ces conditions. En outre, les informations visuelles provenant de l'avatar en PLD, qui sont quasi-exclusivement des informations de mouvement, semblent suffisantes pour prendre part au percept kinesthésique. L'information morphologique n'apparaît donc pas nécessaire, tout du moins

dans un contexte visuel permettant une bonne détection du mouvement de l'avatar en PLD, c'est-à-dire lorsque l'environnement était éclairé (Abadi et al., 1999; Snowden, 1992). Ainsi, même lorsqu'une incongruence sémantique importante est présente, la contribution de l'information visuelle et son intégration avec les informations proprioceptives de mouvement peuvent avoir lieu bien que dans une moindre mesure.

Éléments clés à retenir de cet article.

- Les informations visuelles provenant d'un avatar vu à la première personne en réalité virtuelle participent à la perception de ses propres mouvements, que l'avatar soit représenté de façon réaliste ou uniquement par un point-light display.
- La similarité et le réalisme morphologique entre l'avatar et le corps du participant ne sont donc pas essentiels à l'utilisation des informations visuelles de mouvement provenant de l'avatar, bien que renforçant les percepts kinesthésiques.
- **Des signaux visuels artificiels différant des informations visuelles naturelles d'un point de vue morphologique peuvent tout de même être utilisés dans la formation d'un percept kinesthésique, bien que dans une moindre mesure.**

v. *Article 2 – Etudes Point-Light Display*

From Embodiment of a Point-Light Display in Virtual Reality to Perception of One's Own Movements

Marion Giroux,^a Julien Barra,^a Pierre-Alain Barraud,^b Christian Graff^a and Michel Guerraz^{a,*}

^aUniv. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LPNC, 38000 Grenoble, France

^bUniv. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, CHU Grenoble Alpes, Grenoble INP, TIMC-IMAG, 38000 Grenoble, France

Abstract—Humans can recognize living organisms and understand their actions solely on the basis of a small animated set of well-positioned points of light, i.e. by recognizing biological motion. Our aim was to determine whether this type of recognition and integration also occurs during the perception of one's own movements. The participants (60 females) were immersed with a virtual reality headset in a virtual environment, either dark or illuminated, in which they could see a humanoid avatar from a first-person perspective. The avatar's forearms were either realistic or represented by three points of light. Embodiment was successfully achieved through a 1-min period during which either the realistic or point-light avatar's forearms faithfully reproduced voluntary flexion–extension movements. Then, the “virtual mirror paradigm” was used to evoke kinesthetic illusions. In this paradigm, a passive flexion–extension of the participant's left arm was coupled with the movements of the avatar's forearms. This combined visuo-proprioceptive stimulation, was compared with unimodal stimulation (either visual or proprioceptive stimulation only). We found that combined visuo-proprioceptive stimulation with realistic avatars evoked more vivid kinesthetic illusions of a moving right forearm than unimodal stimulations, regardless of whether the virtual environment was dark or illuminated. Kinesthetic illusions also occurred with point-light avatars, albeit less frequently and a little less intense, and only when the visual environment was optimal for slow motion detection of the point-light display (lit environment). We conclude that kinesthesia does not require visual access to an elaborate representation of a body segment. Access to biological movement can be sufficient. © 2019 IBRO. Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

Key words: kinesthesia, biological motion, virtual reality, embodiment.

INTRODUCTION

Motion representation from visual cues

The visual perception of movement does not require precise spatial resolution (Johansson, 1973). Light dots situated at key-points of a moving body suffice for recognition of biological motion as a whole, but also for estimation of physical properties of manipulated object and for higher-order classification up to identification of the agent performing the action (for a review, see Troje, 2012). The weight of an object being lifted (Runeson and Frykholm, 1981), the distance to which it may be thrown (Munzert et al., 2010), the agent's gender (Mather and Murdoch, 1994) and the agent's identity

(Wellerdiek et al., 2013) all become, so-to-say, visible through such point light-animation.

Visual signals are also of great relevance for the movement perception of oneself (i.e., kinesthesia), in association with other motor (Gandevia et al., 2006; Metral et al., 2013), proprioceptive (Rothwell et al., 1982; Teasdale et al., 1993; Proske and Gandevia, 2018) or tactile ones (Blanchard et al., 2011; Chancel et al., 2016). Our objective here was therefore to test whether a small amount of visual information about one's own body, can provide a large amount of information for the perception of one's own movement in the same way as it does for the perception of external objects. Perception of one's own movement can be derived from visual motion signals that originate from body segments whose visual appearance is markedly degraded. In a recent study, Chancel et al. (2016) manipulated the visual appearance of the participant's arms via the mirror paradigm. Seeing the reflection of one moving hand in a mirror positioned along the midline axis (separating the left and right sides) gives the appearance of symmetrical bimanual movements; it

*Corresponding author at: Psychology and Neurocognition Laboratory CNRS UMR 5105 University Savoie Mont Blanc (USMB), Chambéry, France. Tel.: +33 479759186.

E-mail address: michel.guerraz@univ-smb.fr (Michel Guerraz).

Abbreviations: HMD, Head Mounted Display; DC, Direct Current; SD, Standard Deviation; BF, bayes Factor; me, median; ANOVA, Analysis Of Variance.

<https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2019.07.043>

0306-4522/© 2019 IBRO. Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

therefore induces illusory movements in the other (static) arm hidden behind the mirror (Altschuler et al., 1999; Guerraz et al., 2012; Tsuge et al., 2012; Metral et al., 2013, 2015). Chancel et al. (2016) showed that kinesthetic mirror illusion can even be induced when a high proportion (up to 84%) of “mirror pixels” reflecting the arm were masked. Thus, for kinesthesia, relevant visual cues can be extracted from a degraded image of a body segment. However, it should be noted that the overall shape of the arm was still recognizable with the remaining (16%) pixels. Would the mirror illusion persist without any information about the limb shape? Virtual reality offers an easy way to answer this question by manipulating the body's visual appearance.

Body representations of the self

The body representation's boundaries are rather flexible, and can stretch to include avatars but also other objects such as prostheses up to rubber body segments. For instance, synchronous stroking of both the real body and a virtual body (Slater et al., 2010) displayed from a first-person perspective through a head-mounted-display (HMD) typically induces self-attribution of the virtual body; the latter is then perceived as being the source of the visuo-tactile signals. Self-attribution of a virtual body is even more intense when the visual stimulation is synchronized with motor commands (Sanchez-Vives et al., 2010; Kalkert and Ehrsson, 2012; Maselli and Slater, 2013; Peck et al., 2013; Romano et al., 2015).

Kinesthesia needs not to be supported by the true picture of the body segment in play; it can rely on the movement expressed by the equivalent segment of an avatar (Giroux et al., 2018; Metral and Guerraz, 2019). In the experiment described by Giroux et al. (2018), embodiment of the avatar was achieved through visuo-motor synchronization, the participant playing at moving an avatar's forearms she saw tightly following her own voluntary movements. Next, the right arm remaining static, her left forearm was passively moved while she saw both, left and right, moving in her avatar. As in the real mirror paradigm (see Guerraz et al., 2012; Tsuge et al., 2012; Metral et al., 2013, 2015), the feeling that both her own (real) limbs were moving was thus induced by this virtual mirror setup. Visual information on motion from the embodied avatar therefore contributes to kinesthesia, even though the avatar's visual appearance leaves no doubt that the body is false. If a small amount of visual information

about one's body is sufficient for the perception of one's own movement, visual motion cues from a point-light animation of an avatar's forearms should induce similar kinesthetic mirror-like virtual illusions.

Self-motion perception from a point-light animation

In the present study, a 3-D virtual body was displayed from a first-person perspective through an HMD. The virtual forearms were either realistic or limited to three points located on the hand, mid-forearm, and elbow of each arm without any overt visual connection between them (Fig. 1). Because the mirror illusion and its virtual counterpart are not purely visual, virtual displacement of the avatar's forearms (viewed through the HMD) was combined with passive displacement of the participant's left forearm by the use of a motorized manipulandum. Indeed, for each arm, the movement perception (Izumizaki et al., 2010; Chancel et al., 2016, 2017) benefits from bilateral integration of proprioceptive signals. This explains why, in the specific context of the mirror paradigm, contralateral proprioceptive signals enhance illusory kinesthetic perception (see Chancel et al., 2016; Giroux et al., 2018). Here, the kinesthetic illusions were evoked by combining the virtual displacement of the avatar's forearms (visual signal) and the passive displacement of the participant's left forearm (proprioceptive signal). This “bimodal” condition seemed optimal to highlight the potential use of visual motion cues from a point-light animation for kinesthesia. To investigate this bimodal superiority, the bimodal condition was compared to unimodal visual and proprioceptive conditions.

In a first experiment, the avatar (either realistic or point-light versions) was viewed in a totally dark background and was thus the only visible object in the virtual environment. In a second experiment, the avatars were presented in front of a textured illuminated background. The purpose of this background was to facilitate visual detection of the forearm's motion. Indeed, the threshold for perceiving a relative motion between two objects in the environment is lower than that for perceiving the displacement of a single object (Snowden, 1992; Abadi et al., 1999; Guerraz et al., 2000). In brief, our main hypothesis was that kinesthetic illusions can be induced with visual motion cues from a point-light animation. As secondary assumptions, we expected that the bimodal conditions, either with realistic or point-light avatars, would

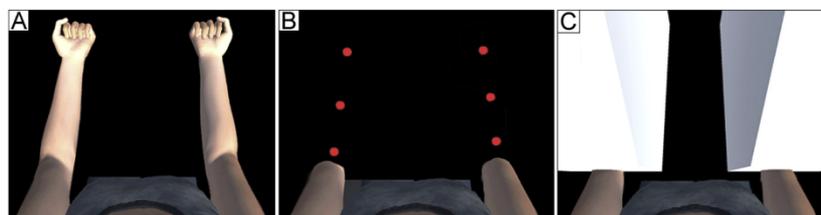


Fig. 1. The virtual reality setup. The panels show the participant's view (i.e. a first-person perspective) when the avatar's forearms were either (A) visible and realistic, (B) visible and represented as points of light, or (C) masked by virtual white boxes.

elicit more intense illusions than each unimodal condition separately.

EXPERIMENTAL PROCEDURES

Participants

Since the avatar used here was female, only female participants were included in the experiment. As reported in previous studies, some individuals do not experience kinesthetic illusions in the mirror paradigm (Guerraz et al., 2012; Metral et al., 2015; Chancel et al., 2016, 2017) or in its virtual reality adaptation (Giroux et al., 2018). Hence, we screened the participants in a preliminary test: the virtual kinesthetic illusion was evaluated in six trials during which displacement of both the avatar's (realistic) forearms in an illuminated virtual environment was combined with passive displacement of the participant's left forearm only (see Giroux et al., 2018). For each experiment we ran a power analysis with $\alpha = 0.05$ and $1 - \beta = 0.80$ for within-subject comparison (RStudio software, RStudio Team, 2016). The effect size expected in the dark environment was based on Chancel et al.'s (2016) study of the impact of mirror reflection degradation on the kinesthetic illusion (a subjective speed rating). The effect size was $d = 1.09$ ($n = 16$). Given the frequent overestimation of effect sizes in the literature (Open Science Collaboration, 2015), we chose to base our study on half of this value, i.e. $d = 0.545$ leading to a required sample size of $n = 29$. The effect size expected in the illuminated environment was based on the comparison between the bimodal and the proprioceptive conditions for the point-light avatar in the dark environment. The effect size was $d = 0.57$ yielding a required sample size of $n = 26$.

Thirty-eight and 34 healthy adult females volunteered to take part in the first and second experiment respectively. Of these, 30 experienced the virtual mirror illusion in the screening test of each experiment and were therefore included (first experiment: mean \pm standard deviation (SD) age: 19.73 ± 2.53 ; second experiment: 20.37 ± 5.24). None of them took part in both experiments. All but one of the participants were right-handed (Edinburgh Inventory Test; Oldfield, 1971). None of the participant reported visual, motor or somatosensory impairments. Before the experiment, they declared in writing, their free choice to participate and to leave during the essays. The study met all requirements of the 1964 Declaration of Helsinki and was approved by the university's ethical board for research and teaching (C.E.R.E.U.S, Savoie Mont Blanc University, Chambéry, France).

Material

The HMD (Oculus Rift; Oculus VR, Irvine, CA, US) immersed the participant in a virtual room. The position and the orientation of the head were tracked online, and reported in the virtual world with perspective correction. The HMD supra-aural 3D spatial audio headphones masked outer sound interference with a continuous white

noise. The virtual environment and actions were programmed with Unity software (Unity Technologies, San Francisco, CA, USA). Hardware comprised an MSI Geforce GTX 980 Gaming 4G graphics card (Micro-Star International, Taipei, Taiwan) and an Intel Core i7-4790K processor (Intel Corporation, Santa Clara, CA, USA). The participant was immersed in a virtual environment in which she could see the avatar (a female sitting as the participant, with her elbows positioned on a virtual table) from a first-person perspective. The virtual environment could be dark (so that the participant could only see the avatar, in a first experiment) or illuminated (so that the participant could see both the avatar and the environment, representing a room with black and white checkered walls and a table, in a second experiment). The avatar's forearms consisted of either realistic forearms or three red spheres located instead of the hand, mid-forearm, and elbow of each arm (Fig. 1). Spheres (3D) were used instead of dots (2D) because virtual reality was 3D. The red color was chosen so that spheres were always visible wherever they appeared in the black and white background when visible. The other parts of the body were always realistically displayed since only the avatar's forearms could move and point-light displays can only be interpreted when in motion (Johansson, 1973; Kozlowski and Cutting, 1977).

Displacements of the avatar's forearms could be driven in real time by the displacements of the participant's forearms, as detected by an electromagnetic motion capture system (Liberty™, Polhemus, Colchester, VT, US) at a sampling frequency of 240 Hz. In order to avoid wrist movements, participants wore splints on each hand on which the sensors were positioned. The participant sat at a table with the forearms placed forwards, parallel to the sagittal plan. During the experimental trials in both experiments (but not during the embodiment phases), the participant's two forearms were held by a manipulandum aligned with the shoulder. Each manipulandum consisted of a wooden arm (on which the participant positioned her forearm) and a handgrip at the end of the wooden arm. The right manipulandum was static, whereas the left manipulandum was fitted with a low-noise synchronous DC motor (24 V, Maxon with planetary reductor 1296:1, Maxon Motor AG, Sachseln, Switzerland) that could flex or extend (via a remote control) the participant's left forearm from the initial starting position with an angular amplitude of 30° , a constant angular speed of $3.8^\circ/s$ (duration of 8 s). The participant's left forearm was positioned on the manipulandum so that the latter's rotational axis coincided with that of the elbow joint.

Procedure

The avatar embodiment phase

Wearing the virtual reality HMD, the participant sat with her elbows on the table and was asked to actively flex and extend both arms at a natural speed and amplitude by alternating phase and antiphase movements for 1 min. During this embodiment phase, the avatars faithfully reproduced the participant's real movements. Such an embodiment phase of 60 s was performed once with the realistic

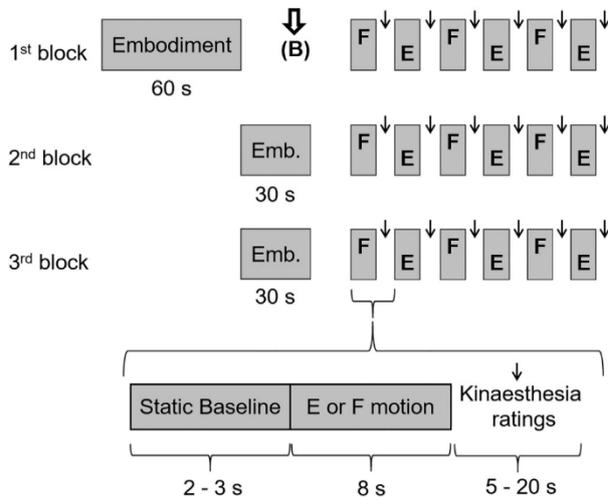


Fig. 2. Experimental session. Each participant carried out two sessions of three randomized blocks (Bimodal, Visual, Proprioceptive), one session with realistic avatars and the other one with point-light avatars. A block comprised six trials (alternating flexions F and extensions E). Kinesthesia was rated (arrows) after each trial. Each block was preceded by an embodiment phase. The first embodiment phase lasted 60 s and was followed by an embodiment rating (B). These two sessions were performed in either a dark (first experiment) or an illuminated background (second experiment).

forearms (prior to the three blocks of trials with realistic forearms) and once with the point-light forearms (prior to the three blocks of trials with point-light forearms). After this initial embodiment phase, the participant filled out a brief embodiment questionnaire (in French) containing nine relevant items (1, 2, 3, 6, 7, 8, 9, 14, and 15 see [Appendix B](#)) translated from [Gonzalez-Franco and Peck \(2018\)](#). The latter questionnaire contains a set of assertions about various sub-components of embodiment, and each item is scored on a seven-point Likert scale. The items used in the present study specifically tested body ownership (i.e. the feeling that the avatar's body is one's own), agency and motor control (i.e. the feeling that one can control the avatar's body as one's own), and body location (i.e. the feeling that one's own body is located in the same place as the avatar's body). The *embodiment score* ranged from -3 (no embodiment of the avatar) to $+3$ (strong embodiment) and comprised three embodiment subscores for *Body ownership*, *Agency*, and *Body Location*. In the present study, we considered that the avatar was embodied when the embodiment score was greater than zero. Additional 30-s embodiment periods were performed before each following block of trials (see [Fig. 2](#)).

Experimental phase with induction of the kinesthetic illusion

After the initial 60-s embodiment phase had been completed and rated, the participant's forearms were positioned on the manipulanda for the first block of trials. The right arm remained static and was maintained at an angle of 30° to the horizontal plane. The left arm was positioned at an angle of either 15° or 45° to the horizontal plane, before each

block of six trials ([Fig. 2](#)). Participants were told 1) not to resist passive displacements of their left forearm and 2) to focus their attention looking at their right forearm, as controlled by the investigator on a monitor reporting the participant's sight of the scene. A trial started with an introduction of 2–3 s without forearm movement (neither real nor virtual); then the real and/or virtual arms moved for 8 more seconds ([Fig. 2](#)).

Kinesthesia ratings. The illusory feeling of the right forearm movement was rated verbally after each trial. The speed of the right forearm felt movement was compared with that of the left forearm on an integer scale ranging from 0 in the absence of feeling, to 10 for a right forearm felt moving at the same speed as the left one. The direction of this illusory movement was labeled as similar or opposite to that of the left forearm (the actual left forearm or its avatar). Inverse illusions (illusions in the opposite direction) were quoted as negative speed values. Thus, the speed values can vary from -10 to 10. The participant was also required to estimate the beginning and the end of the illusory displacement with respect to the start of the trial, with both estimates thus varying from 0 s to 8 s (e.g., “started three seconds after the beginning of the trial” and “ended seven seconds after the beginning of the trial”). Once these different parameters had been rated, the next trial began.

Three sensory modality conditions were tested during each session: a “bimodal” condition, a “visual” condition, and a “proprioceptive” condition, each during one block.

- In the “bimodal” (both visual and proprioceptive) condition, both (avatar) forearms were seen in movement, while the participant's left forearm (alone) was passively displaced (left proprioception). This condition replicates the physical mirror paradigm in which one can see both arms moving while only one is actually displaced.
- In the “visual” (unimodal) condition, both (avatar) forearms were seen in movement, while none of the real ones really moved (vision only).
- In the “proprioceptive” (unimodal) condition, the avatar's forearms were masked by two virtual boxes, while the participant's left forearm (alone) was passively displaced ([Fig. 1](#)).

In the dark virtual environment, the virtual boxes were still visible.

Displacements were driven in flexion or extension at $3.8^\circ/\text{s}$ for 8 s (from either 15° to 45° or from 45° to 15° , relative to the horizontal plane). After a block was completed, the participants removed their arms from the manipulanda so that they could move them freely and experience a new 30-s phase of embodiment.

Procedure for the experiment in the dark environment

The experiment consisted in six blocks of six trials, three successive blocks with the realistic avatar's forearms (corresponding to each of the three sensory modality conditions in



Fig. 3. Representation of the illuminated virtual environment in the second experiment.

a random order) in one session and another session of three blocks with the point-light avatar's forearms, in a counterbalanced order between participants. Each of the six experimental conditions (3 sensory modality * 2 avatars) was tested in a separate block alternating three flexions and three extensions, giving a total of 36 flexion or extension trials (Fig. 2). The direction of the first movement (i.e. flexion or extension) was the same for the three blocks of trials with one type of avatar and reversed with the other avatar. This was also counterbalanced between participants.

Procedure for the experiment in the illuminated environment

The procedure was similar to that of the first experiment except that the virtual environment was illuminated (Fig. 3).

STATISTICS

Statistical analyses were performed on the duration of the illusory movement (time interval between the beginning and end of the kinesthetic illusion, expressed in seconds from 0 to 8) and its speed (from -10 to 10). Since the normality assumption required to run frequentist parametric analyses was not systematically achieved under our experimental conditions (Shapiro–Wilk: $p < .05$), the data were subjected to Bayesian statistics (Kruschke, 2010). Analysis of variance and pairwise comparisons t-tests were assessed with Bayesian equivalent tests. Statistical analysis was performed using JASP software (JASP Team, 2018, <https://jasp-stats.org/>) (See also Wagenmakers et al., 2018). Statistical evidence was reported using Bayes factors (BFs), BF_{10} for paired sample comparisons as well as for correlation analysis and BF_{incl} for ANOVAs denoting the level of evidence of the alternate hypothesis (non-

signed difference), and the inclusion of a specific parameter in a model (ANOVA) respectively. The cut-off values defined by Jeffreys (1998) were used to interpret BFs. The kinesthetic illusion's duration and speed were assessed in a 3×2 within-subject, repeated-measure analysis of variance (ANOVA) [Sensory modality ("Bimodal", "Proprioceptive" and "Visual") \times Type of avatar ("realistic" versus "point-light")] for the first experiment and the second experiment. A non-parametric Wilcoxon signed rank test was used to assess responses from the "embodiment" questionnaire as recommended (Gonzalez-Franco and Peck, 2018).

RESULTS

Experiment in the dark environment

Embodiment phase

Based on the score for the nine items (1–3, 6–9, 14–15) from the Gonzalez-Franco and Peck (2018) embodiment questionnaire, all but one of the 30 participants embodied the realistic avatar (median (me) = 1.74) and the point-light avatar (me = 1.88). In a Wilcoxon signed-rank test, the difference between these two avatar conditions was not significant ($z = -0.12$, $p = .90$). This was also true for each sub-component of the embodiment score (Body Ownership: $z = -1.25$, $p = .21$; Agency: $z = -0.72$, $p = .47$ and Location: $z = 1.67$, $p = .09$).

Occurrence of the kinesthetic illusion

When the avatar was realistic, the kinesthetic illusion occurred in 82% of the bimodal trials, 37% of the visual unimodal trials, and 38% of the proprioceptive unimodal trials. With the point-light avatar, the kinesthetic illusion occurred in 60% of the bimodal trials, 30% of the visual unimodal trials, and 40% of the proprioceptive unimodal trials. It should be noted that whatever the sensory modality, the great majority of the kinesthetic illusions were in the same direction as the avatar's displacements. However, the illusion occurred in the opposite direction in a few trials (<5%). All trials were considered in further analyses.

The duration of the kinesthetic illusion (in seconds)

The Bayesian repeated measures ANOVA showed extreme evidence for an effect ($H1$; $BF_{incl} = 7.8e^{+10}$) of the sensory modality on the duration of the kinesthetic illusion with a mean \pm SD duration longer in the bimodal condition (4.6 ± 2.4) than in the two unimodal conditions (proprioception: 2.2 ± 2.1 ; vision: 1.76 ± 2.0). This was confirmed by Bayesian repeated sample t-tests that revealed extreme evidence for a longer duration of the illusion in the bimodal condition as compared to the two unimodal conditions (bimodal vs proprioception: $BF_{10} = 21,309$; bimodal vs vision: $BF_{10} = 21,829$) when the two types of avatars were pooled. In contrast, there is moderate evidence for an absence of difference ($H0$) between the two unimodal conditions ($BF_{10} = 0.284$).

The Bayesian repeated measures ANOVA showed no evidence for an effect ($H1$) of the type of avatar on the duration of the illusion ($BF_{incl} = 1.5$) with a mean \pm SD duration

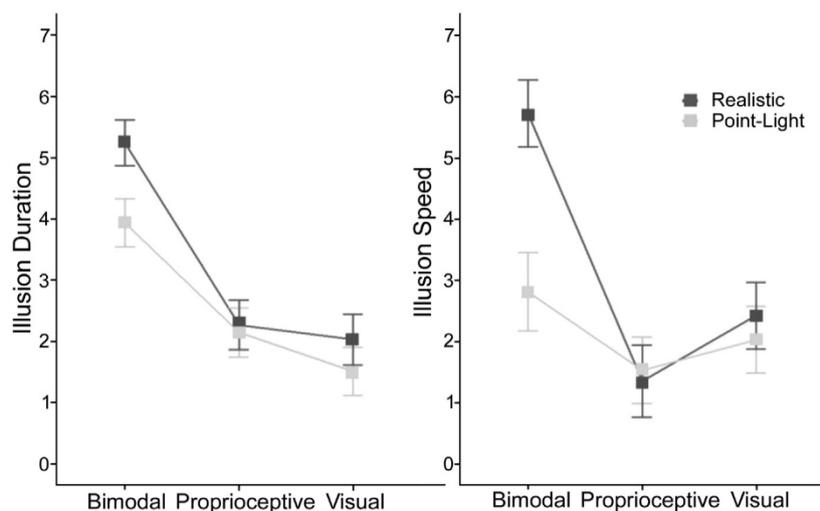


Fig. 4. The mean duration (left panel) and speed (right panel) of the kinesthetic illusion, as a function of the sensory modality (bimodal, visual, or proprioceptive) and the type of avatar (realistic or point-light) in the dark environment. The error bars correspond to confidence intervals after Cousineau–Morey correction for within-subject designs.

of 3.2 ± 1.8 with realistic avatars and 2.5 ± 1.8 with point light avatars when the three modalities were pooled. Finally, the Bayesian ANOVA revealed no evidence for an interaction between sensory modalities and type of avatars ($BF_{\text{incl}} = 0.8$) (Fig. 4).

The velocity of the kinesthetic illusion

The Bayesian repeated measures ANOVA showed very strong to extreme evidence for an effect (H1) of the sensory modality ($BF_{\text{incl}} = 6.33e^{+6}$), the type of avatar ($BF_{\text{incl}} = 75.8$) and for an interaction between these two factors ($BF_{\text{incl}} = 69.4$). As can be seen in Fig. 4, a difference between the two types of avatars occurred mainly in the bimodal condition, which is confirmed by a Bayesian repeated sample t-test ($BF_{10} = 2132$). In contrast, moderate evidence for an absence of effect (H0) of the type of avatar was observed for the proprioception ($BF_{10} = 0.21$) and vision ($BF_{10} = 0.34$) unimodal conditions.

With realistic avatars, the mean \pm SD speed of the illusion was higher in the bimodal condition (5.7 ± 2.4) than in the two unimodal conditions (proprioception: 1.3 ± 2.9 ; vision: 2.4 ± 2.6). Bayesian repeated sample t-tests provide extreme evidence of a higher velocity of the illusion in the bimodal condition as compared to the two unimodal conditions (bimodal vs proprioception: $BF_{10} = 70,124$; bimodal vs vision: $BF_{10} = 1597$). In contrast, there is anecdotal evidence for an absence of difference (H0) between the two unimodal conditions ($BF_{10} = 0.59$).

With point light avatars, there was no evidence of a difference (H1) between any of the three sensory modalities (bimodal vs proprioception: $BF_{10} = 0.81$; bimodal vs vision: $BF_{10} = 0.32$; proprioception vs vision: $BF_{10} = 0.27$).

Experiment in an illuminated environment

The embodiment score

In the illuminated environment, all but one of the 30 participants embodied the realistic avatar and 27 embodied the point-light avatar. The difference between the embodiment score for the realistic avatar ($me = 1.58$) and the score for the point-light avatar ($me = 1.51$) was not significant ($z = 0.76$, $p = .45$). This was also true for each subcomponent of the embodiment score (Body Ownership: $z = 0.68$, $p = .50$; Agency: $z = 1.84$, $p = .07$ and Location: $z = -0.05$, $p = .96$).

Occurrence of the kinesthetic illusion

In the illuminated environment, the kinesthetic illusion with the realistic avatar occurred in 82% of the bimodal trials, 51% of the visual unimodal trials and 27% of the proprioceptive unimodal trials. With the point-light avatar, the kinesthetic illusion occurred in 62.8% of the bimodal trials, 36% of the visual unimodal trials, and 30% of the proprioceptive unimodal trials. As in the dark environment, the great majority of the illusions were in the same direction as the avatars' displacements. However, the illusion occurred in the opposite direction in a few trials (<4%).

The duration of the kinesthetic illusion (in seconds)

Mean duration of the kinesthetic illusion in the different experimental conditions is represented in Fig. 5 (left panel). The Bayesian repeated measures ANOVA showed extreme evidence for an effect of both the sensory modality ($BF_{\text{incl}} = 4.4e^{+10}$) and the type of avatar ($BF_{\text{incl}} = 139$) on the duration of the illusion. There was no evidence of an interaction between these two factors ($BF_{\text{incl}} = 1.2$). The mean \pm SD duration was longer in the bimodal condition than in the two unimodal conditions. This was confirmed by Bayesian t-tests that revealed extreme evidence for a longer duration of the illusion, when the two avatars conditions were pooled, in the bimodal condition (4.3 ± 2.2) as compared to the two unimodal conditions (bimodal vs proprioception (1.5 ± 1.7): $BF_{10} = 2.1e^{+6}$; bimodal vs vision (2.3 ± 2.1): $BF_{10} = 1182$). In contrast, there was no evidence for a difference between the two unimodal conditions ($BF_{10} = 0.9$). As indicated by the main effect of the type of avatar, the duration of the illusion was longer with realistic avatars as compared to point-light avatars, with mean \pm SD duration when the three sensory modality conditions are combined, of 3.2 ± 1.8 and 2.2 ± 1.6 respectively.

The velocity of the kinesthetic illusion

The Bayesian repeated measures ANOVA showed extreme evidence for a main effect of the sensory modality ($BF_{\text{incl}} = 5.5e^{+10}$). When the two avatar conditions were combined,

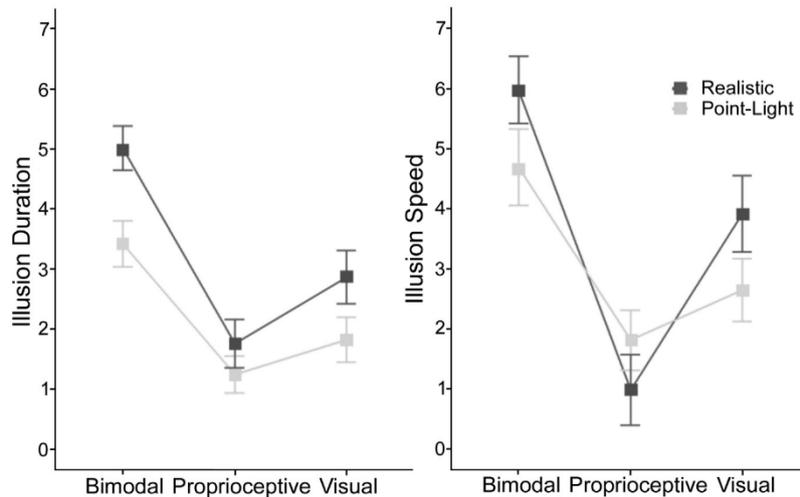


Fig. 5. The mean duration (left panel) and speed (right panel) of the kinesthetic illusion, as a function of the sensory modality (bimodal, visual, and proprioceptive) and the type of avatar (realistic vs. point-light) in the illuminated environment. The error bars correspond to the confidence intervals after Cousineau–Morey correction for within-subject designs.

the mean \pm SD speed was indeed higher in the bimodal condition (5.3 ± 3.2) as compared to the vision condition (3.3 ± 2.6), the latter being higher than in the proprioception condition (1.4 ± 2.6). Bayesian repeated sample t-test confirmed with very strong to extreme evidence that the three sensory modalities differ from each other (bimodal vs proprioception: $BF_{10} = 1.1e^{+6}$; bimodal vs vision: $BF_{10} = 94.5$; vision vs proprioception $BF_{10} = 42.4$).

In contrast, we found no evidence of a main effect of the type of avatar ($BF_{incl} = 0.8$) and only an anecdotal evidence for an interaction between sensory modalities and type of avatar ($BF_{incl} = 2.2$). Bayesian repeated sample t-tests revealed either anecdotal or no evidence for a difference between realistic and point-light avatars in the different sensory modalities (bimodal: $BF_{10} = 2.8$; vision: $BF_{10} = 0.75$; proprioception: $BF_{10} = 0.64$).

DISCUSSION

Our present results confirmed that the combination of passive movement of the participant's left forearm with movement of realistic avatar's forearms (viewed from a first-person perspective) induced a kinesthetic sensation of the same direction of movement in the static (right) arm in most participants and most trials (both in a dark and in an illuminated environment). Our results also showed that such kinesthetic illusions occurred when the realistic avatars were replaced by point-light ones, albeit less frequently, with a shorter duration and a little slower. Moreover, the appearance of kinesthetic illusion with point-light avatars appears to be conditioned by the richness of the virtual environment, whether it facilitates visual detection of motion of the point-light display. It must also be borne in mind that visuo-motor appropriation of the avatar's arms (as

measured with the embodiment questionnaire derived from Gonzalez-Franco and Peck (2018)) was just as effective with a point-light avatar as with a realistic avatar.

Embodiment of the point light display

Embodiment (incorporation) of an object is constrained by top-down processes and a certain degree of similarity between the object or avatar and the representation of what the human body is like, is usually considered as necessary for incorporation (embodiment) to occur. Indeed, synchronous visuo-motor or visuo-tactile stimulation is not always enough for an object to become self-attributed; anatomic, morphological and body part identity can act as top-down processes that modulate self-attribution (Tsakiris and Haggard, 2005; Haans et al., 2008; De Vignemont and Farnè, 2010; Tsakiris et al., 2010; Lugin et al., 2015a,b; Waltemate et al., 2018). Accordingly, the incorporation of realistic humanoid avatars via virtual reality is rather straightforward (Petkova and Ehrsson, 2008; Jung et al., 2017). This knowledge prompted our initial decision to use a realistic humanoid avatar (seen from a first-person perspective) to test whether visual–motion information from the avatar could be integrated for inference of one's own movements. The kinesthetic illusions observed here with realistic forearm's showed that visual–motion information originating from embodied avatar's segments is indeed integrated for the purpose of kinesthesia (see also Giroux et al., 2018).

The point-light avatar's forearms used here in both the dark and illuminated environment were very unlike anyone's representation of human forearms. Despite this disparity, visuo-motor coupling with such point-light avatars proved to be enough for embodiment (as evaluated with a questionnaire) to occur in both environments. These results may appear surprising since the realism of the avatar has been shown to have an impact on the degree of embodiment and presence (Argelaguet et al., 2016; Lin and Jörg, 2016; Jung et al., 2017). However, the violation of avatar's realism does not systematically prevent ownership (Lin and Jörg, 2016; Tran et al., 2017; Schwind et al., 2018), especially with visuo-motor combination. Indeed, body ownership is more strongly and positively influenced by a congruent visuo-motor combination than by visuo-tactile or visuo-proprioceptive combinations (Kokkinara and Slater, 2014) and can lead to ownership of non-humanoid objects such as a virtual hand represented by a wooden block (Lin and Jörg, 2016), a cat's paw (Zhang and Hommel, 2016), a 2D square (Ma and Hommel, 2015) or by dots placed at the fingertips locations (Schwind et al., 2018). In our experiments, the level of embodiment as measured with the embodiment questionnaires (Gonzalez-Franco and Peck, 2018) was

similar with the realistic and point-light forearms. This similarity likely stem from the use of such visuo-motor combination during the embodiment periods.

The avatar's visual appearance and the sense of movement

As mentioned above, both the physical (Chancel et al., 2016, 2017) and virtual mirror illusions (Giroux et al., 2018) arise from the integration of visual and contralateral proprioceptive afferents. The results observed here with realistic avatars in both the dark and the illuminated environment confirmed the presence of visuo-proprioceptive integration, since the kinesthetic illusion was more intense, in terms of duration and speed, in the bimodal condition (i.e. when congruent visual and contralateral proprioceptive signals were provided) than in the unimodal stimulation conditions. It must be noticed that in the illuminated environment and with realistic avatars, the speed of the kinesthetic illusions was higher in the unimodal visual condition as compared to unimodal proprioceptive stimulation. No difference between the two unimodal conditions (visual or proprioceptive) did otherwise occur, thus confirming the importance of multisensory integration in kinesthesia.

When the point-light avatars were viewed in the dark, this integration process was not evidenced. Indeed, the illusion produced under the bimodal condition only differed from that produced under unimodal conditions when its duration was considered but not when its speed was considered. In that respect, the illusion was much weaker (same duration but with a much lower speed) with the point-light display than with realistic avatars when seen in otherwise total darkness. The absence of a clear integrative pattern with the point-light avatars in the dark environment may well be related to the central nervous system's difficulties in capturing visual motion cues from point-lights moving at a slow speed (3.8°/s) in otherwise total darkness. Indeed, the threshold for perceiving the displacement of a single object in complete darkness is higher than that for perceiving relative motion between objects (Snowden, 1992; Abadi et al., 1999). In contrast, visuo-motor coupling with such point-light avatars, with voluntary flexion–extension movements at a natural speed (which is much higher than 3.8°/s), proved to be enough for embodiment to occur in both the dark and illuminated environments.

The visual illuminated environment in our second experiment was designed to enhance the detection of visual motion cues from the point-light avatars. Our results showed that a combination of passive movement of the participant's left forearm with visual movement of the point-light avatar's forearms (seen from a first-person perspective) was sufficient to evoke a kinesthetic illusion in the participant's right (static) arm. Those kinesthetic illusions in the bimodal condition were more intense, in terms of duration and speed than in the unimodal stimulation conditions. These results with point-light avatars in the illuminated environment confirmed the presence of visuo-proprioceptive integration as previously observed with realistic avatars. These results echo those

reported by Chancel et al. (2016) for the physical mirror paradigm; the kinesthetic mirror illusion could even be induced when the arm's reflection in the mirror was strongly degraded. In the present study, the forearms were represented by three point-lights only — one of which corresponded to the pivot of the elbow and thus remained static. Therefore, individuals can (i) make out their body segments described by three aligned but unconnected point-lights, and (ii) integrate visual motion cues from the point-light display to build a unified perception of arm movement.

It must be noted that even in the illuminated environment, the kinesthetic illusions evoked in the bimodal condition, were both shorter and slightly slower compared to those observed with realistic avatars. Several hypotheses could be put forward to explain such a difference. First, the weight allocated to a given sensory signal in multisensory perception is usually proportional to its reliability (see Ernst and Bühlhoff, 2004 for a review). A lack of reliability of the point-light display might stem from the movement speed used to evoke illusions here (3.8°/s; see Guerraz et al., 2012 for a rationale), which is well below that of most “natural” biological movements. Alternatively, the central nervous system may have more difficulties, even in an illuminated environment, in capturing visual motion cues from point-lights moving at 3.8°/s than from a full realistic arm moving at the same speed. As mentioned above, visuo-motor coupling through movements performed at a natural speed was sufficient to give rise to embodiment, either in the dark or in the illuminated environment. The slow speed used here to evoke kinesthetic illusion might therefore not be optimal to fully appreciate the role of biological motion in the context of kinesthesia.

Point-light displays are known to bring meaningful perception when they are in movement but not when they are static (Johansson, 1973; Kozlowski and Cutting, 1977). This is the reason why, in the context of understanding perception of one's own forearms movements, we chose not to use a full Point-Light avatar's body but only point-light forearms, those forearms being the only moving body parts (with the exception of the head) in our experiments. In that respect, the point-light avatar's forearms displayed here, although deviating slightly from conventional point-light displays, fulfilled their role as they were selectively conveying only biological motion.

The clinical relevance of feature-poor avatars

The mirror box arrangement is often used to treat amputees suffering from phantom limb pain (Deconinck et al., 2015, see also Mercier and Sirigu, 2009 for related techniques). Although mirror-like virtual displays may be effective in the treatment of phantom limb pain (e.g. Ambron et al., 2018; Perry et al., 2018), virtual reality remains a highly technical and might not provide more clinical benefit than a conventional (physical) mirror box (Brunner et al., 2014; Laver et al., 2017). However, some amputees cannot bear to see a reflection mimicking a lost limb that they are still mourning. Virtual reality might therefore be a relevant way of providing virtual limbs that cannot be confused with real limbs. In this

respect, the point-light limb avatar is positioned at one end of a continuum ranging from the real limb (such as that reflected in the physical mirror paradigm) to an empty space. Given that (i) embodiment of the point-light avatar's forearms is just as effective as that of realistic ones and (ii) visual motion cues from both realistic and point-light avatars can be used for the purpose of kinesthesia (just as it does with a real reflected limb in the physical mirror paradigm), point-light avatars could be a relevant clinical alternative to patients that cannot bear to see a reflection mimicking their lost limb.

Taken as a whole, our present results show that beneficial visual motion cues for kinesthesia do not require a very elaborate, fine-grained, human-like representation of a body segment. In fact, individuals can (i) make out their body segments represented by as few as three aligned point-lights, and (ii) integrate the corresponding visual motion cues to yield a unified perception of arm movement.

ACKNOWLEDGMENT

We thank Dr. David Fraser (Biotech Communication, Damery, France) for improving the manuscript's English. We

Appendix B. Embodiment questionnaire based on Gonzalez-Franco and Peck (2018)

Participants had to give their degree of agreement concerning the following assertions, basing on the following seven-point Likert-scale ranging from:

-3	-2	-1	0	+1	+2	+3
Strongly disagree	Disagree	Somewhat disagree	Neither agree nor disagree	Somewhat agree	Agree	Strongly agree

"During the preceding experimental phase, there were moments in which..." Q1 – "I felt as if the virtual arms were my own arms".

Q2 – "It felt as if the virtual arms I saw were someone else's arms".

Q3 – "It seemed as if I might have more than two arms".

Q6 - "It felt like I could control the virtual arms as if they were my own arms".

Q7. "The movements of the virtual arms were caused by my own movements".

Q8. "I felt as if the movements of the virtual arms were influencing my own movements".

Q9. "I felt as if the virtual arms were moving by themselves".

Q14. "I felt as if my arms were located where I saw the virtual arms".

Q15. "I felt out of my body".

REFERENCES

- Abadi RC, Whittle JP, Worfolk R. (1999) Oscillopsia and tolerance to retinal image movement in congenital nystagmus. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 40:339-345.
- Altschuler EL, Wisdom SB, Stone L, Foster C, Galasko D, Llewellyn DM, Ramachandran VS. (1999) Rehabilitation of hemiparesis after stroke with a mirror. *Lancet* 353:2035-2036.
- Ambron E, Miller A, Kuchenbecker KJ, Laurel B, Coslett H. (2018) Immersive low-cost virtual reality treatment for phantom limb pain: evidence from two cases. *Front Neurol* 9:67, <https://doi.org/10.3389/fneur.2018.00067>.
- Argelaguet F, Hoyet L, Trico M, Lecuyer A. (2016) The role of interaction in virtual embodiment: effects of the virtual hand representation. 2016 IEEE Virtual Reality (VR) :3-10 <https://doi.org/10.1109/VR.2016.7504682>.
- Blanchard C, Roll R, Roll JP, Kavounoudias A. (2011) Combined contribution of tactile and proprioceptive feedback to hand movement perception. *Brain Res* 1382:219-229, <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2011.01.066>.
- Brunner I, Skouen JS, Hofstad H, Strand LI, Becker F, Sanders AM, Pallesen H, Kristensen T, et al. (2014) Virtual reality training for upper extremity in subacute stroke (VIRTUES): study protocol for a randomized controlled multicenter trial. *BMC Neurol* 14(1):186, <https://doi.org/10.1186/s12883-014-0186-z>.
- Chancel M, Brun C, Kavounoudias A, Guerraz M. (2016) The kinaesthetic mirror illusion: how much does the mirror matter? *Exp Brain Res* 234:1459-1468.
- Chancel M, Kavounoudias A, Guerraz M. (2017) What's left of the mirror illusion when the mirror can no longer be seen? Bilateral integration of proprioceptive afferents! *Neuroscience* 362:118-126.
- De Vignemont F, Farnè A. (2010) Widening the body to rubber hands and tools: what's the difference? *Rev neuropsychol* 2:203-211.
- Deconinck FJ, Smorenburg AR, Benham A, Ledebt A, Feltham MG, Savelsbergh GJ. (2015) Reflections on mirror therapy: a systematic

thank Charlène Sorocki and Mélinda De Oliveira for their help in data collection and the reviewers for their careful reading of the manuscript and their constructive remarks.

AUTHORS' CONTRIBUTION

MGx, JB, and MGz participated in the conception and design of the study. MGx, JB and MGz conducted the study. PAB designed the motorized manipulandum. All the authors participated to the interpretation of the data and critically revised the manuscript before approving the final version.

COMPETING INTERESTS

None of the authors have any conflicts of interests.

FUNDING

The work was supported through funding from the University Savoie Mont Blanc (France).

- review of the effect of mirror visual feedback on the brain. *Neurorehab Neural Repair* 29:349-361.
- Ernst MO, Bühlhoff HH. (2004) Merging the senses into a robust percept. *Trends Cogn Sci* 8:162-169.
- Gandevia SC, Smith JL, Crawford M, Proske U, Taylor JL. (2006) Motor commands contribute to human position sense. *J Physiol* 571:703-710.
- Giroux M, Barra J, Zrelli IE, Barraud PA, Cian C, Guerraz M. (2018) The respective contributions of visual and proprioceptive afferents to the mirror illusion in virtual reality. *PLoS ONE* 13(8) e0203086.
- Gonzalez-Franco M, Peck TC. (2018) Avatar embodiment. Towards a standardized questionnaire. *Front Robot AI* <https://doi.org/10.3389/frobt.2018.00074>.
- Guerraz M, Provost S, Narison R, Brugnon A, Virolle S, Bresciani JP. (2012) Integration of visual and proprioceptive afferents in kinesthesia. *Neuroscience* 223:258-268.
- Guerraz M, Shallo-Hoffmann J, Yarrow K, Thilo KV, Bronstein AM, Gresty MA. (2000) Visual control of postural orientation and equilibrium in congenital nystagmus. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 41:3798-3804.
- Haans A, Ijsselstein WA, de Kort YA. (2008) The effect of similarities in skin texture and hand shape on perceived ownership of a fake limb. *Body Image* 5:389-394. <https://doi.org/10.1016/j.bodyim.2008.04.003>.
- Izumizaki M, Tsuge M, Akai L, Proske U, Homma I. (2010) The illusion of changed position and movement from vibrating one arm is altered by vision or movement of the other arm. *J Physiol* 588:2789-2800.
- Jeffreys H. (1998) *The theory of probability*. OUP Oxford, 1998.
- Johansson G. (1973) Visual-perception of biological motion and a model for its analysis. *Percept Psychophys* 14:201-211.
- Jung S, Sandor C, Wisniewski PJ, Hughes CE. (2017) RealME: the influence of body and hand representations on body ownership and presence. *Proceedings of the 5th Symposium on Spatial User Interaction* 3–11 <https://doi.org/10.1145/3131277.3132186>.
- Kalckert A, Ehrsson HH. (2012) Moving a rubber hand that feels like your own: a dissociation of ownership and agency. *Front Hum Neurosci* 6:40. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00040>.
- Kokkinara E., Slater M.. (2014) Measuring the effects through time of the influence of visuomotor and visuotactile synchronous stimulation on a virtual body ownership illusion. *Perception* 43(1):43-58.
- Kozlowski LT, Cutting JE. (1977) Recognizing the sex of a walker from a dynamic point-light display. *Percept Psychophys* 21:575-580. <https://doi.org/10.3758/BF03198740>.
- Kruschke JK. (2010) What to believe: Bayesian methods for data analysis. *Trends Cogn Sci* 14:293-300. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2010.05.001>.
- Laver KE, Lange B, George S, Deutsch JE, Saposnik G, Crotty M. (2017) Virtual reality for stroke rehabilitation. *Cochrane Database of Syst Rev* 11CD008349. <https://doi.org/10.1002/14651858.CD008349>.
- Lin L, Jörg S. (2016) Need a hand?: How appearance affects the virtual hand illusion. *Proceedings of the ACM Symposium on Applied Perception* :69-76 <https://doi.org/10.1145/2931002.2931006>.
- Lugrin JL, Landeck M, Latoschik ME. (2015) Avatar embodiment realism and virtual fitness training. *IEEE Virtual Reality Arles* :225-226 <https://doi.org/10.1109/VR.2015.7223377>.
- Lugrin JL, Latt J, Latoschik ME. (2015) Avatar anthropomorphism and illusion of body ownership in VR. *IEEE Xplore* (27 August) <https://doi.org/10.1109/VR.2015.7223379>.
- Ma K, Hommel B. (2015) Body-ownership for actively operated non-corporeal objects. *Conscious Cogn* 36:75-86. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2015.06.003>.
- Maselli A, Slater M. (2013) The building blocks of the full body ownership illusion. *Front Hum Neurosci* 7:83. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00083>.
- Mather G, Murdoch L. (1994) Gender discrimination in biological motion displays based on dynamic cues. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 258:273-279. <https://doi.org/10.1098/rspb.1994.0173>.
- Mercier C, Sirigu A. (2009) Training with virtual visual feedback to alleviate phantom limb pain. *Neurorehab Neural Repair* 23(6):587-594. <https://doi.org/10.1177/1545968308328717>.
- Metral M, Blettery B, Bresciani JP, Luyat M, Guerraz M. (2013) Trying to move your unseen static arm modulates visually-evoked kinesthetic illusion. *PLoS one* 8(11)e80360.
- Metral M, Chancel M, Brun C, Luyat M, Kavounoudias A, Guerraz M. (2015) Kinaesthetic mirror illusion and spatial congruence. *Exp Brain Res* 233:1463-1470.
- Metral M, Guerraz M. (2019) The fake hand in movement: visual motion cues from the rubber hand are processed for the purpose of kinesthesia. *Conscious Cogn* 73102761. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2019.05.009>.
- Munzert J, Hohmann T, Hossner EJ. (2010) Discriminating throwing distances from point-light displays with masked ball flight. *Eur J Cogn Psychol* 22:247-264.
- Oldfield RC. (1971) The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9:97-113.
- Open Science Collaboration. (2015) Estimating the reproducibility of psychological science. *Science*, 349(6251). aac4716 <https://doi.org/10.1126/science.aac4716>.
- Peck TC, Seinfeld S, Aglioti SM, Slater M. (2013) Putting yourself in the skin of a black avatar reduces implicit racial bias. *Conscious Cogn* 22:779-787. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2013.04.016>.
- Perry BN, Armiger RS, Wolde M, McFarland KA, Alphonso AL, Monson BT, Pasquina PF, Tsao JW. (2018) Clinical trial of the virtual integration environment to treat phantom limb pain with upper extremity amputation. *Front Neurol* 24(9):770. <https://doi.org/10.3389/fneur.2018.00770>.
- Petkova VI, Ehrsson . (2008) If I were you: perceptual illusion of body swapping. *PLoS One* 3(12):e3832. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003832>.
- Proske U, Gandevia SC. (2018) Kinesthetic senses. *Compr Physiol* 8 (3):1157-1183. <https://doi.org/10.1002/cphy.c170036>.
- Romano D, Caffa E, Hernandez-Arieta A, Brugger P, Maravita A. (2015) The robot hand illusion: inducing proprioceptive drift through visuomotor congruency. *Neuropsychologia* 70:414-420. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.10.033>.
- Rothwell JC, Traub MM, Day BL, Obeso JA, Thomas PK, Marsden CD. (1982) Manual motor performance in a deafferented man. *Brain* 105:515-542.
- Runeson S, Frykholm G. (1981) Visual perception of lifted weight. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 7:733-740.
- Sanchez-Vives MV, Spanlang B, Frisoli A, Bergamasco M, Slater M. (2010) Virtual hand illusion induced by visuomotor correlations. *PLoS One* 5(4) e10381. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010381>.
- Schwind V, Lin L, Di Luca M, Jörg S, & Hillis J (2018) Touch with foreign hands: the effect of virtual hand appearance on visual-haptic integration. *Proceedings of the 15th ACM Symposium on Applied Perception*, 9:1–9:8. <https://doi.org/10.1145/3225153.3225158>
- Slater M, Spanlang B, Sanchez-Vives MV, Blanke O. (2010) First person experience of body transfer in virtual reality. *PLoS One* 5(5) e10564. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010564>.
- Snowden RJ. (1992) Sensitivity to relative and absolute motion. *Perception* 21:563-568.
- JASP Team . (2018) *JASP (Version 0.9)[computer software]*, 2018.
- RStudio Team . (2016) *RStudio: integrated development for R*. Boston, MA URL: RStudio, Inc, 2016. <http://www.rstudio.com/>.
- Teasdale N, Forget R, Bard C, Paillard J, Fleury M, Lamarre Y. (1993) The role of proprioceptive information for the production of isometric forces and for handwriting tasks. *Acta Psychol (Amst)* 82:179-191.
- Tran TQ, Shin H, Stuerzlinger W, Han J. (2017) Effects of virtual arm representations on interaction in virtual environments. *Proceedings of the 23rd ACM Symposium on Virtual Reality Software and Technology*, Vol. 40. . p. 1-40:9. <https://doi.org/10.1145/3139131.3139149>.
- Troje NF. (2012) In: Rutherford MD, & Kuhlmeier VA, editors. *Social perception: detection and interpretation of animacy, agency, and intention*. Cambridge: MIT Press. What is biological motion? Definition, stimuli and paradigms.
- Tsakiris M, Haggard P. (2005) The rubber hand illusion revisited: visuotactile integration and self-attribution. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 31:80-91.
- Tsakiris M, Longo MR, Haggard P. (2010) Having a body versus moving your body: neural signatures of agency and body-ownership.

- Neuropsychologia 48:2740-2749, <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.05.021>.
- Tsuge M, Izumizaki M, Kigawa K, Atsumi T, Homma I. (2012) Interaction between vibration-evoked proprioceptive illusions and mirror-evoked visual illusions in an arm-matching task. *Exp Brain Res* 223:541-551, <https://doi.org/10.1007/s00221-012-3281-7>.
- Wagenmakers EJ, Love J, Marsman M, Jamil T, Ly A, Verhagen J, Morey RD. (2018) Bayesian inference for psychology. Part II: example applications with JASP. *Psychon Bull Rev* 25:58-76, <https://doi.org/10.3758/s13423-017-1323-7>.
- Waltemate T, Gall D, Roth D, Botsch M, Latoschik ME. (2018) The impact of avatar personalization and immersion on virtual body ownership, presence, and emotional response. *IEEE Trans Vis Comput Graph* 24:1643-1652, <https://doi.org/10.1109/TVCG.2018.2794629>.
- Wellerdiek AC, Leyrer M, Volkova E, Chang DS, Mohler B. (2013) Recognizing your own motions on virtual avatars: is it me or not? *Proceedings of the ACM Symposium on Applied Perception* :138 <https://doi.org/10.1145/2492494.2501895>.
- Zhang J, Hommel B. (2016) Body ownership and response to threat. *Psychol Res* 80:1020-1029, <https://doi.org/10.1007/s00426-015-0698-1>.

(Received 5 April 2019, Accepted 26 July 2019)
(Available online xxxx)

IV- Chapitre 2 : Limites de l'intégration de signaux visuels artificiels dans la kinesthésie – Congruence Spatiale

a. Intégration multisensorielle des indices visuels provenant d'avatars à la première et à la troisième personne dans la perception de ses propres mouvements (Article 3 – *Etude Perspective Miroir* et *Etude Perspective 3ème Personne*).

i. Introduction

Comme observé dans les études précédentes, la vision des mouvements des bras de l'avatar participe à la génération d'une illusion de mouvement. Ce qui signifie que les informations visuelles de mouvement provenant d'un avatar vu à la première personne sont traitées en partie comme celles provenant du corps réel (Giroux et al., 2018, 2019). La présentation d'un avatar à la première personne, colocalisé avec le corps réel du participant, permet une congruence spatiale entre les informations visuelles provenant de l'avatar et celles, sensorimotrices, provenant du corps réel. Nous nous sommes alors questionnés sur la nécessité d'une telle congruence spatiale dans la kinesthésie. En effet, le reflet de notre corps dans un miroir n'est pas colocalisé avec notre corps à la différence d'un avatar à la première personne en réalité virtuelle. Cependant, il est tout de même possible d'utiliser les informations visuelles provenant du miroir pour la perception de soi (e.g., induction de l'illusion de la main en caoutchouc lorsqu'elle est vue via un miroir, Bertamini et al., 2011; Jenkinson & Preston, 2015) de même que pour réaliser des actions quotidiennes (e.g., se coiffer). Dans la première étude de cet article, nous avons fait l'hypothèse que la vision d'un avatar via un miroir (perspective miroir), placé en face du participant dans l'environnement virtuel, serait à même d'apporter des informations visuelles pertinentes pour la perception de nos propres mouvements et ce, même en l'absence d'avatar à la première personne, colocalisé avec le corps du participant. Cependant, si les informations visuelles provenant d'un miroir ne sont pas colocalisées avec le corps réel, elles font tout de même référence à sa position du fait des caractéristiques physiques d'un miroir, ce qui n'est pas le cas lors de l'utilisation d'avatars à la troisième personne. Néanmoins, ce type d'avatar perçu à la troisième personne est régulièrement utilisé dans les jeux vidéo et peut même induire des sensations d'incarnation (appartenance, localisation de soi, agentivité), bien que plus faibles que pour des avatars à la première

personne (Gorisse et al., 2017). Ainsi, un avatar à la troisième personne peut être utilisé efficacement pour agir dans un environnement virtuel et peut être ressenti comme faisant partie de soi. Dans la seconde étude de cet article nous avons donc émis, et testé, l'hypothèse selon laquelle les informations visuelles provenant d'un avatar à la troisième personne pourraient également participer à la perception de ses propres mouvements mais dans une moindre mesure que pour une perspective miroir.

ii. Méthode

Les participantes (n = 50) étaient, comme dans les précédentes études, immergées dans un environnement virtuel. Dans l'*Etude Perspective Miroir* (n = 24), un miroir faisait face aux participantes dans l'environnement virtuel et elles y voyaient le reflet de leur avatar. Cette perspective miroir pouvait être présentée seule (*Mirror_P*, Figure 24, a et d) ou associée à un avatar à la première personne. Cet avatar à la première personne pouvait pour sa part être tout à fait visible (*Full_P*, Figure 24, c et f) soit avec des bras uniquement suggérés (+) bien que non visibles puisque masqués (*Mirror+_P*, Figure 24, b et e). La condition *Full_P* consistait donc en une vue de l'avatar à la première personne plus une vue de son reflet dans le miroir, ce qui en faisait donc une perspective « complète » (full) associant perspective à la première personne et perspective miroir. Les informations de mouvement provenant des bras de l'avatar étaient visibles à la fois directement à la première personne et dans le miroir. La condition *Mirror+_P*, quant à elle, permettait de contrôler pour d'éventuels effets cognitifs (« top-down »). En effet, nous avons vu que des processus cognitifs tels que les attentes, les connaissances préalables ou les croyances (i.e., regroupées sous le terme « prior » dans les modèles bayésiens, voir page [50](#)) peuvent être impliqués dans l'intégration multisensorielle en modulant la fiabilité associée à telle ou telle information sensorielle. Or, dans la condition *Mirror_P*, aucun avatar n'était visible à la première personne, l'avatar « n'existant » que dans le miroir, ce qui est impossible dans le monde réel. La condition *Mirror+_P* permettait de présenter un avatar à la première personne tout en faisant en sorte que les informations visuelles de mouvement des bras ne soient visibles que dans le miroir (comme dans la condition *Mirror_P*). Cette condition permettait donc de déterminer si des processus cognitifs tels que le fait de savoir qu'un avatar à la première personne était présent dans l'environnement virtuel influent sur la contribution des informations visuelles provenant du miroir.

Une première phase permettait l'incarnation de l'avatar par un couplage entre les mouvements réels des bras des participantes et les mouvements des bras de l'avatar (phase d'incarnation). Lors de la seconde phase (phase expérimentale), les participantes réalisaient des essais dans une condition *avatar* et une condition *contrôle*, et ce pour chaque type de perspective (Mirror_P, Mirror+_P et Full_P) :

- Dans la condition *contrôle* (unimodale proprioceptive), seul le bras gauche réel des participantes était déplacé (les bras de l'avatar étant dissimulés dans des boîtes virtuelles, Figure 24, d, e et f)
- Dans la condition *avatar* (bimodale), les bras de l'avatar et le bras gauche réel des participantes étaient déplacés (Figure 24, a, b et c).

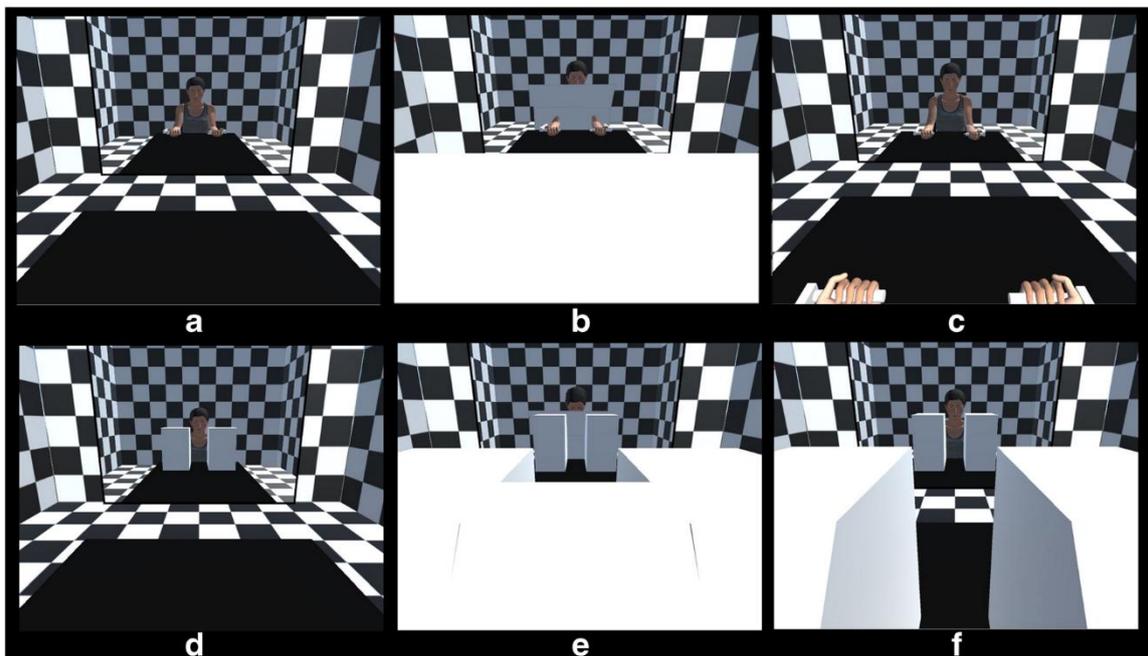


Figure 24. Représentation des différentes conditions de l'*Etude Perspective Miroir*. Les images du haut (a, b, c) représentent la condition *avatar* (bimodale) avec la perspective miroir (Mirror_P, a), la perspective miroir plus l'avatar à la première personne aux bras masqués (Mirror+_P, b) ou la perspective miroir plus l'avatar à la première personne (Full_P, c). Les images du bas (d, e, f) quant à elles représentent la condition *contrôle* (proprioceptive) dans laquelle les avant-bras de l'avatar étaient dissimulés dans des boîtes virtuelles.

Pour chaque essai de chacune des conditions expérimentales, les participantes estimaient la vitesse ainsi que le début et la fin de l'illusion de mouvement perçue dans leur bras droit. Un questionnaire d'incarnation composé de quinze items (1-5, 6-9, 14-15, 17-20) du questionnaire de Gonzalez-Franco & Peck (2018) permettait d'évaluer les différents aspects de l'incarnation de chaque type d'avatar (Appartenance, Localisation, Agentivité et Apparence Externe).

Dans l'*Etude Perspective 3ème Personne* (n = 26), l'avatar pouvait être vu dans une perspective miroir (Mirror_P, Figure 25, a et d), faisant face aux participantes et bougeant en miroir. A la différence de l'étude précédente, aucun miroir n'était cependant représenté dans l'environnement virtuel. Dans une seconde condition expérimentale (3rd_P, Figure 25, b, c, e et f), l'avatar était vu dans une perspective à la 3^{ème} personne, de profil, à gauche ou à droite des participantes. Les participantes réalisaient six essais dans les conditions avatar (bimodale, Figure 25, a, b et c) et contrôle (unimodale proprioceptive, Figure 25, d, e et f) décrites plus tôt, et ce pour chaque type de perspective (Mirror_P et 3rd_P).

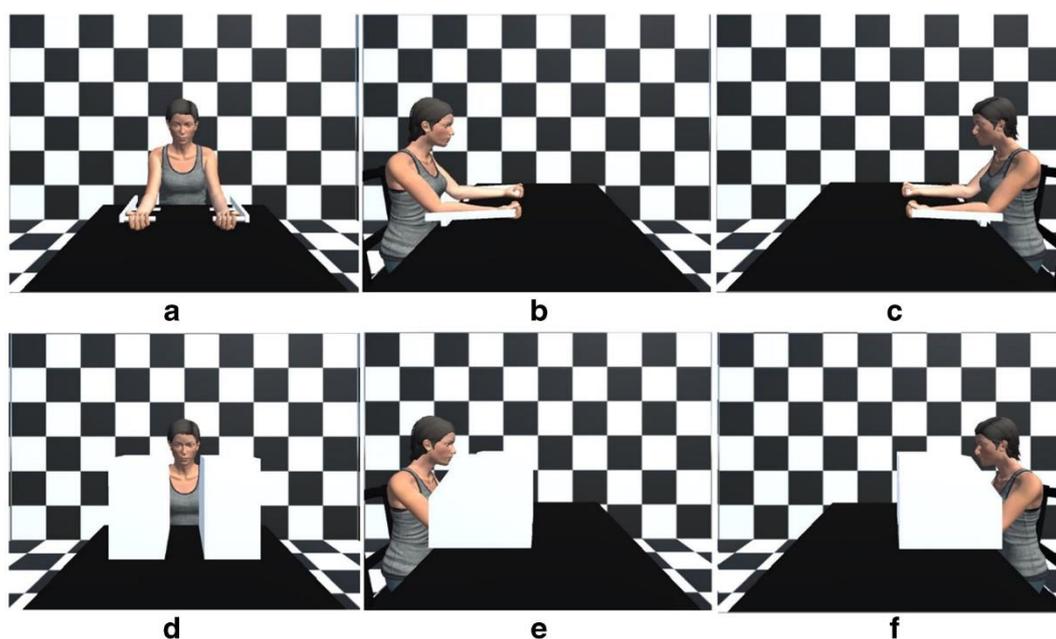


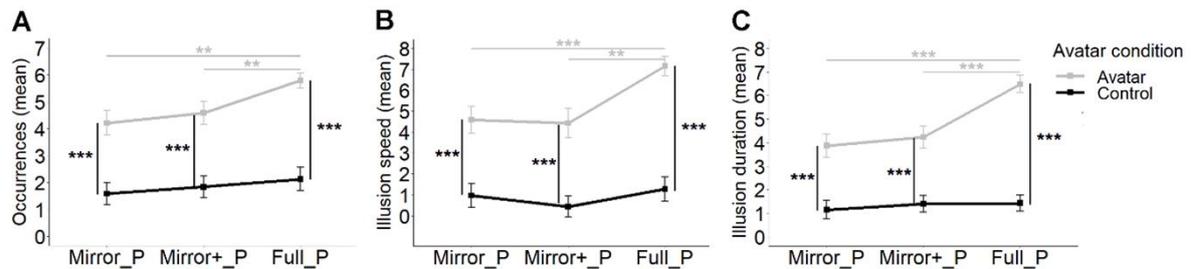
Figure 25. Représentation des différentes conditions de l'*Etude Perspective 3ème Personne*. Les images du haut représentent la condition avatar (bimodale) tandis que les images du bas représentent la condition contrôle (proprioceptive). L'avatar pouvait être vu dans une perspective miroir (Mirror_P, a et d) ou à la troisième personne (3rd_P), de profil, à gauche (b et e) ou à droite (c et f) des participantes.

Pour chaque essai de chacune des conditions, les participantes devaient estimer la vitesse ainsi que le début et la fin de l'illusion de mouvement perçue dans leur bras droit. Un questionnaire d'incarnation composé de 13 items (1-3, 6-9, 14-15 et 17-20) du questionnaire de Gonzalez-Franco & Peck (2018) permettait d'évaluer les différents aspects de l'incarnation de chaque type d'avatar (Appartenance, Localisation, Agentivité et Apparence Externe). Les deux expériences présentées dans cet article ont été pré-registrées (*Etude Perspective Miroir* : <https://osf.io/wjtx8> et *Etude Perspective 3ème Personne* : <https://osf.io/hu7c6>).

iii. Résultats

Résultats de l'Etude Perspective Miroir

Dans cette étude les illusions étaient plus fréquentes, plus rapides et duraient plus longtemps en condition avatar (bimodale) qu'en condition contrôle (unimodale proprioceptive) et ce, quelle que soit la perspective. Une interaction entre la modalité (avatar versus contrôle) et la perspective était également observée. En condition avatar, les illusions étaient plus fréquentes, plus rapides et duraient plus longtemps lorsque la perspective miroir était accompagnée d'un avatar à la première personne entièrement représenté (*Full_P*) que lorsque ce dernier était partiellement masqué (*Mirror+_P*) ou lorsque seule la perspective miroir était disponible (*Mirror_P*), voir Figure 26. Aucune différence entre les trois perspectives n'était observée dans la condition contrôle. Il n'y avait pas non plus de preuve solide d'une différence de sensation d'incarnation de l'avatar entre les trois types de perspective.



* BF10>10, ** BF10>30, *** BF10>100

Figure 26. Occurrence (A), vitesse (B) et durée (C) moyennes de l'illusion kinesthésique pour chaque type de Perspective (*Mirror_P*, *Mirror+_P*, *Full_P*) et chaque condition d'Avatar (Avatar vs. Control) dans l'Etude Perspective Miroir. Les barres d'erreurs correspondent aux intervalles de confiance après correction de Cousineau-Morey pour les plans intra-sujet.

Résultats de l'Etude Perspective 3^{ème} Personne

Les illusions étaient plus fréquentes, plus rapides et plus longues lorsque l'avatar était visible (condition avatar) comparativement à la condition contrôle et ce, que cet avatar apparaisse dans une perspective miroir (*Mirror_P*) ou à la troisième personne, de profil sur un côté du participant (*3rd_P*). Toutefois, comme l'atteste l'interaction entre les facteurs Avatar et Perspective (voir Figure 27), l'impact de la vision de l'avatar sur l'illusion, tel qu'évalué aux travers de sa fréquence d'occurrence, sa vitesse ou sa durée, était plus important lorsque celui-ci apparaissait dans une perspective miroir que dans une perspective à la troisième personne. A l'inverse, l'évaluation de la sensation d'incarnation telle qu'évaluée par le questionnaire

d'incarnation, n'offrait pas de preuve solide d'une différence de sensation d'incarnation entre les différentes perspectives.

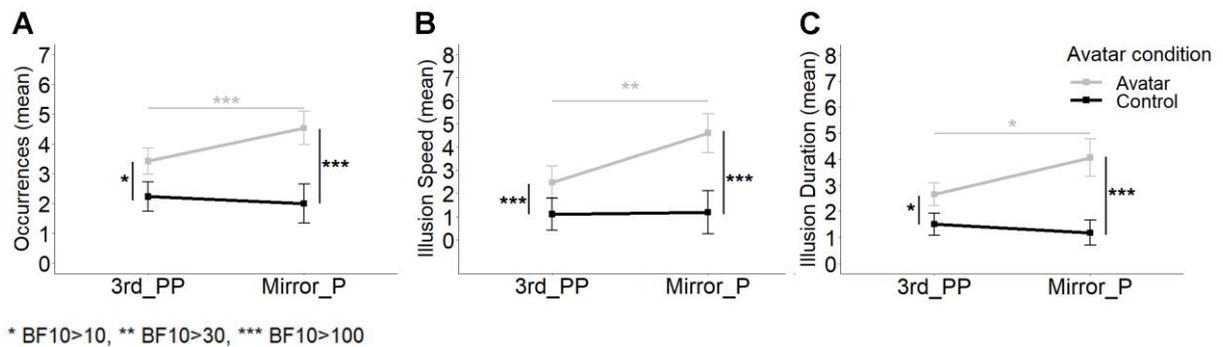


Figure 27. Occurrence (A), vitesse (B) et durée (C) moyennes de l'illusion kinesthésique pour chaque type de Perspective (*Mirror_P*, *3rd_P*) en condition *Avatar* et *Control* dans l'*Etude Perspective 3^{ème} Personne*.

iv. Discussion

Les résultats de ces deux études nous indiquent que la colocalisation entre avatar et participant n'est pas nécessaire lorsqu'il s'agit de percevoir ses propres mouvements. En effet, les illusions kinesthésiques étaient plus fréquentes et plus intenses (vitesse et durée) lorsque les bras de l'avatar bougeaient en synchronie avec le bras gauche réel des participantes (condition avatar) que lorsqu'ils étaient cachés dans des boîtes virtuelles (condition contrôle), et ce indépendamment de la perspective (*Full_P*, *Mirror+_P*, *Mirror_P*, *3rd_P*). Les informations visuelles de mouvement provenant de l'avatar étaient donc utilisées à des fins kinesthésiques même lorsque ce dernier n'était pas vu à la première personne. Néanmoins, l'impact des informations visuelles sur le percept kinesthésique variait selon la perspective, les illusions les plus fréquentes et les plus intenses étant observées lorsque l'avatar à la première personne était entièrement visible en plus d'être visible dans le miroir (*Full_P*) et les moins fréquentes et intenses lorsque l'avatar était vu à la troisième personne, de profil (*3rd_P*). Il semblerait donc que l'incongruence spatiale n'empêche pas mais module et limite l'intégration des informations visuelles provenant de l'avatar aux informations proprioceptives dans la perception de ses propres mouvements.

Éléments clés à retenir de cet article.

- Les informations visuelles provenant d'un avatar vu via un miroir ou à la troisième personne sont traitées comme si elles provenaient du corps réel lorsqu'il s'agit de percevoir ses propres mouvements.
- La participation des informations visuelles de mouvement provenant d'un avatar varie selon la perspective dans laquelle il est vu. Le degré d'incongruence spatiale entre avatar et corps réel module cette participation.
- Les informations visuelles artificielles différant des informations visuelles naturelles en ce qui concerne la localisation (ou perspective) peuvent tout de même être utilisées dans la formation d'un percept kinesthésique, bien que dans une moindre mesure.

v. *Article 3 – Etudes Perspectives*



Multisensory integration of visual cues from first- to third-person perspective avatars in the perception of self-motion

Marion Giroux¹ · Julien Barra¹ · Christian Graff¹ · Michel Guerraz^{1,2}

Accepted: 5 February 2021 / Published online: 16 April 2021
© The Psychonomic Society, Inc. 2021

Abstract

In the perception of self-motion, visual cues originating from an embodied humanoid avatar seen from a first-person perspective (1st-PP) are processed in the same way as those originating from a person's own body. Here, we sought to determine whether the user's and avatar's bodies in virtual reality have to be colocalized for this visual integration. In Experiment 1, participants saw a whole-body avatar in a virtual mirror facing them. The mirror perspective could be supplemented with a fully visible 1st-PP avatar or a suggested one (with the arms hidden by a virtual board). In Experiment 2, the avatar was viewed from the mirror perspective or a third-person perspective (3rd-PP) rotated 90° left or right. During an initial embodiment phase in both experiments, the avatar's forearms faithfully reproduced the participant's real movements. Next, kinaesthetic illusions were induced on the static right arm from the vision of passive displacements of the avatar's arms enhanced by passive displacement of the participant's left arm. Results showed that this manipulation elicited kinaesthetic illusions regardless of the avatar's perspective in Experiments 1 and 2. However, illusions were more likely to occur when the mirror perspective was supplemented with the view of the 1st-PP avatar's body than with the mirror perspective only (Experiment 1), just as they are more likely to occur in the latter condition than with the 3rd-PP (Experiment 2). Our results show that colocalization of the user's and avatar's bodies is an important, but not essential, factor in visual integration for self-motion perception.

Keywords Kinaesthesia · Multisensory integration · Avatar · Embodiment · First-person perspective · Third-person perspective

Kinaesthesia is the conscious perception of one's own movements. It emerges from the integration of muscular, tactile, and visual signals from the individual's body (Blanchard et al., 2013; Chancel, Brun, et al., 2016; Romano et al., 2013) and cannot be considered independently of the percep-

tion of one's own body, also termed “embodiment” (Arzy et al., 2006). However, the representation of one's body is a rather flexible construct and can stretch to incorporate external objects like fake body segments (e.g., a rubber hand; Botvinick & Cohen, 1998; Chancel & Ehrsson, 2020; Ehrsson et al., 2005; Longo et al., 2008) and virtual whole bodies (e.g., avatars; Pfeiffer et al., 2013; Slater et al., 2010). As proposed by Kilteni and collaborators (2012) and in line with de Vignemont (2011), “the sense of embodiment toward an artificial body B is the sense that emerges when B's properties are processed as if they were the properties of one's own biological body” (p. 375). This inevitably raises the question whether or not these “external” objects or bodies are treated as part of one's own body for the purpose of kinaesthesia.

Recent research has shown that visual motion signals originating from either an embodied rubber hand (Metral & Guerraz, 2019) or an embodied whole-body avatar (Giroux et al., 2019; Giroux et al., 2018) undergo multisensory integration for the purpose of kinaesthesia in the same way as signals from the biological body do (see Barra et al., 2020, for a review)—at least when these

Highlights

- Spatial congruence is considered to be determinant for multisensory integration.
- Kinaesthesia dependence on spatial congruence has been tested in virtual reality.
- Visual motion cues of an avatar seen in a mirror or from the 3rd-PP are integrated for kinaesthesia.
- Visual perspective affects the weight of the avatar's motion cues in kinaesthetic perception.

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

¹ University Grenoble Alpes, University Savoie Mont Blanc, CNRS, LPNC, 38000 Grenoble, France

² Psychology and Neurocognition Laboratory CNRS UMR 5105, University Savoie Mont Blanc (USMB), Chambéry, France

external objects are viewed from a first-person perspective (1st-PP). Indeed, displacement of an embodied humanoid 1st-PP avatar's forearm evoked (in most individuals) an illusory movement in their otherwise static, real forearm (Giroux et al., 2019; Giroux et al., 2018). The visual inputs from the avatar's arms were combined with congruent muscle inputs from one of the participant's arms moved passively; these illusory movements were far more vivid than those evoked with visual or muscular unimodal stimulation (Giroux et al., 2019; Giroux et al., 2018). This finding is in line with the multisensory integration framework and therefore appears to be a relevant way of highlighting the involvement of visual motion cues in kinaesthesia (see also Chancel, Blanchard, et al., 2016; Chancel et al., 2017; Hagura et al., 2007). From a 1st-PP, the user's body and its avatar are colocalized. The latter is seen as occupying the space where the user's body should be, according to the user's view of the virtual environment. Colocalization of the avatar with the user's body facilitates embodiment, as embodiment is more limited when avatars are viewed from a third-person perspective (3rd-PP; Bertamini et al., 2011; Jenkinson & Preston, 2015; Kontaris & Downing, 2011; Maselli & Slater, 2014; Preston et al., 2015). The 1st-PP can even override the 3rd-PP view of one's real body, leading to an out-of-body illusion and disembodiment of the body viewed from a 3rd-PP (Ehrsson, 2007; Guterstam et al., 2015; Guterstam & Ehrsson, 2012). When facing a mirror, the reflection of someone's body is also not colocalized with the real body but is located "on the other side" of the mirror. Nevertheless, humans learn to recognize themselves in the mirror at a very young age (Anderson, 1984) and to use the mirror reflection to guide their movements when (for example) putting on makeup or combing their hair (Bertamini & Parks, 2005; Bianchi et al., 2008; Lawson & Bertamini, 2006). Indeed, most interactions with mirrors are about recognizing and perceiving oneself—giving mirrors a special role in the perception of one's own body. Furthermore, a rubber hand or a whole-body avatar viewed in a mirror can be embodied in the same way as an avatar viewed from a 1st-PP (Abdulkarim & Ehrsson 2016; Bertamini et al., 2011; González-Franco et al., 2010; Jenkinson & Preston, 2015; Kontaris & Downing, 2011). This finding shows that the avatar real (physical) position and orientation are reconstructed from its reflection in the mirror and that it is processed as being part of one's own body (Bertamini et al., 2011; Jenkinson & Preston, 2015; Kontaris & Downing, 2011). We therefore hypothesized that the mirror perspective could provide relevant visual motion cues about one's own body for the purpose of kinaesthesia. In a first experiment (Experiment 1), we immersed our participants in a virtual environment in which a whole-body

avatar was visible in a virtual mirror facing them. This "mirror perspective" was evaluated either with or without an additional 1st-PP. The 1st-PP avatar was itself either fully visible or had its arms hidden by a virtual board (i.e., they were only suggested). The involvement of visual motion cues in kinaesthesia was assessed by measuring the characteristics of illusory arm displacements evoked by manipulation of the avatar's arm movements (see Giroux et al., 2019; Giroux et al., 2018). In line with the abovementioned hypothesis, we expected illusory displacements to occur when the avatar was viewed in the mirror perspective (i.e., even in the absence of a 1st-PP). However, in view of the rules of multisensory integration in general and the impact of the richness and reliability of visual signals on perception in particular (Chancel, Blanchard, et al., 2016; Ernst & Banks, 2002), we expected the illusions to be more frequent and more intense when either the 1st-PP avatar is added to the mirror perspective or is only suggested making the mirror perspective more reliable.

It is known that a 3rd-PP is less effective for avatar embodiment than a 1st-PP or a mirror perspective (Denisova & Cairns, 2015; Maselli & Slater, 2013; Petkova et al., 2011; Slater et al., 2010), as spatial congruence may be an important element for multisensory integration (Calvert & Thesen, 2004; Lopez et al., 2012; Slutsky & Recanzone, 2001; Tsakiris & Haggard, 2005). In fact, embodiment also named *the sense of embodiment* (Kilteni et al., 2012), consists of an ensemble of subcomponents (*ownership, self-location, agency*; Kilteni et al., 2012; Longo et al., 2008; and *external appearance*; González-Franco & Peck, 2018). Therefore, the effect of the avatar perspective may differ from one subcomponent to another. Indeed, "body ownership" (i.e., the feeling that the avatar's body is one's own), "self-location" (i.e., the feeling that one's own body is located in the same place as the avatar's body), and "external appearance" (i.e., the feeling that one resembles the avatar) may be found to be weaker (though still possibly present) with a 3rd-PP than with a 1st-PP (Debarba et al., 2017; Gorisse et al., 2017). In contrast, "agency" (i.e., the feeling that one can control the avatar's body as though it was its own) can be equally strong with 3rd-PP and 1st-PP—particularly when the avatar faithfully reproduces the participant's actual movements (Gorisse et al., 2017), as manipulated in the embodiment phase in the present experiment. Thus, a 3rd-PP avatar in virtual reality can—at least to some extent—be felt as if it were one's own body. Further, this perspective can be used effectively to act in the virtual environment as well as in real, more or less remote environments (i.e., teleoperation). In this respect, one can reasonably expect visual motion cues originating from a 3rd-PP avatar to provide relevant visual motion cues for the perception of

one's own movements, though to a lesser extent than the mirror perspective, for instance. Experiment 2 was designed to test the latter hypothesis. We immersed our participants in a virtual environment in which their whole-body avatar was viewed from a mirror perspective (facing them, although in the absence of a virtual mirror) or from a 3rd-PP rotated 90° to the left or right.

Methods

Participants

The expected effect size for Experiment 1 was based on that observed in Giroux et al.'s (2018) study of the involvement of visual motion cues from an embodied 1st-PP avatar on kinaesthetic illusions ($n = 28$; $d = 0.92$). An a priori power analysis with $\alpha = 0.05$ and $1 - \beta = 0.80$ indicated a minimum required sample size of $n \approx 12$ (RStudio software, RStudio Team, 2020). Considering the comparison of interest in the present study (i.e., a context of spatial translation thought to lead to smaller effects), we doubled the minimum required sample size to $n \approx 24$. The same number was chosen for Experiment 2. Our sample sizes were preregistered before conducting the experiments (see Open Practices Statement).

The avatar used in both experiments was female; hence, only female participants were recruited. Some individuals do not experience any visually induced kinaesthetic illusions (Chancel et al., 2017; Giroux et al., 2019; Giroux et al., 2018; Guerraz et al., 2012). We therefore screened the participants in a preliminary test assessing kinaesthetic illusion with combined visual and muscular stimulation, as performed by Giroux et al. (2018) and Giroux et al. (2019). Of the 26 and 28 healthy participants respectively recruited for Experiments 1 and 2, 24 and 26 experienced the kinaesthetic illusion and were therefore included. The mean \pm *SD* age of the study population was 19.17 ± 0.96 years for Experiment 1 and 20.62 ± 6.64 years for Experiment 2. None of the participants took part in both experiments. All but six of the participants were right-handed (as determined in the Edinburgh Inventory Test; Oldfield, 1971). None of the participants had proprioceptive or neuromuscular disorders. All of the participants had normal or corrected-to-normal vision and provided their written, informed consent prior to initiation of the experiments. The study was performed in accordance with the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki and was approved by the local independent ethics committee (CEREUS, Savoie Mont Blanc University, Chambéry, France).

Materials

Immersive virtual reality technology

Participants were seated in front of a desk on which two manipulanda were positioned. These consisted of wooden arms ending with a handgrip on which the participants placed their forearms. The right manipulandum remained static, while the left one, which was fitted with a low-noise synchronous DC motor (24V, Maxon with planetary Maxon reductor 1296:1 Switzerland), could flex or extend the participant's arm from its initial starting position. A head-mounted display (HMD; Oculus Rift; Oculus VR, Irvine, CA, USA) operating with Unity software (Unity Technologies, San Francisco, CA, USA) and running on a computer equipped with an MSI Geforce GTX 980 Gaming 4G graphics card (Micro-Star International, Taiwan) and an Intel Core i7-4790K processor (Intel Corporation, USA) immersed the participants in a virtual environment in which they saw a young female avatar. The avatar was seated with its elbows on a virtual table and could be viewed from different perspectives, depending on the experimental condition. The virtual forearms could reproduce the same movements as the participant's forearms, thanks to an electromagnetic motion capture system (Liberty™, Polhemus, Colchester, VT, USA). The motion sensors were fixed to wrist pads worn by the participants to prevent any wrist movements. The head-mounted display included real-time tracking mechanisms to estimate the head's position and orientation. This feature enables perspective correction and allows the user to move his or her head freely in a room-sized environment, while the avatar's head reproduces the same movements. Only the forearms' movements and rotations and the tilting of the participant's head were reproduced on the avatar in the virtual reality. The avatar's other body parts remained static. White noise was played through the head-mounted display's headphones to cover the sound of the manipulandum motor. A representation of the experimental setup is shown in Fig. 1.

The avatar's perspectives in Experiment 1

In Experiment 1, a virtual mirror was placed in front of the participant. This showed the reflection of the 1st-PP avatar, with the avatar's arms visible in the *Avatar* conditions (see Fig. 2a–c) or hidden from view by virtual white boxes in the *Control* conditions (Fig. 2d–f). The visual perspective in the *Avatar* conditions was manipulated as follows: In the *Mirror_P* condition (Fig. 2a), the avatar could be seen in the mirror, but not from the 1st-PP. In the *Mirror+_P* condition (Fig. 2b), the avatar could be seen in the mirror and from the 1st-PP, but with the forearms in 1st-PP masked by a virtual board and therefore only suggested (Fig. 2b). In the *Full_P* condition (Fig. 2c), the avatar was fully visible in the mirror and from the 1st-PP. A video for each of these experimental conditions can be viewed from the following address (<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.13359158>).



Fig. 1 A representation of the experimental setup

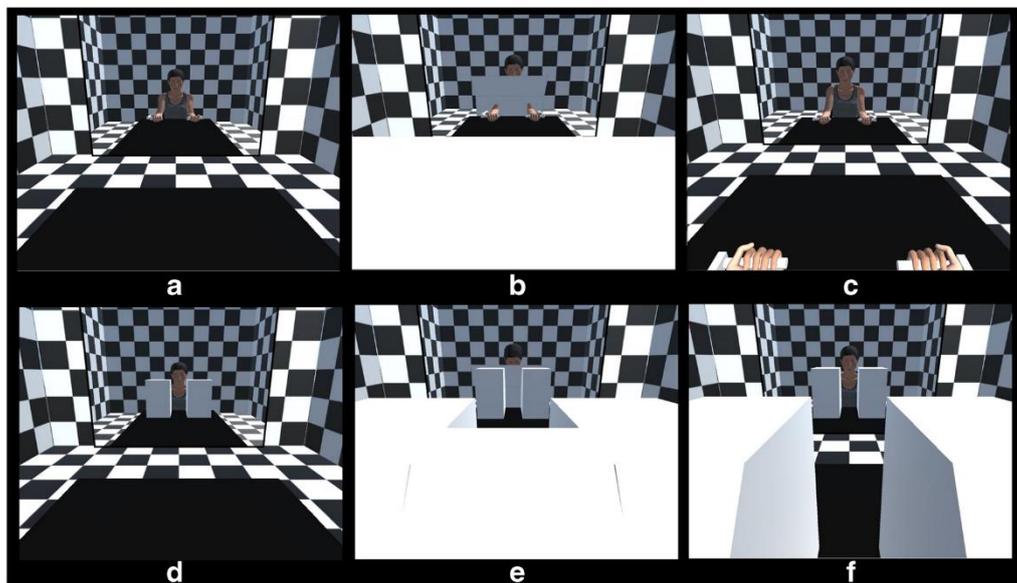


Fig. 2 A representation of the experimental conditions in Experiment 1. The upper panels show the *Avatar* condition, with the mirror perspective (*Mirror_P*, a), the mirror perspective plus the suggested 1st-PP avatar

(*Mirror+_P*, b), or the mirror perspective plus the full 1st-PP avatar (*Full_P*, c). The lower panels show the corresponding *Control* conditions (d–f), in which the avatar’s forearms are hidden

The avatar's perspectives in Experiment 2

In Experiment 2, the avatar was seated in front of the participant. It either faced the participant (the *Mirror_P* condition; Fig. 3a–d) or was turned 90° to the left or to the right (*3rd_PP* conditions; Fig. 3b, c, e, f). A 1st-PP avatar was not present in Experiment 2. A video for each of these experimental conditions can be viewed from the following address (<https://doi.org/10.6084/m9.figshare.13359179>).

Procedures

The avatar embodiment phase

Once the participant had been fitted with the experimental material as described in the previous section, she sat with her elbows on a table. She was required to look at the avatar's arms in the virtual environment and to actively flex and extend her forearms (alternating phase and antiphase movements) at a comfortable, self-paced frequency for 1 minute. During this embodiment phase, the avatar's forearms faithfully reproduced the participant's real movements, as captured by the motion capture system. The spatiotemporal congruency between real, active movements and virtual movements enabled the participant to embody the avatar (see Dummer et al., 2009; Tsakiris et al., 2005). In Experiments 1 and 2, the reflected forearms and the 3rd-PP avatar's forearms moved in a mirror-like way during the embodiment phases. The

participant's left arm controlled the avatar's right arm, and vice versa. The embodiment phase was repeated for each perspective condition in a counterbalanced order and was immediately followed by a brief embodiment questionnaire. To maintain embodiment in a given perspective condition, an additional embodiment period of 30 seconds (not followed by the questionnaire) was performed between the blocks of six trials. The questionnaire contained items from González-Franco and Peck's (2018) embodiment questionnaire. Fifteen items of relevance to our virtual reality design were used for Experiment 1 (1–5, 6–9, 14–15, 17–20), and 13 were used for Experiment 2 (1–3, 6–9, 14–15, 17–20). Items 4 and 5 (related to virtual mirrors) were only relevant in Experiment 1. Each assertion (e.g., "I felt as if the virtual arms were my own arms") is scored on a 7-point Likert scale, from –3 (*strongly disagree*) to 3 (*strongly agree*). A mean embodiment score was computed for each participant, according to González-Franco and Peck's recommendations. Four embodiment subscores were calculated from the various items: body ownership (Items 1–5), agency (Items 6–9), self-location (Items 14–15), and external appearance (Items 17–20). The items are presented in the [Supplementary Material](#).

The illusion induction phase

After the embodiment phase, the participant's forearms were positioned on the manipulanda. The right arm remained static and was held at 30° to the horizontal plane. The left arm was

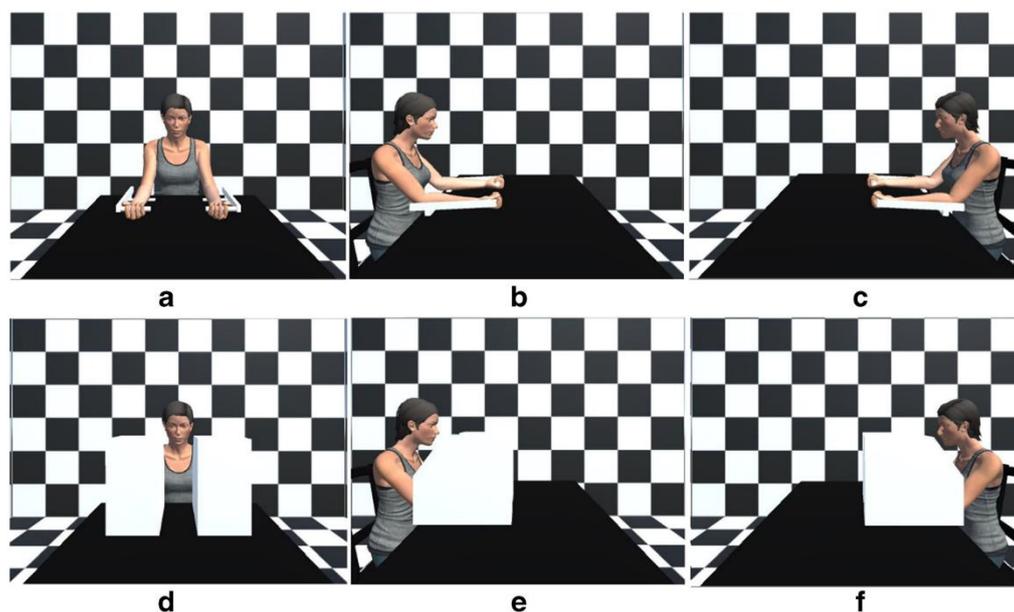


Fig. 3 A representation of the experimental conditions in Experiment 2. The upper panel represents the *Avatar* conditions (with the avatar's forearms visible) and the lower panel represents the corresponding

Control conditions (with the avatar's forearms hidden by virtual boxes). The avatar was either facing the participant (*Mirror_P*; a, d) or rotated left or right by 90° (*3rd_PP*; b, c, e, f)

Table 1 Mean (standard deviation) of the illusion occurrence, speed and duration depending on the perspective condition (*Mirror_P*, *Mirror+_P*, *Full_P*) and on the avatar condition (*Avatar* or *Control*) and of the embodiment score and sub-scores (Ownership, Agency, Self-location and External Appearance) in Experiment 1

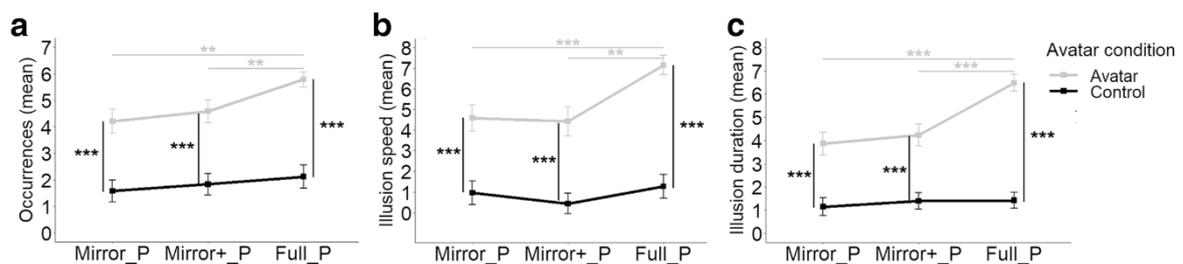
		Occurrence	Speed	Duration	Embodiment	Ownership	Agency	Location	Appearance
<i>Mirror_P</i>	<i>Avatar</i>	4.21 (1.93)	4.58 (3.20)	3.87 (2.71)	0.86 (0.79)	1.18 (1.03)	1.30 (0.51)	0.65 (1.16)	-0.22 (1.46)
	<i>Control</i>	1.58 (1.91)	0.97 (2.06)	1.15 (1.79)					
<i>Mirror+_P</i>	<i>Avatar</i>	4.58 (1.64)	4.43 (3.50)	4.24 (2.61)	0.92 (0.72)	1.28 (1.36)	1.18 (0.76)	0.88 (1.13)	-0.24 (1.49)
	<i>Control</i>	1.83 (2.16)	0.44 (1.68)	1.40 (2.15)					
<i>Full_P</i>	<i>Avatar</i>	5.79 (0.51)	7.16 (2.70)	6.49 (1.96)	1.24 (0.53)	1.42 (1.00)	1.42 (0.46)	1.44 (0.96)	0.10 (1.51)
	<i>Control</i>	2.13 (2.03)	1.27 (2.36)	1.42 (1.78)					

positioned at either 15° or 45° relative to the horizontal plane. Following a baseline period of a few seconds, the left arm could be passively moved with an angular amplitude of 30° and a constant angular speed of 3.8°/s (duration: 8 s). The sequence of movements consisted of six alternating flexions and extensions (six trials), with the first movement being either a flexion or an extension (counterbalanced between the participants). The participants were told not to resist these passive movements and to look at the avatar’s forearms. Each movement was followed by a few seconds during which the avatar’s and participant’s arms remained static, allowing the participant to verbally grade the speed of the illusory displacement experienced in the right arm on a 0-to-10 scale. A rating of 0 corresponded to the absence of illusory displacement, and 10 corresponded to the same speed of displacement as for the passively moved left forearm. Next, the participants had to indicate the direction of the perceived movement, which could be either the same as or opposite to that of the left forearm. On the basis of this second evaluation, the 0-to-10 speed rating was considered to be either positive when the illusory movement was in the direction of the left forearm, or negative when it was in the opposite direction. Hence, the final speed rating ranged from -10 to 10. The participant was also required to estimate the beginning and the end of the illusory displacement with respect to the start of the trial, with both estimates ranging from 0 s to 8 s (e.g., “it started three seconds

after the beginning of the trial” was rated as 3; “it ended seven seconds after the beginning of the trial” was rated as 7). Once these variables had been rated, the next trial began.

In the *Avatar* conditions, passive displacement of the participant’s left forearm was coupled in real time to displacement of the left and right avatar’s forearms, both of which moved with the same angular amplitude and speed (from either 15° to 45° or from 45° to 15°, relative to the horizontal plane). In the *Control* conditions, the participant’s left forearm was moved passively, and the avatar’s arms were localized inside virtual boxes and were therefore not visible either in the mirror or from a 1st-PP or 3rd-PP.

Each experimental condition was performed in two blocks of six trials with three flexions and extensions per block. This led to a total of 36 experimental trials per participant for Experiment 1 as well as for Experiment 2. For each experimental condition, two familiarization trials were performed before the experimental block of six trials. The various experimental conditions were applied in a pseudorandom order. In Experiment 2, we randomly added two sham trials in each block. In a sham trial, the avatar’s forearms were masked in virtual white boxes and no displacement of the participant’s arm occurred. The sham trials were not included in the statistical analyses but allowed us to determine whether an illusion occurred in the absence of stimulation. Conceivably, such illusions could reflect either experimental demand or



* BF10>10, ** BF10>30, *** BF10>100

Fig. 4 The mean occurrence (a), speed (b), and duration (c) of the kinaesthetic illusion for each of the Perspective (*Mirror_P*, *Mirror+_P*, *Full_P*) and Avatar (*Avatar* vs. *Control*) conditions. The error bars

correspond to the confidence intervals after Cousineau–Morey correction for within-subjects designs

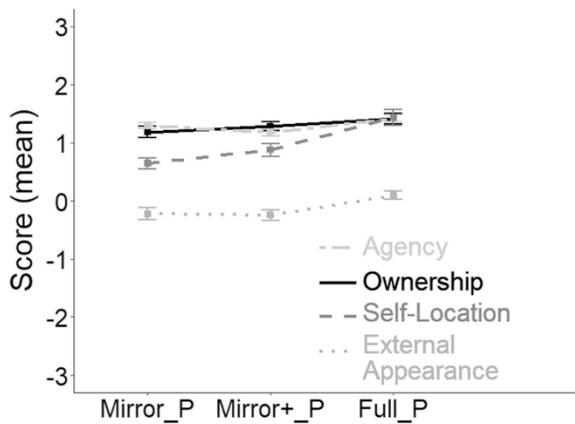


Fig. 5 The mean scores for each subcomponent of embodiment (Ownership, Agency, Self-Location, and External appearance) and for each Perspective condition (*Mirror_P*, *Mirror+_P*, *Full_P*)

“spontaneous sensations” (see Beaudoin & Michael, 2014; Michael et al., 2015).

Statistical analyses

Analysis of variance and pairwise comparisons *t* tests were assessed with Bayesian equivalent tests. Statistical analysis was performed using JASP software (JASP Team, 2020 [https://jasp-stats.org/]; Kruschke 2010; Wagenmakers et al., 2018). Statistical evidence was reported using Bayes factors (BFs), BF_{10} for paired sample comparisons and BF_{incl} for analyses of variance (ANOVAs) denoting the level of evidence of the alternate hypothesis (nonsigned difference), and the inclusion of a specific parameter in a model (ANOVA) respectively. The cutoff values defined by Jeffreys (1998) were used to interpret BFs.

Results

Experiment 1

The kinaesthetic illusion’s occurrence, speed, and duration were assessed in Experiment 1 in 3×2 within-subjects,

repeated-measures Bayesian ANOVAs [“Perspective” (*Mirror_P*, *Mirror+_P*, *Full_P*) \times “Avatar” (*Avatar*, *Control*)]. Embodiment and subcomponents scores were evaluated with a one-way repeated-measures Bayesian ANOVA [“Perspective” (*Mirror_P*, *Mirror+_P*, *Full_P*)]. Mean data are provided in Table 1.

The occurrence of the kinaesthetic illusion

The analysis of variance (ANOVA) yielded strong statistical evidence for an effect of *Avatar* ($BF_{incl} = 6.1e^{+15}$) and of *Perspective* ($BF_{incl} = 10.8$), but no convincing interaction between *Avatar* and *Perspective* ($BF_{incl} = 1.51$). As shown in Fig. 4 and confirmed by pairwise comparisons, the mean frequency of occurrence was greater when the avatar’s arms were visible (the *Avatar* condition) than when they were not (the *Control* condition), whatever the perspective (*Mirror_P*: $BF_{10} = 745$, $CI_{95\%} [0.78, 2.03]$, Cohen’s $d = 1.37$; *Mirror+_P*: $BF_{10} = 1.6e^{+3}$, $CI_{95\%} [0.73, 2.15]$, $d = 1.43$; *Full_P*: $BF_{10} = 5.3e^{+5}$, $CI_{95\%} [1.53, 3.04]$, $d = 2.47$). In the *Avatar* condition, participants were also more likely to experience an illusion with the *Full_P* than with either the *Mirror_P* ($BF_{10} = 37.2$, $CI_{95\%} [0.36, 1.58]$, $d = 1.12$) or *Mirror+_P* ($BF_{10} = 44.9$, $CI_{95\%} [0.37, 1.62]$, $d = 1.00$). The latter two conditions did not differ from each other ($BF_{10} = 0.34$, $CI_{95\%} [-0.77, 0.28]$, $d = 0.21$). There were no differences between the *Control* conditions (all $BF_{10} < 1$). It should be noted that the vast majority of the kinaesthetic illusions were in the same direction as the avatar’s forearm (and/or participant’s forearm) displacements. However, 1.9% and 7.2% of the illusions were reversed in the *Avatar* and *Control* conditions, respectively.

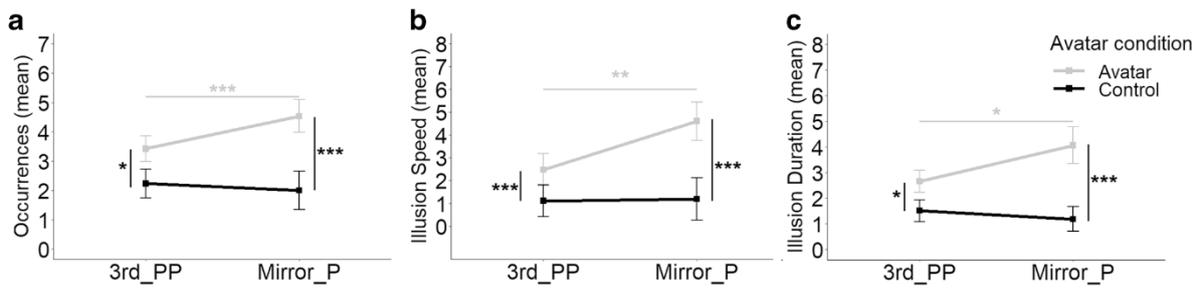
The speed and duration of the kinaesthetic illusion

The ANOVAs applied to both speed and duration showed evidence for effects of *Avatar* (speed: $BF_{incl} = 6.01e^{+15}$; duration: $BF_{incl} > 10e^{+15}$) and *Perspective* (speed: $BF_{incl} = 228.7$; duration: $BF_{incl} = 1997.6$) and an interaction between the two (speed: $BF_{incl} = 9.1$; duration: $BF_{incl} = 122.6$). As shown in Fig. 4, the mean speed was higher (Fig. 4b) and the mean duration was longer (Fig. 4c) in the *Avatar* condition than in the *Control* condition; this was confirmed by pairwise

Table 2 Mean (standard deviation) of the illusion occurrence, speed and duration depending on the perspective condition (*Mirror_P* or *3rd_PP*) and on the avatar condition (*Avatar* or *Control*) and of the

embodiment score and subcomponents scores (Ownership, Agency, Self-location and External Appearance) in Experiment 2

		Occurrences	Speed	Duration	Embodiment	Ownership	Agency	Location	Appearance
<i>Mirror_P</i>	<i>Avatar</i>	4.58 (1.90)	4.39 (2.82)	4.04 (2.58)	0.73 (0.59)	0.85 (1.28)	1.49 (0.75)	0.33 (1.18)	-0.21 (1.30)
	<i>Control</i>	2.00 (1.57)	1.01 (1.89)	1.32 (1.42)					
<i>3rd_PP</i>	<i>Avatar</i>	3.48 (1.85)	2.87 (2.37)	2.75 (2.09)	0.48 (0.55)	0.72 (0.93)	1.41 (0.42)	-0.11 (1.02)	-0.65 (1.18)
	<i>Control</i>	2.23 (1.68)	0.89 (1.37)	1.41 (1.43)					



* BF₁₀>10, ** BF₁₀>30, *** BF₁₀>100

Fig. 6 The mean occurrence (a), speed (b), and duration (c) of the kinaesthetic illusion for the 3rd_PP and Mirror_P in the Avatar and Control conditions

comparisons (all BF₁₀ > 100). The mean speed and mean duration were also higher and longer, respectively, in the Avatar condition with Full_P than with Mirror+_P (speed: BF₁₀ = 62.1, CI_{95%} [0.42, 1.67], *d* = 0.87; duration: BF₁₀ = 499, CI_{95%} [0.63, 1.97], *d* = 0.97) or Mirror_P (speed: BF₁₀ = 357, CI_{95%} [0.62, 1.92], *d* = 0.87; duration: BF₁₀ 2515, CI_{95%} [0.85, 2.92], *d* = 1.11). The latter two conditions did not differ from each other (speed: BF₁₀ = 0.22, CI_{95%} [-0.45, 0.57], *d* = 0.04; duration: BF₁₀ = 0.28, CI_{95%} [-0.32, 0.69], *d* = 0.14). In the Control condition, there was no evidence of a difference between Mirror_P, Mirror+_P, and Full_P (speed: BF₁₀ < 1.5 for all; duration: BF₁₀ < 0.5 for all).

The embodiment score

On a scale from -3 (*no embodiment*) to 3 (*perfect embodiment*), the mean ± standard deviation (*SD*) embodiment score was 0.86 (0.79), 0.92 (0.72), and 1.24 (0.53), in the Mirror_P, Mirror+_P and Full_P conditions, respectively. These scores were far from -3 (*strongly disagree*) and so probably reflected avatar embodiment in each Perspective condition. The ANOVA showed only anecdotal evidence of an effect of Perspective (BF_{incl} = 2.02), with a slightly stronger embodiment for Full_P than for Mirror+_P (BF₁₀ = 1.91, CI_{95%} [0.03, 1.12], *d* = 0.51) or Mirror_P (BF₁₀ = 2.13, CI_{95%} [0.05, 1.15], *d* = 0.56). The latter two conditions did not differ from each other (BF₁₀ = 0.23, CI_{95%} [-0.42, 0.61], *d* = 0.08). Concerning the subscores, the ANOVA yielded substantial evidence for an effect of Perspective on Self-Location (BF_{incl} = 3.24). Indeed, as shown in Fig. 5, participants felt that the avatar was more colocalized with their own body in the Full_P condition than in the Mirror_P condition (BF₁₀ = 3.38, CI_{95%} [0.09, 1.21], *d* = 0.75). There was no evidence of a difference between Full_P and Mirror+_P (BF₁₀ = 0.74, CI_{95%} [-0.02, 0.96], *d* = 0.54), and there was anecdotal evidence for the null hypothesis (H0) between Mirror_P and Mirror+_P (BF₁₀ = 0.34, CI_{95%} [-0.27, 0.77], *d* = 0.20). ANOVA analyses gave anecdotal or substantial evidence for H0 for Ownership (BF_{incl} = 0.17), Agency (BF_{incl} = 0.35) and Appearance (BF_{incl} = 0.34).

Brief discussion of Experiment 1

As assessed through kinaesthetic illusion, visual motion cues also participate in kinaesthesia when they originate from an embodied avatar that is not colocalized with the participant’s body, but viewed from a mirror perspective. Indeed, kinaesthetic illusions were more frequent, faster, and longer-lasting when the movement was seen in the avatar’s arms in a mirror (the Avatar condition) than when they were not visible (the Control condition). The purpose of Experiment 2 was to test whether this result is specific to the mirror perspective, a perspective that is experienced in everyday life, or whether it can be extended to an avatar that is not colocalized with participant’s body, but also rotated 90° with respect to it.

Experiment 2

The kinaesthetic illusion’s occurrence, speed and duration were assessed in 2 × 2 within-subjects Bayesian ANOVA [“Perspective” (Mirror_P, 3rd_PP) × “Avatar” (Avatar, Control)]. Embodiment scores were evaluated with Bayesian

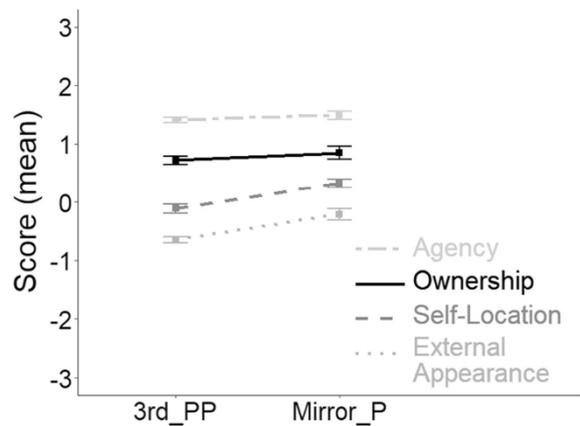


Fig. 7 The mean scores for each subcomponent of embodiment (Ownership, Agency, Self-Location, and External appearance) and for each Perspective condition (3rd_PP, Mirror_P)

pairwise comparisons *t* tests [“Perspective” (*Mirror_P*, *3rd_PP*)]. Mean data are provided in Table 2.

The occurrence of the kinaesthetic illusion

The ANOVA yielded statistical evidence for an effect of *Avatar* ($BF_{\text{incl}} = 1.3e^{+8}$), an effect of *Perspective* ($BF_{\text{incl}} = 2.85$), and an interaction between the two ($BF_{\text{incl}} = 8.52$). As shown in Fig. 6a, participants were more likely to experience an illusion in the *Avatar* condition than in the *Control* condition, with both *Mirror_P* ($BF_{10} = 1.21e^{+4}$, $CI_{95\%} [0.98, 2.30]$, $d = 1.48$) and *3rd_PP* ($BF_{10} = 15.6$, $CI_{95\%} [0.23, 1.41]$, $d = 0.71$). Furthermore, the mean occurrence in the *Avatar* condition was higher for *Mirror_P* than for *3rd_PP* ($BF_{10} = 131$, $CI_{95\%} [0.47, 1.70]$, $d = 0.58$). No difference was observed in the *Control* condition ($BF_{10} = 0.34$, $CI_{95\%} [-0.75, 0.28]$, $d = 0.14$). A few illusions occurred in the opposite direction to that of the avatar’s displacements (6% and 9.2% of the *Avatar* and *Control* trials, respectively). In the sham trials, a kinaesthetic illusion occurred in 10.6% of the cases.

The speed and duration of the kinaesthetic illusion

The ANOVAs of the speed and duration data showed evidence of an effect of *Avatar* (speed: $BF_{\text{incl}} = 7.5e^{+9}$; duration: $BF_{\text{incl}} = 1.22e^{+6}$), an effect of *Perspective* (speed: $BF_{\text{incl}} = 7.6$; duration: $BF_{\text{incl}} = 1.89$), and an interaction between the two (speed: $BF_{\text{incl}} = 6.8$; duration: $BF_{\text{incl}} = 3.9$). As shown in Fig. 6, the mean speed was higher (Fig. 6b), and the mean duration was longer (Fig. 6c) in the *Avatar* condition than in the *Control* condition, for both *Mirror_P* (speed: $BF_{10} = 6.2e^{+4}$, $CI_{95\%} [1.17, 2.52]$, $d = 1.41$; duration: $BF_{10} = 585$, $CI_{95\%} [0.65, 1.88]$, $d = 1.31$) and *3rd_PP* (speed: $BF_{10} = 821$, $CI_{95\%} [0.68, 1.92]$, $d = 1.02$; duration: $BF_{10} = 10.3$, $CI_{95\%} [0.23, 1.34]$, $d = 0.75$). The illusions were also faster and lasted longer in the *Avatar* condition with *Mirror_P* than with *3rd_PP* (speed: $BF_{10} = 36.7$, $CI_{95\%} [0.374, 1.52]$, $d = 0.58$; duration: $BF_{10} = 10.9$, $CI_{95\%} [0.24, 1.35]$, $d = 0.55$); this was not the case in the *Control* condition (speed: $BF_{10} = 0.22$, $CI_{95\%} [-0.42, 0.57]$, $d = 0.07$; duration: $BF_{10} = 0.22$, $CI_{95\%} [-0.58, 0.41]$, $d = 0.06$).

The embodiment score

The mean (*SD*) embodiment score was 0.73 (0.59) and 0.48 (0.55) for *Mirror_P* and *3rd_PP*, respectively. There was only anecdotal evidence for a higher embodiment score for *Mirror_P* than for *3rd_PP* ($BF_{10} = 1.55$, $CI_{95\%} [-0.002, 1.07]$, $d = 0.44$). Subcomponent analyses revealed that participants felt that the mirror avatar (*Mirror_P*) was more strongly colocalized with their own body than the 90°-rotated avatar (*3rd_PP*) ($BF_{10} = 4.04$, $CI_{95\%} [0.11, 1.21]$, $d = 0.40$). Concerning the other three subscores, results showed only

very limited evidence for H1 for Appearance ($BF_{10} = 1.31$, $CI_{95\%} [-0.05, 1.04]$, $d = 0.35$) and substantial evidence for H0 for Ownership and Agency ($BF_{10} < 0.3$).

The *Mirror_P* condition in Experiment 1 and 2

The *Mirror_P* condition in Experiment 1 was the same as the *Mirror_P* condition in Experiment 2, except that the avatar was viewed in a virtual mirror frame in the former, but not in the latter. To check whether the presence of a virtual mirror affected kinaesthetic illusions and avatar embodiment, we used a Bayesian *t* test for independent samples to compare the *Mirror_P* condition of Experiment 1 with that of Experiment 2. The results showed that there was anecdotal to substantial evidence for H0 for the occurrence, speed, and duration of the kinaesthetic illusion and for the mean embodiment and subcomponent scores (all $BF_{10} < 1$). Therefore, viewing the avatar facing the participant, with or without a virtual mirror, did not affect kinaesthetic illusions nor embodiment.

Brief discussion of Experiment 2

Experiment 2 shows that visual motion cues can be used for kinaesthesia even when they originate from an embodied avatar that is seen from a third-person perspective and rotated 90°. Indeed, kinaesthetic illusions in one arm (combined by the actual move of the other arm) were more frequent and slightly stronger when both arms of the avatar were seen to move (the *Avatar* condition) than when they were not visible (the *Control* condition). However, these illusions were less frequent and weaker than those induced when the avatar was seen from a mirror perspective, indicating that the mirror perspective has a specific status among potential third-person perspectives.

Discussion

The objective of the present study was to establish whether visual motion cues from an embodied avatar that was not colocalized with the participant’s physical body contribute to kinaesthesia. This contribution was assessed by measuring the characteristics of illusory arm movements evoked by manipulation of the avatar’s arm movements. In Experiment 1, the avatar was viewed from a mirror perspective only (*Mirror_P*) or from a mirror perspective to which a fully visible or suggested 1st-PP avatar was added (*Full_P* and *Mirror+_P*, respectively). In Experiment 2, the avatar was viewed from a mirror perspective (*Mirror_P*) or from a 3rd-PP rotated 90° to the left or to the right (*3rd_PP*). Before the induction of any kinaesthetic illusions, participants were required to move their arms at a comfortable self-paced frequency. The avatar’s

forearms faithfully reproduced these movements. Whatever the setup and the experimental conditions considered, 1 minute of this visuo-motor activity appeared to be enough to make participants embody their avatar (as evaluated with the embodiment questionnaire), albeit with slight differences between the various perspective conditions. In line with our starting hypotheses, the study's results revealed that regardless of the perspective (*Mirror_P*, *Mirror+_P*, *Full_P*, *3rd_PP*), kinaesthetic illusions in the hidden static right arm were more frequent, faster, and longer-lasting when displacements of the avatar's arms were combined with passive movements of the left arm (the *Avatar* condition) than when the avatar's arm were not visible (the *Control* condition). This finding indicates that visual motion cues from an avatar are used to perceive one's own movements even when that avatar is not viewed from a 1st-PP. However, the characteristics of the illusions varied from one condition to the next. The illusions were most frequent and strongest when the avatar was fully visible in the mirror and from the 1st-PP (*Full_P*) and were least frequent and weakest when the avatar was viewed from a 3rd-PP only.

Use of visual motion cues from the mirror perspective and 3rd-PP for kinaesthesia

A key finding in Experiment 1 was that displacements of the avatar's arms viewed from a mirror perspective, combined with passive movements of the left arm (the *Avatar* condition) induced stronger kinaesthetic illusions in the static (right) forearm than when the avatar's arms were hidden from view (the *Control* condition). Therefore, visual motion cues from the avatar viewed in a virtual mirror facing the participant (self-avatar) contributed to kinaesthesia, and therefore corroborated Jenkinson and Preston's (2015) statement that arm movements viewed in a mirror are processed as one's own movements and not as an external object's. An additional finding of Experiment 1 was that induced illusions were more frequent and stronger in *Full_P* (when a 1st-PP view of the avatar was combined with the mirror perspective) than in *Mirror_P* or *Mirror+_P* (a mirror perspective only). This result was not unexpected, given that we have shown repeatedly that vision of an embodied avatar from a 1st-PP alone can induce kinaesthetic illusions (Giroux et al., 2018; Giroux et al., 2019). However, the mean illusion speed (7.16/10) and mean duration (6.49 s) for *Full_P* in Experiment 1 were greater than or at least similar to those observed in our previous studies with the 1st-PP only (Giroux et al., 2018: mean speed: 6.30/10; mean duration: 5.56 s; Giroux et al., 2019: mean speed: 5.98/10; mean duration: 5.01 s).

The main finding in Experiment 2 was that the combination of displacement of the arms of a 90°-rotated 3rd-PP embodied avatar with the passive displacement of the participant's left arm induced more frequent, stronger kinaesthetic illusions in

the static (right) forearm than when the avatar's arms were hidden from view (the *control* condition). This finding indicates that visual motion cues from a 90°-rotated 3rd-PP avatar can be used for kinaesthesia. However, although the degree of the illusions experienced with the 3rd-PP avatar was strongly related to those experienced with the mirror avatar (speed: $r = .70$, $p < .01$; duration: $r = .63$, $p < .01$), they were weaker than them.

Taken as a whole, our results show that the impact of visual cues on kinaesthesia increases in proportion to the available amount of concordant and coherent visual information about self-movement. This may be the consequence of different integration processes. In the well-known maximum likelihood estimation (MLE) framework proposed by Ernst and Banks (2002; see also Ernst & Bühlhoff, 2004), multisensory integration results from the weighted average of the different sensory modalities involved, the weights of which being proportional to the relative reliability of each sensorial modality. The lack of congruence between the external motion signals with the 3rd-PP avatar and the participant's position in space may limit the reliability of that signal and therefore its weight in the final percept. In addition, integration of redundant sensory cues does not occur only between, but also within senses (van Dam et al., 2014). In that respect, the superiority of the *Full_P* to induce kinaesthetic illusion as compared with the *Mirror_P* in Experiment 1, may result from the integration of visual motion cues from the 1st-PP avatar with that from the avatar seen through the mirror, increasing consequently the overall weight of visual cues in the final percept. The involvement of these different processes in the genesis of the present kinaesthetic illusions remains, however, speculative, as the experimental setup of Experiment 1 and 2 were not specifically designed to test it.

It is worth mentioning that the illusion reported here is some sort of virtual reality replica of the well-known physical "mirror illusion." In the physical mirror illusion, participants move one arm in a mirror positioned in the sagittal plane and, thanks to the left–right body symmetry, perceive the reflected arm (or hand) as their own, and mistakenly experience a bimanual movement of both arms, although only one arm is moving. This is similar in the present experiments, as the two arms could be represented in the virtual environment and only one is moving. We repeatedly showed that this illusion of bimanual movement (either the physical mirror illusion or its virtual reality replica), often considered as a prototypic visual illusion involves nonvisual signals (bilateral proprioceptive-somaesthetic signals, in fact; see Hakuta et al., 2014; Izumizaki et al., 2010) that interact with the visual signals and strengthen the kinaesthetic effect (Chancel, Brun, et al., 2016; Chancel et al., 2017; Giroux et al., 2018). This potentiation of visual motion signals by proprioceptive ones may partly explain why rather equivocal visual motion signals about the self, can be integrated for kinaesthesia, even when

provided by a mirror facing the participant or from a third-person perspective 90° rotated. It may also account for the higher sensitivity of the illusion (in terms of occurrence and strength) to changes of visual perspective as compared with the sense of embodiment which appeared to be more stable over the different perspective conditions of Experiments 1 and 2 (see below for the discussion about the sense of embodiment). Taken all together, our results show the extreme plasticity of body representation since, for kinaesthesia, it is not mandatory that the visual information of the body segments stand in the reachable space but they can be presented in the extrapersonal space.

Cognitive processes and self-motion perception

At present, it is no longer necessary to demonstrate that perception (including the perception of one's own body or body movement) does not solely result from bottom-up processing (i.e., a simple flow of afferent sensory information from the periphery to the cortex). In fact, cognitive processes often modulate the upstream processing of sensory stimuli. For example, visuo-tactile synchronization is not sufficient for self-attribution of an object because cognitive processing modulates the strength of self-attribution according to the anatomical and morphological similarities between the object and the internally stored representation of the body (de Vignemont & Farnè, 2010; Haans et al., 2008; Kiltani et al., 2012; Tsakiris et al., 2010; Tsakiris & Haggard, 2005; Waltemate et al., 2018). As is the case for body representation, the CNS relies on prior experience for self-motion perception. For instance, Dieter et al. (2014) reported that we can perceive “visual” movement in the complete absence of the primary visual input that ordinarily triggers that perceptual experience. Indeed, the execution of hand movements in a way that normally results in retina-driven visual experiences can be enough to generate the corresponding visual perceptions. Not to mention this extreme case, expectations, prior knowledge or beliefs about one's body are involved in multisensory integration because they modulate the reliability of a particular item of sensory information. In the field of perception, this cognitive modulation is often referred to as Bayesian inference (Debats & Heuer, 2018; Kersten et al., 2004). The occurrence of kinaesthetic illusions with *Mirror_P* or *3rd_PP* in Experiments 1 and 2 demonstrates that the movements of avatar's arm are processed as one's own movements and not as those of an external object—even though the avatar is not physically colocalized with the participant's body. This is doubtless related to the ability (acquired at a very young age; Anderson, 1984) to recognize ourselves from an external point of view (e.g., in a mirror) and to use these external visual cues to guide our movements (Bertamini & Parks, 2005; Bianchi et al., 2008; Lawson & Bertamini, 2006). This ability attests to the involvement of cognitive processes in kinaesthesia.

Our results also showed that the presence of a “virtual mirror” was not a prerequisite for the occurrence of an illusion

in the *Mirror_P* condition, since similar illusions were observed in Experiment 1 (with a virtual mirror) and in Experiment 2 (without a virtual mirror). It seems that as long as the avatar facing the participant is expected to move its arms according to the participant's will (as experienced during the embodiment phase), it is perceived to reflect one's own body regardless of whether or not it is framed by a mirror. Hence, the avatar's arm movements are processed as being one's own movements and not as those of an external (nonembodied) object. These results are somewhat surprising, given that how a given item of visual information is processed may depend on whether it is coming from a mirror or not. For example, a dark silhouette can activate different brain areas depending on whether it is imagined to be oneself viewed from a 3rd-PP or oneself viewed in a mirror (Arzy et al., 2006). In contrast to Arzy et al.'s (2006) findings, our participants' movements were tightly coupled to those of the avatar during the embodiment phase. This strong visuomotor coupling and immersion in a virtual world might explain why the participants were able to imagine a mirror when the (virtual) mirror frame was absent.

We expected in Experiment 1 to observe more frequent, stronger illusions not only when the avatar's 1st-PP was added to the mirror perspective (in *Full_P*) but also when it was suggested (as in *Mirror+_P*). We hypothesized that the provision of implicit cues related to the presence of a 1st-PP (as with transparent avatars; see Guterstam et al., 2015; Guterstam et al., 2013; Dieter et al., 2014) would reinforce the mirror avatar's reliability as a reflection of one's own body. This hypothesis was not confirmed by our results, as we did not observe any difference (substantial evidence for H0), whatever the variable considered, between the suggested 1st-PP avatar (*Mirror+_P*) and the lack of a 1st-PP avatar (*Mirror_P*). Therefore, the suggestion of an avatar's 1-PP did not seem to enhance the reliability and therefore the weight attributed to visual motion cues from the mirror avatar in the kinaesthetic percept.

Embodiment of an avatar and visual perspectives

It has long been known (Tastevin, 1937) that healthy participants can perceive an artificial body segment as part of their own body when the latter is hidden from view but moved or stroked synchronously with the artificial body segment (for a review, see Tsakiris, 2010). Embodiment can even be extended to full bodies (Beaudoin et al., 2020; Giroux et al., 2018; Petkova & Ehrsson, 2008; Serino et al., 2013), as was observed in the present study. Our results showed that embodiment via synchronous visuomotor coupling does not necessarily require colocalization between the avatar and the participant's body (1st-PP), since an avatar viewed from a mirror perspective and (to a lesser extent) an avatar viewed from a 3rd-PP were sufficient for embodiment. This indicates that spatial incongruence between the participant's biological

body and that of the avatar (90° rotation) constrains embodiment (Blanke et al., 2015; Calvert & Thesen, 2004; González-Franco & Peck, 2018; Slutsky & Recanzone, 2001; Tsakiris & Haggard, 2005), but does not prevent it. Mirror or 3rd-PP avatars may be processed in a very specific way and may become body extensions or even body substitutes, thus extending the peri-personal space as do mirror images (Maravita et al., 2002; Noel et al., 2015) or even tools (Berti & Frassinetti, 2000; Guerraz et al., 2018; Miller et al., 2018).

However, the embodiment scores reported in Experiments 1 and 2 must be interpreted with caution because of the absence of a control condition in which no embodiment is expected (with visuomotor asynchrony, for example). The absence of a control condition without visuomotor synchrony prevented us from measuring the full extent of embodiment, since cognitive biases or demand characteristics may lead to responses above the minimum score (−3: *fully disagree*) when evaluating each of the assertions in the embodiment questionnaire. However, our results are consistent with the large number of literature reports attesting to the embodiment of artificial body parts (Bertamini et al., 2011; Jenkinson & Preston, 2015; Kontaris & Downing, 2011; Preston et al., 2015) and whole virtual bodies (Slater et al., 2010; Debarba et al., 2017) especially following visuomotor coupling. For example, Debarba et al. (2017) showed that illusory ownership (a subcomponent of embodiment) of a virtual body and response to threats can be achieved not only with a 1st-PP but also with a 3rd-PP under congruent visuomotor-tactile conditions—although the latter were stronger for the 1st-PP than for the 3rd-PP (see also Gorisse et al., 2017).

The sense of embodiment consists of different subcomponents—namely ownership, self-location, agency (Kilteni et al., 2012), and external appearance (González-Franco & Peck, 2018), which may be affected to different extents by the avatar’s perspective. Our results confirmed this differential effect of perspective, since only “self-location” varied from one perspective condition to another. As suggested by Kilteni et al. (2012), “self-location is a determinate volume in space where one feels to be located” (p. 375). Self-location and body-space usually coincide, though in the context of virtual reality this colocalization can artificially be broken down according to the visual perspective. Unsurprisingly, our results showed that the sensation that one’s own body is localized at the same place as the avatar’s body was stronger in the *Full_P* condition, in which participants can see their virtual body from a first-person perspective, than under the mirror perspective conditions in Experiment 1, just as it was stronger under the mirror perspective condition than in the 3rd-PP in Experiment 2.

In contrast to self-location, agency, body ownership, but also external appearance, were similar in the various perspective conditions of Experiments 1 and 2. This was expected concerning agency. As defined by Blanke and Metzinger (2009), agency refers to having a “global motor control, including the subjective experience of action, control, intention, motor selection and the

conscious experience of will” (p. 9). In the context of virtual reality, agency refers therefore to the feeling that one can control the avatar’s body as though it was one’s own. The lack of differences between the different perspective conditions in Experiments 1 and 2 (also reported by Gorisse et al., 2017) is most likely the consequence of the visuomotor coupling (self-generated movement and congruent visual feedback) experienced during the experiments’ embodiment phase of Experiments 1 and 2.

Visuomotor coupling makes a person feel that he or she fully controls the avatar and may also change the way he or she consciously experience his bodies (Kalckert & Ehrsson, 2012; Ma & Hommel, 2015). The visuomotor coupling experienced by our participants in the embodiment phase of Experiments 1 and 2 may have therefore enhanced the feeling that the avatar was the source of the experienced sensations (body ownership), as reported previously by several authors (Dummer et al., 2009; Shimada et al., 2009; Tsakiris et al., 2005), and masked any potential effect of perspective. This interpretation must, however, be taken with caution, as other have not found conclusive evidence for such a relationship between agency and ownership and consider that the two components are related to different, independent psychological processes (Kalckert & Ehrsson, 2012).

In future research, it will be important to establish the causal relationship between embodiment and kinaesthetic illusions. As shown by the results of Experiments 1 and 2, embodiment (particularly the “self-location” subcomponent) and kinaesthetic illusions seem to change in the same direction; both were stronger in *Full_P* than in *Mirror_P* and stronger in *Mirror_P* than in *3rd_PP*. As mentioned above, our experimental design prevented us from investigating this relationship. To do so, one would have to compare experimental scenarios in which embodiment is expected to be strong (such as with visuomotor synchrony as manipulated in Experiments 1 and 2) with those in which it is expected to be weak or even absent (such as with visuomotor asynchrony; for instance, see Dummer et al., 2009; Kalckert & Ehrsson, 2012; Ma & Hommel, 2015; Tsakiris et al., 2005). Comparison of visually induced kinaesthetic illusions under these conditions would highlight the relationship between embodiment (and each of its subcomponents) and kinaesthesia.

Conclusion

Our results confirmed that the visual perspective influences the weight allocated to visual-motion cues originating from an embodied avatar in the kinaesthetic percept. However, it appears that colocalization between the user’s body and the avatar’s body (viewed with a 1st-PP) is not a prerequisite for visual integration. These results are particularly relevant in the context of professional or recreational activities using virtual reality.

Appendix 1: Embodiment questionnaire based on Gonzalez-Franco and Peck (2018)

Table 3 Participants had to give their degree of agreement concerning the following assertions, basing on the following 7-point Likert-scale ranging from:

−3	−2	−1	0	+1	+2	+3
Strongly disagree	Disagree	Somewhat disagree	Neither agree nor disagree	Somewhat agree	Agree	Strongly agree

All these questions were asked in both experiments, except for Question 4 and Question 5, which were only asked in Experiment 1.

“During the preceding experimental phase, there were moments in which . . .”

Q1 – “I felt as if the virtual arms were my own arms”

Q2 – “It felt as if the virtual arms I saw were someone else’s arms”

Q3 – “It seemed as if I might have more than two arms”

Q4 – “I felt as if the virtual arms I saw when looking in the mirror were my own arms”

Q5 – “I felt as if the virtual arms I saw when looking at myself in the mirror were another person’s arms”

Q6 – “It felt like I could control the virtual arms as if they were my own arms”

Q7 – “The movements of the virtual arms were caused by my own movements”

Q8 – “I felt as if the movements of the virtual arms were influencing my own movements”

Q9 – “I felt as if the virtual arms were moving by themselves”

Q14 – “I felt as if my arms were located where I saw the virtual arms”

Q15 – “I felt out of my body”

Q17– “It felt as if my real arms were turning into ‘avatar’ arms”

Q18 – “At some point it felt as if my real arms were starting to take on the posture or shape of the virtual arms that I saw”

Q19 – “At some point it felt that the virtual arms resembled my own real arms, in terms of shape, skin tone, or other visual features”

Q20 – “I felt like I was wearing different clothes from when I came to the laboratory”

Appendix 2 Boxplots for each item of the embodiment questionnaire grouped by embodiment subcomponent (Ownership, Agency, Location, and External Appearance) for Experiment 1

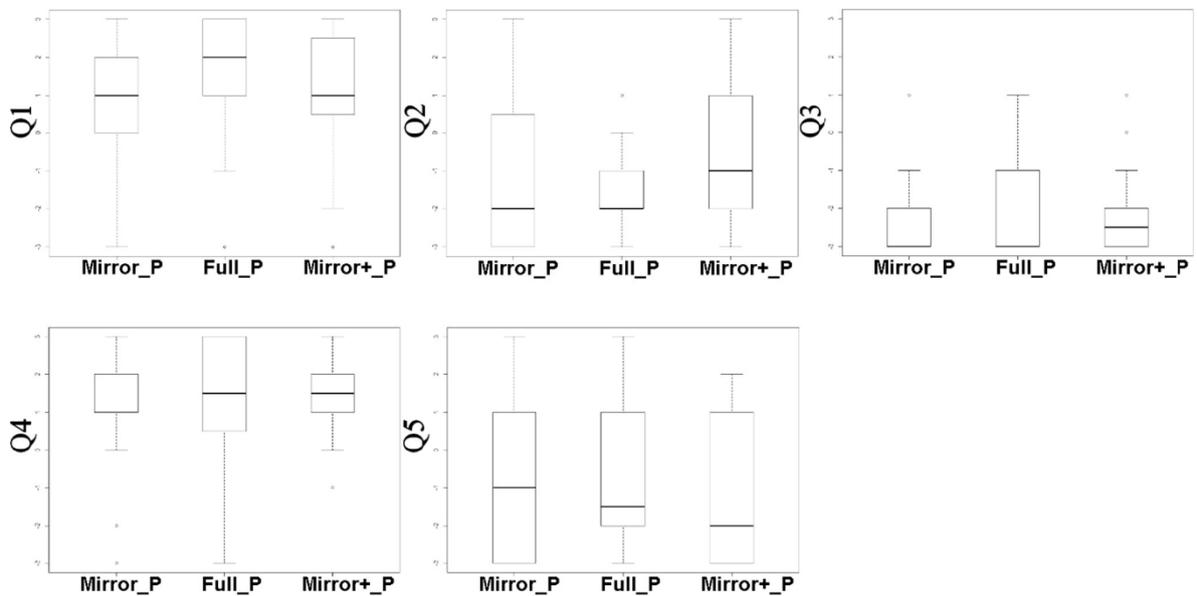


Fig. 8 Boxplot for each items of the embodiment questionnaire which apply to the ownership feeling toward the avatar, depending on the perspective condition (*Mirror_P*, *Full_P* or *Mirror+_P*), in Experiment 1. The item Q1 was: “I felt as if the virtual arms were my own arms”; Q2: “It felt as if the virtual arms I saw were someone else’s arms”; Q3: “It

seemed as if I might have more than two arms”; Q4: “I felt as if the virtual arms I saw when looking in the mirror were my own arms”; and Q5: “I felt as if the virtual arms I saw when looking at myself in the mirror were another person’s arms.” Items Q2, Q3, and Q5 were reversed items, a greater score on these items indicated a lower feeling of ownership

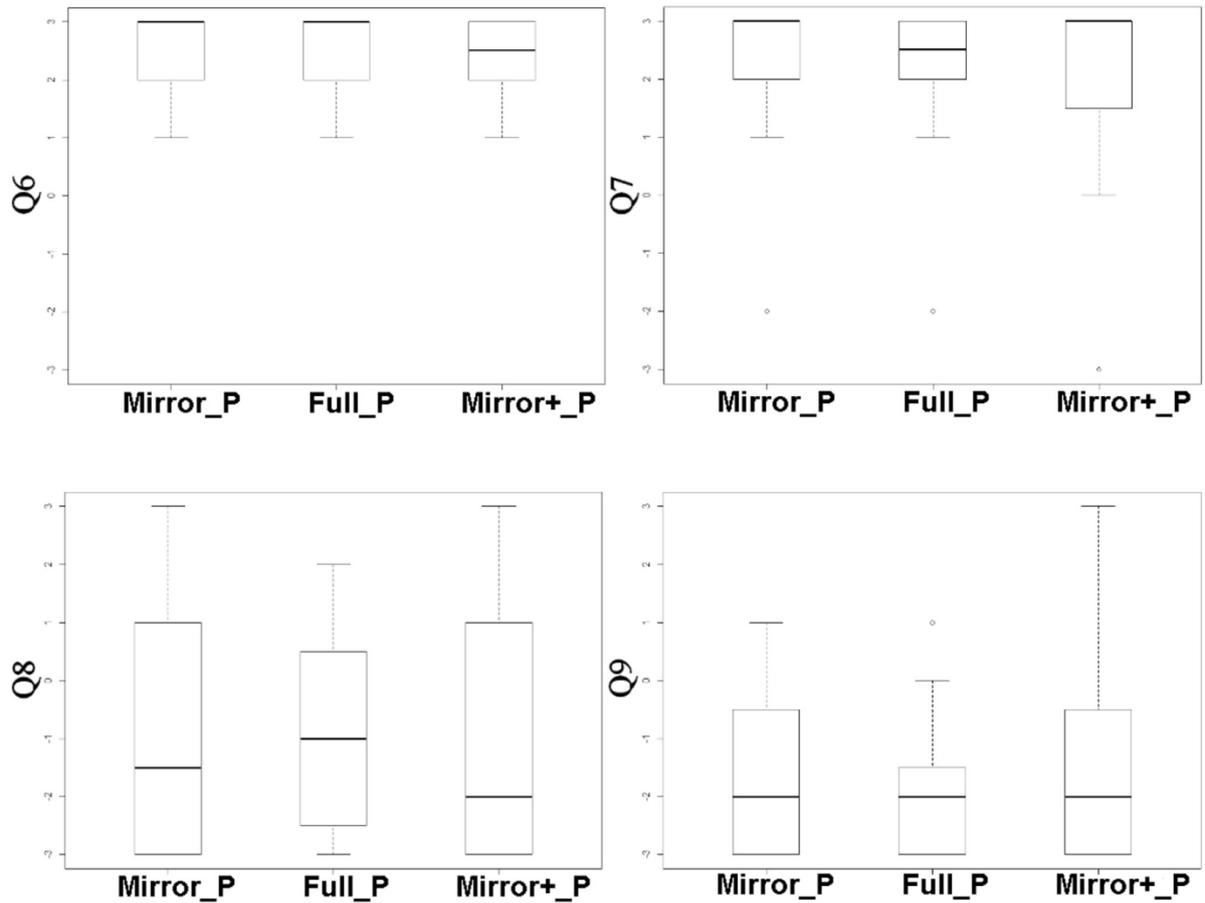


Fig. 9 Boxplot for each items of the embodiment questionnaire which apply to the agency feeling toward the avatar, depending on the perspective condition (*Mirror_P*, *Full_P* or *Mirror+_P*), in Experiment 1. The item Q6 was: “It felt like I could control the virtual arms as if they were my own arms”; Q7: “The movements of the virtual arms were

caused by my own movements”; Q8: “I felt as if the movements of the virtual arms were influencing my own movements”; and Q9: “I felt as if the virtual arms were moving by themselves.” Item Q9 was a reversed item; a greater score on this item indicated a lower feeling of agency

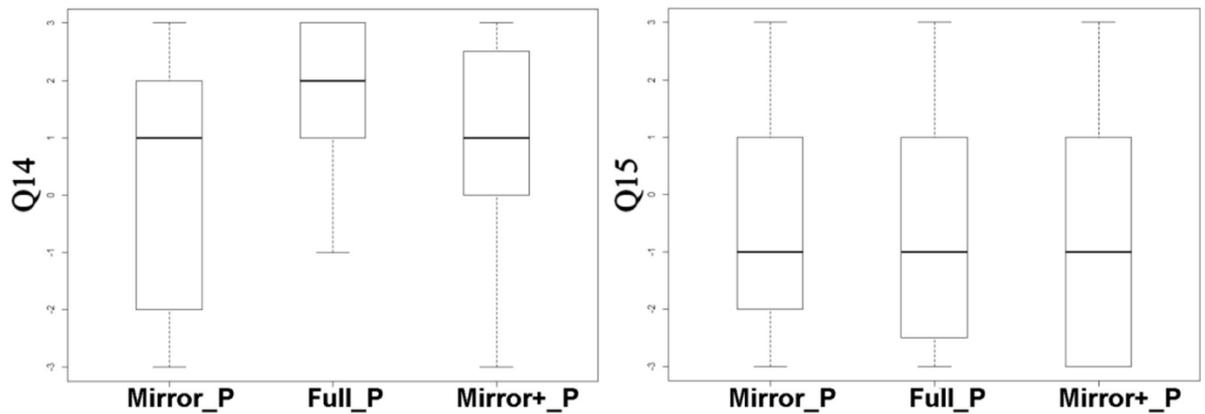


Fig. 10 Boxplot for each items of the embodiment questionnaire which apply to the self-location feeling, depending on the perspective condition (*Mirror_P*, *Full_P* or *Mirror+_P*), in Experiment 1. The item Q14 was: “I

felt as if my arms were located where I saw the virtual arms”; and Q15: “I felt out of my body.” Item Q15 was a reversed item; a greater score on this item indicated a lower feeling of self-location at the place of the avatar

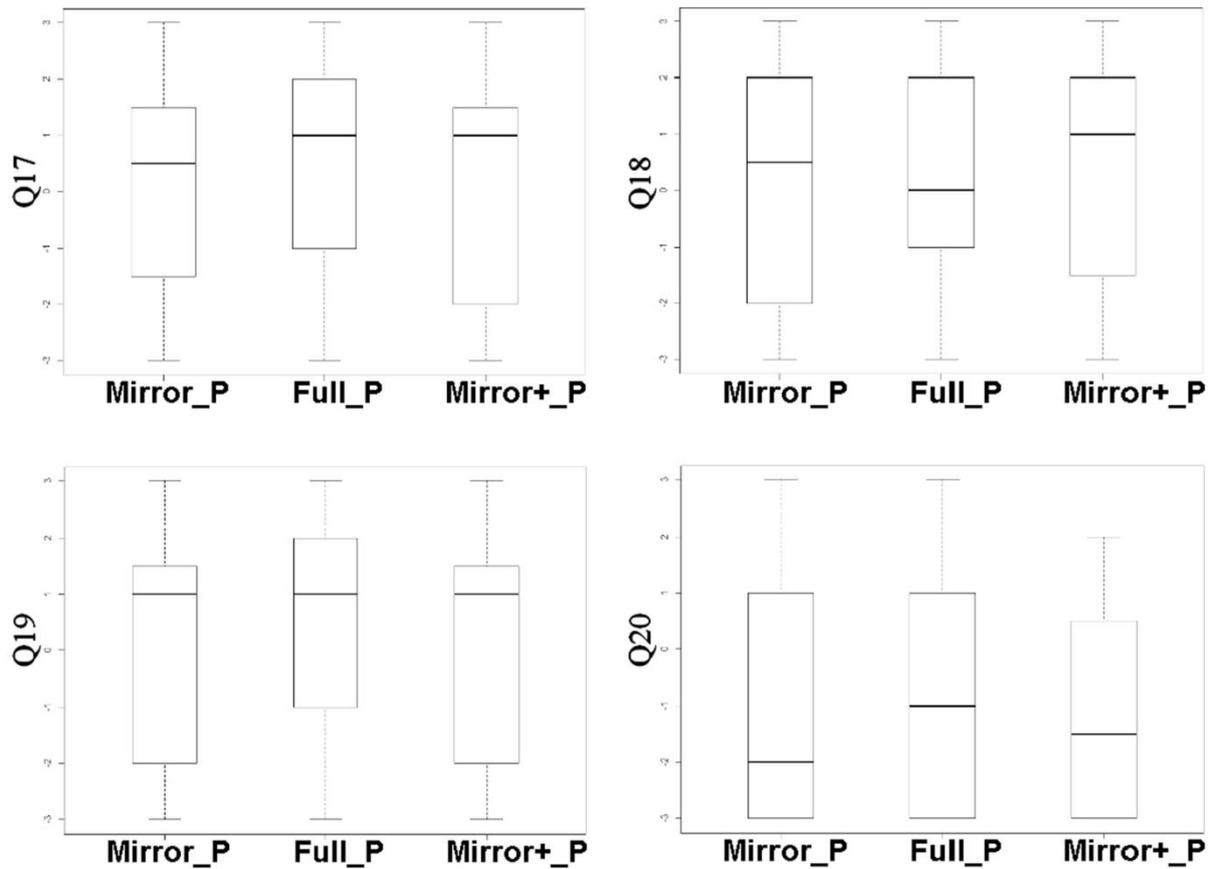


Fig. 11 Boxplot for each items of the embodiment questionnaire which apply to the external appearance feeling, depending on the perspective condition (*Mirror_P*, *Full_P* or *Mirror+_P*), in Experiment 1. The item Q17 was: “It felt as if my real arms were turning into ‘avatar’ arms”; Q18: “At some point it felt as if my real arms were starting to take on the

posture or shape of the virtual arms that I saw”; Q19: “At some point it felt that the virtual arms resembled my own real arms, in terms of shape, skin tone, or other visual features”; and Q20: “I felt like I was wearing different clothes from when I came to the laboratory”

Appendix 3: Boxplots for each item of the embodiment questionnaire grouped by embodiment subcomponent (Ownership, Agency, Location, and External Appearance) for Experiment 2.

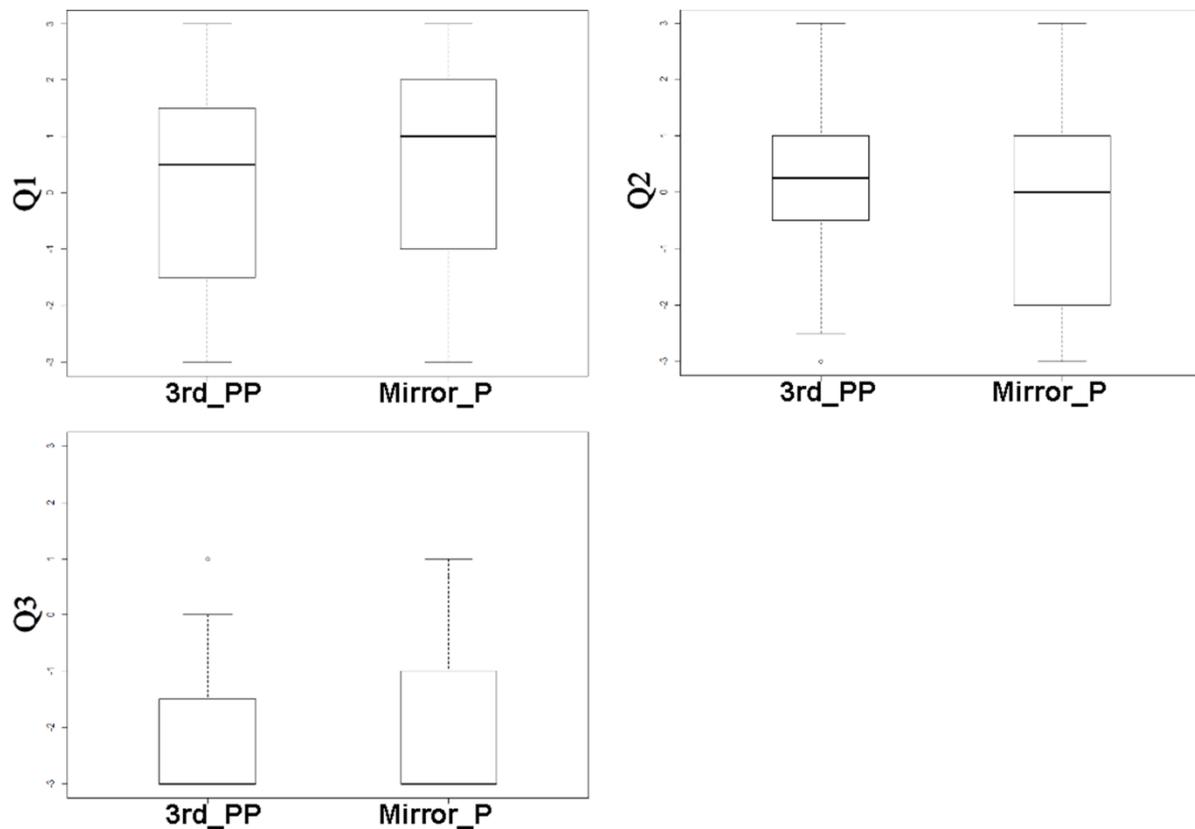


Fig. 12 Boxplot for each items of the embodiment questionnaire which apply to the ownership feeling toward the avatar, depending on the perspective condition (*3rd_PP* or *Mirror_P*), in Experiment 2. The item Q1 was: “I felt as if the virtual arms were my own arms”; Q2: “It felt as if

the virtual arms I saw were someone else’s arms”; and Q3: “It seemed as if I might have more than two arms.” Items Q2 and Q3 were reversed items; a greater score on these items indicated a lower feeling of ownership

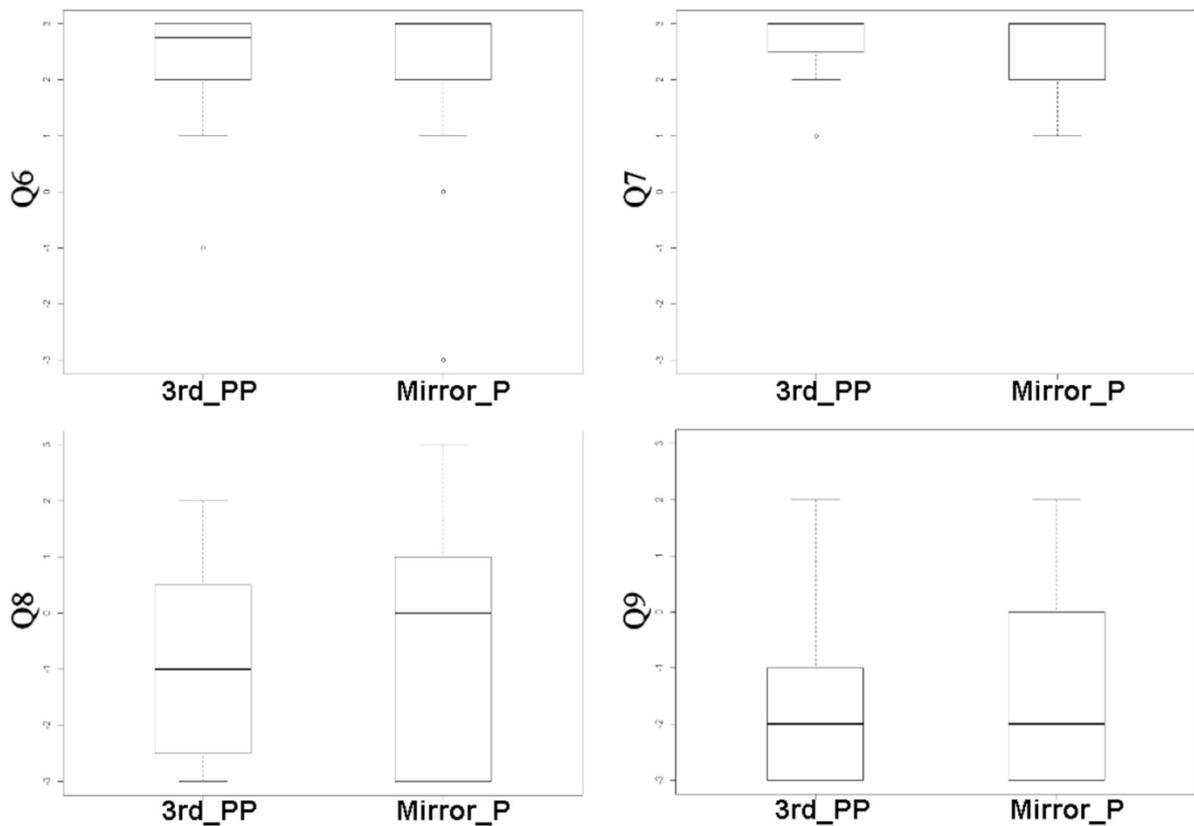


Fig. 13 Boxplot for each items of the embodiment questionnaire which apply to the agency feeling toward the avatar, depending on the perspective condition (*3rd_PP* or *Mirror_P*), in Experiment 2. The item Q6 was: “It felt like I could control the virtual arms as if they were my own arms”; Q7: “The movements of the virtual arms were caused by my

own movements”; Q8: “I felt as if the movements of the virtual arms were influencing my own movements”; and Q9: “I felt as if the virtual arms were moving by themselves.” Item Q9 was a reversed item; a greater score on this item indicated a lower feeling of agency

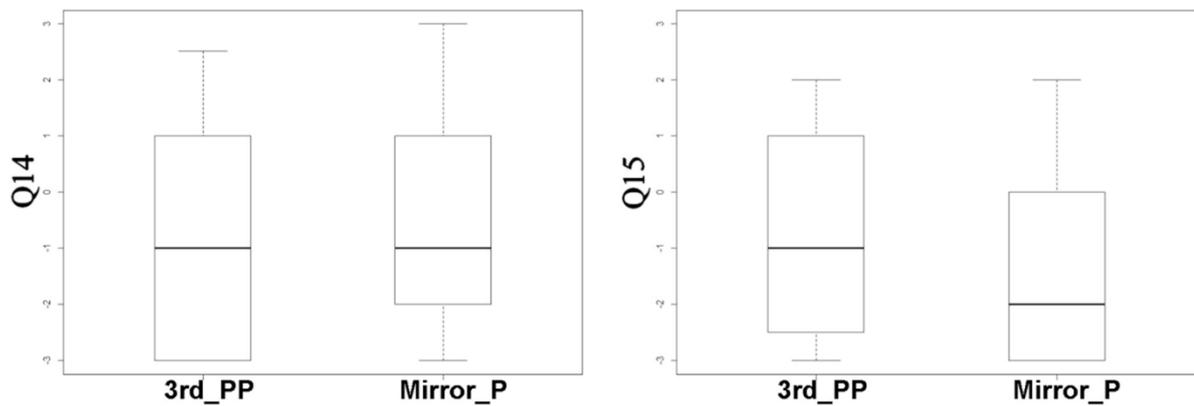


Fig. 14 Boxplot for each items of the embodiment questionnaire which apply to the self-location feeling, depending on the perspective condition (*3rd_PP* or *Mirror_P*), in Experiment 2. The item Q14 was: “I felt as if

my arms were located where I saw the virtual arms”; and Q15: “I felt out of my body;” Item Q15 was a reversed item, a greater score on this item indicated a lower feeling of self-location at the place of the avatar

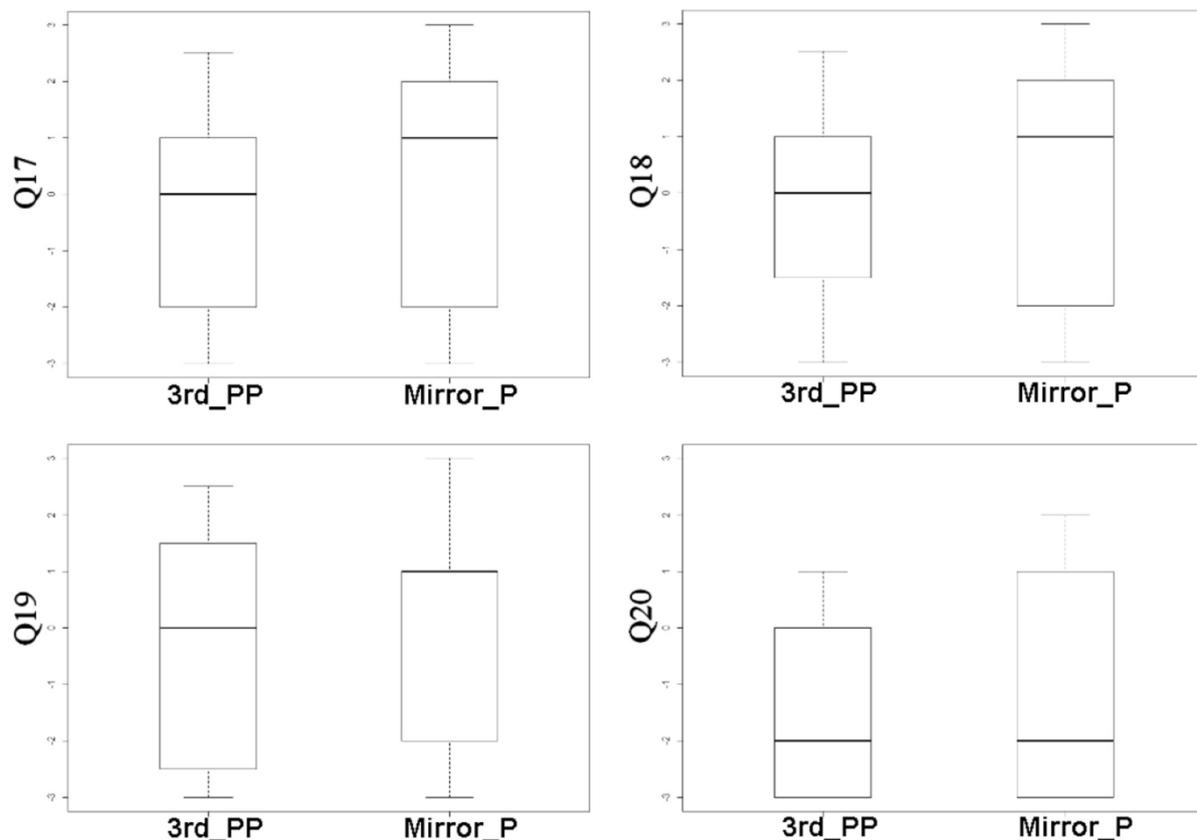


Fig. 15 Boxplot for each items of the embodiment questionnaire which apply to the external appearance feeling, depending on the perspective condition (3rd_PP or Mirror_P), in Experiment 2. The item Q17 was: “It felt as if my real arms were turning into ‘avatar’ arms”; Q18: “At some point it felt as if my real arms were starting to take on the posture or shape

of the virtual arms that I saw”; Q19: “At some point it felt that the virtual arms resembled my own real arms, in terms of shape, skin tone, or other visual features”; and Q20: “I felt like I was wearing different clothes from when I came to the laboratory”

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.3758/s13414-021-02276-3>.

Credit authors statement **Marion Giroux**: Conceptualization, Formal analysis, Investigation, Methodology, Writing—first draft. **Julien Barra**: Conceptualization, Methodology, Writing—review and editing of the draft. **Christian Graff**: Writing—review and editing. **Michel Guerraz**: Conceptualization, Methodology, Supervision, Writing—first draft, Resources

Funding The work was supported through funding from the University Savoie Mont Blanc (France).

Declarations

Competing interests None of the authors have any conflicts of interests.

References

- Abdulkarim, Z., & Ehrsson H. H. (2016). No causal link between changes in hand position sense and feeling of limb ownership in the rubber hand illusion. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 78(2), 707–720. <https://doi.org/10.3758/s13414-015-1016-0>
- Anderson, J. R. (1984). The development of self-recognition: A review. *Developmental Psychobiology*, 17(1), 35–49. <https://doi.org/10.1002/dev.420170104>
- Arzy, S., Overney, L. S., Landis, T., & Blanke, O. (2006). Neural mechanisms of embodiment: Asomatognosia due to premotor cortex damage. *Archives of Neurology*, 63, 1022–1025. <https://doi.org/10.1001/archneur.63.7.1022>
- Barra, J., Giroux, M., Metral, M., Cian, C., Luyat, M., Kavounoudias, A., & Guerraz, M. (2020). Functional properties of extended body representations in the context of kinesthesia. *Neurophysiologie*

- Clinique/Clinical Neurophysiology*, 50, 455–465. <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2020.10.011>
- Beaudoin, M., Barra, J., Dupraz, L., Mollier-Sabet, P., & Guerraz, M. (2020). The impact of embodying an “elderly” body avatar on motor imagery. *Experimental Brain Research*, 238(6), 1467–1478. <https://doi.org/10.1007/s00221-020-05828-5>
- Beaudoin, R., & Michael, G. A. (2014). Gating of spontaneous somatic sensations by movement. *Somatosensory & Motor Research*, 31(3), 111–121. <https://doi.org/10.3109/08990220.2014.888992>
- Bertamini, M., Berselli, N., Bode, C., Lawson, R., & Wong, L. T. (2011). The rubber hand illusion in a mirror. *Consciousness and Cognition*, 20(4), 1108–1119. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2011.04.006>
- Bertamini, M., & Parks, T. E. (2005). On what people know about images on mirrors. *Cognition*, 98(1), 85–104. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2004.11.002>
- Berti, A., & Frassinetti, F. (2000). When far becomes near: Remapping of space by tool use. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(3), 415–420. <https://doi.org/10.1162/089892900562237>
- Bianchi, I., Savardi, U., & Bertamini, M. (2008). Estimation and representation of head size (people overestimate the size of their head—Evidence starting from the 15th century). *British Journal of Psychology*, 99(4), 513–531. <https://doi.org/10.1348/000712608X304469>
- Blanchard, C., Roll, R., Roll, J.-P., & Kavounoudias, A. (2013). Differential contributions of vision, touch and muscle proprioception to the coding of hand movements. *PLOS ONE*, 8(4), Article e62475. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062475>
- Blanke, O., & Metzinger, T. (2009). Full-body illusions and minimal phenomenal selfhood. *Trends in Cognitive Science*, 13(1), 7–13. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.10.003>
- Blanke, O., Slater, M., & Serino, A. (2015). Behavioral, neural, and computational principles of bodily self-consciousness. *Neuron*, 88, 145–166. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.09.029>
- Botvinick, M., & Cohen, J. (1998). Rubber hands’ feel’ touch that eyes see. *Nature*, 391, Article 756. <https://doi.org/10.1038/35784>
- Calvert, G. A., & Thesen, T. (2004). Multisensory integration: Methodological approaches and emerging principles in the human brain. *Journal of Physiology—Paris*, 98(1), 191–205. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2004.03.018>
- Chancel, M., Blanchard, C., Guerraz, M., Montagnini, A., & Kavounoudias, A. (2016). Optimal visuotactile integration for velocity discrimination of self-hand movements. *Journal of Neurophysiology*, 116(3), 1522–1535. <https://doi.org/10.1152/jn.00883.2015>
- Chancel, M., Brun, C., Kavounoudias, A., & Guerraz, M. (2016). The kinaesthetic mirror illusion: How much does the mirror matter? *Experimental Brain Research*, 234(6), 1459–1468. <https://doi.org/10.1007/s00221-015-4549-5>
- Chancel, M., Kavounoudias, A., & Guerraz, M. (2017). What’s left of the mirror illusion when the mirror can no longer be seen? Bilateral integration of proprioceptive afferents! *Neuroscience*, 362, 118–126. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2017.08.036>
- Chancel, M., & Ehrsson, H.H. (2020). Which hand is mine? Discriminating body ownership perception in a two-alternative forced-choice task. *Attention, Perception & Psychophysics*, 82(8), 4058–4083. <https://doi.org/10.3758/s13414-020-02107>
- Debarba, H. G., Bovet, S., Salomon, R., Blanke, O., Herbelin, B., & Boulic, R. (2017). Characterizing first and third person viewpoints and their alternation for embodied interaction in virtual reality. *PLOS ONE*, 12(12), e0190109. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190109>
- Debats, N. B., & Heuer, H. (2018). Optimal integration of actions and their visual effects is based on both online and prior causality evidence. *Scientific Reports*, 8(1), Article 9796. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28251-x>
- Denisova, A., & Cairns, P. (2015). First person vs. third person perspective in digital games: Do player preferences affect immersion? *Proceedings of the 33rd Annual ACM Conference on Human Factors in Computing Systems* (pp. 145–148). <https://doi.org/10.1145/2702123.2702256>
- de Vignemont, F. (2011). Embodiment, ownership and disownership. *Consciousness and Cognition*, 20(1), 82–93. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2010.09.004>
- de Vignemont, F., & Farné, A. (2010). Widening the body to rubber hands and tools: What’s the difference? *Revue de neuropsychologie*, 2(3), 203–211. <https://doi.org/10.1684/nrp.2010.0087>
- Dieter, K. C., Hu, B., Knill, D. C., Blake, R., & Tadin, D. (2014). Kinesthesia can make an invisible hand visible. *Psychological Science*, 25, 66–75. <https://doi.org/10.1177/0956797613497968>
- Dummer, T., Picot-Annand, A., Neal, T., & Moore, C. (2009). Movement and the rubber hand illusion. *Perception*, 38(2), 271–280. <https://doi.org/10.1068/p5921>
- Ehrsson, H. H. (2007). The experimental induction of out-of-body experiences. *Science*, 317(5841), 1048–1048. <https://doi.org/10.1126/science.1142175>
- Ehrsson, H. H., Holmes, N. T., & Passingham, R. E. (2005). Touching a rubber hand: Feeling of body ownership is associated with activity in multisensory brain areas. *Journal of Neuroscience*, 25(45), 10564–10573. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0800-05.2005>
- Ernst, M. O., & Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature*, 415, 429–433. <https://doi.org/10.1038/415429a>
- Ernst, M. O., & Bühlhoff, H. H. (2004). Merging the senses into a robust percept. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(4), 162–169. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.02.002>
- Giroux, M., Barra, J., Barraud, P.-A., Graff, C., & Guerraz, M. (2019). From embodiment of a point-light display in virtual reality to perception of one’s own movements. *Neuroscience*, 416, 30–40. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2019.07.043>
- Giroux, M., Barra, J., Zrelli, I.-E., Barraud, P.-A., Cian, C., & Guerraz, M. (2018). The respective contributions of visual and proprioceptive afferents to the mirror illusion in virtual reality. *PLOS ONE*, 13(8), Article e0203086. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203086>
- González-Franco, M., & Peck, T. C. (2018). Avatar embodiment: Towards a standardized questionnaire. *Frontiers in Robotics and AI*, 5. <https://doi.org/10.3389/frobt.2018.00074>
- González-Franco, M., Pérez-Marcos, D., Spanlang, B., & Slater, M. (2010). The contribution of real-time mirror reflections of motor actions on virtual body ownership in an immersive virtual environment. *Proceedings of the IEEE Virtual Reality Conference* (pp. 111–114). <https://doi.org/10.1109/VR.2010.5444805>
- Goris, G., Christmann, O., Amato, E. A., & Richir, S. (2017). First- and third-person perspectives in immersive virtual environments: Presence and performance analysis of embodied users. *Frontiers in Robotics and AI*, 4. <https://doi.org/10.3389/frobt.2017.00033>
- Guerraz, M., Breen, A., Pollidoro, L., Luyat, M., & Kavounoudias, A. (2018). Contribution of visual motion cues from a held tool to kinesthesia. *Neuroscience*, 388, 11–22. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2018.06.048>
- Guerraz, M., Provost, S., Narison, R., Brugnon, A., Virolle, S., & Bresciani, J.-P. (2012). Integration of visual and proprioceptive afferents in kinesthesia. *Neuroscience*, 223, 258–268. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2012.07.059>
- Guterstam, A., Abdulkarim, Z., & Ehrsson, H. H. (2015). Illusory ownership of an invisible body reduces autonomic and subjective social anxiety responses. *Scientific Reports*, 5, Article 9831. <https://doi.org/10.1038/srep09831>
- Guterstam, A., & Ehrsson, H. H. (2012). Disowning one’s seen real body during an out-of-body illusion. *Consciousness and Cognition*, 21(2), 1037–1042. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2012.01.018>

- Guterstam, A., Gentile, G., & Ehrsson, H.H. (2013). The invisible hand illusion: Multisensory integration leads to the embodiment of a discrete volume of empty space. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 25, 1078–1099. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00393
- Hagura, N., Takei, T., Hirose, S., Aramaki, Y., Matsumura, M., Sadato, N., & Naito, E. (2007). Activity in the posterior parietal cortex mediates visual dominance over kinesthesia. *Journal of Neuroscience*, 27, 7047–7053.
- Hakuta, N., Izumizaki, M., Kigawa, K., Murai, N., Atsumi, T., & Homma, I. (2014). Proprioceptive illusions created by vibration of one arm are altered by vibrating the other arm. *Experimental Brain Research*, 232, 2197–2206.
- Haans, A., IJsselstein, W. A., & de Kort, Y. A. W. (2008). The effect of similarities in skin texture and hand shape on perceived ownership of a fake limb. *Body Image*, 5(4), 389–394. <https://doi.org/10.1016/j.bodyim.2008.04.003>
- Izumizaki, M., Tsuge, M., Akai, L., Proske, U., & Homma, I. (2010). The illusion of changed position and movement from vibrating one arm is altered by vision or movement of the other arm. *Journal of Physiology*, 588, 2789–2800. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2010.192336>
- JASP Team (2020). JASP (Version 0.14.1)[Computer software].
- Jenkinson, P. M., & Preston, C. (2015). New reflections on agency and body ownership: The moving rubber hand illusion in the mirror. *Consciousness and Cognition*, 33, 432–442. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2015.02.020>
- Jeffreys, H. (1998). *The theory of probability*. Oxford University Press.
- Kalckert, A., & Ehrsson, H.H. (2012). Moving a rubber hand that feels like your own: A dissociation of ownership and agency. *Frontiers in Human Neuroscience*, 6, Article 40. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00040>
- Kersten, D., Mamassian, P., & Yuille, A. (2004). Object perception as Bayesian inference. *Annual Review of Psychology*, 55, 271–304. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.55.090902.142005>
- Kilteni, K., Groten, R., & Slater, M. (2012). The sense of embodiment in virtual reality. *Presence: Teleoperators and Virtual Environments*, 21(4), 373–387. https://doi.org/10.1162/PRES_a_00124
- Kontaris, I., & Downing, P. E. (2011). Reflections on the hand: The use of a mirror highlights the contributions of interpreted and retinotopic representations in the rubber-hand illusion. *Perception*, 40(11), 1320–1334. <https://doi.org/10.1068/p6825>
- Kruschke, J. K. (2010). What to believe: Bayesian methods for data analysis. *Trends in Cognitive Science*, 14, 293–300. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2010.05.001>
- Lawson, R., & Bertamini, M. (2006). Errors in judging information about reflections in mirrors. *Perception*, 35(9), 1265–1288. <https://doi.org/10.1068/p5498>
- Longo, M., Schüür, F., Kammers, M., Tsakiris, M., & Haggard, P. (2008). What is embodiment? A psychometric approach. *Cognition*, 107(3), 978–998. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2007.12.004>
- Lopez, C., Bieri, C. P., Preuss, N., & Mast, F. W. (2012). Tactile and vestibular mechanisms underlying ownership for body parts: a non-visual variant of the rubber hand illusion. *Neuroscience Letters*, 511(2), 120–124. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2012.01.055>
- Ma, K., & Hommel, B. (2015). The role of agency for perceived ownership in the virtual hand illusion. *Consciousness & Cognition*, 36, 277–288. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2015.07.008>
- Maravita, A., Spence, C., Sergent, C., & Driver, J. (2002). Seeing your own touched hands in a mirror modulates cross-modal interactions. *Psychological Science*, 13(4), 350–355. <https://doi.org/10.1111/j.0956-7976.2002.00463.x>
- Maselli, A., & Slater, M. (2013). The building blocks of the full body ownership illusion. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00083>
- Maselli, A., & Slater, M. (2014). Sliding perspectives: Dissociating ownership from self-location during full body illusions in virtual reality. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00693>
- Metral, M., & Guerraz, M. (2019). The fake hand in movement: visual motion cues from the rubber hand are processed for the purpose of kinesthesia. *Consciousness & Cognition*, 73, Article 102761. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2019.05.009>
- Michael, G. A., Naveteur, J., Dupuy, M.-A., & Jacquot, L. (2015). My heart is in my hands: The interoceptive nature of the spontaneous sensations felt on the hands. *Physiology & Behavior*, 143, 113–120. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.02.030>
- Miller, L. E., Montroni, L., Koun, E., Salemme, R., Hayward, & V., Farnè, A. (2018). Sensing with tools extends somatosensory processing beyond the body. *Nature*, 561, 239–242. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0460-0>
- Noel, J.-P., Pfeiffer, C., Blanke, O., & Serino, A. (2015). Peripersonal space as the space of the bodily self. *Cognition*, 144, 49–57. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2015.07.012>
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh Inventory. *Neuropsychologia*, 9(1), 97–113. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(71\)90067-4](https://doi.org/10.1016/0028-3932(71)90067-4)
- Petkova, V. I., & Ehrsson, H. H. (2008). If I were you: Perceptual illusion of body swapping. *PLOS ONE*, 3(12), Article e3832. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003832>
- Petkova, V. I., Khoshnevis, M., & Ehrsson, H. H. (2011). The perspective matters! Multisensory Integration in ego-centric reference frames determines full-body ownership. *Frontiers in Psychology*, 2. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00035>
- Pfeiffer, C., Lopez, C., Schmutz, V., Duenas, J. A., Martuzzi, R., & Blanke, O. (2013). Multisensory origin of the subjective first-person perspective: Visual, tactile, and vestibular mechanisms. *PLOS ONE*, 8(4), Article e61751. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061751>
- Preston, C., Kuper-Smith, B. J., & Ehrsson, H. H. (2015). Owning the body in the mirror: The effect of visual perspective and mirror view on the full-body illusion. *Scientific Reports*, 5, Article 18345. <https://doi.org/10.1038/srep18345>
- Romano, D., Bottini, G., & Maravita, A. (2013). Perceptual effects of the mirror box training in normal subjects. *Restorative Neurology and Neuroscience*, 31(4), 373–386. <https://doi.org/10.3233/RNN-120273>
- RStudio Team (2020). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA. <http://www.rstudio.com/>
- Serino, A., Alsmith, A., Costantini, M., Mandrigin, A., Tajadura-Jimenez, A., & Lopez, C. (2013). Bodily ownership and self-location: Components of bodily self-consciousness. *Consciousness & Cognition*, 22(4), 1239–1252. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2013.08.013>
- Shimada, S., Qi, Y., & Hiraki, K. (2009). Detection of visual feedback delay in active and passive self-body movements. *Experimental Brain Research*, 201, 359–364. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-2028-6>
- Slater, M., Spanlang, B., Sanchez-Vives, M. V., & Blanke, O. (2010). First person experience of body transfer in virtual reality. *PLOS ONE*, 5(5), Article e10564. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010564>
- Slutsky, D. A., & Recanzone, G. H. (2001). Temporal and spatial dependency of the ventriloquism effect. *NeuroReport*, 12(1), Article 7. <https://doi.org/10.1097/00001756-200101220-00009>
- Tastevin, J. (1937) “En partant de l’expérience d’Aristote [Starting from Aristotle’s experience].” *L’Encephale* 1.57(84), 140–158.
- Tsakiris, M. (2010) My body in the brain: a neurocognitive model of body-ownership. *Neuropsychologia*, 48(3), 703–712. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2009.09.034>

- Tsakiris, M., Carpenter, L., James, D., & Fotopoulou, A. (2010). Hands only illusion: Multisensory integration elicits sense of ownership for body parts but not for non-corporeal objects. *Experimental Brain Research*, 204(3), 343–352. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-2039-3>
- 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. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.31.1.80>
- Tsakiris, M., Haggard, P., Franck, N., Mainy, N., & Sirigu, A. (2005). A specific role for efferent information in self-recognition. *Cognition*, 96, 215–231. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2004.08.002>
- van Dam, L. C. J., Parise, C. V., & Ernst, M. O. (2014). Modeling multisensory integration. In D. J. Bennett & C. S. Hill (Eds.), *Sensory integration and the unity of consciousness* (pp. 209–229). MIT Press. <https://doi.org/10.7551/mitpress/9780262027786.003.0010>
- Wagenmakers, E. J., Love, J., Marsman, M., Jamil, T., Ly, A., Verhagen, J., & Morey, R. D. (2018). Bayesian inference for psychology. Part II: Example applications with JASP. *Psychonomic Bulletin & Review*, 25, 58–76. <https://doi.org/10.3758/s13423-017-1323-7>
- Waltemate, T., Gall, D., Roth, D., Botsch, M., & Latoschik, M. E. (2018). The impact of avatar personalization and immersion on virtual body ownership, presence, and emotional response. *IEEE Transactions on Visualization and Computer Graphics*, 24(4), 1643–1652. <https://doi.org/10.1109/TVCG.2018.2794629>
- Publisher's note** Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

V- Chapitre 3 : Illusion d'incarnation de l'avatar et illusions kinesthésiques

a. Explorer le lien entre les illusions kinesthésiques et l'incarnation d'avatar en réalité virtuelle (Article 4 - *Etude Incarnation*).

i. Introduction

La kinesthésie ainsi que la sensation d'incarnation dérivent de l'intégration de multiples sources sensorielles, notamment visuelles et proprioceptives. Nous avons vu dans la Partie Théorique ainsi que dans les deux premiers chapitres que cette intégration dépendait des congruences sémantiques et spatiales entre les différentes informations sensorielles. En effet, les illusions kinesthésiques observées dans nos études, de même que les illusions d'incarnation observées dans la littérature, diminuaient d'intensité lorsque l'incongruence spatiale ou sémantique augmentait. Néanmoins, à notre connaissance, le lien entre illusions kinesthésiques et illusions d'incarnation n'a pas été l'objet de réelles investigations. Nos précédentes études ont montré que les informations visuelles de mouvement provenant d'un avatar en réalité virtuelle participaient au percept kinesthésique (Giroux et al., 2018, 2019, 2021). Il semble assez évident que, pour faire partie du percept kinesthésique, les indices visuels de mouvement doivent être considérés comme provenant de son propre corps. Ainsi, un avatar devrait être incarné pour contribuer à la kinesthésie. Dans nos précédentes études, un tel lien n'avait pas pu être exploré. En effet, les mouvements de l'avatar étaient systématiquement couplés à ceux du participant avant les blocs expérimentaux d'induction d'illusion kinesthésique, permettant un niveau suffisant d'incarnation de l'avatar. Ainsi il ne nous était pas possible d'établir un possible lien entre incarnation de l'avatar et illusions kinesthésiques. Une étude récente de Metral et Guerraz (2019) a néanmoins montré qu'il existait un lien entre sensation d'incarnation d'une main en caoutchouc et illusion kinesthésique induite par le mouvement de celle-ci. Une illusion d'incarnation de la main en caoutchouc était induite par stimulations visuo-tactiles synchrones comme dans la célèbre illusion de la main en caoutchouc (Botvinick & Cohen, 1998). Ensuite, la main en caoutchouc était déplacée à une vitesse lente (4 mm/s), ce qui amenait les participants à ressentir une illusion de mouvement de leur main réelle. Ce phénomène était lié à la sensation d'incarnation de cette main en caoutchouc ; plus les participants avaient l'impression que la main en caoutchouc leur appartenait, plus ils sentaient leur main bouger en voyant la main en caoutchouc bouger (Metral & Guerraz, 2019). Dans la présente expérience,

nous avons voulu étudier une telle relation concernant l'incarnation d'un avatar corps entier vue à la première personne en réalité virtuelle. Pour cela, nous avons comparé les illusions de mouvements, induites par la vision d'un avatar en mouvement, entre une condition favorisant l'incarnation de ce dernier et une condition la limitant. Le couplage entre les mouvements de l'avatar et ceux des participantes (synchrone ou absent) était utilisé pour moduler cette sensation d'incarnation. Nous faisons l'hypothèse que l'incarnation de l'avatar serait plus forte lorsque les mouvements de l'avatar et ceux des participantes seraient couplés que lorsqu'ils ne le seraient pas. De plus, nous supposons que les illusions dans la condition sans couplage visuomoteur, limitant l'incarnation de l'avatar, seraient moins fréquentes, moins rapides et dureraient moins longtemps que dans la condition de couplage, favorisant l'incarnation.

ii. Méthode

Les participantes (n = 41) étaient immergées, via un casque de réalité virtuelle, dans un environnement virtuel. Elles y voyaient un avatar à la première personne. Une première phase (phase d'incarnation) permettait de manipuler l'incarnation de l'avatar par la présence ou non d'un couplage entre les mouvements réels des bras des participantes et les mouvements des bras de l'avatar. Pour la moitié des participantes (n = 21), les mouvements de l'avatar étaient synchronisés avec leurs mouvements (*Coupling*) tandis que pour l'autre moitié (n = 20), l'avatar restait immobile lorsqu'elles bougeaient (*No coupling*). Lors de la seconde phase (phase expérimentale), les participantes réalisaient des essais d'induction d'illusion kinesthésique dans une condition *bimodale* et une condition *unimodale proprioceptive* :

- Dans la condition *unimodale proprioceptive*, seul le bras gauche réel des participantes était déplacé (les bras de l'avatar étant dissimulés dans des boîtes virtuelles)
- Dans la condition *bimodale*, le bras gauche réel des participantes était déplacé, ainsi que les deux bras visibles de l'avatar.

Pour chaque essai de chacune des conditions expérimentales, les participantes devaient estimer la vitesse ainsi que le début et la fin de l'illusion de mouvement perçue dans leur bras droit. Un questionnaire d'incarnation composé de treize items (1-3, 6-9, 14-15, 17-20) du questionnaire de Gonzalez-Franco & Peck (2018) permettait d'évaluer les différentes sous-composantes de l'incarnation de l'avatar (Appartenance, Localisation, Agentivité et Apparence Externe) juste après la première phase d'incarnation. Ce premier questionnaire permettait

d'observer des différences de sensation d'incarnation selon la présence ou non de couplage visuo-moteur, contrôlant ainsi l'efficacité de notre manipulation de l'incarnation. En outre, les participantes étaient immergées durant environ 30 minutes dans la réalité virtuelle, avec un avatar à la première personne. Etant donné que la seule vision d'un avatar à la première personne peut être suffisante pour induire une illusion d'incarnation (Maselli & Slater, 2013), nous avons évalué l'incarnation une seconde fois avec ce même questionnaire, à la fin de l'expérience, afin de détecter une éventuelle variation du niveau d'incarnation entre le début et la fin de la session expérimentale. L'*Etude Incarnation* présentée dans cet article a été pré-registrée (https://osf.io/w6vfr/?view_only=faaeda6fe165492bb19ac08331ba37a6).

iii. Résultats

La sensation d'incarnation envers l'avatar, mesurée après la première phase d'incarnation au début de l'expérience, était plus importante pour le groupe de participantes avec couplage visuo-moteur que le groupe sans couplage. Cette différence n'était plus observée à la fin de l'expérience, lors du second questionnaire d'incarnation, du fait notamment d'une nette augmentation de la sensation d'incarnation lors du second questionnaire comparativement au premier pour la condition sans couplage visuo-moteur (Figure 28).

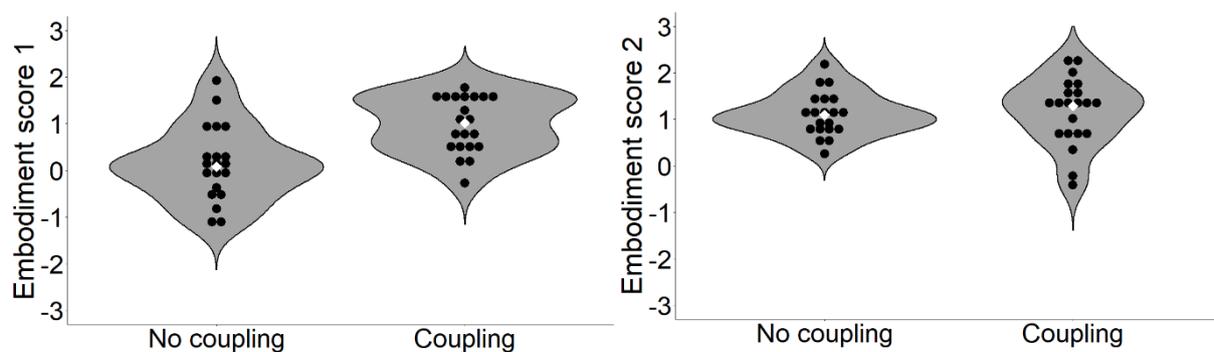


Figure 28. Scores d'incarnation moyens de l'avatar en fonction de la condition de couplage visuo-moteur (*Coupling VS No coupling*) recueillis après la première phase d'incarnation au début de l'expérience (à gauche) et à la fin de l'expérience (à droite). Les scores d'incarnation pouvaient aller de - 3 (absence de sensation d'incarnation) à + 3 (sensation d'incarnation maximale). Les points noirs représentent les scores de chaque participante et le losange blanc la médiane.

Les illusions kinesthésiques étaient plus fréquentes, plus rapides et duraient plus longtemps en condition bimodale qu'en condition unimodale proprioceptive et ce quel que soit le couplage visuo-moteur (*Coupling* ou *No coupling*). Cette différence entre les conditions *bimodale* et *unimodale proprioceptive* n'était pas significativement différente entre le groupe avec couplage

et celui sans couplage, voir Figure 29. De plus, les illusions observées lors des trois premiers essais en condition bimodale n'étaient pas significativement différentes des trois derniers essais de cette même condition.

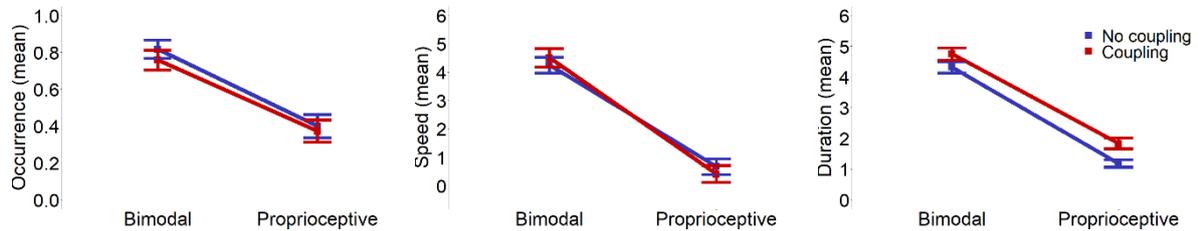


Figure 29. Occurrence (à gauche), vitesse (au centre) et durée (à droite) moyennes de l'illusion en fonction de la modalité (bimodale VS unimodale proprioceptive) et du couplage visuomoteur (Coupling en rouge VS No coupling en bleu). Les barres d'erreurs correspondent aux erreurs standards.

iv. Discussion

La manipulation du couplage visuomoteur réalisée dans cette expérience a influencé la sensation d'incarnation envers l'avatar comme l'on pouvait s'y attendre. En effet, lorsque les bras de l'avatar reproduisaient en temps réel les mouvements des bras des participantes (*Coupling*), la sensation d'incarnation de l'avatar était plus forte que lorsque les bras de l'avatar restaient statiques (*No coupling*). Cependant, quel que soit le couplage visuomoteur, les informations visuelles de mouvements provenant de l'avatar étaient utilisées de façon similaire dans la kinesthésie avec des illusions de même intensité dans les deux conditions de couplage. Cette étude ne permet donc pas d'établir de lien entre sensation d'incarnation et illusions kinesthésiques. Néanmoins, les résultats observés pourraient venir du fait que la sensation d'incarnation évolue au cours de l'expérience, cette sensation étant plus importante à la fin de l'expérience qu'au début, principalement dans le groupe sans couplage visuomoteur. Il est d'ailleurs vraisemblable que la sensation d'incarnation soit induite par notre phase expérimentale dans laquelle il y a une congruence visuo-proprioceptive (mouvement des bras de l'avatar synchrone avec les déplacements passifs du bras gauche du participant), congruence connue comme étant un vecteur possible et suffisant d'incarnation. De futures études sont nécessaires pour étudier plus efficacement le lien entre incarnation et illusion kinesthésique.

Éléments clés à retenir de cet article.

- Les informations visuelles provenant d'un avatar vu à la première personne en réalité virtuelle sont traitées comme si elles provenaient du corps réel lorsqu'il s'agit de percevoir ses propres mouvements, que les mouvements de l'avatar aient été préalablement couplés à ceux des participantes ou non.
- Un couplage visuomoteur préalable ne semble pas nécessaire à l'utilisation des informations visuelles de mouvements provenant de l'avatar pour la kinesthésie *dans notre paradigme expérimental*.

v. Article 4 - *Etude Incarnation*

Exploring the link between kinaesthetic illusions and avatar embodiment in virtual reality

Abstract

Kinaesthesia and the feeling of embodiment both refer to the perception of one's own body and derive from the integration of multiple sensory sources, including visual and proprioceptive signals. Previous studies showed that visual motion cues coming from an embodied avatar in virtual reality contribute to kinaesthetic percept. It seems quite straightforward that, to be part of the kinaesthetic percept, visual motion cues should be considered as coming from one's own body. Thus, an avatar should be embodied to contribute to kinaesthesia. However, the link between the feeling of embodiment of the avatar and kinaesthesia still have to be demonstrated and it was the goal of the present study. To do so, we compared kinaesthetic illusions, induced by visual motion cues coming from an avatar, in a condition favouring the embodiment of the latter and in a condition preventing it. To modulate the feeling of embodiment, we manipulated the coupling between the participant's motions and those of the avatar. During a first phase, head and arms motions of half of the participants (N=21) were synchronously coupled with those of the avatar (coupling group) while they were not for the other half (N=20, no coupling group). Then, kinaesthetic illusions were induced thanks to visuo-proprioceptive or proprioceptive stimulations. Results showed that participants in the coupling group had stronger feeling of embodiment toward the avatar than those in the no coupling group at the beginning but not at the end of the experiment. There was no significant difference between both groups in terms of kinaesthetic illusions, illusions in the visuo-proprioceptive condition being more frequent, faster and lasted longer than in the proprioceptive condition for both groups. Thus, visual motion cues coming from the avatar were used in a similar way in kinaesthesia regardless of the prior visuomotor coupling. Therefore, this study failed to provide evidence of a link between the feeling of embodiment and kinaesthetic illusions. Nevertheless, this lack of difference between the two coupling conditions could be due to an increase in the feeling of embodiment observed at the very beginning compared to the end of the experiment in the no coupling group. It is likely that the feeling of embodiment was induced and reinforced by the experimental phase in which there was a visuo-proprioceptive congruency, known to be a possible vector of embodiment.

Keywords: Embodiment, Kinaesthesia

Introduction

The conscious perception of one's own motions, known as *kinaesthesia*, emerges from the integration of multiple sensory and motor signals. Indeed, when one moves a body part, the motor command as well as visual, muscular proprioceptive and tactile signals are integrated to form a unified percept of movement for this specific body part (Chancel et al., 2016; Guerraz et al., 2012; Romano et al., 2013). Similar multisensory processes occur for passive movements, minus the motor command. It must also be underlined that motion of one arm can impact the kinaesthetic percept of the other arm (Hakuta et al., 2014; Izumizaki et al., 2010). Moreover, the role of vision in self-motion perception no longer needs to be confirmed (Blanchard et al., 2013; Brandt et al., 1972; Dichgans & Brandt, 1973; Gallagher et al., 2019). Furthermore, visuo-proprioceptive combination can be used to induce kinaesthetic illusions. Indeed, it has been shown that visual motion cues coming from an embodied first-person perspective avatar can be used for the perception of one's own motions. The association of a passive displacement of one arm with the vision of both avatar's arms in motion induces illusions of movement in the other static arm. The visual motion cue coming from the avatar and the proprioceptive motion cue coming from the contralateral arm are combined to generate the kinaesthetic illusion (Giroux et al., 2018, 2019, 2021). Such results indicate that visual motion cues coming from an embodied avatar can be processed as if they were originating from one's own body to contribute to kinaesthesia. It seems quite straightforward that, motion cues must be considered as coming from one's own body in order to contribute to the kinaesthetic percept. In this respect, an avatar would have to be embodied to contribute (visually) to kinaesthesia. The feeling of *embodiment* (i.e., the feeling of being inside a body) has been described as "what it feels like to have a body" (de Vignemont, 2011) which includes the feeling that one owns the body (body ownership), controls the body (agency) and is located inside the body (self-location) (Kilteni et al., 2012). Such a feeling of embodiment derives from multisensory integration and is generally felt toward one's own body only. Nevertheless, embodiment can be felt toward external objects such as a rubber hand or a whole-body avatar, what is called illusion of embodiment (Botvinick & Cohen, 1998; Ehrsson et al., 2007; Giroux et al., 2018, 2019; Gonzalez-Franco & Peck, 2018). It consists in perceiving an object external to the biological body as one's own, with all the phenomenology surrounding such feeling (body ownership, agency, and self-location). These illusions of embodiment can be elicited by synchronous and

congruent multisensory or sensorimotor stimulations (in comparison to asynchronous stimulations). For example, illusions of embodiment of a fake body or body part occur when stroking simultaneously the fake and the real body part, the former being visible while the latter being hidden from view; illusions do not occur (or occur to a lesser extent) when the stroking is not synchronous, that is, when it is not simultaneous or incongruent (Botvinick & Cohen, 1998; van der Hoort et al., 2011). Similar illusions of embodiment are observed for avatars in virtual reality (Banakou et al., 2013; Normand et al., 2011; Peck et al., 2013). They can be even more compelling since they are most of the time induced thanks to visuomotor stimulations. Indeed, visuo-motor coupling is known to be a very powerful way to induce embodiment feeling toward external objects (e.g., virtual hand, avatars), even more than congruent visuo-tactile stimulations (Banakou et al., 2013; Gonzalez-Franco et al., 2010; Kokkinara & Slater, 2014; Normand et al., 2011) while the discrepancies between participants' motions and that of the object greatly limit or even abolish such feeling (Kokkinara & Slater, 2014; Ma & Hommel, 2015b, 2015a).

Thus, embodiment and kinaesthesia both relate to multisensory integration mechanisms, and we can expect that an avatar should be embodied to contribute to kinaesthesia. However, to our knowledge, the relationship between the feeling of embodiment and kinaesthesia has never been explored regarding avatars in virtual reality. Yet, a recent study explored such relationship regarding a rubber hand (Metral & Guerraz, 2019). This study has shown that visual motion cues coming from a rubber hand, is used to perceive one's own motion depending on the embodiment of the latter. In this study, a rubber hand was placed in front of a participant while her/his own corresponding hand was hidden from view. Like in the well-known rubber-hand illusion, the fake hand and the real hand of the participant were synchronously or asynchronously stroked during three minutes with a brush, that constitutes a visuo-tactile stimulation (see Botvinick & Cohen, 1998). Then, the rubber hand was slowly moved along the sagittal or lateral axis which led the participants to experience an illusion of movement of their real hand. The intensity and occurrence of such illusion were far greater when the visuo-tactile stimulation had been synchronous than asynchronous and were related to the feeling of embodiment of that rubber hand. The more the participants felt like the rubber hand was their own, the more they felt their hand moving when seeing the rubber hand moving (Metral & Guerraz, 2019).

In the present experiment, we wanted to investigate such a relationship in the context of a whole-body avatar seen from a first-person perspective (1stPP) in virtual reality. In our previous studies (Giroux et al., 2018, 2019), the participant's arms motions were systematically coupled in real time with the 1stPP avatar's arms motions prior to any experimental trials in which kinaesthetic illusions were induced. Thus, participants saw the avatar moving just as they did and intended to do. Such a visuo-motor coupling was used to presumably ensure an adequate level of embodiment toward the avatar what was confirmed through embodiment questionnaires. Hence, we manipulated the embodiment of the avatar by using either a visuomotor coupling between the participant's motions and the avatar's motions, or no coupling at all. We hypothesised that the contribution of an avatar to the kinaesthetic percept, and to thus the kinaesthetic illusion, would be more important when the avatar was embodied than when it was not. The embodiment of the 1stPP avatar was induced or prevented by the presence or absence of visuomotor coupling. Thus, we expected that the difference between the illusions in a bimodal visuo-proprioceptive condition and that in the unimodal proprioceptive condition would be larger when the avatar's arms motions were previously coupled with the participant's arms motions than when they were not.

Methods

Participants

A power analyses was performed to estimate the required sample size needed for this experiment. We based on results from previous study (Giroux et al., 2018) and on the assumption that there would be no effect of the visual motion cues coming from the avatar on kinesthesia in the absence of visuomotor coupling. The power analyses indicated a total required sample size of $n \approx 12$ for the within-between interaction we were interested in (G*Power software, Erdfelder, Faul, & Buchner, 1996). However, given that: a) we could expect between 13% (Chancel et al., 2017) and 18% (Giroux et al., 2018; Metral et al., 2015) of participants who would not experience the kinesthetic illusion, b) we were in a mixed design, and c) our assumption of an absence of impact of the visual motion cues coming from the avatar in the absence of coupling may have been too optimistic, we decided to play it safe and recruit

40 participants +/- 2. Details of the power analysis are provided on the pre-registration on the following link:

https://osf.io/w6vfr/?view_only=faaeda6fe165492bb19ac08331ba37a6

The avatar used in the experiment was female; consequently, only female participants were recruited. Forty-one female participants took part in this experiment (mean \pm SD age: 20 \pm 2.80). Their laterality index (71.83 \pm 45.22) was assessed using the Edinburgh Inventory Test (Oldfield, 1971). All but 4 of the participants were right-handed. They all had normal or corrected to normal vision and none of them had proprioceptive or neuromuscular disorders. They all provided their written, informed consent prior to initiation of experiments. The study was performed in accordance with the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki and were approved by the local independent ethics committee (CEREUS, Savoie Mont Blanc University, Chambéry, France).

Materials

Immersive virtual reality technology

Participants were seated in front of a desk on which two manipulanda were positioned. These were only used during the illusion induction phases (see below) and consisted of wooden arms ending with a handgrip on which the participants placed their forearms. The right manipulandum remained static while the left one, which was fitted with a low-noise synchronous DC motor (24V, Maxon with planetary Maxon reductor 1296:1 Switzerland), could flex or extend the participant's arm from its initial starting position. A head-mounted display (HMD) (Oculus Quest 2; Oculus VR, Irvine, CA, US) operating with Unity software (Unity Technologies SF, US) and running on a computer equipped with an MSI Geforce GTX 980 Gaming 4G graphics card (Micro-Star International, Taiwan) and an Intel Core i7-4790K processor (Intel Corporation, US) immersed the participants in a virtual environment in which they saw a young female avatar. The avatar was seated with its elbows on a virtual table and viewed from a 1stPP. The virtual forearms could reproduce the same movements as the participant's forearms, thanks to an electromagnetic motion capture system (Liberty™, Polhemus, Colchester, VT, US). The motion sensors were fixed to wrist pads worn by the participants to prevent any wrist movements. The head-mounted display included real-time

tracking mechanisms to estimate the head's position and orientation. This feature enables perspective correction and allows the user to move her head freely in a room-sized environment, while the avatar's head reproduces the same movements. Only the forearms' movements and rotations and the tilting of the participant's head were reproduced on the avatar in the virtual reality. The avatar's other body parts remained static. White noise was played through the head-mounted display's headphones to cover the sound of the manipulandum motor. A representation of the experimental set-up is shown in Figure 1.

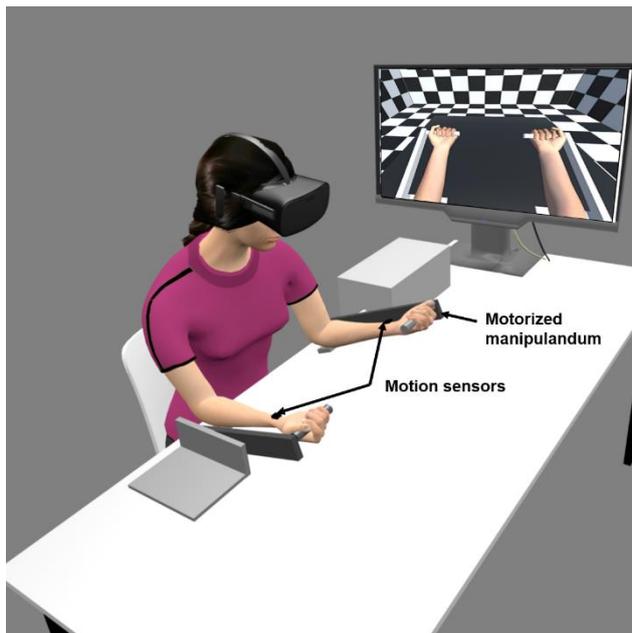


Figure 1. A representation of the experimental set-up

Procedures

The avatar embodiment phase

The participant, fitted with the experimental material described in the previous section, sat with her elbows on a table. She was required to actively flex and extend her forearms (alternating phase and anti-phase movements) at a self-paced frequency for one minute while looking at the avatar's arms in the virtual environment. During this phase, the avatar's forearms accurately reproduced the participant's movements, as captured by the motion capture system for half of the participants (N=21), corresponding to the *coupling* group. For the other half of the participants (N=20), the avatar's forearms stayed static when the participants moved, corresponding to the *no coupling* group. Thus, in the coupling group, there was a spatiotemporal congruency between real, active movements and virtual movements, known to

enable the participant to embody the avatar (see Tsakiris et al., 2005, Dummer et al., 2009). The embodiment phase was immediately followed by a brief embodiment questionnaire. Additional embodiment periods of 30 seconds (not followed by the questionnaire) were performed between the blocks of six trials, to maintain (coupling group) or limit (no coupling group) the embodiment. At the end of the experiment, after the last experimental trial, the participant had to complete a second time the same questionnaire, in order to assess any changes in the feeling of embodiment. The questionnaire contained items from Gonzalez-Franco and Peck's embodiment questionnaire (2018). Thirteen items of relevance to our virtual reality design were used for the experiment (1-3, 6-9, 14-15, 17-20). Each assertion (e.g., "I felt as if the virtual arms were my own arms") was scored on a seven-point Likert scale (from -3 "strongly disagree" to 3 "strongly agree"). According to Gonzalez-Franco and Peck's recommendations, a mean embodiment score was computed for each participant as well as four embodiment subscores : body ownership (items 1-3), agency (items 6-9), self-location (items 14-15), and external appearance (items 17-20).

The illusion induction phase

Once the embodiment phase was completed, the participant positioned her forearms on the manipulanda. The right arm was held at 30° to the horizontal plane and remained static while the left arm was positioned at either 15° or 45° relative to the horizontal plane. Following few seconds, the left arm could be passively moved at a constant angular speed of 3.8°/s with an angular amplitude of 30° (duration: 8 s). The sequence of movements, that is to say the experimental block, consisted of 6 alternating flexions and extensions (6 trials), with the first movement being either a flexion or an extension (counterbalanced between blocks). The participants had to look at the avatar's forearms and they were told not to resist the passive movements. After each movement, the participant had to verbally estimate the speed of the illusory displacement experienced in her right arm on a 0-to-10 scale. A rating of 0 corresponded to the absence of illusory displacement, and 10 corresponded to the same speed of displacement as for the passively moved left forearm. After that, the participants had to indicate the direction of the felt movement, which could be either the same as or opposite to that of the left forearm. Based on this second evaluation, the 0-to-10 speed rating was considered to be either positive when the illusory movement was in the direction of the left

forearm, or negative when it was in the opposite direction. Therefore, the final speed rating ranged from -10 to 10. The participant also had to estimate the beginning and the end of the illusion with respect to the start of the trial, with both estimates ranging from 0 s to 8 s (e.g., “it started one seconds after the beginning of the trial” was rated as 1; “it ended four seconds after the beginning of the trial” was rated as 4). Once the speed, direction, beginning and end of the illusion had been rated, the next trial began.

Each participant went through two modality conditions. In the Bimodal condition, passive displacements of the participant’s left forearm were coupled in real time to displacements of the left and right avatar’s forearms, which moved with the same angular amplitude and speed (from either 45° to 15° or from 15° to 45°, relative to the horizontal plane). In the unimodal proprioceptive condition, the avatar’s arms were localized inside virtual boxes and were consequently not visible while the participant’s left forearm was moved passively.

Each experimental condition was performed in two blocks of 6 trials with 3 flexions and extensions per block, one starting with an extension, the other with a flexion. Thus, a total of 24 experimental trials per participant were performed. Two familiarization trials were performed before the experimental block of 6 trials, for each experimental condition. The experimental conditions were applied in a pseudo-random order.

Statistical analyses

We conducted a set of planned comparisons via within-subject general linear models for the Speed, Duration and Occurrences of the illusion, with two within-subject modality conditions (Bimodal, and Unimodal Proprioceptive) and two between-subject visuo-motor coupling conditions (Coupling, and No coupling). Assumption of normality was assessed via the Shapiro-Wilk test, which we report here only when the assumption is violated. The assumption of homogeneity of residual variance, when needed, was met. We used non-parametric tests (Wilcoxon signed rank test or Mann-Whitney test) when needed (non-normality). Statistical outliers were withdrawn from the analysis of interest when needed (Studentized Standardised Residuals greater than 4 and Cook’s distance gap). Nevertheless, very similar results (and conclusions) were found before and after their withdrawal. The analyses were performed using the RStudio software (RStudio Team, 2016) and were preregistered

analyses are explicitly presented as such and only effect sizes are reported.

Results

Embodiment

The embodiment score, collected after the initial embodiment phase, was significantly greater (Median \pm interquartile interval: Med=1.01 \pm 1.11) for the coupling group compared to the no coupling one (Med=0.08 \pm 1.14), $W=87$, $z=-3.20$, $p=.001$, $r=-.51$, see Figure 3. Exploratory analyses revealed that this embodiment difference was mainly due to the ownership and agency components, see Figure 4. Indeed, the scores of ownership and agency from this first embodiment questionnaire were greater in the coupling condition (Ownership: Med=1.67 \pm 1.00. Agency: Med=1.25 \pm 0.75) than in the no coupling one (Ownership: Med=0.50 \pm 2.33, $W=119$, $z=-2.37$, $r=-.37$. Agency: Med=-1.00 \pm 1.88, $W=35$, $z=-4.37$, $r=-.68$). There was no significant difference in terms of self-location and external appearance between the coupling (Self-Location: Med=1.00 \pm 2.00. Appearance: Med=-0.60 \pm 1.75) and no coupling condition (Self-Location: Med=0.75 \pm 2.50. Appearance: Med=-0.75 \pm 2.13) for this first embodiment evaluation (Self-location : $W=194$, $z=-0.41$, $r=-.06$. Appearance : $W=178$, $z=-0.82$, $r=-.13$).

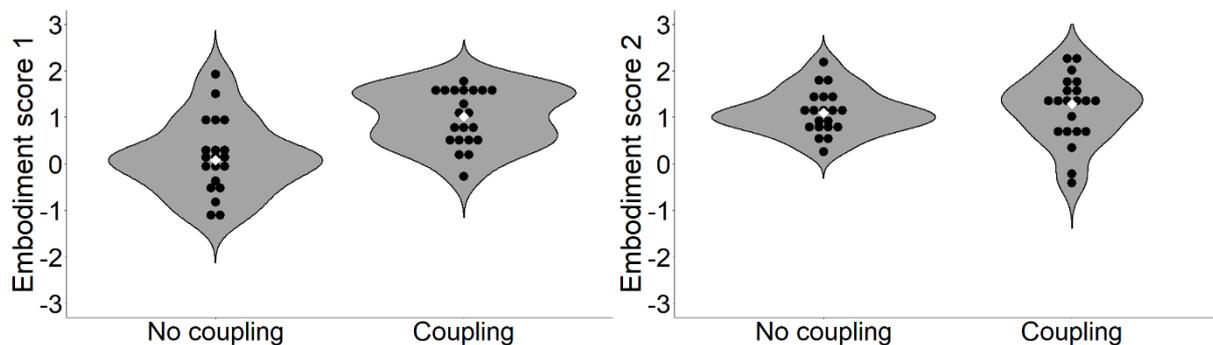


Figure 3. Violin plots of the embodiment scores collected after the first embodiment phase of the experiment (on the left) and at the end of the experiment (on the right), in function of the visuo-motor coupling condition (Coupling or No coupling). The median is represented by the white diamond and the data points by black points.

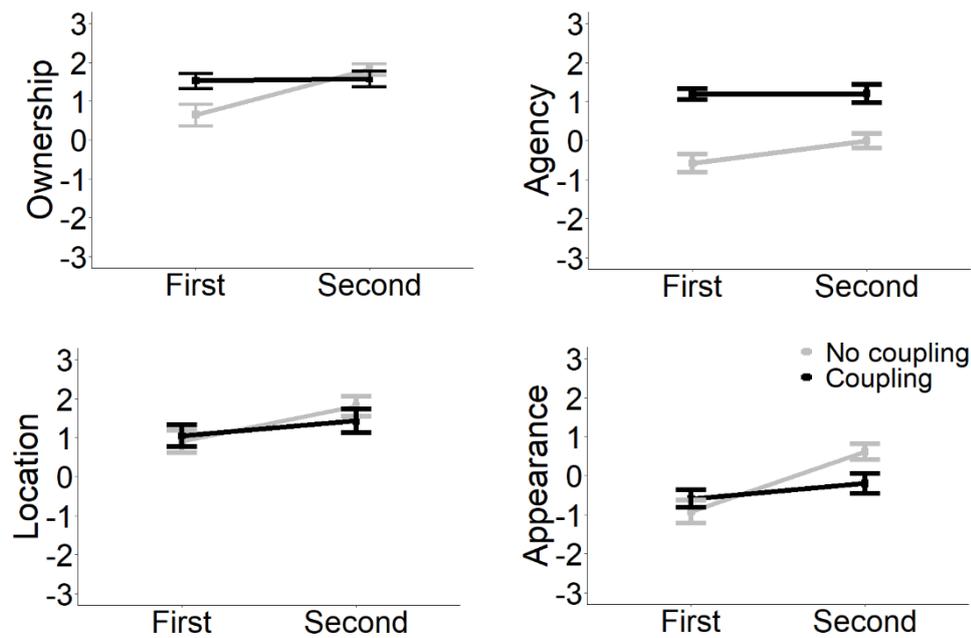


Figure 4. Embodiment subcomponents (Ownership in the top left corner, Agency in the top right corner, Location in the bottom left corner, and Appearance in the bottom right corner) mean score for the first embodiment questionnaire (First) and the second one (Second), depending on the visuo-motor coupling condition (No Coupling in grey, Coupling in black). Errors bars represent standard error of the means.

The embodiment score, collected at the end of the experiment, after the experimental phase, was not significantly different for the coupling (Med=1.29 ± 0.88) or the no coupling (Med=1.10 ± 0.52) group, $W=185.5$, $z=-0.63$, $p=.53$, $r=-0.10$, see Figure 3.

Exploratory analyses revealed that the score of agency was greater in the coupling group (Med=1.25 ± 1.00) than in the no coupling one, (Med=-0.25 ± 1.38), $W=79.5$, $z=-3.41$, $r=-.53$. However, the score of appearance from the second embodiment questionnaire was greater in the no coupling group (Med=0.25 ± 1.06) than in the coupling one (Med=-0.25 ± 1.50), $W=291.5$, $z=2.09$, $r=-.33$. There was no significant difference in terms of ownership and self-location between the coupling (Ownership: Med=1.67 ± 1.65; Self-Location: Med=2.00 ± 2.00) and no coupling groups (Ownership: Med=1.83 ± 1.00, $W=235$, $z=0.64$, $r=-.10$; Self-location: Med=2.00 ± 2.13, $W=225$, $z=0.38$, $r=-.06$), see Figure 4.

The first embodiment score, collected at the beginning of the experiment, was significantly weaker (Med=0.54 ± 1.24) than the second embodiment score, collected at the end (Med=1.17 ± 0.73), $V=130.5$, $z=-3.88$, $p<.001$, [-0.80; -0.33], $r=-.44$, see Figure 3. Moreover, post-hoc analyses revealed that this effect was mainly driven by the no coupling group as embodiment

increased between the first (Med= 0.08 ± 1.14) and the second (Med= 1.10 ± 0.52) questionnaire (V=3, z=-3.79, [-1.23; -0.70], r=-.60) which was not the case for the coupling group (V=95.5, z=-0.78, [-0.50; 0.15], r=-0.12).

Kinaesthetic illusions

For the participants who were in the coupling group, kinaesthetic illusions occurred in 75.8% of the bimodal trials and 37.3% of the unimodal proprioceptive ones. For the participants who were in the no coupling group, kinaesthetic illusions occurred in 77.8% of the bimodal trials and 38.1% of the unimodal proprioceptive ones. It should be noted that whatever the sensory modality, the great majority of the kinaesthetic illusions were in the same direction as the avatar's displacements. However, an illusion occurred in the opposite direction in 9.7% of the trials. All trials were considered in further analyses. Every participant except one experienced a kinaesthetic illusion at least once across the experiment.

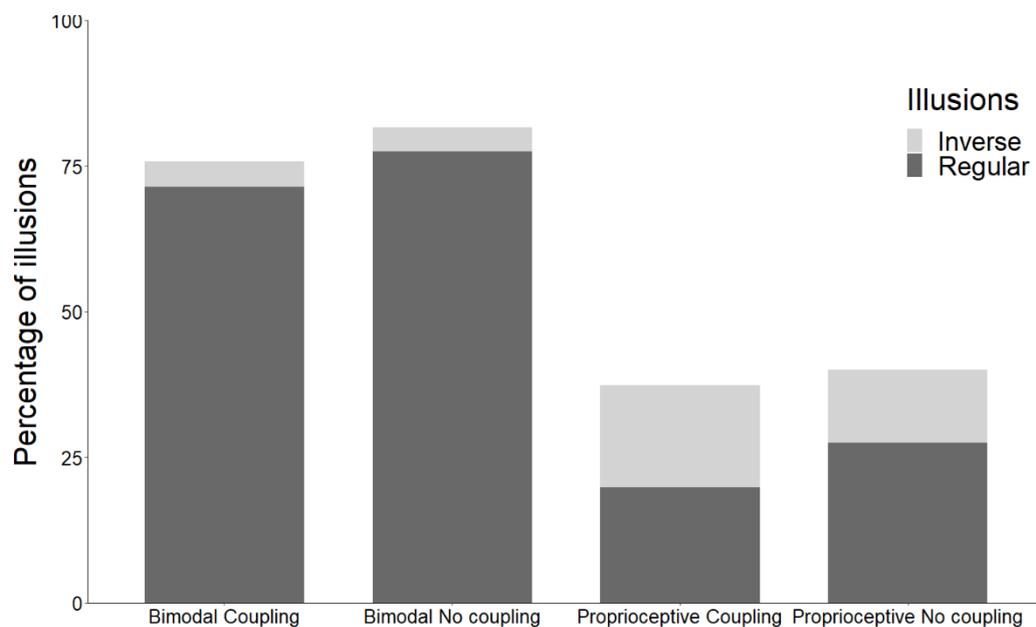


Fig 2. Percentage of illusions depending on the modality (Bimodal, Unimodal proprioceptive), the visuo-motor coupling condition (Coupling, No coupling) and of the type of illusions (Regular in dark grey and Inverse in light grey).

The interaction between the Coupling and the Modality variables was not significant. The difference between the bimodal and the unimodal proprioceptive condition was not significantly different for the coupling group and the no coupling one, for the speed of the

illusion, $t(39)=0.61$, $p=.54$, $[-1.19; 2.23]$, $r=.10$, as well as for the duration, $t(39)=-0.34$, $p=.74$, $[-1.57; 1.12]$, $r=.05$. For the occurrences, assumption of normality was violated ($W= 0.91$, $p<.01$), so we used a Mann-Whitney test comparing illusion occurrences in the bimodal condition for the coupling and the no coupling conditions. There was no significant difference of occurrence between in the coupling group (Med=11.00 \pm 4.00) and the no coupling one (Med=10.00 \pm 3.00), in the bimodal condition, $W=230$, $z=0.53$, $p=.60$, $r=-.08$.

As expected, illusions in the bimodal condition were faster, lasted longer and were more frequent, (Speed : $M=4.38 \pm 3.09$, $t(20)=6.73$, $p<.001$, $[2.83; 5.37]$, $r=.83$; Duration : $M=4.75 \pm 2.51$, $t(20)=5.93$, $p<.001$, $[1.89; 3.94]$, $r=.80$; Occurrences : 3.66, Med=11.00 \pm 4.00, $V=190$, $z=3.81$, $p<.001$, $[3.00; 7.00]$, $r=-0.83$, Wilcoxon signed rank tests was used here as normality was violated, $W= 0.87$, $p<.05$), than in the unimodal proprioceptive condition (Speed, $M=0.28 \pm 1.11$; Duration, $M=1.83 \pm 1.86$; Occurrences, Med=4.00 \pm 6.00) in the coupling condition, see Figure 7. This result replicate those of our previous studies (Giroux et al., 2018, 2019, 2021).

Similar results were observed in the no coupling condition. Indeed, exploratory analyses revealed that illusions in the bimodal condition were faster, lasted longer and were more frequent (Speed: $M=4.39 \pm 2.55$, $t(19)=6.10$, $[2.35; 4.81]$, $r=.81$; Duration: $M=4.32 \pm 2.15$, $t(19)=7.09$, $[2.21; 4.06]$, $r=.85$; Occurrences: $M=9.8 \pm 3.00$, $t(19)=7.31$, $[3.57; 6.43]$, $r=.86$) than in the unimodal proprioceptive condition (Speed: $M=0.81 \pm 1.25$; Duration: $M=1.18 \pm 0.87$; Occurrences: $M=4.8 \pm 3.30$) for the no coupling group, see Figure 7.

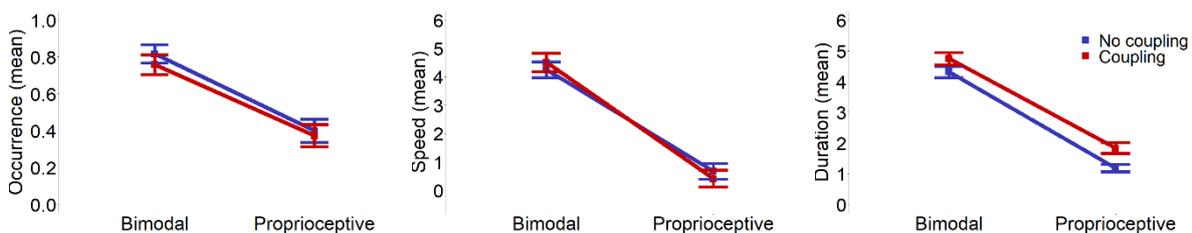


Figure 7. Mean occurrences (left), speed (middle) and duration (right) of the illusions depending on the modality condition (bimodal or unimodal proprioceptive) and the visuo-motor coupling (No coupling in blue or Coupling in red). The error bars correspond to the confidence intervals after Cousineau–Morey correction for within-subject designs.

Exploratory analyses revealed that illusion speed, duration and occurrences were not affected like the embodiment by the progress of the experiment. Indeed, no significant difference in terms of speed, duration or occurrence of the illusion was observed between the first three trials and the last three trials of the bimodal condition (Speed : $t(39)=0.50$, $[-0.68; 1.13]$, $r=.08$,

the participant n°19 was withdrawn from this analysis as a statistical outlier causing the non-normality of the residuals; Duration : $t(40)=0.20$, $[-0.60; 0.73]$, $r=.03$, Occurrences : $V=46$, $z=0.54$, $[-1.00; 1.00]$, $r=-.06$, Wilcoxon signed rank tests was used here as normality was violated, $W= 0.72$, $p<.001$).

Correlation between embodiment scores and kinaesthetic illusions measures (Exploratory)

The first embodiment score correlated significantly with the duration ($r_s=.35$) but not with the speed ($r_s=.27$) or the occurrence of the illusion ($r_s=.16$) in the bimodal condition. The second embodiment score correlated positively with the speed ($r_s=.42$) but not with the duration ($r_s=.29$) or the occurrence of the illusion ($r_s=.30$) in the bimodal condition.

Discussion

The present experiment evaluated the relationship between the embodiment of an avatar in virtual reality and the use of visual motion cues coming from such an avatar in kinaesthesia. The hypothesis was that, in order to be used to perceive one's own motion, visual motion cues must be considered as coming from one's own body. In this regard, an avatar should be embodied to contribute to kinaesthesia. To test this hypothesis, we compared participants who experienced synchronous and congruent visuo-motor stimulation with the avatar (i.e., visuomotor coupling) prior to experimental trials to participants who experienced incongruent visuo-motor stimulations, the avatar staying static while they were moving (i.e., no visuomotor coupling). As expected, the feeling of embodiment in the coupling group was significantly more important than in the no coupling group, at least when evaluated early in the experiment, just after the initial embodiment phase, but not later during the experiment. Then, we compared *i)* a bimodal condition in which the avatar's arms movements reproduced the real, passive one of the participant's left arm, to *ii)* a unimodal proprioceptive condition in which the avatar's arms were hidden in virtual boxes while the participant's left arm was passively moved. As shown in previous experiments (Giroux et al., 2018, 2019, 2021), we expected kinaesthetic illusions in the participant's right, static arm to be greater in the bimodal condition than in the unimodal proprioceptive condition, depending on the visuo-motor coupling condition. We

expected that participants in the coupling group would show a greater difference between the bimodal condition and the unimodal proprioceptive condition compared to the no coupling group. This hypothesis was not supported by our results. Indeed, illusions were greater in the bimodal condition than in the proprioceptive one, regardless of the visuo-motor coupling group. These results suggest that prior coupling between avatar's and participant's movements was not necessary for visual motion cues from the avatar to be used in kinaesthesia.

Effect of the visuo-motor coupling on embodiment

The first embodiment questionnaire was proposed right after the initial embodiment phase, at the beginning of the experiment. As expected, the feeling of embodiment was greater in condition of synchronous visuo-motor coupling with the avatar's arms reproducing faithfully the participant's movements, than when the avatar stayed static during the participant's voluntary arm movements. This result confirms that visuo-motor congruency elicits illusions of embodiment towards a 1stPP avatar in virtual reality as reported in many studies (Banakou et al., 2013; Gonzalez-Franco et al., 2010; Kokkinara & Slater, 2014; Normand et al., 2011; Steptoe et al., 2013; Tsakiris et al., 2006). Exploratory analyses revealed that visuo-motor congruency mainly impacts the agency and ownership subcomponents of embodiment but not self-location nor external appearance. This result was not surprising as in the coupling group, participants controlled the avatar's movements while in the no-coupling one, their actions had no impact on the avatar. Agency was thus directly targeted with our experimental manipulation. Concerning the ownership, our result is also in line with other studies revealing the impact of visuo-motor coupling on the feeling of ownership toward avatars or fake body parts (Egeberg et al., 2016; Kalckert & Ehrsson, 2012; Lugin et al., 2015; Steptoe et al., 2013). However, it should be noted that the embodiment score in the no coupling condition was close to zero (0.08 ± 1.14) on a scale ranging from -3 (no embodiment) to +3 (perfect embodiment) indicating an ambiguous feeling, an uncertainty about whether the virtual body belongs to them or not, zero meaning "neither agree nor disagree".

Interestingly, the embodiment score at the end of the experiment was no longer different between the two groups, the score in the no coupling condition catching up with the one in the coupling group. Thus, it seems that the embodiment of the avatar progressed across the

experiment, especially in the no coupling group. Even if agency was still lower in the latter, ownership was not different anymore from the coupling group. It means that participants managed to own the virtual body despite the visuo-motor incongruency in the embodiment phases performed between each experimental block. This may come from the colocalization between the avatar and the participant's body as in the present study, the avatar was seen at the 1st PP, sitting in the same posture as the participant. Indeed, it has been shown that such visuo-proprioceptive congruency can be sufficient to induce embodiment as long as the avatar is realistic (Maselli & Slater, 2013), which was the case here. The 1st PP involves that the participant is looking through the eyes of the avatar and thus, her head movements lead to changes in the visual field and to avatar's head movements. However, in the absence of any mirror, the participant cannot see that the avatar's head movement mimics her own, which was the case here. Thus, head movements are likely to have an impact mainly on the feeling of "presence" (i.e., the feeling to be physically present in the virtual environment; Minsky, 1980) though its effect on the embodiment of the avatar cannot be ruled out (i.e., the feeling to be embodied in the avatar). This increase in embodiment can also come from our experimental blocks set-up. Indeed, the visuo-motor incongruency only occurred during the embodiment phases, between each experimental block. In the latter, passive movements of the left forearm were performed, and they were congruent with those of the avatar's left (and right) arm. Such visuomotor congruency can induce less fragmented feeling of embodiment than visuo-tactile stimulations, the feeling of embodiment spreading to non-stimulated body-part (Barra et al., 2020; Tsakiris et al., 2006; Tsakiris & Haggard, 2005). This suggests that the embodiment of the left virtual arm could have been enough to embody the whole virtual body. Thus, experimental blocks may have induced by themselves a sufficient level of embodiment toward the avatar.

No effect of the visuo-motor coupling on kinaesthetic illusions

When it comes to kinaesthetic illusions, we found no significant differences between the coupling and no coupling groups. As expected, illusions were greater in the bimodal condition than in the unimodal proprioceptive one for the coupling group, replicating previous studies (Giroux et al., 2018, 2019, 2021). However, this was also true for the no coupling group. Visual motion cues coming from the avatar were used in a similar way for the perception of one's own

movements in both groups. This result goes against our hypothesis. If embodiment of the avatar was an important factor in the occurrence of visuo-proprioceptive kinaesthetic illusions, the coupling group should have greater illusions since it had a stronger feeling of embodiment. It also goes against previous results from Metral and Guerraz (2019). In their experiment, the feeling of embodiment toward a rubber hand was linked to the kinaesthetic illusion elicited by the motion of this rubber hand. Such link was not found in the present study. However, exploratory correlations appeared to indicate a weak positive link between the embodiment score and the kinaesthetic illusion (r_s entre .16 et .42), which was the case in Metral & Guerraz (2019). It should be noted that the present study differs from the one of Metral & Guerraz on two main aspects. First, they used the classical rubber hand paradigm and thus induced embodiment of the rubber hand thanks to visuo-tactile stimulations while the present experiment used visuomotor coupling. Furthermore, they induced embodiment over a fake rubber hand while the present study induced embodiment over a full-body avatar, in virtual reality. This last point could account for discrepancies observed between the two studies. Indeed, in the present study, the avatar and the participant's body were colocalized which can be sufficient to induce embodiment as mentioned above (Maselli & Slater, 2013). This is not the case when we consider rubber hand embodiment, visuo-tactile stimulations being crucial to elicit such an illusory feeling. In this way, the no coupling condition in the present study may constitute a poorer experimental control condition than the asynchronous condition manipulated in Metral & Guerraz's study. This is corroborated by our results from the second embodiment questionnaire. Indeed, even if the embodiment score was higher in the coupling group than the no coupling group at the beginning of the experiment, this was not the case anymore at the end of the experiment, the no coupling group's score greatly increasing. Thus, as stated above, it means that participants managed to embody the virtual body despite the visuo-motor incongruency. Moreover, as suggested previously, experimental blocks could have induced by themselves a sufficient level of embodiment toward the avatar. If such hypothesis is true and accounts for our result concerning the kinaesthetic illusions, such embodiment induction must be swift. Indeed, kinaesthetic illusions in the first three bimodal trials do not show any difference when compared to the last three bimodal trials. This indicates that visual motion cues coming from the avatar were used for kinaesthesia early in the experiment. However, it is important to keep in mind that two familiarization trials were performed prior to

any experimental trial. Thus, if embodiment is truly necessary to use visual motion cues coming from an avatar in kinaesthesia, it may have been elicited as early as during the familiarization trials. Our design did not allow us to explore this question as embodiment was evaluated before these familiarization trials. Further studies could overcome this issue.

Indeed, as explained above, two factors could have enhanced embodiment in the paradigm used in the present study : a) the colocalization between the avatar and the real body because of the use of a 1stPP and b) the visuo-proprioceptive coupling of the left arm in the experimental trials. To evaluate the link between embodiment and kinaesthesia more effectively, we should control for these two factors. Thus, the avatar should be seen from a different perspective and the real left arm should not be moved. In Giroux et al., (2021), we showed that an avatar seen in the “mirror perspective”, that is when the avatar is seen facing the participant and moving in mirror in relation to the participant’s motions, can contribute to kinaesthesia. A future study could use such perspective so that the avatar would not be colocalized with the participant’s body. Then, kinaesthetic illusions should be greater in the visuomotor coupling condition than in the no coupling condition and this difference should be greater for the mirror perspective than for the 1st PP. Moreover, the visuo-proprioceptive coupling between the real passive motion of the contralateral participant’s arm and the avatar’s arm should be removed. Then, kinaesthetic illusions would have to be induced thanks to visual stimulation only (i.e., the avatar’s motion). It has been previously shown that visual motion cues coming from an embodied 1stPP avatar in virtual reality can induce illusion of movement, even in the absence of any real motion of the contralateral arm. However, such illusions are much weaker than with bimodal stimulations (Giroux et al., 2018). Thus, illusions may be difficult to elicit, and consequently, to study. To overcome this difficulty, it could be interesting to mask proprioceptive signals coming from the targeted arm (i.e., the arm subject to the illusion). Indeed, proprioceptive signals coming from this arm indicate that it is not moving, so they restrain the illusion. When such signals are masked by using the co-vibration of the agonist and antagonist muscles, kinaesthetic illusions get stronger, giving more weight to the visual signals (Guerraz et al., 2012). Thus, by masking ipsilateral proprioceptive signals limiting the illusion, we could expect stronger visually induced illusions and be able to evaluate illusions variations depending on embodiment levels. If kinaesthesia needs embodiment of the avatar to use visual motion cues coming from the latter, such illusions should only occur when the avatar is

embodied. Thus, they should depend on the visuomotor coupling used prior to illusion induction, illusions being elicited when synchronous visuomotor coupling would precede the illusion induction but not when there would not be any visuomotor coupling. Such study would not only answer our question about the link between embodiment and kinaesthesia but also confirm the role of the colocation of the 1st PP avatar on embodiment induction in our experimental paradigm.

Conclusion

The present study did not demonstrate the expected causal link between embodiment feeling of the avatar and kinaesthetic illusions. Such result may have come from the evolution of the embodiment feeling across the experiment, probably due to our experimental paradigm. Indeed, a high level of embodiment in the no coupling group was observed at the end of the experiment which could have come from the use of a 1st PP avatar and from the visuo-proprioceptive coupling between the participant's left arm and the avatar's arms. Those two factors have most certainly interfered with our embodiment manipulations.

References

- Banakou, D., Groten, R., & Slater, M. (2013). Illusory ownership of a virtual child body causes overestimation of object sizes and implicit attitude changes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(31), 12846–12851.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1306779110>
- Barra, J., Giroux, M., Metral, M., Cian, C., Luyat, M., Kavounoudias, A., & Guerraz, M. (2020). Functional properties of extended body representations in the context of kinesthesia. *Neurophysiologie Clinique*, *50*(6), 455–465.
<https://doi.org/10.1016/j.neucli.2020.10.011>
- Blanchard, C., Roll, R., Roll, J.-P., & Kavounoudias, A. (2013). Differential Contributions of Vision, Touch and Muscle Proprioception to the Coding of Hand Movements. *PLOS ONE*, *8*(4), e62475. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062475>
- Botvinick, M., & Cohen, J. (1998). Rubber hands 'feel' touch that eyes see. *Nature*, *391*(6669), 756. <https://doi.org/10.1038/35784>

- Brandt, T., Dichgans, J., & Koenig, E. (1972). Perception of self-rotation (circularvection) induced by optokinetic stimuli. *Pflügers Archiv : European Journal of Physiology*, 332, Suppl 332:R98-Suppl 332:R98.
- Chancel, M., Blanchard, C., Guerraz, M., Montagnini, A., & Kavounoudias, A. (2016). Optimal visuotactile integration for velocity discrimination of self-hand movements. *Journal of Neurophysiology*, 116(3), 1522–1535. <https://doi.org/10.1152/jn.00883.2015>
- Chancel, M., Kavounoudias, A., & Guerraz, M. (2017). What's left of the mirror illusion when the mirror can no longer be seen? Bilateral integration of proprioceptive afferents! *Neuroscience*, 362, 118–126. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2017.08.036>
- de Vignemont, F. (2011). Embodiment, ownership and disownership. *Consciousness and Cognition*, 20(1), 82–93. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2010.09.004>
- Dichgans, J., & Brandt, T. (1973). Optokinetic Motion Sickness And Pseudo-Coriolis Effects Induced By Moving Visual Stimuli. *Acta Oto-Laryngologica*, 76(1–6), 339–348. <https://doi.org/10.3109/00016487309121519>
- Egeberg, M. C. S., Lind, S. L. R., Serubugo, S., Skantarova, D., & Kraus, M. (2016). Extending the human body in virtual reality: Effect of sensory feedback on agency and ownership of virtual wings. *Proceedings of the 2016 Virtual Reality International Conference*, 1–4. <https://doi.org/10.1145/2927929.2927940>
- Ehrsson, H. H., Wiech, K., Weiskopf, N., Dolan, R. J., & Passingham, R. E. (2007). Threatening a rubber hand that you feel is yours elicits a cortical anxiety response. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(23), 9828–9833. <https://doi.org/10.1073/pnas.0610011104>
- Gallagher, M., Dowsett, R., & Ferrè, E. R. (2019). Vection in virtual reality modulates vestibular-evoked myogenic potentials. *European Journal of Neuroscience*, 50(10), 3557–3565. <https://doi.org/10.1111/ejn.14499>
- Giroux, M., Barra, J., Barraud, P.-A., Graff, C., & Guerraz, M. (2019). From Embodiment of a Point-Light Display in Virtual Reality to Perception of One's Own Movements. *Neuroscience*, 416, 30–40. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2019.07.043>
- Giroux, M., Barra, J., Graff, C., & Guerraz, M. (2021). Multisensory integration of visual cues from first- to third-person perspective avatars in the perception of self-motion.

Attention, Perception, & Psychophysics, 83(6), 2634–2655.

<https://doi.org/10.3758/s13414-021-02276-3>

Giroux, M., Barra, J., Zrelli, I.-E., Barraud, P.-A., Cian, C., & Guerraz, M. (2018). The respective contributions of visual and proprioceptive afferents to the mirror illusion in virtual reality. *PLOS ONE*, 13(8), e0203086. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203086>

Gonzalez-Franco, M., & Peck, T. C. (2018). Avatar Embodiment. Towards a Standardized Questionnaire. *Frontiers in Robotics and AI*, 5.

<https://doi.org/10.3389/frobt.2018.00074>

Gonzalez-Franco, M., Pérez-Marcos, D., Spanlang, B., & Slater, M. (2010). The contribution of real-time mirror reflections of motor actions on virtual body ownership in an immersive virtual environment. *2010 IEEE Virtual Reality Conference (VR)*, 111–114.

<https://doi.org/10.1109/VR.2010.5444805>

Guerraz, M., Provost, S., Narison, R., Brugnon, A., Virolle, S., & Bresciani, J.-P. (2012).

Integration of visual and proprioceptive afferents in kinesthesia. *Neuroscience*, 223, 258–268. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2012.07.059>

Hakuta, N., Izumizaki, M., Kigawa, K., Murai, N., Atsumi, T., & Homma, I. (2014).

Proprioceptive illusions created by vibration of one arm are altered by vibrating the other arm. *Experimental Brain Research*, 232(7), 2197–2206.

<https://doi.org/10.1007/s00221-014-3911-3>

Izumizaki, M., Tsuge, M., Akai, L., Proske, U., & Homma, I. (2010). The illusion of changed position and movement from vibrating one arm is altered by vision or movement of the other arm: Plasticity of vibration illusion. *The Journal of Physiology*, 588(15), 2789–2800. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2010.192336>

Kalckert, A., & Ehrsson, H. H. (2012). Moving a Rubber Hand that Feels Like Your Own: A Dissociation of Ownership and Agency. *Frontiers in Human Neuroscience*, 6.

<https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00040>

Kilteni, K., Groten, R., & Slater, M. (2012). The Sense of Embodiment in Virtual Reality.

Presence: Teleoperators and Virtual Environments, 21(4), 373–387.

https://doi.org/10.1162/PRES_a_00124

- Kokkinara, E., & Slater, M. (2014). Measuring the Effects through Time of the Influence of Visuomotor and Visuotactile Synchronous Stimulation on a Virtual Body Ownership Illusion. *Perception*, 43(1), 43–58. <https://doi.org/10.1068/p7545>
- Lugrin, J., Latt, J., & Latoschik, M. E. (2015). Avatar anthropomorphism and illusion of body ownership in VR. *2015 IEEE Virtual Reality (VR)*, 229–230. <https://doi.org/10.1109/VR.2015.7223379>
- Ma, K., & Hommel, B. (2015a). Body-ownership for actively operated non-corporeal objects. *Consciousness and Cognition*, 36, 75–86. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2015.06.003>
- Ma, K., & Hommel, B. (2015b). The role of agency for perceived ownership in the virtual hand illusion. *Consciousness and Cognition*, 36, 277–288. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2015.07.008>
- Maselli, A., & Slater, M. (2013). The building blocks of the full body ownership illusion. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00083>
- Metral, M., Chancel, M., Brun, C., Luyat, M., Kavounoudias, A., & Guerraz, M. (2015). Kinaesthetic mirror illusion and spatial congruence. *Experimental Brain Research*, 233(5), 1463–1470. <https://doi.org/10.1007/s00221-015-4220-1>
- Metral, M., & Guerraz, M. (2019). Fake hand in movement: Visual motion cues from the rubber hand are processed for kinesthesia. *Consciousness and Cognition*, 73, 102761. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2019.05.009>
- Minsky, M. (1980). *Telepresence*.
- Normand, J.-M., Giannopoulos, E., Spanlang, B., & Slater, M. (2011). Multisensory Stimulation Can Induce an Illusion of Larger Belly Size in Immersive Virtual Reality. *PLOS ONE*, 6(1), e16128. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016128>
- Peck, T. C., Seinfeld, S., Aglioti, S. M., & Slater, M. (2013). Putting yourself in the skin of a black avatar reduces implicit racial bias. *Consciousness and Cognition*, 22(3), 779–787. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2013.04.016>
- Romano, D., Bottini, G., & Maravita, A. (2013). Perceptual effects of the mirror box training in normal subjects. *Restorative Neurology and Neuroscience*, 31(4), 373–386. <https://doi.org/10.3233/RNN-120273>

- Step toe, W., Steed, A., & Slater, M. (2013). Human Tails: Ownership and Control of Extended Humanoid Avatars. *IEEE Transactions on Visualization and Computer Graphics*, *19*(4), 583–590. <https://doi.org/10.1109/TVCG.2013.32>
- 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. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.31.1.80>
- Tsakiris, M., Prabhu, G., & Haggard, P. (2006). Having a body versus moving your body: How agency structures body-ownership. *Consciousness and Cognition*, *15*(2), 423–432. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2005.09.004>
- van der Hoort, B., Guterstam, A., & Ehrsson, H. H. (2011). Being Barbie: The Size of One's Own Body Determines the Perceived Size of the World. *PLOS ONE*, *6*(5), e20195. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020195>

VI- Chapitre 4 : Intégration de signaux auditifs artificiels dans la kinesthésie via la sonification des mouvements

a. Evaluer la contribution de la sonification des mouvements à la perception de ses propres mouvements (Article 5 – *Etude Sonification*)

i. Introduction

Le son véhicule un grand nombre d'informations sur les mouvements dans notre environnement, incluant ceux de notre propre corps. De plus, l'audition peut également, dans une certaine mesure, remplacer la vision lorsqu'elle n'est pas accessible (e.g., personnes aveugles, personnes aux yeux bandés). En effet, des dispositifs de substitution sensorielle transforment en temps réel des données spatiales enregistrées à l'aide d'un capteur optique en sons. Ces dispositifs, après entraînement, permettent aux personnes aveugles ou aux personnes voyantes avec les yeux bandés, la navigation (Aladrén et al., 2016; Guezou-Philippe et al., 2018; Hicks et al., 2013; Stoll et al., 2015) et même d'« entendre » les paramètres de mouvements de danse comme la fluidité (Kolykhalova et al., 2016). Ainsi, les informations auditives, tout comme les informations visuelles, prennent part à la perception d'objets et de leurs mouvements dans l'environnement. Les sons sont également informatifs lorsqu'il s'agit de se percevoir soi-même. Plusieurs études ont montré que les sons peuvent se combiner à d'autres entrées sensorielles pour améliorer la perception de son propre corps (Tajadura-Jiménez et al., 2012, 2017, 2015a, 2015b). Les sons peuvent aussi induire des illusions de mouvement de soi appelées vections. Les participants, les yeux bandés, exposés à des sons – ou plus efficacement à des champs acoustiques – en mouvement, ont la sensation de se déplacer soit en rotation lorsque le champ acoustique tourne ou en translation lorsqu'il se déplace vers l'avant ou vers l'arrière (Väljamäe, 2009). Les sons de nos actions et plus précisément la sonification des mouvements, qui transforme les caractéristiques du mouvement (i.e., vitesse, orientation spatiale) en un signal acoustique, peuvent être utilisés pour améliorer nos capacités motrices comme le contrôle moteur ou l'apprentissage moteur (Brock et al., 2012; Effenberg, 2005; Effenberg et al., 2011, 2016) ce qui suggère qu'ils peuvent contribuer à la perception de nos propres mouvements. Dans cette étude, nous avons suggéré que, de la même façon que les sons en mouvement peuvent contribuer à la perception des

mouvements du corps entier, la sonification des mouvements pourrait participer à la perception des mouvements des membres.

ii. Méthode

Les participants étaient équipés d'un casque audio à réduction de bruit active ainsi que de marqueurs permettant au système Vicon de suivre les mouvements de leurs avant-bras, comme décrit au début de la Partie Expérimentale (Dispositifs Expérimentaux et Procédures, page 93). Deux sessions étaient réalisées. Trois blocs, correspondants aux trois conditions de modalité (bimodale, auditive et proprioceptive, voir Figure 18), étaient répartis aléatoirement dans chacune de ces sessions, voir Dispositifs Expérimentaux et Procédures (page 95) pour plus de détails sur la méthode utilisée. Dans la condition bimodale audio-proprioceptive, le bras gauche des participants était déplacé tandis que les sons associés aux mouvements des deux bras étaient délivrés. Dans la condition auditive, aucun mouvement n'était réalisé et les participants entendaient les sons associés au mouvement des deux bras tandis que dans la condition proprioceptive, le bras gauche des participants était déplacé alors qu'un bruit blanc, sans signification particulière, était joué. Les sons utilisés sont disponibles sur internet, voir Figure 30. Deux essais contrôles (i.e., absence de mouvement et bruit blanc) étaient réalisés dans chaque bloc. L'expérience présentée dans cet article a été pré-registrée. La pré-registation est consultable à l'adresse suivante :

https://osf.io/452ef/?view_only=f308a03654984c938ee15612301b087f



Figure 30. Accès internet aux enregistrements audio des différentes conditions expérimentales. Scannez le QR code ou [Clic](#). Le premier fichier (Flexion) correspond au son joué en condition bimodale ou auditive lors d'une flexion. Le second fichier (Extension) correspond au son joué en condition bimodale ou auditive lors d'une extension et le dernier fichier (Bruit Blanc) correspond au bruit blanc joué en condition proprioceptive ou lors des essais contrôles.

iii. Résultats

De façon inattendue, un grand nombre des illusions de mouvement reportées dans cette étude allaient dans le sens opposé à celui du bras gauche (illusions inverses), c'est-à-dire que le participant ressentait un mouvement d'extension dans son bras droit lorsque son bras gauche était déplacé en flexion. Ces illusions inverses étaient même plus fréquentes que les illusions standards (i.e., dans le même sens que celui du bras gauche, « *regular* » en anglais) dans les conditions bimodale et unimodale proprioceptive, voir Figure 31. Cette proportion conséquente d'illusions inverses nous a poussé à réaliser des analyses statistiques sur le score absolu de vitesse (i.e., ne tenant pas compte de la direction de l'illusion) à la place du score « signé » (i.e., codant la vitesse en négatif pour les illusions inverses).

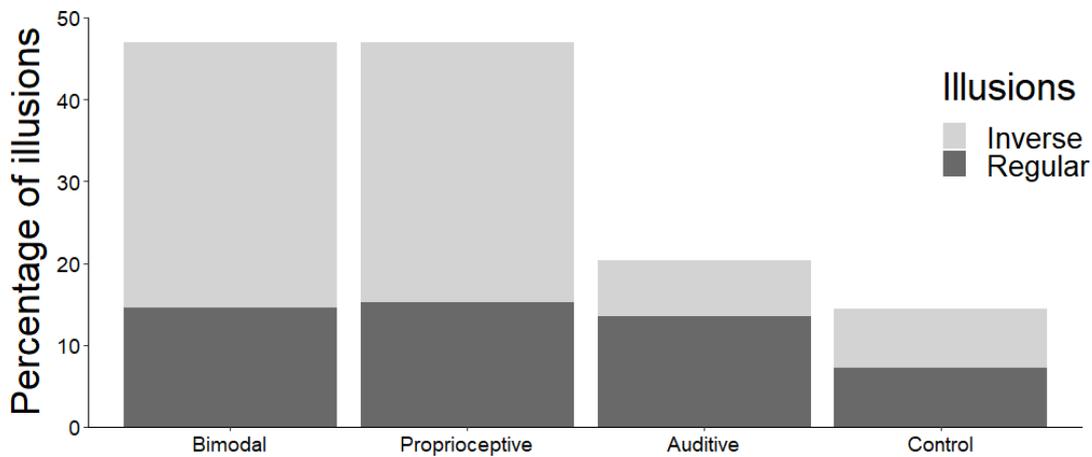


Figure 31. Pourcentage d'illusions en fonction de la modalité (bimodale, proprioceptive, auditive, ou contrôle) et du type d'illusion (standard ou « *regular* » en gris foncé et inverses en gris clair).

Aucune différence significative de vitesse ou de durée de l'illusion n'a été observée entre la condition auditive et la condition contrôle. De plus, les illusions en condition bimodale étaient significativement plus rapides et plus longues qu'en condition auditive mais elles n'étaient pas significativement plus rapides ou plus longues que les illusions en condition proprioceptive. Les illusions en condition proprioceptive étaient significativement plus rapides et plus longues qu'en condition contrôle, voir Figure 32.

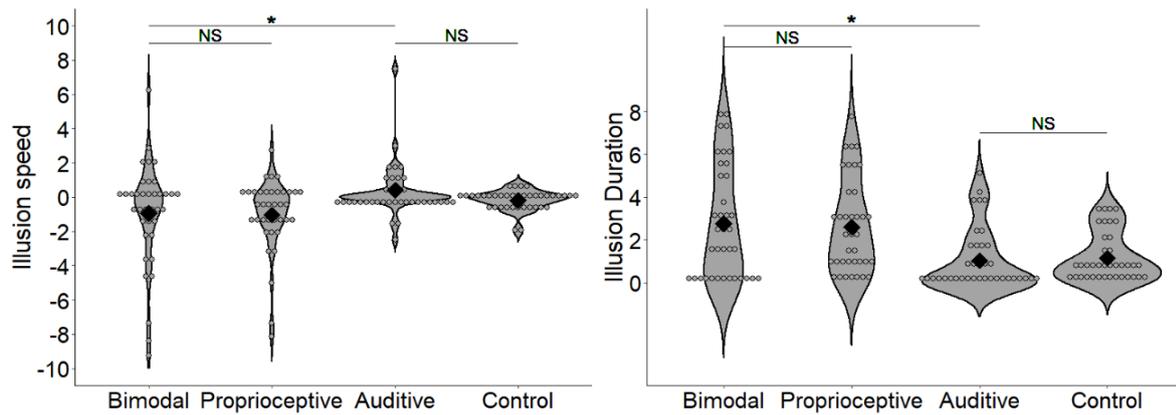


Figure 32. Vitesse et durée moyennes de l'illusion de mouvement du bras droit en fonction de la modalité (bimodale, unimodal proprioceptive, unimodale auditive, ou contrôle). Une vitesse négative traduit une illusion inverse (i.e., dans le sens opposé au mouvement du bras gauche). Les points représentent chaque participants et le losange noir la moyenne.

iv. Discussion

Ces résultats nous indiquent que l'information auditive de mouvement n'a pas été utilisée dans le percept kinesthésique lorsqu'elle était présentée seule (auditive), ni lorsqu'elle était combinée aux informations proprioceptives (bimodale). En effet, l'information auditive seule ne génère pas significativement plus d'illusions qu'une condition contrôle dans laquelle la stimulation auditive, sous la forme de bruit blanc, n'apporte aucune information de mouvement. De plus, lorsque l'information auditive est combinée à l'information proprioceptive (bimodale), on ne retrouve pas de différence significative de vitesse ou de durée des illusions par rapport à la présentation seule des informations proprioceptives. Cette absence de participation de l'information auditive au percept kinesthésique pourrait provenir de multiples facteurs comme les choix de sonification (e.g., son, paramètres de conversion des données spatiales en son) ou l'absence d'un entraînement intensif avec le dispositif de sonification.

Éléments clés à retenir de cet article.

- Les informations auditives de mouvement utilisées dans cette étude ne contribuaient pas au percept kinesthésique.
- Des illusions inverses étaient observées dans une proportion bien supérieure à nos études précédentes en réalité virtuelle, principalement dans les conditions bimodale et proprioceptive.

v. **Article 5 – *Etude Sonification***

Assessing the contribution of movement sonification in the perception of one's own motions.

Abstract

Sounds can be combined with other sensory inputs to enhance the perception of one's own body and they can also induce illusions of whole-body motion. Movement sonification, which transform movement characteristics into acoustic signal, can be used to improve our motor skills which suggests that they may contribute to the perception of one's limb movements. Participants' arms motions were recorded and sonified. Kinaesthetic illusions on the participant's static right arm were evaluated in four different conditions: a) an auditive condition in which no real movement was performed while the sounds previously associated to the movement of both arms were played, b) a proprioceptive one in which the participant's left arm was passively moved while a white noise was played, c) an audio-proprioceptive condition combining the passive left arm displacement and the sounds of both arms motion, and d) a control condition in which no real movement was performed while a white noise was played. Unexpectedly, many of the illusions reported in this study were in the opposite direction to that of the left arm. No significant differences in illusion speed or duration were observed between the auditive condition and the control condition. In addition, illusions in the audio-proprioceptive condition were significantly faster and longer than in the auditive condition but not significantly faster or longer than illusions in the proprioceptive one. These results indicate that auditory motion cues were not used in kinaesthesia when presented alone or when combined with proprioceptive information. Our results could be due to multiple factors such as sonification choices (e.g., sound, parameters for converting spatial data into sound) or lack of intensive training with the sonification device. Thus, further studies are needed to evaluate the role of auditory signal in limb kinaesthesia.

Keywords: Kinaesthesia, Multisensory integration, Movement sonification, Sound

Introduction

Perception of one's own movements (kinaesthesia) emerges from the integration of multiple sensory inputs among which visual, proprioceptive and tactile signals (Blanchard et al., 2011, 2013; Giroux et al., 2018; Guerraz et al., 2012; Kavounoudias et al., 2008; Metral et al., 2015; Tsuge et al., 2012). The present work focuses on a possible contribution of sound in such kinaesthetic percept. Indeed, sound conveys a wide range of information about movements of moving objects in our environment. Hearing also replaces vision to a certain extent for blind people and for typical people in sightless situations. In particular, sensory substitution devices transform spatial inputs captured on a camera into sounds in real time and the use of such devices during months even lead to a visual phenomenology among blind people (Ward & Meijer, 2010). These devices, after some training, enable blind people or blindfolded sighted people to perform a wide variety of tasks which normally require visual access (Amedi et al., 2007; Arno et al., 1999; Auvray et al., 2007; Striem-Amit et al., 2012) including tasks related to movement perception like perceiving dance movements parameters (Kolykhalova et al., 2016) or navigation (Aladrén et al., 2016; Guezou-Philippe et al., 2018; Hicks et al., 2013; Stoll et al., 2015). Thus, auditory information, just as visual information, is involved in perceiving movements in the environment.

Sounds are also informative when it comes to perceive oneself or one's whole-body movements. Indeed, sounds from one's own actions, such as one's footsteps, can alter one's self-perception of weight, height as well as length of different body parts (Tajadura-Jiménez, Basia, et al., 2015; Tajadura-Jiménez et al., 2012, 2017; Tajadura-Jiménez, Tsakiris, et al., 2015). Sounds can also induce illusory self-motion known asvection. Blindfolded participants exposed to moving sounds or more effectively to moving acoustic fields feel that they are moving either in rotation when the acoustic field is rotating (but in the opposite direction) or in translation when it is moving forward or backward (see Våljamäe, 2009, for a review). Moreover, sounds related to our actions and more precisely movement sonification, which transform movement characteristics (i.e., speed, spatial orientation) into an acoustic signal, can be used to improve one's motor skills such as motor control or motor learning (Brock et al., 2012; Effenberg, 2005; Effenberg et al., 2011, 2016). This implies that movement sonification can contribute to the perception of one's own movements.

In the same way moving sounds can contribute to whole-body self-motion perception, can movement sonification contribute to limb self-motion perception? The contribution of sound in limb kinaesthesia per se is not well documented. Indeed, studies focusing on auditory feedback (in which sounds are used to give information about the action, for example its effectiveness or accuracy) or movement sonification (which translate the characteristics of the movement itself into sounds) mainly focus on motor enhancement, in which sounds are used to improve motor performance (Effenberg, 2004), motor learning (Danna et al., 2013; Dyer, Stapleton, & Rodger, 2017a; Effenberg et al., 2011; Effenberg, Schmitz, Baumann, Rosenhahn, & Kroeger, 2015) or motor rehabilitation (Bevilacqua et al., 2018; Maulucci & Eckhouse, 2001; Schmitz et al., 2014). These studies have shown that sound is used when it comes to learn or perform movements but do not evaluate its possible impact on the movement perception itself.

In order to gather more clues about movement sonification involvement in kinaesthesia, we propose what we called the “echo-paradigm” in reference to the visual mirror paradigm. In the latter, a mirror is placed in the sagittal plane of the participant, perpendicular to his/her body. In this way, one arm is hidden behind the mirror while the other arm is reflected by the latter. This reflection looks like the hidden arm in shape and location. When the reflected arm is moved either actively or passively, its reflection moves too and the participant can feel an illusory sensation of movement in the hidden arm, yet motionless (Guerraz et al., 2012; Ramachandran & Altschuler, 2009; Tsuge et al., 2012). In more recent studies we adapted this mirror paradigm in - visual - virtual reality, using a full first-person avatar. In this virtual replica, the displacements of both avatar’s forearms, were coupled with the displacements of the participants’ real left forearm, inducing illusions of movement in the participant’s right arm similar to those reported in the physical mirror paradigm (Giroux et al., 2018, 2019). Our results also showed that such kinaesthetic illusions result from the integration of visual inputs from either the moving avatar in the virtual paradigm or from its reflection in the physical mirror paradigm with proprioceptive inputs from the real moving arm (Chancel et al., 2016, 2017; Giroux et al., 2018; Guerraz et al., 2012). The impact of vision appeared to be magnified when it is combined with proprioception, the two modalities interacting with each other to yield stronger and more compelling percept of movement than a mere addition between them (Giroux et al., 2018). We hypothesize that similar interaction between modalities could take

place when vision is replaced by hearing, enabling us to assess the implication of hearing in limb kinaesthesia. The “echo paradigm” developed in the present study replaced fake visual inputs by auditory ones resulting from movement sonification of the contralateral arm. Thus, proprioceptive inputs coming from the moving arm were combined with movement sonification of both arms in a bimodal condition. This bimodal audio-propriceptive condition was compared to unimodal conditions: a) an auditory condition in which sounds corresponding to movements of both arms were played in absence of any real movement and b) a proprioceptive condition in which the left arm was moved with a control white noise played. We hypothesized that movement sonification could be used in combination with other sensory cues to induce illusion of movement in the absence of vision. Therefore, we expected that audio-propriceptive combination in the bimodal condition would induce illusion of movement in the static arm, more so than with auditive inputs only or with proprioceptive inputs only, in a similar way proprio-visual combination induces the mirror illusion.

Method

Participants

A power analysis was performed using the effect size observed in previous study about visuo-propriceptive kinaesthetic illusions (Giroux et al., 2018). It indicated a required sample size of $n \approx 4$ for this within-subject comparison (G*Power software, Erdfelder, Faul, & Buchner, 1996). However, this required sample size was very small and we were using an auditory modality instead of a visual one (audio-propriceptive kinaesthetic illusions). We expected effect size to be much smaller in the present experiment. We thus decided to recruit 35 participants to have more chances to have the necessary power in the present study. Details about the power analysis are provided in the pre-registration on the following link : https://osf.io/452ef/?view_only=f308a03654984c938ee15612301b087f

Thirty-seven participants (34 females and 3 males) took part in this experiment (mean \pm SD age: 21.22 ± 4.89). Their laterality index (74.32 ± 40.85) was assessed using the Edinburgh Inventory Test (Oldfield, 1971). All of the participants had normal audition and none of them had proprioceptive or neuromuscular disorders. They all provided their written, informed consent prior to initiation of experiments. The study was performed in accordance with the ethical standards laid down in the 1964 Declaration of Helsinki.

Material

Participants, wearing a stereo headphone with active noise reduction (Sony WH-CH700N Gris NFC - NOISE CANCELLING), were seated at a table located inside the motion capture environment (Vicon Motion System, Oxford, UK). The latter consists in 7 infrared cameras tracking markers placed on the participant's arm, allowing to reconstruct their position and movement in a 3-dimensional space. These markers were arranged in specific ways, creating recognizable and differentiable objects for the system. One object was created for the right arm and another one for the left arm. A third object represents the table plane, defining the horizontal plane in our experiment. The angles between the table plane and the other two objects (corresponding to the participant's forearms) were recorded in real time and translated into sounds with the PureData software, see Figure 1 for a representation of the system architecture.

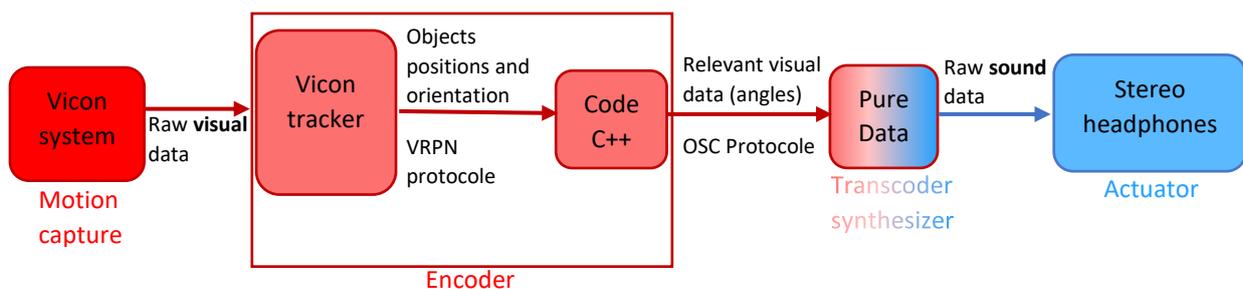


Figure 1 – Movement sonification system architecture

A trigger activated the emission of a brief sound (~300ms) when the angle between the table plane and the arm changes by one degree. The frequency of this sound depended on the angle value and on which arm was moving (either left or right arm). The resulting sound was a discontinuous sound emitted every 3 degrees with a frequency changing when the angle changes, starting and stopping with the movement. The sound ranged from 220Hz (0°) to 880 Hz (90°) for the right arm and from 55Hz (0°) to 220Hz (90°) for the left arm enabling an accurate perception of the sound on the whole range of possible movements of the forearms as well as an adequate flow segregation between right and left arms movements. You can hear examples of experimental trials sounds on this link : <https://soundcloud.com/user-453359407/sets/fichiers-sons-sonification-des-mouvements/s-aDYDpjXTOME>.

Two manipulanda, each consisted in a wooden arm with a handgrip at the end, were placed on the table in front of the participant. During experimental trials, the participant's forearms were held by these manipulanda, aligned with the participant's shoulders. The right one stayed static, at 30° from the horizontal plane, during the whole experiment while the left one, fitted with a low-noise synchronous DC motor (24V, Maxon with planetary Maxon redactor 1296:1 Switzerland), could move the participant's forearm at an angular speed of 3.8°/s for 8 seconds, resulting in a 30° displacement, either in flexion (from 15° to 45° from the horizontal) or in extension (from 45° to 15°) (see Figure 2).

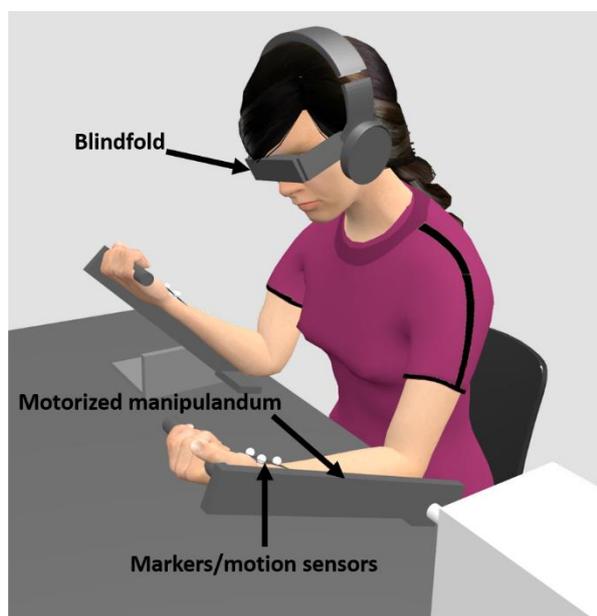


Figure 2. Experimental apparatus

Procedure

The participant was wearing the stereo headphone with active noise reduction during the whole experiment. The experiment started with an appropriation phase, then an illusion induction phase. These distinct phases alternated this way throughout the experiment.

Appropriation phases

The participant was seated with her/his elbow on the table, and he/she had to move his/her arms in flexion and extension while watching them. During this phase, the participant was instructed to perform the flexion and extension movements in various ways: a) with both arms

simultaneously in phase and antiphase, b) with only one arm then the other, c) very slowly, d) at his/her natural pace. His/her movements, recorded via the motion capture system, were sonified in real time in a stereo way such as the sound corresponding to the left arm movement was heard louder in the left ear and the sound corresponding to the right arm movement was heard louder in the right ear. Such phase allowed the participant to get used to the movement sonification and to associate the sound with his/her movements. A longer appropriation phase (2 minutes) was performed at the beginning of each session of 3 blocs for this reason and shorter ones (1 minute) was repeated after each experimental block of the illusion induction phases. During the appropriation phases, vision was allowed, and the participant therefore saw his/her moving arms and heard the sounds accordingly.

Illusion induction phases

The participant was then blindfolded, and his/her forearms were placed on the manipulanda. Three different experimental conditions were performed.

- Unimodal proprioceptive condition: In this condition, a white noise was played while the participant's left forearm was moved by the manipulandum.
- Unimodal auditory condition: In this condition, the sounds corresponding to displacements of both forearms were be played while no real displacement was performed.
- Bimodal audio-proprioceptive condition: In this condition, the real displacement of the left forearm was coupled with the sounds corresponding to the displacement of both forearms.

Each condition was presented twice, once in each session, as a block of four experimental trials (a sequence of two flexion and two extension). Blocks were presented randomly in each session. A control condition was also performed in the experiment in the form of two sham trials (in which a white noise was played but no real movement occurred) included pseudo-randomly in each block, one with the extended starting position and the other in the flexed starting position. Participants were told a) not to resist passive displacements of their left forearm, b) to focus their attention on their right forearm and c) to listen carefully to the sounds. A trial consisted in a baseline period of few seconds without any movement or sound,

followed by a displacement – real or auditory – of 8 seconds. After each trial, the participant had to estimate different parameters of any illusory movement felt in his/her right arm.

The speed of the felt movement of the right forearm was compared with that of the left forearm on a scale ranging from 0 in the absence of feeling, to 10 for a right forearm felt moving at the same speed as the reference movement of the left arm with which participants were familiarized. The direction of this illusory movement was described as similar or opposite to that of the left forearm (its actual movement or the auditory one). Illusions in the opposite direction (inverse illusions) were quoted as negative speed values. Thus, the speed values can ultimately vary from –10 to 10. The participant also had to estimate the beginning and the end of the illusory displacement with respect to the start of the left forearm displacement (real or auditory), with both estimates thus varying from 0 s to 8 s (e.g., “started four seconds after the beginning of the movement” and “ended six seconds after the beginning of the movement”). Once these different parameters had been rated, the next trial began. A questionnaire concerning the general information of the participant (e.g., age, sex, practice of a musical activity) as well as questions about his/her feeling of the experience (subjective qualitative data) was proposed at the end of the experience.

Data Analysis

We conducted a set of planned comparisons via within-subject general linear models for the Speed and the Duration of the illusion, with three sensory conditions (Bimodal, Auditive, and Proprioceptive). Assumption of normality was assessed via the Shapiro-Wilk test, which we report here only when the assumption is violated. We used non-parametric tests (Wilcoxon signed rank test) when needed (non-normality). Our three planned comparisons of interest were not orthogonal. Thus, we corrected the significance threshold of $p = .05$ using Sidak-Bonferroni correction (Abdi, 2007), resulting in a corrected threshold of $p = .017$. The analyses were performed using the RStudio software (RStudio Team, 2016). We also conducted a set of exploratory analyses for which effect sizes only are reported.

Results

The relative occurrence of reported illusions (Fig. 3) already gives the whole scene. First, it indicates no effect of sound cues, and confirms a decisive effect of proprioception on kinaesthesia. All planned metrics confirm this in detail. Second, most illusions appear in the opposite direction. This unexpected result justifies additional, post-hoc analyses. Given our way of coding the direction of the illusion (by putting the speed score in negative for inverse illusion), mean speed scores could be misleading. Indeed, a lower mean speed score does not necessarily indicate fewer and weaker illusions but can indicate more frequent and stronger inverse illusions. Therefore, we ran the planned analyses - as previously pre-registered on *signed*-speed scores - again on *absolute* speed values (which does not take direction into account). The results are specified as post-hoc in the text below; they confirm and clarify the planned, pre-registered metrics (not specified).

No significant difference between flexions and extensions as well as no significant interaction between Movement (Flexion, Extension) and Modality (Audio-Proprioceptive, Auditive, Proprioceptive) were found either for the speed or the duration. Following analyses did not consider the Movement factor further, flexions and extensions being pooled together.

1) Occurrences of the kinaesthetic illusion (Fig.3)

Kinaesthetic illusions occur either in the same direction as the left arm movement and of the movement associated with the sound (regular illusions), or in the opposite direction (inverse illusions). When the real displacement of the participant's left arm was coupled with the sound associated with movements of both arms (i.e., in the bimodal condition), there were significantly more inverse (96/296 trials: 32.4%) than regular (43/296 trials: 14.5%) illusions ($\chi^2(1, N =139) = 20.21, p < .001$). The same is true in the proprioceptive condition (inverse: 94/296 trials: 31.8%; regular: 45/296 trials: 15.2% ; $\chi^2(1, N =139) = 17.27, p < .001$). In contrast, there were more regular (40/296 trials: 13.5%) than inverse (20/296 trials: 6.8%) illusions in the auditive condition ($\chi^2(1, N =60) = 6.67, p = .01$). In the control condition, the same amount of regular and inverse illusions (both with 32/444 trials: 7.2%) were reported ($\chi^2(1, N =64) = 0, p = 1$).

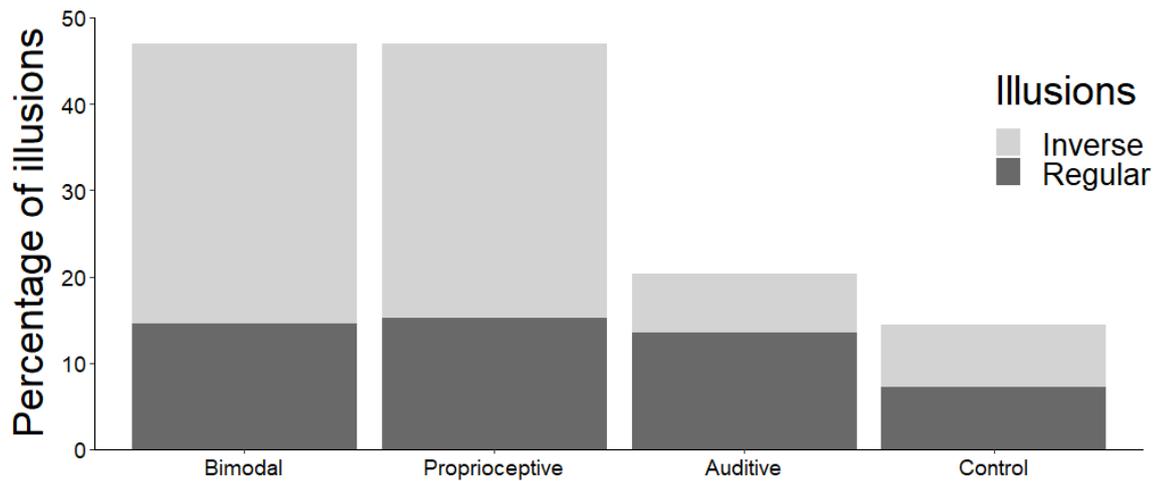


Figure 3. Percentage of illusions depending on the modality (bimodal, proprioceptive, auditive, or control) and of the type of illusions (regular in dark grey and inverse in light grey).

2) No effect of the auditive cue

a) In the auditive condition, illusions were not significantly longer or faster than in the control condition (Duration: $z=0.71$, $V=175.5$, $p=.47$, $[-0.42; 1.17]$, $r=-.08$, Speed: $z=1.51$, $V=203.5$, $p=.13$, $[-0.21; 1.00]$, $r=-0.18$; Wilcoxon signed rank tests were used here as normality was violated in both comparisons, $W= 0.76$, $p<.001$ and $W=0.88$, $p<.001$, respectively). No more effect appeared with the post-hoc comparison on absolute speed.

b) In the bimodal condition, illusions lasted significantly longer than in this auditive condition (Duration: $t(36)=3.46$, $p<.017$, $[0.72; 2.76]$, $r=.49$). In addition, they significantly showed a different speed score (Speed: $z=-2.79$, $V=114.5$, $p<.017$, $[-2.56; -0.31]$, $r=-.32$, Wilcoxon signed rank test was used here as normality was violated $W= 0.90$, $p<.05$). Actually, the signed score used as planned shows slower speed in the bimodal condition. However, the speed difference appears clearly to the advantage of the bimodal condition with the post-hoc analyse on the absolute speed. It demonstrates faster (and not slower) illusory movements in the bimodal ($M=2.61$) than that in the auditive condition ($M=1.07$) with a difference still significant, and an effect size of the same order of magnitude ($z=3.25$, $V=438.5$, $p=.001$, $[0.56; 2.62]$, $r=-.38$).

3) Robustness of the proprioceptive cue

a) The proprioceptive component of the bimodal condition seems essential, as illusions in the bimodal condition (including audio) were not significantly longer (Duration) or faster (Speed)

than in the proprioceptive condition (Duration: $t(36)=0.68$, $p=.50$, $[-0.33; 0.66]$, $r=.11$. Wilcoxon test used for violated normality $W = 0.94$, $p < .05$; Speed: $z = 0.10$, $V = 253.5$, $p = .92$, $[-0.87; 0.81]$, $r = -.01$). A post-hoc comparison on absolute speed between Bimodal and Proprioceptive was also found to be non-significant which is also in line with a lack of contribution of the auditory component and a prominent importance of the proprioceptive cues.

b) The critical effect of proprioception is confirmed by contrasting illusions in the proprioceptive condition to the control condition (exploratory analyses). Illusions in the proprioceptive condition lasted significantly longer (Duration: $t(36)=5.66$, $[1.19; 2.51]$, $r=0.68$). They also had a different speed than in the control condition (Speed: $z=-3.24$, $V=90.5$ $[-1.56; -0.44]$, $r=-0.38$, Wilcoxon signed rank test used for violated normality $W= 0.81$, $p<.05$). Although the difference on planned signed speed score was to the advantage of the control, the post-hoc analyses on absolute values again confirmed that proprioception accelerated the illusions, although more generally in an unexpected direction. Indeed, illusion (absolute) speed in the proprioceptive condition was greater ($M=2.70$) than that in the control condition ($M=0.69$) (Absolute speed: $z=-4.79$, $V=549$, $p<.001$, $[1.25; 2.90]$, $r=-0.56$) with a somewhat greater effect size.

4) Comparison between visual and proprioceptive cue (Exploratory).

In accordance with the comparisons above demonstrating the effectiveness of proprioception and failing to show any for sound, illusions in the proprioceptive condition lasted longer than in the auditory condition (Duration: $t(36)=-4.02$, $[-2.37; -0.78]$, $r=0.55$). Illusions in the proprioceptive condition also showed a significantly lower speed score (Speed: $z=3.63$, $V=458.5$, $[0.69; 2.31]$, $r=-0.42$, Wilcoxon signed rank test used for violated normality, $W= 0.87$, $p<.05$). However, this apparent slowness difference is better explained by faster negative speeds of inverse illusion, as confirmed with a post-hoc comparison on absolute speed. Indeed, illusion absolute speed in the proprioceptive ($M=2.70$) was greater (and not lower) than that in the auditory condition ($M=1.07$). As for the original planned signed scores, the differences were significant ($z=-4.06$, $V=53$, $p<.001$, $[-2.81; -0.87]$, $r=-0.47$), with an effect size of the same order of magnitude.

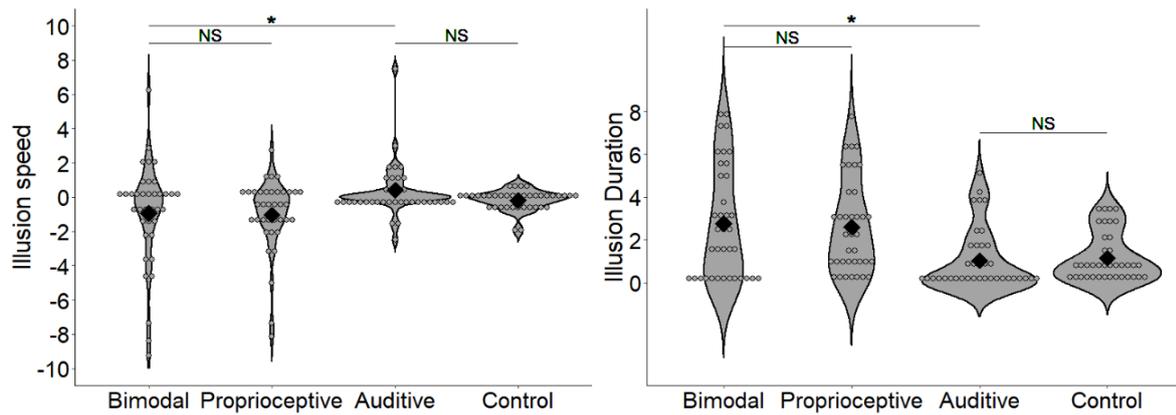


Figure 5. Speed and duration of the forearm motion illusion when illusion occurred. Difference between the movement felt in the right forearm and the reference movement of the left arm (from 0 in the absence of feeling, to 10 for a right forearm felt moving the same). A negative speed expresses an illusion in the opposite direction.

Table 1.

Mean (standard deviation) of the illusion speed, absolute speed, and duration for each experimental condition (Audio-proprioceptive, Proprioceptive, Auditive and Control) and percentages of trials with illusions in the same direction (Regular illusions) and in the opposite direction (Inverse illusions).

	Speed	Absolute Speed	Duration	Regular illusions	Inverse illusions
Audio-proprioceptive	-0.96 (3.02)	2.61 (2.75)	2.77 (2.66)	14.5%	32.4%
Proprioceptive	-1.05 (2.15)	2.70 (2.62)	2.61 (2.22)	15.2%	31.8%
Auditive	0.41 (1.54)	1.07 (1.86)	1.03 (1.49)	13.5%	6.8%
Control	0.08 (0.45)	0.69 (1.04)	0.76 (1.02)	7.2%	7.2%

Discussion

The present experiment questioned the integration of auditory cues in the perception of one's own movement. It aimed to investigate whether a sound, previously associated with real arm movements –by use of motion capture and movement sonification—, can induce illusory perception of movement in a static arm in the absence of vision. In this experiment, we compared *i*) an audio-proprioceptive condition in which the sounds associated with movements of both arms were played while the left arm was passively moved, to *ii*) an auditive condition in which the sounds were played without any real movement of both arms and *iii*) a

proprioceptive condition in which the left arm was moved with a white – meaningless – noise. We hypothesized that sound can be used in combination with other sensory cues to induce illusions of movement in the absence of vision. Therefore, we expected that audio-proprioceptive combination can induce illusion of movement in the static arm, more so than with auditory inputs only or with proprioceptive inputs only.

Illusions of movement were induced in the right static arm of the participants essentially when coupled with the other arm's movement, and most of the time to its opposite direction. In line with our hypotheses, they were faster and lasted longer in the audio-proprioceptive condition than in the auditory condition, but not faster or longer than in the proprioceptive condition. Moreover, illusions in the auditory condition were not different from illusions in the control condition –in which both arms remained static while a white noise was played. Taken together, these results indicate that the auditory motion cues were not used in the self-motion perception whether alone (i.e., auditory condition) or in combination with the proprioceptive motion cues (i.e., audio-proprioceptive condition). Indeed, as illusions in the audio-proprioceptive condition are not significantly different from those in the proprioceptive condition, it seems that such illusions were induced by proprioceptive motion cues only.

Whole-body and body-part kinaesthesia

Our results indicate that in the present experiment the sounds used do not contribute significantly to kinaesthesia. This result contrasts with research about whole-body illusions of movement, known as auditory vections. Indeed, the auditory vection phenomenon indicates that sounds coming from moving auditory field are used to perceive one's own whole-body motions (see Våljamäe, 2009, for a review). However, here, we focus on body-part motion perception instead of whole-body motion. It is likely that multisensory mechanisms underlying such percept differ. Indeed, when we move our whole body forward, backward or in rotation, the acoustic field moves according to our head movement but when we move another body part (e.g., one arm), it does not change the perceived soundscape except for the possible consequences of the action (e.g., knocking at a door). Thus, movements of body parts are far less often linked to an auditory stimulation than whole-body movements and in a less direct and systematic way. Thus, sounds are generally far less reliable when it comes to perceive one's body part motion than one's whole-body motion. In a Bayesian view (Ernst & Banks, 2002; Ernst

& Bühlhoff, 2004), multisensory integration results from the average of the different sensory modalities perceptual estimates weighted by their relative contextual reliability. The differences between our results and auditory vections reported in literature could thus be caused by the difference of auditory modality reliability (and relevance) between body part and whole-body motion perception in everyday life. The integration of auditory motion cues in the percept of one's own arm movement would thus be far less straightforward than in the percept of one's own whole-body movement.

Sensory substitution and sensory augmentation

Thus, the fact that arm motions are not linked to sounds in everyday life unlike whole-body motions may explain the discrepancies between our results and auditory vection phenomenon. However, one may argue that fully artificial stimuli from diverse modalities can contribute to various perceptions, regardless of their ecological use in such perception, as shown by sensory substitution and sensory augmentation. Indeed, sensory substitution consists in using a modality to compensate for the impairment or unavailability of another modality. For example, vibrations on different body parts (e.g., the back, the tongue), (Bach-y-Rita et al., 1998; Kaczmarek, 2000; Kaczmarek & Haase, 2003a, 2003b; Kajimoto et al., 2003, 2002) as well as sounds (Amedi et al., 2007; Arno et al., 1999; Auvray et al., 2007; Kolykhalova et al., 2016; Striem-Amit et al., 2012) can be used to perform visual tasks in the absence of vision. However, these sensory substitution systems require some training before they can enable a sufficient level of task performance (e.g., 8h of training with the Tongue Display Unit; Kaczmarek & Haase, 2003a) and an extensive training before leading to externalized experiences, a phenomenon described by Bach-y-Rita and colleagues (2003) as “seeing with the brain”, (e.g., months; Ward & Meijer, 2010), (Kristjánsson et al., 2016). In the present experiment, such sensory substitution mechanisms may not have been elicited since the appropriation phases (associating sounds to movements) lasted 1 or 2 minutes only. Thus, it cannot be excluded that our movement sonification set up could provide efficient cues in perceiving one's arm movements after an extensive training (e.g., hours) which would require further studies to assess. In addition, the efficiency of a sensory substitution device (SSD) is greatly improved when changes of the spatio-visual source of the sound (or other substituted stimuli) are self-controlled, e.g. the camera of the SSD is freely manipulated by the user's hand (Bach-y-Rita,

1972; O'Regan, 2011). In the present experimental test procedure, the participant remained passive which is another major difference with SSD.

When it comes to sensory augmentation, training appear to be less important and not even necessary to observe effects of movement sonification on motor perception of someone else's movement (Effenberg & Schmitz, 2018) or motor performance (Effenberg, 2004). In such sensory augmentation design, movement sonification is used in addition to visual stimulation and improves the final percept or motion. Similar mechanisms must be at work considering the benefit of movement sonification in motor learning (Danna et al., 2013; Dyer et al., 2017a; Effenberg et al., 2011, 2015) or in motor rehabilitation (Bevilacqua et al., 2018; Maulucci & Eckhouse, 2001; Schmitz et al., 2014). Movement sonification, adding auditory stimuli to congruent visual (and proprioceptive) ones, improves motor perception and acquisition (or rehabilitation) of motor skills. In contrast with such sensory augmentation set up, our experiment deprived the participants of vision. Thus, it is possible that, in absence of extensive training, movement sonification can only be used in addition to congruent visual information in one's arm movement perception. Further studies should be conducted to assess this possibility.

Experimental set-up and sonification parameters

It cannot be excluded that our movement sonification choices, converting angles between the forearms and the horizontal plane into sounds of different pitches, discretized by steps of 3 degrees, was not adequate to contribute to kinaesthesia. We used pitch variations to convey information of movement together with basic spatial variation (stereo) as it is commonly done in sonification design (Dubus & Bresin, 2013; Dyer et al., 2017a). However, other mapping can be relevant as using amplitude variations (i.e., sound loudness) to code for speed (Schmitz et al., 2018; Vinken et al., 2013) which could provide relevant information in the free context of the appropriation phase, but not the test phase at constant speed. Moreover, Dyer and colleagues (2017b) state that sound morphologies more familiar than a simple pure tone (e.g., rhythms, melodies, sounds of real-life) would be more intuitive auditory "feedback" and thus, require less training to be used. As mentioned above, it is probable that the absence of impact of the sounds in the present experiment was caused by a training too short for the type of sound used. Even though we used a little bit more complex sound than a pure tone (by adding

some harmonics), a more “ecological” sound in the sense of more “meaningful” sounds, as proposed by Dyer and colleagues (2017b), may lead to different results, improving the effect of a short training time. As shown by Vinken and colleagues (2013), participants can discriminate different arm action solely on the basis of movement sonification. However, such discrimination is possible because it concerns the *biological motion* of the arm which includes natural kinematics with specific speed variations. In the contrast, the arm motion used in our experiment test is not “biological” since it is moved passively by a manipulandum at a constant speed within a single plane. Thus, it could explain why it cannot benefit as easily from movement sonification.

Moreover, more spatialized sounds respecting the laws associated with binaural hearing (e.g., Interaural Time Difference, Interaural Level Difference) for example by using HRTFs (Ferrand et al., 2017, 2019) instead of a mere stereo, may be more compelling in conveying motion cues. Finally, we also chose to use a discontinuous sound, by regard to the participant’s comfort (a permanent sound, emitted even at rest, becomes soon intolerable) but continuous sounds may be more suitable for such task, since they are often used in movement sonification (Danna et al., 2013; Effenberg et al., 2011, 2015, 2016) but not exclusively (e.g., melodic sonification: Dyer et al., 2017a).

Absolute speed score, inverse illusions, and proprioception

1) Scoring

As evoked in the Result section, our initial way of coding the direction of the illusion (by putting the speed score for inverse illusion in negative) altered the meaning of the mean speed scores. Given the high number of inverse illusions in the present experiment (18% of the trials and 35% of the trials with illusions), a lower “signed” mean speed score does not indicate fewer and weaker illusions but more frequent and stronger inverse illusions. Previous studies using the same approach for coding the speed and direction of the illusion were not confronted to the same issue as the great majority of illusions was in the same direction as that of the left arm motion (i.e., < 5% of the trials and <10% of the trials with illusions; Giroux et al., 2018, 2019). The “absolute speed score” can be interpreted more easily in the present context since a higher absolute mean speed score always means faster illusions and a lower score means slower illusions. As there were more inverse illusions than regular illusions in the audio-proprioceptive

and proprioceptive conditions and more regular illusions than inverse illusions in the auditory and control conditions, the mean speed score in the first two conditions was more affected by the negative coding of inverse illusions. Thus, when the signed speed scores seem to indicate slower illusions in the audio-proprioceptive and proprioceptive conditions than in the auditory or control conditions, the absolute mean score indicates that they were, in fact, faster but mainly in the opposite direction. Except for such discrepancies in terms of signs of the differences, conclusions concerning the comparisons between the different conditions remain the same, effect sizes being of the same order of magnitude (if not larger). Here, analyses using the absolute mean speed scores, even though not pre-registered, appear to be more suitable, when considering our data, to account for the speed of the illusion. However, they make difficult the comparison with previous studies using the signed mean speed score. Indeed, the mean speed score used in pre-registered analyses and previous studies could only be relevant when a great majority of illusions (if not all of them) are in the same direction (either regular or inverse illusions) but hardly interpretable when regular and inverse illusions are mixed.

We do not have a clear or definitive explanation for these inverse illusions. These inverse illusions have been mainly reported in the absence of visual motion cues (i.e., proprioceptive condition) in our previous studies (Giroux et al., 2018; 2019). In the present studies, participants had no access to vision under each of the conditions which may explain why we have a greater amount of those illusions here. It has been suggested that in the absence of visual information, movement perception of one arm results from the signal difference derived from the proprioceptive inputs of both arms. Indeed, Proske and Izumizaki (2014) reported that the strength of an illusory arm extension in one arm (induced by muscle vibration) was reduced by the movement in extension of the other arm but was conversely reinforced by the movement in flexion of the other arm (see also, Proske & Gandevia, 2018). Such results suggest that the proprioceptive signals from one arm influence the other arm's movement perception in the direction of an opposite movement, at least when considering arm flexion and extension. It would be fair to assume that inverse illusions are related, in large part, to proprioception since there are mainly reported in conditions in which the left arm is in motion (i.e., audio-proprioceptive and proprioceptive conditions) and they are very few when neither arm is moving, regardless of the experiment (<1.5% of the trials in visual conditions; Giroux et al.,

2018, 2019 and <7.5% of the trials in the auditive and control conditions in the present study, see Table 1).

Still, this does not explain the striking proportion of inverse illusions in this experiment, by comparison with those observed in very similar paradigms. Indeed, the proprioceptive condition is almost a replicate, except for the *a priori* not relevant visual context. In the present experiment the ratio between inverse and regular illusions in the proprioceptive condition was significantly different from the ratio observed in our previous studies (Giroux et al., 2018 : $\chi^2(1, N=139) = 234.1, p < .001$; Giroux et al., 2019 Study 1: $\chi^2(1, N=139) = 242.8, p < .001$; Study 2: $\chi^2(1, N=139) = 284.9, p < .001$) since it is, here, in favour of inverse illusions while it was in favour of regular illusions in 2018 and 2019 studies. It should be noted that, when comparing the bimodal audio-propriceptive to the bimodal visuo-propriceptive conditions and auditive to visual conditions, we also found significantly more inverse illusions than we should expect considering previous studies (Giroux et al., 2018; Giroux et al., 2019), all $p < .001$. Second, contrasting sound (i.e., bimodal and auditive) and no-sound (i.e., proprioceptive and control) conditions, the percentage of inverse illusions seems not affected by the audio cue ($\chi^2(1, N=139) = 1.21, p = .27$). Rather, it may have something to do with the absence of vision.

2) Absence of vision

Using again a Bayesian view of movement perception, one can assume that, in a situation in which the participant has no access to the visual modality, a greater weight would be allocated to proprioception since it becomes the most reliable modality to perceive one's own movements. Evidence for such reweighting is given by microneurography which records afferent activity at the spinal level. The discharge frequency of proprioceptive afferences (i.e., neuromuscular spindles) during passive movements is lower when the participant is looking at the moved limb than when he/she is closing his/her eyes. Thus, the weight of proprioceptive afferences in absence of vision is amplified by an increase of sensibility beginning at the peripheral level (Ackerley et al., 2019). It would explain, why, in the present study, there were greater ratios of inverse illusions in audio-propriceptive and proprioceptive conditions (in which the left arm was moved, leading to proprioceptive motion cues) than in the auditive and control conditions (in which there was no real movement, thus no proprioceptive motion cues). Moreover, it would also account for the greater ratio of inverse illusions reported in the present

study (18.2% of the trials) in comparison to previous studies using virtual reality (<5%, Giroux et al., 2018, 2019). Indeed, in the latter, participants were immersed in a virtual reality environment and, even if they could not see the avatar's arms in the proprioceptive condition, they could see the white virtual boxes masking the avatar's arms as well as the virtual environment (Giroux et al., 2018; Giroux et al., 2019, Experiment 2). The weight allocated to proprioceptive cues in those studies could have been reduced by the visual context (even though it does not convey relevant information about the arm motion) and could have been enhanced by the visual deprivation in the present study. Such assumption is supported by the greater number of illusions (regular and inverse combined) in the proprioceptive condition reported here (47% of the trials) compared to previous studies (24.6% in Giroux et al., 2018 and 33.9% in Giroux et al., 2019 Experiment 2). Interestingly, in Giroux et al., (2019), the first experiment was performed in a "dark environment", meaning that only the avatar, the manipulanda and the white boxes were visible, and lead to 46.4% of illusions in the proprioceptive trials, which is very close to the ratio reported in the present study. This would be consistent with a greater weight allocated to proprioception when the visual modality is not supposed to be reliable in the context (e.g., visual deprivation, plunged into darkness). In addition, it is well known that proprioceptive acuity is rather low for slow movements ($3.8^\circ/s$ in the experiments evoked here), (see Hall & McCloskey, 1983) likely leading to some uncertainty, as to whether the arm moves in flexion or extension. The mixture of regular and inverse illusions in the present experiment could thus reflect this uncertainty.

Conclusion

Our results failed to show any significant contribution of movement sonification to body-part kinaesthesia in the absence of vision. Nevertheless, further studies are needed to explore the possible need of extensive training for such sounds to be part of kinaesthesia as well as to explore the possibility of visuo-auditive integration in the perception of one's body-part motion.

References

- Ackerley, R., Chancel, M., Aimonetti, J.-M., Ribot-Ciscar, E., & Kavounoudias, A. (2019). Seeing your foot move changes muscle proprioceptive feedback. *ENeuro*, ENEURO.0341-18.2019. <https://doi.org/10.1523/ENeuro.0341-18.2019>
- Aladrén, A., López-Nicolás, G., Puig, L., & Guerrero, J. J. (2016). Navigation Assistance for the Visually Impaired Using RGB-D Sensor With Range Expansion. *IEEE Systems Journal*, 10(3), 922–932. <https://doi.org/10.1109/JSYST.2014.2320639>
- Amedi, A., Stern, W. M., Camprodon, J. A., Bempohl, F., Merabet, L., Rotman, S., Hemond, C., Meijer, P., & Pascual-Leone, A. (2007). Shape conveyed by visual-to-auditory sensory substitution activates the lateral occipital complex. *Nature Neuroscience*, 10(6), 687–689. <https://doi.org/10.1038/nn1912>
- Arno, P., Capelle, C., Wanet-Defalque, M.-C., Catalan-Ahumada, M., & Veraart, C. (1999). Auditory Coding of Visual Patterns for the Blind. *Perception*, 28(8), 1013–1029. <https://doi.org/10.1068/p281013>
- Auvray, M., Hanne-ton, S., & O'Regan, J. K. (2007). Learning to Perceive with a Visuo — Auditory Substitution System: Localisation and Object Recognition with 'The Voice.' *Perception*, 36(3), 416–430. <https://doi.org/10.1068/p5631>
- Bach-y-Rita, P. (1972). *Brain mechanisms in sensory substitution*. Academic Press.
- Bach-y-Rita, P., Kaczmarek, K. A., Tyler, M. E., & Garcia-Lara, J. (1998). *Form perception with a 49-point electrotactile stimulus array on the tongue: A technical note*. 8.
- Bach-y-Rita, P., Tyler, M. E., & Kaczmarek, K. A. (2003). Seeing with the Brain. *International Journal of Human–Computer Interaction*, 15(2), 285–295. https://doi.org/10.1207/S15327590IJHC1502_6
- Bevilacqua, F., Segalen, M., Marchand-Pauvert, V., Peyre, I., Pradat-Diehl, P., & Roby-Brami, A. (2018). Exploring Different Movement Sonification Strategies for Rehabilitation in Clinical Settings. *Proceedings of the 5th International Conference on Movement and Computing*, 42:1-42:6. <https://doi.org/10.1145/3212721.3212881>
- Blanchard, C., Roll, R., Roll, J.-P., & Kavounoudias, A. (2011). Combined contribution of tactile and proprioceptive feedback to hand movement perception. *Brain Research*, 1382, 219–229. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2011.01.066>

- Blanchard, C., Roll, R., Roll, J.-P., & Kavounoudias, A. (2013). Differential Contributions of Vision, Touch and Muscle Proprioception to the Coding of Hand Movements. *PLOS ONE*, 8(4), e62475. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062475>
- Brock, H., Schmitz, G., Baumann, J., & Effenberg, A. O. (2012). If motion sounds: Movement sonification based on inertial sensor data. *Procedia Engineering*, 34, 556–561. <https://doi.org/10.1016/j.proeng.2012.04.095>
- Chancel, M., Brun, C., Kavounoudias, A., & Guerraz, M. (2016). The kinaesthetic mirror illusion: How much does the mirror matter? *Experimental Brain Research*, 234(6), 1459–1468. <https://doi.org/10.1007/s00221-015-4549-5>
- Chancel, M., Kavounoudias, A., & Guerraz, M. (2017). What's left of the mirror illusion when the mirror can no longer be seen? Bilateral integration of proprioceptive afferents! *Neuroscience*, 362, 118–126. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2017.08.036>
- Danna, J., Velay, J.-L., Paz-Villagrán, V., Vietminh, P.-Amu, F., Capel, A., Petroz, C., Gondre, C., Thoret, E., Aramaki, M., Ystad, S., & Kronland-Martinet, R. (2013). Handwriting Movement Sonification for the Rehabilitation of Dysgraphia. *10th International Symposium on Computer Music Multidisciplinary Research (CMMR) - Sound, Music & Motion - 15 - 18 Oct. 2013 - Marseille, France*, 200–208. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00874974>
- Dubus, G., & Bresin, R. (2013). A Systematic Review of Mapping Strategies for the Sonification of Physical Quantities. *PLOS ONE*, 8(12), e82491. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082491>
- Dyer, J., Stapleton, P., & Rodger, M. (2017a). Mapping Sonification for Perception and Action in Motor Skill Learning. *Frontiers in Neuroscience*, 11. <https://doi.org/10.3389/fnins.2017.00463>
- Dyer, J., Stapleton, P., & Rodger, M. (2017b). Transposing musical skill: Sonification of movement as concurrent augmented feedback enhances learning in a bimanual task. *Psychological Research*, 81(4), 850–862. <https://doi.org/10.1007/s00426-016-0775-0>
- Effenberg, A. O. (2004). *Using Sonification to Enhance Perception and Reproduction Accuracy of Human Movement Patterns*. 5.
- Effenberg, A. O. (2005). Movement sonification: Effects on perception and action. *IEEE MultiMedia*, 12(2), 53–59. <https://doi.org/10.1109/MMUL.2005.31>

- Effenberg, A. O., Fehse, U., Schmitz, G., Krueger, B., & Mechling, H. (2016). Movement Sonification: Effects on Motor Learning beyond Rhythmic Adjustments. *Frontiers in Neuroscience, 10*. <https://doi.org/10.3389/fnins.2016.00219>
- Effenberg, A. O., Fehse, U., & Weber, A. (2011). Movement Sonification: Audiovisual benefits on motor learning. *BIO Web of Conferences, 1*, 00022. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20110100022>
- Effenberg, A. O., & Schmitz, G. (2018). Acceleration and deceleration at constant speed: Systematic modulation of motion perception by kinematic sonification. *Annals of the New York Academy of Sciences 1425 (2018), Nr. 1*. <https://doi.org/10.15488/4950>
- Effenberg, A. O., Schmitz, G., Baumann, F., Rosenhahn, B., & Kroeger, D. (2015). SoundScript—Supporting the acquisition of character writing by multisensory integration. *Open Psychology Journal 8 (2015), Nr. 1, 8(1)*, 230–237. <http://dx.doi.org/10.15488/817>
- Ernst, M. O., & Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature, 415*, 429.
- Ernst, M. O., & Bühlhoff, H. H. (2004). Merging the senses into a robust percept. *Trends in Cognitive Sciences, 8(4)*, 162–169. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.02.002>
- Ferrand, S., Alouges, F., & Aussal, M. (2017, May 11). *Binaural Spatialization Methods for Indoor Navigation*. Audio Engineering Society Convention 142. <https://www.aes.org/e-lib/browse.cfm?elib=18704>
- Ferrand, S., Alouges, F., & Aussal, M. (2019, September). HRTF and panning evaluations for binaural audio guidance. *23rd International Congress on Acoustics*. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-02948557>
- Giroux, M., Barra, J., Barraud, P.-A., Graff, C., & Guerraz, M. (2019). From Embodiment of a Point-Light Display in Virtual Reality to Perception of One's Own Movements. *Neuroscience, 416*, 30–40. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2019.07.043>
- Giroux, M., Barra, J., Zrelli, I.-E., Barraud, P.-A., Cian, C., & Guerraz, M. (2018). The respective contributions of visual and proprioceptive afferents to the mirror illusion in virtual reality. *PLOS ONE, 13(8)*, e0203086. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203086>

- Guerraz, M., Provost, S., Narison, R., Brugnon, A., Virolle, S., & Bresciani, J.-P. (2012). Integration of visual and proprioceptive afferents in kinesthesia. *Neuroscience*, *223*, 258–268. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2012.07.059>
- Guezou-Philippe, A., Huet, S., Pellerin, D., & Graff, C. (2018, January). Prototyping and Evaluating Sensory Substitution Devices by Spatial Immersion in Virtual Environments. *13th International Joint Conference on Computer Vision, Imaging and Computer Graphics Theory and Applications (VISIGRAPP 2018)*. <https://doi.org/10.5220/0006637705960602>
- Hall, L. A., & McCloskey, D. I. (1983). Detections of movements imposed on finger, elbow and shoulder joints. *The Journal of Physiology*, *335*(1), 519–533. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1983.sp014548>
- Hicks, S. L., Wilson, I., Muhammed, L., Worsfold, J., Downes, S. M., & Kennard, C. (2013). A Depth-Based Head-Mounted Visual Display to Aid Navigation in Partially Sighted Individuals. *PLOS ONE*, *8*(7), e67695. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067695>
- Kaczmarek, K. A. (2000). Electrotactile adaptation on the abdomen: Preliminary results. *IEEE Transactions on Rehabilitation Engineering*, *8*(4), 499–505. <https://doi.org/10.1109/86.895953>
- Kaczmarek, K. A., & Haase, S. J. (2003a). Pattern identification and perceived stimulus quality as a function of stimulation waveform on a fingertip-scanned electrotactile display. *IEEE Transactions on Neural Systems and Rehabilitation Engineering*, *11*(1), 9–16. <https://doi.org/10.1109/TNSRE.2003.810421>
- Kaczmarek, K. A., & Haase, S. J. (2003b). Pattern identification as a function of stimulation on a fingertip-scanned electrotactile display. *IEEE Transactions on Neural Systems and Rehabilitation Engineering*, *11*(3), 269–275. <https://doi.org/10.1109/TNSRE.2003.816874>
- Kajimoto, H., Inami, M., Kawakami, N., & Tachi, S. (2003). SmartTouch—Augmentation of skin sensation with electrocutaneous display. *11th Symposium on Haptic Interfaces for Virtual Environment and Teleoperator Systems, 2003. HAPTICS 2003. Proceedings.*, 40–46. <https://doi.org/10.1109/HAPTIC.2003.1191225>
- Kajimoto, H., Kawakami, N., & Tachi, S. (2002). Optimal design method for selective nerve stimulation and its application to electrocutaneous display. *Proceedings 10th*

- Symposium on Haptic Interfaces for Virtual Environment and Teleoperator Systems. HAPTICS 2002*, 303–310. <https://doi.org/10.1109/HAPTIC.2002.998973>
- Kavounoudias, A., Roll, J.-P., Anton, J. L., Nazarian, B., Roth, M., & Roll, R. (2008). Proprio-tactile integration for kinesthetic perception: An fMRI study. *Neuropsychologia*, *46*(2), 567–575. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.10.002>
- Kolykhalova, K., Alborn, P., Camurri, A., & Volpe, G. (2016). A Serious Games Platform for Validating Sonification of Human Full-body Movement Qualities. *Proceedings of the 3rd International Symposium on Movement and Computing*, 39:1-39:5. <https://doi.org/10.1145/2948910.2948962>
- Kristjánsson, Á., Moldoveanu, A., Jóhannesson, Ó. I., Balan, O., Spagnol, S., Valgeirsdóttir, V. V., & Unnthorsson, R. (2016). Designing sensory-substitution devices: Principles, pitfalls and potential 1. *Restorative Neurology and Neuroscience*, *34*(5), 769–787. <https://doi.org/10.3233/RNN-160647>
- Maulucci, R. A., & Eckhouse, R. H. (2001). Retraining reaching in chronic stroke with real-time auditory feedback. *NeuroRehabilitation*, *16*(3), 171–182.
- Metral, M., Chancel, M., Brun, C., Luyat, M., Kavounoudias, A., & Guerraz, M. (2015). Kinaesthetic mirror illusion and spatial congruence. *Experimental Brain Research*, *233*(5), 1463–1470. <https://doi.org/10.1007/s00221-015-4220-1>
- O’Regan, J. K. (2011). *Why Red Doesn’t Sound Like a Bell: Understanding the feel of consciousness*. Oxford University Press.
- Proske, U., & Gandevia, S. C. (2018). Kinesthetic Senses. In D. M. Pollock (Ed.), *Comprehensive Physiology* (pp. 1157–1183). John Wiley & Sons, Inc. <https://doi.org/10.1002/cphy.c170036>
- Proske, U., & Izumizaki, M. (2014). Position sense at the human forearm. *The Journal of Physical Fitness and Sports Medicine*, *3*(5), 509–513. <https://doi.org/10.7600/jpfsm.3.509>
- Ramachandran, V. S., & Altschuler, E. L. (2009). The use of visual feedback, in particular mirror visual feedback, in restoring brain function. *Brain*, *132*(7), 1693–1710. <https://doi.org/10.1093/brain/awp135>

- Schmitz, G., Bergmann, J., Effenberg, A. O., Krewer, C., Hwang, T.-H., & Müller, F. (2018). Movement Sonification in Stroke Rehabilitation. *Frontiers in Neurology, 9*.
<https://doi.org/10.3389/fneur.2018.00389>
- Schmitz, G., Kroeger, D., & Effenberg, A. O. (2014). A mobile sonification system for stroke rehabilitation. *New York, 7*.
- Stoll, C., Palluel-Germain, R., Fristot, V., Pellerin, D., Alleysson, D., & Graff, C. (2015). *Navigating from a Depth Image Converted into Sound* [Research Article]. *Applied Bionics and Biomechanics*. <https://doi.org/10.1155/2015/543492>
- Striem-Amit, E., Cohen, L., Dehaene, S., & Amedi, A. (2012). Reading with Sounds: Sensory Substitution Selectively Activates the Visual Word Form Area in the Blind. *Neuron, 76*(3), 640–652. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.08.026>
- Tajadura-Jiménez, A., Basia, M., Deroy, O., Fairhurst, M., Marquardt, N., & Bianchi-Berthouze, N. (2015). As Light As Your Footsteps: Altering Walking Sounds to Change Perceived Body Weight, Emotional State and Gait. *Proceedings of the 33rd Annual ACM Conference on Human Factors in Computing Systems, 2943–2952*.
<https://doi.org/10.1145/2702123.2702374>
- Tajadura-Jiménez, A., Tsakiris, M., Marquardt, T., & Bianchi-Berthouze, N. (2015). Action sounds update the mental representation of arm dimension: Contributions of kinaesthesia and agency. *Frontiers in Psychology, 6*.
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00689>
- Tajadura-Jiménez, A., Vakali, M., Fairhurst, M. T., Mandrigin, A., Bianchi-Berthouze, N., & Deroy, O. (2017). Contingent sounds change the mental representation of one's finger length. *Scientific Reports, 7*(1), 5748. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-05870-4>
- Tajadura-Jiménez, A., Väljamäe, A., Toshima, I., Kimura, T., Tsakiris, M., & Kitagawa, N. (2012). Action sounds recalibrate perceived tactile distance. *Current Biology, 22*(13), R516–R517. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.04.028>
- Tsuge, M., Izumizaki, M., Kigawa, K., Atsumi, T., & Homma, I. (2012). Interaction between vibration-evoked proprioceptive illusions and mirror-evoked visual illusions in an arm-matching task. *Experimental Brain Research, 223*(4), 541–551.
<https://doi.org/10.1007/s00221-012-3281-7>

- Väljamäe, A. (2009). Auditorily-induced illusory self-motion: A review. *Brain Research Reviews*, 61(2), 240–255. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2009.07.001>
- Vinken, P. M., Kröger, D., Fehse, U., Schmitz, G., Brock, H., & Effenberg, A. O. (2013). Auditory Coding of Human Movement Kinematics. *Multisensory Research*, 26(6), 533–552. <https://doi.org/10.1163/22134808-00002435>
- Ward, J., & Meijer, P. (2010). Visual experiences in the blind induced by an auditory sensory substitution device. *Consciousness and Cognition*, 19(1), 492–500. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2009.10.006>

Appendix 1

Effect size (r) of the different comparisons for the speed score which also codes for the direction of the illusion (negative values for inverse illusions) and the absolute speed score which does not.

Comparison	Speed score	Absolute speed score
1. Audio-proprioceptive VS Proprioceptive	-0.01	0.06
2. Audio-proprioceptive VS Auditive	-0.32	-0.38
3. Auditive VS Control	-0.18	-0.12
4. Proprioceptive VS Control	-0.38	-0.56
5. Auditive VS Proprioceptive	-0.42	-0.47
6. Flexion VS Extension	-0.19	-0.01
7. Interaction 1- Movement/Modality	0.12	0.03
8. Interaction 2- Movement/Modality	0.18	0.23

Discussion

I- Réalité virtuelle et kinesthésie : Congruence Sémantique.

a. L'impact du réalisme de l'avatar sur les illusions kinesthésiques

Nous avons, dans une première partie de ce travail (Chapitre 1), questionné l'utilisation d'informations visuelles artificielles dans la perception de ses propres mouvements. Il était déjà connu qu'une information visuelle provenant de la réflexion de son propre bras dans un miroir pouvait être utilisée dans la perception d'un mouvement de l'autre bras dans le paradigme miroir (voir page [30](#)). Néanmoins, lorsqu'il est question d'un reflet de son propre bras, cette information visuelle est, compte tenu de la symétrie droite-gauche du corps, identique aux informations « naturelles » qui proviennent de ce bras. Nous avons montré qu'une information visuelle clairement artificielle (i.e., virtuelle) pouvait également prendre part à la kinesthésie. En effet, que ce soit l'environnement virtuel ou l'avatar, il ne faisait aucun doute pour les participantes qu'il s'agissait de créations numériques générées par un ordinateur. Néanmoins, les illusions kinesthésiques avaient tout de même lieu et dans une proportion élevée (entre 82% et 85% des essais en condition bimodale) bien qu'apparemment inférieure à celle observée dans les études utilisant le paradigme miroir (entre 91% et 97% des essais : Chancel, Brun, et al., 2016; Guerraz et al., 2012; Metral et al., 2015). De plus, lorsque le réalisme de l'avatar était diminué, ses bras étant remplacés par un Point-Light Display, on observait toujours des illusions de mouvement mais dans une proportion (entre 60% et 63%) et à une vitesse (entre 2,81/10 et 4,69/10) plus réduites. Ces résultats suggèrent que les informations visuelles artificielles de mouvement provenant d'un avatar en réalité virtuelle contribuent à la perception de ses propres mouvements mais que cette contribution dépend du réalisme de l'avatar. En effet, moins l'avatar est réaliste, moins vraisemblable serait le lien unissant les signaux en provenance de cet avatar et ceux en provenance du corps propre du participant. Par conséquent, moins l'avatar est réaliste et moins les informations visuelles provenant de ce dernier auraient de poids dans le percept kinesthésique final. La congruence sémantique entre l'information visuelle et les informations proprioceptives jouerait donc un rôle modulateur de l'intégration multisensorielle dans la kinesthésie, comme c'est le cas notamment pour les illusions d'incarnation (voir Partie IV - Limites de l'intégration multisensorielle, pages [69](#) et [74](#)). Ainsi, les informations visuelles ayant une plus grande incongruence sémantique joueraient un

rôle moindre dans la perception de son propre corps ainsi que dans la perception de ses propres mouvements.

b. Un Point-Light-Display constitue-t-il une incongruence sémantique extrême ?

Nous avons questionné l'effet de différents degrés d'incongruence sémantique, utilisant un avatar réaliste en réalité virtuelle et un avatar dont les avant-bras étaient représentés par trois points seulement. Nous avons vu que lorsque la similarité morphologique entre avatar et corps réel était plus faible, la participation des informations visuelles provenant de l'avatar au percept kinesthésique était également réduite. Néanmoins, nous n'avons pas testé l'effet d'autres représentations de l'avatar, de degré de similarité variable. Nous pourrions en effet penser qu'une représentation en point-light display se situerait très proche de l'extrémité d'un continuum entre similarité morphologique parfaite (e.g., miroir ou vidéo de soi-même) et absence totale de similarité. Il n'y a en effet aucune ressemblance morphologique entre trois points placés dans l'espace et un bras humain. De ce point de vue, l'utilisation d'avatar graduellement plus ressemblant à un corps humain pourrait générer des illusions graduellement plus intenses, le poids des informations visuelles devenant de plus en plus important. Cependant, il est possible que notre avatar en point-light display n'ait pas réellement sa place à l'extrémité du continuum. En effet, bien qu'il ne ressemble pas à un bras humain, le bras représenté par trois points ne transmet pas non plus d'informations dissimilaires à un bras réel. L'espace vide entre les points pourrait être « complété » pour prendre la forme d'un bras et des études ont montré qu'il pourrait également être plus facilement incarné qu'un objet non-corporel tel qu'une planche de bois (Guterstam et al., 2013, 2015). En effet, il est possible d'induire une illusion d'incarnation envers une « main invisible », c'est-à-dire un volume d'espace vide, par le biais de stimulations visuo-tactiles congruentes comme dans l'illusion de la main en caoutchouc alors que ceci n'est pas possible envers un objet non-corporel tel qu'un bloc de bois (Guterstam et al., 2013). Ceci est également vrai lorsqu'il est question d'un corps entier (Guterstam et al., 2015). Une explication possible serait qu'un objet ne ressemblant pas au corps réel fournit une information visuelle non ambiguë indiquant que le corps réel (ou la partie du corps réelle) ne peut pas se situer à cet endroit-là, ce qui ne serait pas le cas d'un espace vide. On peut en effet se déplacer dans l'espace vide

mais pas à travers les objets et c'est ce qui rendrait possible la sensation d'incarnation de la main invisible selon Guterstam et collaborateurs (2013). Ainsi, l'avatar avec les bras représentés par des points utilisés dans nos études ne constituerait peut-être pas le degré le plus extrême de dissimilarité morphologique et il serait donc intéressant d'étudier l'impact de différents types d'avatar variant par l'importance de leur dissimilarité avec un bras réel, sur la kinesthésie. De plus, pour pouvoir définir si le degré de similarité morphologique impacte de façon continue le poids attribué à l'information visuelle dans la kinesthésie, il serait nécessaire de le faire varier de façon continue également.

c. Congruence sémantique morphologique et congruence sémantique dynamique

Nous nous sommes jusqu'ici uniquement intéressés à la dissimilarité morphologique entre avatar et corps réel. Néanmoins, nous pouvons distinguer deux formes de congruence sémantique : une congruence sémantique morphologique, concernant la forme et l'apparence de l'objet et une congruence sémantique dynamique, concernant les caractéristiques dynamiques du mouvement. Lorsqu'il y a couplage visuomoteur entre l'objet (e.g., l'avatar) et les mouvements du participant, les mouvements de l'objet reproduisent des mouvements humains ; la dynamique du mouvement est ainsi respectée. De cette façon, les informations dynamiques de l'objet, quelle que soit son apparence, sont identiques à celles provenant d'un mouvement humain. Ainsi, une certaine congruence sémantique peut demeurer lorsqu'il est question des aspects dynamiques, indépendamment de l'aspect morphologique. Cette distinction entre congruence sémantique morphologique et dynamique permettrait également d'expliquer l'observation d'illusions d'incarnation envers des objets non-corporels (e.g., ballon et carré : Ma & Hommel, 2015a, 2015b) telles que décrites dans la Partie Théorique (L'incongruence sémantique, page [74](#)). En effet, nous avons vu qu'en fonction du type de stimulation utilisée, il est possible ou non d'incarner un objet présentant une importante dissimilarité morphologique avec une partie du corps humain. Les stimulations visuo-tactiles nécessiteraient une plus grande similarité que les stimulations visuomotrices. On peut ainsi supposer que lors de stimulations visuo-tactiles, seule la congruence sémantique morphologique joue un rôle dans le processus d'incarnation. Tandis que lors de stimulations visuomotrices, la congruence sémantique dynamique pourrait également entrer en jeu et

maintenir un lien sémantique suffisant entre l'objet à incarner et le corps du participant, tolérant ainsi une plus grande dissimilarité morphologique. C'est probablement ce maintien d'un lien sémantique entre les mouvements réel et les mouvements d'un objet qui permettrait de rendre compte des phénomènes d'incarnation d'outils comme extensions corporelles. En effet, si l'incarnation d'outils n'est généralement pas étudiée de la même façon que l'incarnation d'objets corporels ou d'avatars en réalité virtuelle (Schettler et al., 2019), l'impact de l'utilisation d'outils sur les représentations corporelles est bien documenté dans la littérature (Voir revues de littératures : Martel et al., 2016; Schettler et al., 2019). Par exemple, l'utilisation d'outils peut moduler la perception de la longueur du bras tenant l'outil, le bras étant perçue plus long (Cardinali et al., 2011; Sposito et al., 2012), voir aussi Annexe II (Barra et al., 2020). Les outils apparaissent comme des extensions corporelles et gagneraient ce rôle lors de leur utilisation dans la réalisation de différentes tâches. Certains auteurs parlent même d'une forme d'incarnation orientée vers l'action qui serait spécifique aux outils (i.e., la distalisation, voir Osiurak & Federico, 2020). En dépit de leur faible ressemblance morphologique avec une partie du corps humain, ils seraient tout de même incarnés à leur façon (e.g., ils n'entraînent pas de réactions physiologiques lorsque menacés), prolongeant le corps. Si on considère la dissociation entre congruence sémantique morphologique et dynamique, on pourrait alors supposer que l'aspect dynamique serait un facteur clé dans l'incarnation d'outils.

Dans nos études en réalité virtuelle, l'avatar reproduisait des mouvements (actifs ou passifs) du participant, et ce quelle que soit son apparence. De plus, nous savons que le Point-Light Display véhiculent efficacement les informations de mouvements, ce qui suggère que la congruence sémantique dynamique a été maintenue malgré l'introduction d'une incongruence sémantique morphologique. Ainsi, nos résultats indiquent que des incongruences sémantiques morphologiques n'abolissent pas la contribution des informations visuelles artificielles provenant de l'avatar, tout du moins tant que la congruence sémantique dynamique est conservée.

II- Réalité virtuelle et kinesthésie : Congruence Spatiale

a. Modulation des illusions kinesthésiques par la perspective de l'avatar

Nous nous sommes également intéressés à l'impact de la congruence spatiale des informations visuelles artificielles de mouvement provenant d'un avatar sur le percept kinesthésique. Nous venons de voir que les informations visuelles provenant d'un avatar à la première personne sont utilisées dans la perception de ses propres mouvements. Tout comme les informations visuelles naturelles provenant du corps réel, ces informations artificielles sont congruentes spatialement avec les autres informations sensorielles corporelles (i.e., informations tactiles et proprioceptives). Cela n'est plus le cas lorsque l'avatar est vu dans une autre perspective. Nos résultats ont montré que les informations visuelles de mouvement provenant de l'avatar contribuent tout de même au percept kinesthésique lorsque l'avatar n'est plus vu à la première personne et donc lorsqu'il n'y a plus de colocalisation entre l'avatar et le corps réel. En effet, les illusions kinesthésiques avaient toujours lieu dans une importante proportion lorsque l'avatar était vu dans une perspective miroir (entre 71,2% et 69,4% des essais) et également lorsqu'il était vu à la troisième personne, tourné de 90° (dans 51,9% des essais). Cependant, la fréquence des illusions était réduite par rapport à des conditions où l'avatar était vu à la première personne (entre 82% et 95,8% des essais, *Etude Princeps Avatar*, *Etudes Point-Light Display* et *Etudes Perspectives*). Il en est de même pour la vitesse perçue des illusions (4,6/10 en perspective miroir et 2,87/10 à la troisième personne) par rapport à celle reportée lorsque l'avatar à la première personne était vu en plus de la perspective miroir (7,16/10) et à celle reportée dans les études *Princeps Avatar* et *Point-Light Display* (entre 5,3/10 et 6,3/10). Ainsi, lorsque les informations visuelles de mouvement ne sont plus colocalisées avec le corps, elles contribuent toujours au percept kinesthésique. Néanmoins, plus l'incongruence spatiale augmente (e.g., perspective miroir, avatar à la troisième personne et tourné à 90°) et moins les illusions sont fréquentes et intenses. En effet, lorsque l'avatar est vu dans une perspective miroir, il n'est plus colocalisé avec le corps du participant mais les informations visuelles peuvent tout de même être interprétées comme provenant du corps en première personne, ce qui n'est plus le cas pour un avatar à la troisième personne, tournée à 90°. Ainsi, plus l'incongruence spatiale entre l'avatar et le corps en première personne augmente, plus faible

sera la probabilité que les informations visuelles provenant de l'avatar soient considérées comme provenant du corps réel. Par conséquent, et dans une perspective d'intégration multisensorielle, les informations visuelles de mouvement auraient de moins en moins de poids dans le percept kinesthésique. La congruence spatiale entre les informations visuelles et les informations proprioceptives, tout comme la congruence sémantique, jouerait donc un rôle modulateur de l'intégration multisensorielle dans la kinesthésie comme c'est le cas dans la perception de son corps notamment pour les sensations d'incarnation (voir Partie III – Limites de l'intégration multisensorielle, pages [68](#) et [73](#)).

b. Pluralité des points de vue à la troisième personne

Dans cette étude nous avons testé deux perspectives différentes de la perspective à la première personne. Nous avons utilisé une perspective miroir dans laquelle l'avatar se situe face au participant et bouge en miroir comme s'il s'agissait de son reflet et une perspective à la troisième personne dans laquelle l'avatar était vu de profil, tourné à 90° par rapport au point de vue du participant. Toutefois, à l'inverse de la perspective à la première personne qui est unique, il existe de nombreuses perspectives à la troisième personne avec des points de vue différents sur l'avatar et l'environnement. Gorisse (2019) décrit cinq points de vue à la troisième personne fréquemment utilisés dans les jeux vidéo (en plus du point de vue à la première personne que nous connaissons déjà) :

- Ce que Gorisse appelle la troisième personne tout court est une vue de derrière de l'avatar évoluant dans son environnement. Selon les cas, soit tout son corps, soit seulement son buste sont visibles, Figure 33, A.
- La vue de trois-quarts est une vue plongeante, centrée sur l'avatar, Figure 33, B.
- La vue divine est également une vue de dessus mais elle ne dépend plus de la position de l'avatar comme la vue de trois-quarts, la caméra pouvant se déplacer indépendamment de ce dernier, Figure 33, C.
- La caméra fixe montre l'avatar évoluant dans un environnement fixe, ses déplacements n'entraînant pas de déplacement de la caméra et cette dernière ne pouvant pas être déplacée volontairement par l'utilisateur, Figure 33, D.
- La caméra 2D à défilement latéral montrant l'avatar évoluer de façon verticale ou horizontale dans un environnement en deux dimensions, Figure 33, E.



Figure 33. Illustrations des différents points de vue « à la troisième personne » fréquemment utilisés dans les jeux vidéo. A) Vue à la troisième personne « simple » du jeu *Rise of the Tomb Raider* (Crystal Dynamics, Square Enix, 2015), B) Vue de trois-quarts du jeu *Lara Croft and the Guardian of Light* (Crystal Dynamics, Square Enix Europe, 2010), C) Vue divine du jeu *The Sims™ 4*, (Maxis, Electronic Arts, 2014), D) Caméra fixe du jeu *Epic Battle Fantasy 4* (Matt Roszak, 2014) et E) Caméra 2D à défilement latérale du jeu *Seasons After Fall* (Swing Swing Submarine, Focus Home Interactive, 2016). Retrouver les versions vidéo de ces différents points de vue sur ce lien : <https://figshare.com/s/04c30cca9b45fe904029>, ou en scannant le QRcode.

Ces exemples tirés des jeux vidéo illustrent bien la profusion de vues possibles d'un avatar lorsqu'il n'est plus vu à la première personne. Il est possible que chaque type de vue ait des effets différents sur l'incarnation et la kinesthésie. Nous avons d'ores et déjà montré qu'une perspective miroir avait un impact différent d'une perspective à la troisième personne (vue de profil). Ainsi, les résultats que nous avons obtenus dans ces études ne sont pas forcément généralisables à n'importe quelle vue à la troisième personne.

III- Réalité virtuelle : Incarnation et Kinesthésie

a. Liens entre sensation d'incarnation et illusions kinesthésiques

Nous avons également étudié le lien entre incarnation d'un avatar et illusions kinesthésiques. Si un tel lien avait d'ores et déjà été observé dans une étude utilisant l'illusion d'incarnation de la main en caoutchouc, nous n'avons pas observé une telle relation dans notre *Etude Incarnation* en réalité virtuelle. En effet, qu'un couplage visuomoteur ait été réalisé préalablement ou non, les informations visuelles semblaient prendre part de la même façon au percept kinesthésique final lors des essais expérimentaux. Plusieurs hypothèses pourraient expliquer ce résultat. On pourrait supposer que tout objet en mouvement serait à même d'induire des illusions kinesthésiques, qu'il soit incarné ou non. Néanmoins, cela semble peu probable notamment au vu des résultats de l'étude de Metral et Guerraz (2019) qui montrait une corrélation significative entre illusions kinesthésiques et incarnation d'une main en caoutchouc. De plus, une étude de Guerraz et collaborateurs (2018) a montré que, dans le paradigme miroir, la vision du reflet d'un objet (ou outil) en mouvement pouvait générer des illusions de mouvements mais uniquement si le participant tenait avec la main opposée, cachée derrière le miroir et ciblée par l'illusion, le même objet. La vision d'un objet en mouvement n'était donc pas suffisante pour générer une illusion de mouvement, un lien entre objet et corps réel (i.e., informations tactiles et proprioceptives indiquant la saisie d'un objet similaire) étant requis. En outre, au vu des résultats obtenus dans *l'Etude Incarnation* et notamment de l'évolution de la sensation d'incarnation au cours de l'expérience, il semblerait plus vraisemblable que le paradigme expérimental utilisé soit en cause dans ce résultat. En effet, un couplage visuomoteur synchrone est connu comme étant un moyen efficace d'induire des illusions d'incarnation alors qu'une absence de couplage est connue pour limiter leur émergence. Lors d'une absence de couplage, l'avatar ne reproduit pas les mouvements du participant, et il y a donc une incongruence importante entre les informations de mouvement fournies par l'avatar et celles provenant du corps réel. Les résultats obtenus montraient que cette absence de couplage limitait significativement l'incarnation de l'avatar tel qu'attesté au travers du questionnaire d'incarnation de Gonzalez-Franco & Peck (2018). Cependant, lors des essais expérimentaux évaluant les illusions kinesthésiques, la congruence entre les mouvements de l'avatar et les mouvements du participant (tout au moins de son bras gauche)

était réintroduite, sous la forme d'un couplage visuo-proprioceptif. En effet, tout au moins durant les essais en situation bimodale, le déplacement des bras de l'avatar était couplé à celui du bras gauche du participant. A ce couplage visuo-proprioceptif induit par le mouvement passif s'ajoutait le couplage visuo-proprioceptif induit par la colocalisation de l'avatar et du corps physique du participant (vue en première personne). Or cette congruence spatiale entre l'avatar et le corps physique du participant peut être suffisante pour donner lieu à une relative incarnation de l'avatar (Maselli & Slater, 2013). Au vu des résultats obtenus, ces différents éléments (mouvement passif et colocalisation), semblent suffisants pour permettre une contribution des informations visuelles au percept kinesthésique et dans une mesure similaire à ce qui était observé après un couplage synchrone. De plus, cette congruence dans les essais expérimentaux semblait également permettre l'incarnation de l'avatar puisqu'il n'y avait plus de différence significative entre le groupe avec couplage et celui sans couplage à la fin de l'expérience. La sensation d'incarnation du groupe sans couplage augmentait entre le début et la fin de l'expérience pour rattraper le groupe avec couplage. Pour explorer le lien entre sensation d'incarnation et illusions kinesthésiques en réalité virtuelle il serait intéressant de limiter la congruence spatiale, par exemple en utilisant des avatars vus dans une perspective miroir. Cela permettrait de manipuler plus efficacement l'incarnation de l'avatar et devrait donc conduire à des différences entre une condition de couplage visuomoteur et une condition ne présentant pas un tel couplage. Par ailleurs et afin de limiter tout couplage visuo-proprioceptif durant les essais expérimentaux, il serait pertinent de ne plus conditionner le déplacement des bras de l'avatar au déplacement physique du bras gauche du participant. Ceci impliquerait une stimulation visuelle unimodale. Toutefois, comme présenté dans *l'Etude Princeps Avatar*, la vision seule de mouvement des bras de l'avatar, même incarné, n'induit que peu d'illusions kinesthésiques et de moindre intensité. Cette réduction de l'illusion provient très vraisemblablement de l'incongruence entre des signaux visuels véhiculant des informations de mouvement des bras du participant et des signaux musculaires attestant de l'immobilité de ces mêmes bras (Voir Chancel, Brun, et al., 2016; Guerraz et al., 2012). Une manière de contourner cette limite serait de véhiculer des signaux visuels en provenance des bras de l'avatar, tout en masquant les signaux proprioceptifs par une stimulation vibratoire synchrone des agonistes et antagonistes des bras (ou de l'un des deux bras) du participant. Ainsi, en évitant d'une part la colocalisation de l'avatar avec le corps du participant (perspective miroir) et en masquant

d'autre part les signaux musculaires (co-vibration agonistes – antagonistes), nous devrions être en mesure de différencier deux conditions expérimentales, l'une induisant malgré tout une incarnation de l'avatar par un couplage visuomoteur (agentivité), l'autre ne permettant pas une telle incarnation en l'absence de tout couplage visuomoteur. Bien différencier ces deux conditions d'incarnation est la clé pour définitivement définir le lien existant entre incarnation et illusion kinesthésique.

b. Illusions d'incarnation et illusions kinesthésiques, deux facettes d'un même phénomène ?

L'*Etude Incarnation* (Article 4) ne retrouve pas de lien entre illusion d'incarnation et illusions kinesthésiques, si ce n'est quelques faibles corrélations positives dans des analyses post-hoc. Néanmoins, comme nous venons de le voir, la manipulation expérimentale de la sensation d'incarnation n'a pas été optimale.

La sensation d'incarnation et la kinesthésie concernent le corps et se basent sur des sources sensorielles communes (i.e., visuelles, proprioceptives, tactiles, auditives). L'intégration de ces différentes sources sensorielles dans la kinesthésie et dans la sensation d'incarnation est également très similaire, les congruences sémantiques, spatiales et temporelles jouant un rôle modulateur dans les deux (voir Partie III- Limites de l'intégration multisensorielle, page [65](#) ainsi que Chapitres 1 et 2, pages [98](#) et [133](#)). De plus, si l'on se base sur la définition de l'incarnation donnée par de Vignemont (2011b), un objet E est incarné « *si et seulement si certaines propriétés de E sont traitées de la même façon que les propriétés du corps réel* ». En ce qui nous concerne, la contribution des informations visuelles de mouvement provenant de l'avatar au percept kinesthésique indique que les propriétés visuelles de l'avatar sont traitées de la même façon que les propriétés du corps réel. Ainsi, l'induction d'illusions de mouvement à l'aide de stimulations visuelles provenant de l'avatar indiquerait par définition l'incarnation de ce dernier. Puisque certaines de ses propriétés sont traitées comme celles du corps réel, l'avatar serait incarné. Dans cette perspective, les illusions kinesthésiques pourraient être considérées comme des marqueurs de l'incarnation d'un avatar (ou d'un objet extérieur). Cependant, avec cette définition, rien n'indique que cette incarnation bénéficie nécessairement d'un accès conscient. Ce n'est pas parce que les propriétés de l'avatar sont traitées comme provenant du corps que le sujet ressent explicitement une sensation d'incarnation envers l'avatar. Ceci

expliquerait qu'il puisse y avoir une certaine dissociation entre la sensation d'incarnation de l'avatar, comme mesurée par les questionnaires, et les illusions de mouvement. C'est notamment ce qui est observé avec la sensation d'appartenance et la dérive proprioceptive dans l'illusion de la main en caoutchouc. En effet, différentes études ont retrouvé une dissociation entre sensation d'appartenance et dérive proprioceptive (Abdulkarim & Ehrsson, 2016; Holle et al., 2011; Riemer et al., 2015; Rohde et al., 2011). Ainsi, une dérive proprioceptive peut être observée en l'absence d'une quelconque sensation d'appartenance. L'illusion kinesthésique pourrait ainsi être considérée comme une mesure de l'incarnation au même titre que la dérive proprioceptive est considérée comme une mesure de l'illusion de la main en caoutchouc, même si les scores d'incarnation recueillis par questionnaires ne corrèlent pas fortement et pas systématiquement avec les différents paramètres de l'illusion de mouvement. C'est notamment le cas dans ce travail de thèse. Lorsque les études étaient prises séparément, on ne retrouvait pas de corrélations entre score d'incarnation et illusions kinesthésiques. Cependant, en combinant toutes les données de ce travail incluant un score d'incarnation et des mesures des illusions kinesthésiques (cinq études au total, correspondant à 145 participants et à 311 paires de données), les scores d'incarnation corrélaient positivement de façon significative, bien que faiblement, avec les scores de vitesse ($r_s = 0,27$; $p < 0,001$) et de durée ($r_s = 0,22$; $p < 0,001$) des illusions en condition bimodale (visuo-proprioceptive). Assez logiquement, de telles corrélations n'étaient pas retrouvées en condition proprioceptive (vitesse : $r_s = 0,10$; $p = 0,07$; durée : $r_s = 0,03$; $p = 0,61$), c'est à dire lorsque l'avatar n'était pas visible. De cette manière, il semblerait qu'un lien entre illusions d'incarnation et illusions kinesthésiques existe bel et bien, même si celui-ci reste relativement faible ($r_s < 0,30$). La faiblesse de ce lien pourrait provenir de l'imprécision des mesures, que ce soit pour les illusions kinesthésiques ou pour le questionnaire d'incarnation (voir paragraphe suivant), et/ou d'une véritable dissociation entre sensation d'incarnation explicite (i.e., illusion d'incarnation reportée par le participant) et incarnation fonctionnelle (i.e., traitement des propriétés de l'avatar comme celle du corps propre).

c. Limites du questionnaire d'incarnation utilisé

Le questionnaire d'incarnation utilisé dans *l'Etude Incarnation* (ainsi que dans les *études Point-Light Display* et *Perspectives*), proposé par Gonzalez-Franco et Peck (2018) n'avait pas encore

fait l'objet d'une validation. En effet, le concept d'incarnation étant un concept défini relativement récemment, notamment en ce qui concerne l'incarnation d'avatars, aucun questionnaire validé n'était disponible au moment où les études ont été menées, du moins à notre connaissance. Une analyse en composantes principales sur nos données, qu'elle soit réalisée sur les données de plusieurs études conjointement ou séparément, ne retrouvait pas les regroupements en sous-composantes d'appartenance, agentivité, auto-localisation et apparence mis en évidence par Gonzalez-Franco et Peck (2018). Ce résultat pose notamment question concernant l'interprétation possible des scores d'incarnation mesurés dans nos études en termes de sous-composantes. Ce n'est néanmoins pas très surprenant car il s'agissait d'une version non validée d'un questionnaire que nous avons utilisé faute de meilleur outil. Très récemment, une nouvelle version de ce questionnaire a été validée et standardisée et elle ne met d'ailleurs plus en évidence les mêmes sous-composantes (Peck & Gonzalez-Franco, 2021). Seize items sur vingt-cinq ont été conservés et adaptés pour pouvoir tous être utilisés dans la majorité des études en réalité virtuelle, ce qui n'était pas le cas dans la première version dans laquelle les auteurs recommandaient de choisir uniquement les items pertinents par rapport à la situation expérimentale. Cette nouvelle version devrait permettre une évaluation plus fiable de la sensation d'incarnation et sa plus grande sensibilité devrait permettre une meilleure discrimination des variations de son intensité entre des conditions différentes, par exemple entre deux types d'avatars différents. Ainsi, les futures études s'intéressant au lien entre illusions kinesthésiques et illusion d'incarnation devraient utiliser ce nouveau questionnaire, ce qui permettrait très certainement d'avoir une meilleure puissance et donc plus de chances de mettre en évidence ce lien s'il existe réellement.

IV- Kinesthésie basée sur la sonification des mouvements

a. Absence de contribution de stimuli auditifs artificiels à la kinesthésie

Nous nous sommes également questionnés sur l'intégration d'informations artificielles auditives de mouvement à des fins kinesthésiques. Les mouvements humains ne générant habituellement pas de sons particuliers, excepté les conséquences sonores de certaines de nos actions, nous avons utilisé des informations sensorielles totalement artificielles, générées à l'aide d'une méthode de sonification des mouvements. Ces informations auditives et les

informations provenant du corps (e.g., proprioceptives) ne faisaient donc pas l'objet d'une association sémantique quelconque a priori. La congruence sémantique était donc grandement réduite bien que des phases d'appropriation des sons étaient réalisées pour permettre un minimum d'association entre les stimuli sonores et les mouvements (congruence sémantique dynamique). Les résultats obtenus semblaient indiquer que les stimuli sonores n'avaient pas pris part au percept de mouvement et notre étude (*Etude Sonification*) ne nous permet pas de savoir plus précisément ce qui a empêché les stimuli sonores de contribuer au percept de mouvement. Ils n'étaient peut-être pas adaptés ou n'avaient pas fait suffisamment l'objet d'un entraînement ; nous discuterons de ces points dans les paragraphes suivants.

b. Une utilisation des informations auditives pour l'action mais pas pour la perception ?

Comme nous venons de le voir, les stimuli sonores utilisés n'avaient pas participé significativement au percept de mouvement dans *l'Etude Sonification*. Néanmoins, dans la littérature la sonification des mouvements est utilisée efficacement pour améliorer la performance motrice (Effenberg, 2004), l'apprentissage moteur (Danna et al., 2013; Dyer et al., 2017; Effenberg, 2004; Effenberg et al., 2011, 2015) et la rééducation motrice (Bevilacqua et al., 2018; Maulucci & Eckhouse, 2001; Schmitz et al., 2014). Il serait envisageable que les sons participent ainsi au développement des compétences motrices sans pour autant contribuer à une perception explicite du mouvement. En effet, l'utilisation des informations sensorielles pour l'action n'est pas forcément la même que pour la perception. C'est notamment la dissociation qui est faite entre le schéma corporel, une représentation corporelle implicite, *pour l'action*, et l'image corporelle plus spécialisée dans une perception explicite du corps (voir Représentations corporelles, page [36](#)). Cependant les résultats obtenus dans *l'Etude Sonification* ne sont pas suffisants pour déterminer ce qu'il en est réellement. En effet, outre le fait que cette étude n'a pas été conçue pour départager ces hypothèses, l'absence de contribution statistiquement significative des informations auditives au percept de mouvement peut provenir d'une multitude d'autres facteurs. Par exemple, il est possible qu'un temps d'entraînement/habitude aux sons (émis lors des mouvements) plus long soit nécessaire afin qu'une association plus forte entre les sons et les mouvements ait lieu. Il est également possible que les sons doivent être plus « écologiques », c'est-à-dire qu'ils aient plus de signification en

eux-mêmes, qu'ils soient plus intuitifs, pour pouvoir contribuer à la perception des mouvements. Par exemple, un son continu serait peut-être plus pertinent que les sons discontinus utilisés ici pour représenter un mouvement continu. De même, un son plus spatialisé, indiquant l'approche et l'éloignement du bras (comme si l'on tenait un objet sonore par exemple), pourrait plus facilement être utilisé dans la kinesthésie que les sons que nous avons utilisés comme c'est le cas dans l'induction de vections. En effet, la localisation spatiale d'un stimulus sonore repose sur des indices multiples et complexes (e.g., disparité binaurale, indices spectraux) et l'altération de ces indices nécessite un temps d'adaptation important (e.g., plusieurs semaines) avant d'observer une compensation de cette altération (Andeol & Guillaume, 2010). Les sons utilisés dans l'étude réalisée ne présentaient qu'un seul indice spatial, la stéréo, ce qui est probablement insuffisant pour une localisation spatiale correcte et donc pour la détection d'un mouvement. De plus, afin de différencier les sons émis par différents effecteurs (e.g., les deux bras), l'utilisation de timbres différents (e.g., sons d'instruments de musiques différents) pourrait permettre une meilleure discrimination et une meilleure association d'un son spécifique au mouvement d'un bras spécifique. Ainsi, de nombreuses études sont nécessaires pour explorer les paramètres importants de l'utilisation de la sonification des mouvements dans la kinesthésie, jouant sur les modalités de sonification et/ou la durée de l'entraînement, afin de déterminer si ces sons peuvent contribuer à la kinesthésie et dans quelles conditions. Il est également envisageable qu'en l'absence d'un long apprentissage, entraînement long, les informations auditives ne puissent contribuer à la kinesthésie qu'en s'ajoutant aux informations visuelles (et proprioceptives), dans un mécanisme relevant plus de l'augmentation sensorielle que de la substitution.

c. Une origine proprioceptive des illusions inverses ?

Les résultats de l'*Etude Sonification* ont également mis en évidence un grand nombre d'illusions, induites par stimulation proprioceptive, allant dans le sens opposé au mouvement du bras controlatéral. Ce résultat inattendu nous apporte des pistes pour mieux comprendre la survenue de ces illusions inverses, retrouvées dans toutes nos études en réalité virtuelle bien que dans des proportions bien moindres. Si l'on regarde la Figure 34, on remarque que la proportion d'illusions inverses sur le nombre total d'illusions est beaucoup plus importante dans cette étude que dans les études précédentes. En effet, le ratio entre les illusions inverses

et illusions standards (i.e., dans le même sens que le mouvement du bras gauche) dans la condition proprioceptive était très différent de celui observé dans nos études précédentes (*Etude Princeps Avatar* : $\chi^2(1, N = 139) = 234,1$; $p < 0,001$; *Etude Point-Light Display Obscurité* : $\chi^2(1, N = 139) = 242,8$; $p < 0,001$; *Étude Point-Light Display Lumière* : $\chi^2(1, N = 139) = 284,9$; $p < 0,001$; *Etude Perspective Miroir* : $\chi^2(1, N = 139) = 152,7$; $p < 0,001$; *Étude Perspective 3^{ème} Personne* : $\chi^2(1, N = 139) = 128,9$; $p < 0,001$; *Etude Incarnation* : $\chi^2(1, N = 139) = 48,08$; $p < 0,001$). Ce ratio est d'ailleurs en faveur des illusions inverses dans l'*Etude Sonification* alors qu'il était en faveur des illusions standards dans toutes nos études précédentes. Il faut noter que, en comparant les conditions bimodales audio-proprioceptives aux conditions bimodales visuo-proprioceptives et la condition auditive aux conditions visuelles, nous avons également trouvé significativement plus d'illusions inverses que ce à quoi nous devrions nous attendre compte tenu des études précédentes (*Etude Princeps Avatar*, *Etudes Point-Light Display*, *Etudes Perspectives*, *Etude Sonification*), tous les $ps < 0,001$. De plus, en contrastant les conditions avec stimuli sonores (c'est-à-dire bimodales et auditives) et sans stimuli sonores (c'est-à-dire proprioceptives et contrôles), le ratio d'illusions inverses ne semble pas affecté par l'information auditive ($\chi^2(1, N = 139) = 1,21$; $p = 0,27$). En revanche, cette grande proportion d'illusions inverses pourrait plutôt avoir un rapport avec l'absence d'accès à la vision. En effet, on remarque que cette proportion d'illusions inverses a toujours été plus importante en condition proprioceptive que dans les autres conditions de nos études sauf dans celle-ci où l'on retrouve une proportion similaire dans la condition bimodale (audio-proprioceptive), voir Figure 34.

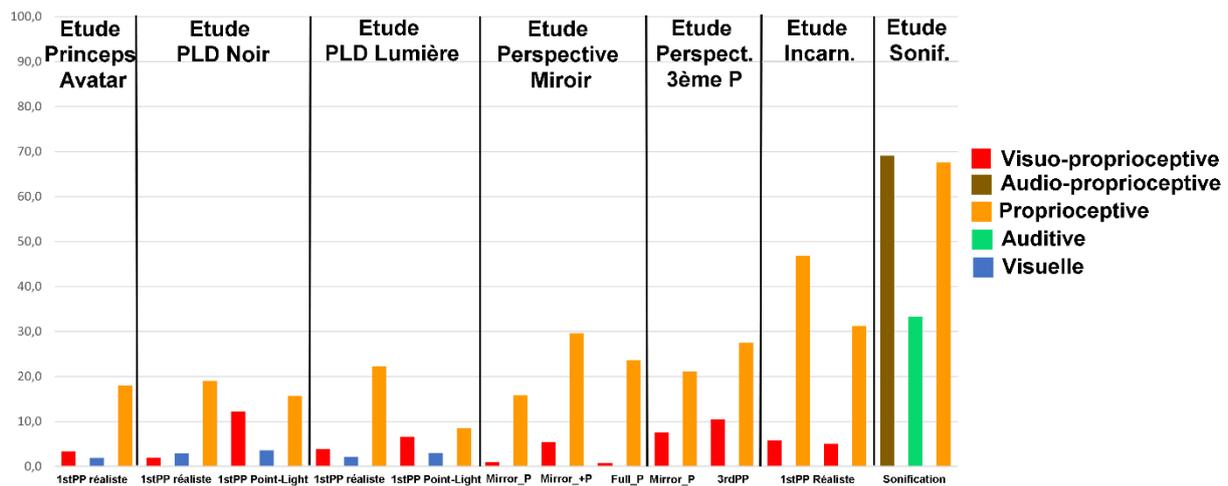


Figure 34. Pourcentage d’illusions inverses sur le nombre total d’illusions pour toutes nos études en fonction des modalités sensorielles (visuo-proprioceptive, audio-proprioceptive, proprioceptive, auditive ou visuelle).

Il y a deux points communs entre les conditions proprioceptives et la condition audio-proprioceptive. Dans ces conditions, le bras gauche du participant était déplacé passivement et ce dernier ne pouvait pas voir ses bras ou ceux de l’avatar. En absence de vision, certains auteurs considèrent que la perception des mouvements d’un bras résulte de la différence de signal entre les informations proprioceptives des deux bras. Ils ont notamment observé que les illusions d’extension ressenties dans un bras étaient diminuées par le mouvement passif en extension de l’autre bras et augmentées par le mouvement en flexion de ce dernier (Proske & Gandevia, 2018; Proske & Izumizaki, 2014). Il serait donc cohérent que dans nos conditions proprioceptives et notre condition audio-proprioceptive, cette règle s’applique, expliquant la grande proportion d’illusions inverses. Cependant, cela n’explique pas la différence observée entre les conditions proprioceptives en réalité virtuelle et la condition proprioceptive de l’étude en sonification. En effet, ces conditions sont presque identiques, le bras gauche étant déplacé passivement et un bruit blanc étant joué. Néanmoins, dans l’*Etude Sonification*, le participant avait les yeux bandés tandis qu’en réalité virtuelle, il pouvait toujours voir l’environnement et/ou les boîtes masquant les bras de l’avatar. Ainsi, bien que la vision n’apporte aucune information de mouvement, elle était toujours disponible. On peut supposer, dans un cadre bayésien de la perception des mouvements, que le poids attribué aux indices proprioceptifs dans nos études en réalité virtuelle pourrait avoir été réduit par le contexte visuel (même s’il ne transmet pas d’informations pertinentes sur le mouvement du bras) et pourrait avoir été renforcé par la déprivation visuelle dans l’étude en sonification. Bien que nos études ne

permettent que de faire des suppositions, les résultats que nous observons portent à croire que la proprioception joue un rôle particulièrement important dans la survenue de ces illusions inverses, de même que le contexte visuel dans lequel ont lieu les stimulations. Des études s'intéressant spécifiquement aux illusions inverses sont nécessaires pour mieux comprendre les mécanismes à l'origine du sens de l'illusion de mouvement, en faisant varier le type de stimulations utilisées (e.g., proprioceptives, visuo-proprioceptive) et le contexte visuel (e.g., yeux bandés ou non). Il pourrait également être intéressant de faire varier la congruence de sens du mouvement entre les informations visuelles et proprioceptives (e.g., vision d'une extension en même temps qu'un mouvement en flexion du bras opposé).

V- Les limites de l'intégration multisensorielle dans la kinesthésie

Dans ce travail nous nous sommes interrogés sur les limites de l'intégration multisensorielle dans la kinesthésie. Nous avons cherché à explorer jusqu'où il était possible de les repousser en explorant quels types de signaux pouvaient être intégrés pour participer au percept kinesthésique.

Les résultats obtenus suggèrent qu'un avatar en réalité virtuelle n'a pas besoin d'être réaliste ni d'être colocalisé avec le corps réel du participant pour contribuer au percept kinesthésique. Ainsi, les informations visuelles artificielles peuvent grandement différer des informations naturelles mais toujours prendre part au percept kinesthésique. Ces résultats mettent en évidence l'implication des informations visuelles provenant de l'avatar même lorsqu'il y a un certain degré d'incongruence sémantique ou spatiale entre l'avatar et le corps réel. Néanmoins, nos résultats indiquent que l'incongruence module tout de même le percept kinesthésique. La façon dont les différents signaux sensoriels sont intégrés dépendrait donc de la congruence entre ces derniers. Nous avons vu que pour être intégrés, les différents stimuli doivent être considérés comme provenant de causes communes. Si c'est le cas, ils sont intégrés, si ce n'est pas le cas, ils sont ségrégués. Néanmoins, la probabilité que ces stimuli proviennent d'une cause commune peut varier sur un continuum allant de 0 (i.e., impossible qu'elles proviennent d'une même cause) à 1 (i.e., elles proviennent forcément d'une même cause). S'il y a forcément ségrégation lorsque cette probabilité est égale à 0 et forcément intégration lorsque cette probabilité est égale à 1, lorsqu'elle se situe entre les deux, comment

l'intégration se passe-t-elle ? Certains auteurs proposent qu'il y aurait un « *prior* d'interaction » qui représenterait cette probabilité en une distribution qui prendrait part à l'intégration multisensorielle (au même titre que les distributions représentant la fiabilité de chaque modalité) et modulerait ainsi la perception finale (Roach et al., 2006; Rowland et al., 2007). Ainsi le niveau de congruence entre les stimuli pourrait impacter ce *prior*, renforçant ou diminuant la probabilité que les différents signaux proviennent d'une même source. De ce fait, le percept résultant de l'intégration multisensorielle serait modulé par le niveau de congruence. C'est notamment ce qu'il semble se dégager de nos différentes études. De plus, nos résultats suggèrent que plus l'avatar est incongruent, moins le poids de la vision dans le percept final est important. En effet, les différences entre les conditions proprioceptives et les conditions visuo-proprioceptives, témoignant de la contribution de l'information visuelle, sont moins importantes lorsque l'incongruence est élevée, que ce soit l'incongruence sémantique morphologique (Chapitre 1) ou spatiale (Chapitre 2). Plus l'incongruence augmente, plus la probabilité d'une source commune entre les informations visuelles et proprioceptives est faible. Etant donné que les informations proprioceptives ne peuvent pas provenir d'une source autre que le corps alors que les informations visuelles si, il semble logique qu'en cas d'incongruence c'est le poids de ces dernières dans le percept kinesthésique qui va diminuer. Cependant, nos études n'étaient pas conçues pour évaluer les poids respectifs attribués à chaque modalité sensorielle. Pour confirmer ce que nos résultats semblent ainsi suggérer, il serait nécessaire d'estimer les percepts kinesthésiques à l'aide de modèles bayésiens tenant compte de différents niveaux de congruences (sémantiques morphologiques et/ou spatiales) et de comparer ces estimations à des résultats expérimentaux.

VI- Les limites méthodologiques de ce travail

a. Population étudiée

i. Genre des participants

Dans les études présentées dans cette thèse les participants étaient quasi-exclusivement des femmes (3 hommes sur 222 participants). Les résultats obtenus sont donc difficilement généralisables à la population générale. En effet, certaines études ont montré qu'il existe des différences entre hommes et femmes concernant la sensibilité proprioceptive. Ces études se

sont surtout intéressées à la proprioception du genou et plus précisément à la perception des rotations internes de ce dernier car il s'agit d'une cause courante de blessures. Il a été montré que les femmes ont une moins bonne perception des rotations internes du genou que les hommes (Muaidi, 2017; Nagai et al., 2012). De plus, la proprioception du genou chez la femme varie également selon le stade du cycle menstruel, les mouvements du genou étant détecté plus difficilement lors de la phase prémenstruelle que lors des autres phases du cycle (Fridén et al., 2006). Nous n'avons pas retrouvé d'études s'intéressant aux différences entre hommes et femmes en ce qui concerne la proprioception des membres supérieurs. Néanmoins, étant donné que des différences sont observées au niveau des membres inférieurs, il ne peut pas être exclu qu'il en soit de même pour les membres supérieurs. Si c'est le cas, les résultats observés dans nos études auprès de participants féminins ne seraient pas généralisables à des participants masculins puisque les informations proprioceptives y jouent un rôle conséquent. En outre, il se peut également que les processus d'intégration multisensorielle eux-mêmes varient en fonction du sexe du participant. En effet, Naylor et McBeath (2008) ont montré que les informations auditives et visuelles n'étaient pas utilisées de la même façon par les hommes et les femmes dans la perception de l'inclinaison de son propre corps. Les femmes utilisaient plus les informations auditives que les hommes (Naylor & McBeath, 2008). Nous n'avons pas de données concernant ce qu'il en est de l'intégration visuo-proprioceptive ou audio-proprioceptive dans la perception de ses propres mouvements, néanmoins, là encore, ce résultat met en garde contre une généralisation des résultats de cette thèse à des participants masculins.

Concernant les études en réalité virtuelle, des différences entre hommes et femmes pourraient également exister. Par exemple, dans une étude de Scheibler et Rodrigues (2019), si les femmes reportaient une sensation d'agentivité envers un avatar, qu'il soit vu à la première ou à la troisième personne, les hommes eux ne la reportaient que pour la première personne. Il faut noter que dans cette étude, l'avatar à la troisième personne était constamment en mouvement alors que le participant restait immobile, et donc il y avait une asynchronie entre les mouvements du participant et ceux de l'avatar (Scheibler & Rodrigues, 2019). Dans cette expérience, les hommes et les femmes n'étaient donc pas sensibles de la même façon à la représentation (et à l'animation) de l'avatar. Il est donc possible qu'il en soit de même dans nos études, les résultats observés concernant la sensation d'incarnation et ses sous-composantes

pourraient être impactés différemment par les manipulations expérimentales selon le sexe du participant.

De plus, dans le questionnaire sur les habitudes de jeu vidéo que nous avons fait passer à un échantillon de notre population (119 étudiants de psychologie à l'Université Savoie Mont Blanc de Chambéry), des différences entre hommes et femmes ont été observées. En effet, une grande majorité des hommes (78%) déclaraient jouer au moins quatre fois par semaine alors que seulement 21% des femmes faisaient de même. En outre, tous les hommes déclaraient jouer au moins un peu aux jeux vidéo alors que 28% des femmes déclaraient ne jamais jouer. Les hommes avaient également commencé à jouer aux jeux vidéo plus jeunes (entre 5 et 10 ans) que les femmes (entre 10 et 15 ans) et ils jouaient plus longtemps (médiane = 11 h lors de la dernière semaine et 43,5 h lors du dernier mois) que les femmes (médiane = 5 h lors de la dernière semaine et 15,5 h lors du dernier mois). Plus de détails sur ces résultats sont fournis en Annexe III (page [299](#)). Il semblerait ainsi que le rapport aux jeux vidéo entretenu par les étudiants de psychologie de Chambéry soit différent qu'ils soient des hommes ou des femmes. Il serait également envisageable que des différences similaires existent dans la population générale et il serait probable que ces différences aient un impact sur la perception ou l'incarnation d'avatars virtuels. Pour toutes ces raisons, une réplication de nos résultats auprès d'une population masculine semble nécessaire. Il serait même possible d'utiliser le même avatar que celui que nous avons utilisé dans nos études, par souci d'équivalence, bien qu'il soit féminin, car il semblerait que l'utilisation d'un avatar féminin ne pose pas de problème aux participants masculins pour son incarnation (Lopez et al., 2019; Schwind et al., 2017). Néanmoins, si des différences sont alors observées entre les hommes et les femmes, il ne sera pas possible de déterminer si elles sont dues au sexe du participant ou à l'utilisation d'un avatar de genre différent.

ii. Age des participants

En plus d'être principalement des femmes, les participants de nos études étaient principalement de jeunes adultes avec une moyenne d'âge de 20 ans (ET = 4). Or, il est établi que des différences importantes en termes de sensibilité proprioceptive, tactile et visuelle ont lieu lors du vieillissement. En effet, la sensibilité proprioceptive des différentes parties du corps se voit diminuée lors du vieillissement (Chancel, 2016; Lord & Ward, 1994; Madhavan & Shields,

2005; Pai et al., 1997; Patel et al., 2010; Pickard et al., 2003), notamment celle des membres supérieurs (Adamo et al., 2007) qui nous intéresse tout particulièrement ici. En ce qui concerne la vision, elle aussi est grandement impactée par le vieillissement (voir revues de littérature : Borel & Alescio-Lautier, 2014; Spear, 1993), notamment concernant la perception des mouvements que ce soit d'objets extérieurs ou de ses propres mouvements (Lord, 2006; Trick & Silverman, 1991). Les capacités auditives sont également touchées par le vieillissement. En effet, une diminution progressive des capacités à percevoir les sons les plus aigües a lieu et cette diminution est visible dès l'âge de 20 ans (Crabbé, 1963). Cette diminution devient plus importante chez les personnes âgées, notamment avec le phénomène de presbycusis touchant environ un tiers des personnes entre 61 et 70 ans (Raphaël, 2017; Robinson, 1988; Robinson & Sutton, 1979).

En outre, l'intégration multisensorielle est également affectée par l'âge. Par exemple, on observe une plus grande dépendance aux informations visuelles avec l'âge (Berard et al., 2012; Bugnariu & Fung, 2007; Guerreiro & Van Gerven, 2011). De même, les personnes plus âgées ont un meilleur bénéfice en passant d'une condition unimodale à une condition bimodale visuo-auditive (Laurienti et al., 2006) et l'intégration multisensorielle a lieu pour des décalages temporels entre les différentes informations sensorielles plus importants (Diederich et al., 2008). Si l'on s'intéresse plus précisément à la kinesthésie, on observe également une modification de la pondération des différentes informations sensorielles, le poids de la proprioception diminuant au profit du tact et de la vision chez des participants âgés de plus de 60 ans. Les différentes modalités sensorielles n'ont donc pas le même impact sur la kinesthésie en fonction de l'âge (Chancel, 2016; Chancel et al., 2018).

Ainsi, les modalités proprioceptives, visuelles et auditives, que nous avons utilisées et manipulées dans nos différentes études, changent au cours du vieillissement. De plus, les mécanismes d'intégration multisensorielle sont également modifiés, notamment par une repondération des différentes informations sensorielles (Chancel et al., 2018). Par conséquent, les résultats que nous avons obtenus auprès de jeunes adultes sont difficilement généralisables aux personnes âgées de plus de 60 ans.

b. Mesures subjectives explicites

i. Biais liés à l'utilisation de mesures subjectives explicites

Les travaux de cette thèse portaient exclusivement sur des mesures subjectives explicites. En effet, les illusions kinesthésiques étaient évaluées à l'aide des reports subjectifs concernant la vitesse, la durée et la direction de l'illusion de mouvement. La sensation d'incarnation était pour sa part évaluée à l'aide d'un questionnaire présenté sous la forme d'échelles de Likert. Les participants étaient donc parfaitement au courant que nous mesurions les illusions kinesthésiques et la sensation d'incarnation de l'avatar. Différents problèmes sont liés à l'utilisation de mesures subjectives explicites. Tout d'abord, elles demandent un accès conscient du sujet au phénomène observé (François, 2020) et se heurtent au biais de limite introspective, qui implique que l'observation de soi n'est pas toujours facile (Nisbett & Wilson, 1977), ainsi qu'à la difficulté de mettre des mots et d'évaluer certaines expériences subjectives. Lorsque ces mesures sont utilisées pour évaluer des expériences perceptives, il faut également garder à l'esprit qu'il s'agit forcément d'une mesure indirecte de la perception puisque l'on étudie les reports faits par le participant et non son expérience perceptive directement (Morgado, 2014; Richardson, 1999). De ce fait, des processus cognitifs vont avoir lieu entre cette expérience perceptive et la production de la réponse, induisant des effets descendants (*top-down*) tels que des effets des croyances du participant ou du contexte social (Asch, 1956). Différents biais pourront alors être observés tels que le biais de désirabilité sociale, poussant à se présenter favorablement selon les normes sociales (Juhel & Rouxel, 2005; Podsakoff & Organ, 1986; Tourangeau & Yan, 2007), le biais d'autoreprésentation, poussant à donner une image positive de soi dans des situations sociales ou d'évaluation (Gough, 1952; Juhel & Rouxel, 2005; Paulhus, 1984) ou encore, le biais de demande expérimentale poussant le participant à modifier ses réponses ou comportements par rapport aux buts de l'expérience ou du moins ce qu'il croit être les buts de l'expérience (Orne, 1962; Zizzo, 2010). Concernant les études présentées dans cette thèse, étant donné que les mesures subjectives s'intéressaient à la kinesthésie et à l'incarnation d'avatar, on peut supposer que les biais de désirabilité sociale ou d'autoreprésentation n'aient pas eu de grands impacts sur les réponses données par les participants. En effet, il ne semble pas y avoir de fortes normes sociales concernant ces deux sujets d'étude et il n'était pas question d'évaluer les compétences ou capacités du sujet. Néanmoins, il n'est pas exclu que certains participants aient interprétés nos mesures comme

des évaluations de leurs capacités sensorielles bien que nous leur ayons précisé qu'il n'en était rien. De ce fait, on ne peut pas entièrement exclure que certains participants aient modifiés leurs réponses, plus ou moins volontairement, pour donner ce qu'ils considéraient comme une meilleure image d'eux-mêmes. On peut notamment citer « l'inquiétude » évoquée par certains participants au cours des expériences concernant la « normalité » de ce qu'ils ressentait, bien que nous leur ayons précédemment assuré qu'il n'y avait pas de ressentis normaux ou anormaux dans nos études, insistant sur les différences interpersonnelles.

Le biais le plus problématique, vis-à-vis de nos études, et même vis-à-vis de la plupart des études utilisant des mesures subjectives explicites, semble être le biais de demande expérimentale. En effet, lorsque le participant a connaissance ou devine les hypothèses d'une étude, il peut modifier son comportement ou ses réponses pour s'y conformer, de manière volontaire ou non. Certaines études ont par exemple montré que certains effets ne sont retrouvés que lorsque les participants peuvent inférer ou deviner les hypothèses des chercheurs (Durgin, Klein, Spiegel, Strawser, & Williams, 2012 ; Durgin & Russell, 2008 ; Durgin et al., 2009). Les études sur la perception du corps ne sont bien évidemment pas épargnées par ce phénomène et différentes études se sont intéressées aux biais de demande et à la suggestibilité dans l'illusion de la main en caoutchouc (Lush, Dienes, et al., 2021; Lush et al., 2020; Lush, Seth, et al., 2021; E. Walsh et al., 2015). En effet, Lush et collaborateurs (2020, 2021) proposent que les résultats obtenus dans les études sur l'illusion de la main en caoutchouc pourraient provenir en partie, si ce n'est en totalité, de la demande expérimentale. En effet, leurs résultats indiquaient que le trait d'hypnotisabilité (i.e., « la capacité de générer une expérience en réponse à une suggestion imaginative dans une situation désignée comme hypnotique ». Traduit de Lush et al., 2020) permettait de prédire de façon substantielle les scores d'appartenance et d'auto-localisation obtenus par questionnaires. Ainsi, les expériences d'incarnation d'objets extérieurs pourraient être en partie voir entièrement imputables aux caractéristiques de la demande de la tâche. Il est tout à fait probable que les mesures subjectives des illusions kinesthésiques n'échappent pas non plus à ces biais.

Un des moyens de limiter le biais de demande est d'insister sur l'importance de l'honnêteté des participants. Néanmoins, ce n'est pas suffisant (Tart & Dick, 1970), l'effet de la demande pouvant aller jusqu'à réellement générer des expériences subjectives s'accordant aux demandes expérimentale (Kirsch & Council, 1989; Olson et al., 2020; Seth et al., 2021). Un autre

moyen est de faire en sorte que le participant ne puisse pas inférer ou deviner les buts de l'expérience. Par exemple, le fait de ne pas savoir qu'il existe plusieurs groupes de sujets, certains passant des conditions différentes (plans inter-sujets), permet de limiter ces déductions. Concernant les études menées dans cette thèse, seulement l'une d'entre elle manipulait une variable inter-sujet et il est donc possible que les participants aient eu une idée de ce qui était attendu. Cependant, lors de questionnaires post-expérimentaux, il était demandé aux participants quels étaient, selon eux, les buts de l'expérience. Bien qu'une grande partie d'entre eux avaient une vague idée (e.g., impact de la vision sur la sensation de mouvement), très peu d'entre eux avaient d'idée précise concernant les différentes conditions utilisées et qui faisaient réellement l'objet de nos hypothèses. De plus, nous insistions fortement sur l'importance de l'honnêteté de leurs réponses ainsi que sur le fait qu'il n'y avait en aucun cas des réponses normales ou anormales, précisant que tous les cas de figures étaient possibles. Nous insistions sur la variabilité inter-individuelle et sur le fait que nous nous intéressions uniquement à ce qu'avait réellement ressenti le participant. Ainsi, nous mettions l'accent sur le fait que ce qui nous intéressait réellement n'était pas de valider nos hypothèses mais bien d'étudier réellement le phénomène en question et donc qu'il était inutile de chercher à « nous faire plaisir » en se conformant aux hypothèses qu'ils pouvaient inférer. Ces consignes avaient pour but de limiter les effets volontaires des biais de demande mais ne pouvaient pas empêcher les effets involontaires. En outre, nous avons ajouté une condition contrôle avec des essais « leurres » dans certaines de nos études. Dans ces conditions, nous relevions tout de même quelques illusions kinesthésiques bien qu'aucune stimulation sensorielle n'indiquait un quelconque mouvement. Cependant ces illusions se retrouvaient dans des proportions bien moindre que dans toutes les autres conditions expérimentales utilisées. Il est ainsi possible qu'une partie des illusions observées dans nos études relèvent de la suggestion ou de sensations spontanées, sensations ayant lieu notamment lorsque l'on porte attention à une partie du corps, (voir R. Beaudoin & Michael, 2014; Michael et al., 2015). Néanmoins, la grande différence entre la condition contrôle et les autres conditions expérimentales laisse penser qu'il ne s'agirait pas de la seule explication aux résultats obtenus. De plus, l'étude dans laquelle un plus grand nombre de participant a réussi à identifier les buts (13/37 participants, *Etude Sonification* présentée au Chapitre 4) était également celle pour laquelle nous avons obtenus les résultats les plus inattendus. Non seulement nos hypothèses n'étaient pas confirmées mais

en plus, nous avons observé un nombre très important d'illusions inverses que nous n'attendions pas ou très peu et pour lesquelles nous n'avions pas vraiment d'explications. Les demandes expérimentales étaient les mêmes dans cette étude que dans les autres, celle-ci cherchant notamment à reproduire l'*Etude Princeps Avatar* (Giroux et al., 2018, présentée dans le Chapitre 1) en substituant la modalité visuelle par la modalité auditive. Au vu des résultats à cette étude il semble raisonnable de penser que le biais de demande expérimental et la suggestion ne peuvent pas expliquer à eux seuls nos résultats.

L'utilisation de mesures subjectives explicites présente donc de nombreux désavantages et il semblerait pertinent de chercher des mesures indirectes de la kinesthésie et de la sensation d'incarnation. Une mesure indirecte permettrait en effet d'éviter ce genre de biais selon certains auteurs (Rohde et al., 2011). Néanmoins, les mesures subjectives, malgré leurs inconvénients, ne peuvent pas forcément être abandonnées et présentent certains avantages.

ii. Avantages des mesures subjectives explicites

Comme nous venons de le voir, les mesures subjectives peuvent être aisément biaisées et nous ne pouvons jamais être certains que nous étudions bien ce que nous souhaitons étudier. Cependant, lorsque l'on s'intéresse à un phénomène subjectif tel que la perception des mouvements, il semble difficile de se passer d'un report subjectif. Bien qu'il puisse exister des corrélats neuronaux et des marqueurs plus objectifs de certains phénomènes perceptifs, il est essentiel de savoir si la personne a bel et bien ressenti explicitement ce que ces mesures objectives relèvent. Or, ce n'est pas forcément le cas. Par exemple, la dérive proprioceptive lors de l'illusion de la main en caoutchouc (i.e., la sensation que la main réelle se situe plus proche de la main en caoutchouc qu'elle ne l'est réellement) est considérée comme un marqueur objectif de l'illusion. Néanmoins, elle ne corrèle pas forcément avec les reports subjectifs aux questionnaires et il est possible d'observer une dérive proprioceptive même en l'absence de sensation d'appartenance (Abdulkarim & Ehrsson, 2016; Holle et al., 2011; Riemer et al., 2015; Rohde et al., 2011). Dans ces cas-là, l'utilisation seule de la dérive proprioceptive comme mesure de l'illusion d'appartenance semble très questionable. Rhode et collaborateurs (2011) questionnent justement l'utilisation de telles mesures car, même si elles corrèlent avec le phénomène d'intérêt (e.g., la sensation d'incarnation), elles ne sont pas forcément des indicateurs fiables de ce dernier en toutes circonstances. Il est intéressant de noter que la

dérive proprioceptive peut elle aussi être influencée par la suggestion comme les mesures plus directes de l'incarnation (E. Walsh et al., 2015). Ainsi, que cela concerne l'étude de l'incarnation ou de la kinesthésie, il est, de mon avis, difficile de se passer entièrement de mesures subjectives afin de s'assurer que le phénomène que l'on cherche à étudier est bien vécu par le sujet. Seul le participant lui-même peut nous faire part de ce qu'il a *ressenti*, malgré tous les biais que de tels reports peuvent impliquer. Il paraît néanmoins judicieux, si cela est possible, d'utiliser, en plus des mesures subjectives, des mesures objectives. Tout d'abord car cela permettrait de mieux comprendre le phénomène en question. Ensuite, parce que ces mesures, moins sensibles aux biais décrits plus tôt, permettraient, en association avec les reports subjectifs, d'apporter une plus grande crédibilité aux résultats observés.

iii. De possibles mesures objectives des illusions kinesthésiques

En ce qui concerne les illusions kinesthésiques, plusieurs pistes concernant de possibles mesures objectives semblent se dessiner. En effet, que ce soit par l'utilisation d'enregistrements cérébraux (électroencéphalogramme : EEG, magnétoencéphalogramme : MEG, tomographie par émission de positons : TEP), de la stimulation cérébrale transcrânienne (TMS) ou par enregistrement direct de l'activité musculaire (électromyogramme : EMG), certains marqueurs semblent être associés aux illusions de mouvements. Par exemple, en EEG, une synchronisation post-mouvement des rythmes beta au niveau des aires motrices est observée après la réalisation de mouvements actifs, passifs et également de mouvements illusoires induits par vibration. Cet effet, de courte durée, est donc présent dès lors qu'il y a perception de mouvement, que celui-ci ait réellement eu lieu ou non (Keinrath et al., 2006). Une étude utilisant la TEP a également observé des activités du cortex primaire sensorimoteur controlatéral ainsi que de l'aire motrice supplémentaire et de l'aire motrice cingulaire lors de mouvements illusoires du poignet, induits par vibrations, comme observées lors de la réalisation réelle du même mouvement (Naito & Ehrsson, 2001). Casini et collaborateurs (2006) ont également observé, en MEG, des activations du cortex moteur primaire lors d'illusions de mouvements du poignet induites par vibrations. Ces activations n'avaient pas lieu lorsque les vibrations utilisées ne génèrent pas d'illusions de mouvement (i.e., vibration simultanée des muscles antagonistes à la même fréquence), (Casini et al., 2006). Ainsi, certaines activations

cérébrales semblent être associées aux illusions de mouvement et pourraient peut-être servir de mesures objectives indirectes de ces dernières.

La TMS nous apporte également d'autres pistes. En effet, l'induction de potentiels évoqués moteurs (MEP) par TMS a montré que la génération d'illusions kinesthésiques (mesurées par échelle visuelle analogue) via la vision d'une vidéo, à la première personne, d'un doigt déplacé, entraînait une facilitation des MEP. Cela signifie que l'induction d'illusions kinesthésiques augmente l'excitabilité corticomotrice (Kaneko et al., 2007). De plus, Zschorlich et collaborateurs (2021) ont répliqué cette observation en utilisant la vidéo d'une main en mouvement, également vue à la première personne. Plus encore, ils ont montré que cette augmentation de l'excitabilité corticomotrice était encore plus prononcée lorsque la vision de la vidéo était associée à un mouvement passif de la main du participant (Zschorlich et al., 2021). Ainsi, ces changements d'excitabilité corticale, mesurés via les MEP, pourraient être des marqueurs de l'illusion kinesthésique et pourraient avoir une sensibilité suffisante pour détecter l'impact de stimulations bimodales (visuo-proprioceptives) par rapport à des stimulations unimodales (visuelles, proprioceptives). De cette façon, la TMS pourrait être utilisée comme mesure objective des illusions kinesthésiques.

Les illusions kinesthésiques sont également associées à des contractions musculaires. En effet, l'illusion d'extension du poignet induite par vibration des fléchisseurs de ce dernier entraîne une contraction des extenseurs comme mesuré par EMG. En outre, plus l'illusion est rapide et plus le signal EMG est important (Calvin-Figuère et al., 1999) et le pattern d'activation du muscle suit les caractéristiques du mouvement illusoire (Calvin-Figuère et al., 2000). Plus intéressant encore, ces activations ne proviendraient pas d'un réflexe de bas niveau. En effet, non seulement ces activations musculaires n'ont lieu que lorsque les vibrations utilisées permettent l'induction d'une illusion de mouvement et se présentent sous la forme d'un pattern similaire à celui observé lors des mouvements volontaires mais elles sont également affectées par l'application de stimulations magnétiques transcrâniennes au niveau du cortex somatosensoriel. En effet, de telles stimulations permettent de moduler (accélération ou décélération) les illusions de mouvement induites par vibrations et il en va de même pour les contractions musculaires associées. De cette façon, il semblerait que ces réponses motrices aient bel et bien une étape corticale et donc ne serait pas un simple réflexe spinal (Romaiguère et al., 2005). De plus, ces réponses motrices sont également observées pour des illusions de

rotation du poignet induites par la vision ou le toucher, pas uniquement lorsqu'elles sont induites par la proprioception (vibrations). Quelle que soit la modalité utilisée, les réponses motrices étaient modulées par l'intensité de la stimulation de la même façon que la vitesse du mouvement perçue. Plus l'intensité de la stimulation était importante, plus la vitesse perçue était élevée et plus l'effet moteur était important (Blanchard et al., 2013). Ces réponses motrices semblent donc reliées à la sensation de mouvement plus qu'à une stimulation sensorielle particulière. De plus, elles semblent sensibles aux variations des paramètres de l'illusion (e.g., vitesse) et pourraient ainsi s'avérer particulièrement pertinentes pour étudier la kinesthésie et les illusions kinesthésiques.

De cette façon, il semblerait que plusieurs marqueurs puissent être utilisés pour fournir des mesures plus objectives des illusions kinesthésiques. En association avec les mesures subjectives, elles permettraient de limiter les biais associés à ces dernières. Cependant, il est intéressant de noter que toutes les études précédemment citées s'intéressaient à des illusions de mouvement du doigt ou de la main et non pas à des illusions de mouvement du bras comme c'est le cas dans nos études. Avant de pouvoir utiliser l'un de ces marqueurs pour étudier les illusions kinesthésiques, il serait nécessaire de vérifier si ce qui s'applique au poignet peut également s'appliquer à d'autres parties du corps. Il serait donc particulièrement intéressant que d'autres études se penchent sur ce point, ce qui permettrait par la suite une évaluation plus fiable de la kinesthésie.

VII- Ouverture vers des applications cliniques

Ce travail de thèse, bien que n'ayant pas d'ambition clinique à proprement parler, pourrait apporter des pistes intéressantes pour des recherches plus appliquées. En effet, dans ce travail nous avons adapté le paradigme miroir en réalité virtuelle, avec succès, auprès d'une population saine. Or, ce paradigme est la base de la thérapie miroir utilisée auprès de personnes amputées ou ayant eu un accident vasculaire cérébral. Dans la thérapie miroir le patient est installé avec un bras de chaque côté d'un miroir placé dans le plan sagittal. Le reflet du membre sain se superpose alors au membre amputé ou paralysé et lorsque des mouvements sont réalisés activement ou passivement avec le membre sain, l'illusion que les deux membres sont en train de réaliser un mouvement symétrique apparaît. Cette thérapie miroir, aussi appelée feedback visuel miroir (*mirror visual feedback*), permet chez certains

patients d'atténuer les douleurs fantômes (i.e., douleurs ressenties dans le membre amputé) (Chan et al., 2007; Darnall, 2009; Ramachandran & Altschuler, 2009) et d'améliorer les fonctions motrices notamment en cas d'hémiplégie (Sütbeyaz et al., 2007; Thieme et al., 2018; Yavuzer et al., 2008). Cette thérapie, facile d'utilisation et peu coûteuse, est donc largement utilisée par les professionnels (Deconinck et al., 2015). Néanmoins, outre le fait que ses mécanismes d'action ne sont pas encore clairement identifiés, la thérapie miroir se heurte à certaines difficultés. En effet, elle ne permet d'entraîner que des mouvements symétriques, qui sont peu naturels lorsqu'il s'agit des membres inférieurs et nécessite par définition la présence d'un membre sain. En effet, cette thérapie ne peut pas être utilisée auprès de patients présentant une amputation ou une paralysie bilatérale. De plus, lorsqu'il est question de patients amputés, la vision du reflet de leur membre sain prenant la place de leur membre manquant peut être particulièrement éprouvante étant donné qu'ils n'ont pas toujours fait le deuil de ce dernier (Chan et al., 2007; Cole et al., 2009; Rothgangel et al., 2011). En effet, une étude de Casale et collaborateurs (2009) a observé qu'un grand nombre de patients (29/33) rapportaient la présence de sensations désagréables (irritation, vertiges, confusion) et un nombre non négligeable d'entre eux (4/33) allaient jusqu'à interrompre la thérapie (Casale et al., 2009). En outre, le membre fantôme ressenti ne ressemble pas, en général, à un membre normal et donc le reflet du membre controlatéral ne correspond pas à celui-ci (Desmond et al., 2006; Wright, 1997, 2010). C'est ainsi que l'utilisation de la réalité virtuelle peut être pertinente. En effet, dans les cas où la vision du membre « ressuscité » est trop douloureuse émotionnellement, l'utilisation de la réalité virtuelle et d'avatars moins réalistes ou ressemblants plus au membre fantôme qu'au membre amputé, permettrait peut-être une meilleure acceptation de la thérapie. C'est notamment ce que suggère une étude de cas dans laquelle une patiente a trouvé la thérapie miroir moins difficile émotionnellement en réalité virtuelle qu'avec la boîte miroir traditionnelle (Cole et al., 2009). De plus, ces thérapies miroir virtuelles semblent être au moins aussi efficaces que la thérapie miroir (Ambron et al., 2018; Brunner et al., 2014; Perry et al., 2018). Ces thérapies pourraient également bénéficier à des patients avec des amputations ou des paralysies bilatérales. La réalité virtuelle permet en effet une grande flexibilité concernant le retour visuel que ce soit en termes de représentation de l'avatar, de ses mouvements ou de sa localisation et permet donc de surmonter les limites de l'utilisation d'un miroir. Ce travail de thèse apporte quelques pistes concernant l'utilisation de

thérapies miroirs virtuelles. En effet, nous avons vu qu'il était possible d'induire des illusions de mouvements même lorsque les bras de l'avatar n'étaient représentés que par trois points (Giroux et al., 2019, Chapitre 1). Il est donc tout à fait possible d'utiliser des représentations très peu réalistes sans empêcher l'émergence de l'illusion. Cela semble suggérer que l'utilisation d'avatars non réalistes pourrait être possible tout en conservant un effet thérapeutique. Il serait alors intéressant de mener des études auprès de patients afin de voir si ce que nous avons observé chez le sujet sain est également valable dans le cadre des pathologies d'intérêt, si la thérapie conserve un effet thérapeutique suffisant et si les effets adverses sont réduits. En outre, les résultats de nos études indiquent l'importance de l'intégration multisensorielle dans l'émergence et l'intensité de l'illusion kinesthésique, la vision ou la proprioception seule entraînant des illusions beaucoup moins fréquentes et intenses. Il semble donc particulièrement important de combiner les informations visuelles et proprioceptives pour obtenir des effets plus intéressants même si la réalité virtuelle nous permet aujourd'hui de présenter un avatar en mouvement en l'absence d'un quelconque mouvement réel. De futures études pourraient également ajouter d'autres retours sensoriels comme les retours tactiles (ou auditifs) pour investiguer le bénéfice de la multimodalité et viser à augmenter l'efficacité des thérapies en augmentant le nombre de retours sensoriels différents.

Conclusion

Dans ce travail de thèse nous avons étudié les limites de l'intégration de signaux artificiels indiquant un mouvement du corps, avec des signaux naturels proprioceptifs pour la perception de ses propres mouvements, la kinesthésie. Les signaux artificiels utilisés étaient visuels (Chapitre 1, 2 et 3) ou auditifs (Chapitre 4) et ils pouvaient présenter différents degrés d'incongruence sémantique ou spatiale.

Les résultats obtenus suggèrent que les signaux artificiels visuels de mouvement, provenant d'un avatar en réalité virtuelle, contribuent à la kinesthésie en étant intégrés avec les signaux proprioceptifs controlatéraux. L'incongruence sémantique résultant d'une dissimilarité morphologique entre l'avatar et le corps réel ne semble pas abolir cette contribution, même lorsque les bras de l'avatar sont uniquement représentés par trois points. Il semblerait toutefois que la contribution des informations visuelles de mouvement provenant de l'avatar soit moins importante lorsque l'incongruence sémantique (i.e., la dissimilarité morphologique dans ce cas) est particulièrement prononcée (e.g., trois points remplaçant un avant-bras). Il en est de même pour l'incongruence spatiale. En effet, l'incongruence spatiale résultant d'un changement de perspective dans laquelle l'avatar est vu n'empêchait pas forcément la contribution des informations visuelles au percept de mouvement. Néanmoins, il apparaît que cette contribution diminue au fur et à mesure que l'incongruence spatiale augmente, allant d'une perspective à la première personne à une perspective à la troisième personne avec une vue de profil. Ainsi, qu'il s'agisse du réalisme de l'avatar (congruence sémantique morphologique) ou de la perspective dans laquelle il est vu (congruence spatiale), il semblerait qu'un certain degré d'incongruence n'empêche pas l'intégration multisensorielle à des fins kinesthésiques. Néanmoins, plus on s'éloigne d'une représentation visuelle réaliste, à la première personne, moins la contribution de ces informations visuelles à la kinesthésie est importante. En outre, bien que *l'Etude Incarnation* (Chapitre 3) ne nous permette pas de définitivement conclure sur le lien entre sensation d'incarnation de l'avatar et contribution des informations visuelles au percept de mouvement, des corrélations, certes faibles mais significatives, entre scores d'incarnation et paramètres de l'illusions kinesthésiques (vitesse et durée) sont retrouvées lorsque toutes nos études sont considérées conjointement. Enfin, nous avons étudié la contribution à la kinesthésie d'un signal auditif artificiel, généré par sonification des

mouvements. Nos mouvements ne sont pas systématiquement associés à des sons et lorsqu'ils le sont, il s'agit généralement de la conséquence du mouvement et non pas d'un son représentant le mouvement lui-même. A ce titre, la sonification des mouvements reste un signal entièrement artificiel, transmettant des informations sur le mouvement qui ne sont habituellement pas véhiculées par le son (e.g., vitesse, angles). L'étude réalisée semble indiquer que ces stimuli auditifs ne contribuaient pas au percept kinesthésique, tout du moins dans les conditions dans lesquelles nous avons mené cette étude.

Dans l'ensemble, les différentes études réalisées dans cette thèse ont montré l'importante tolérance des processus d'intégration multisensorielle dans la kinesthésie, principalement en ce qui concerne la nature des stimuli visuels et leur incongruence vis-à-vis du corps biologique. Ces travaux attestent donc de la capacité du système perceptif dédié à la kinesthésie à optimiser le percept en intégrant des signaux visuels situés bien au-delà des limites morphologiques et spatiales du corps physique.

Références

- Abadi, R. V., Whittle, J. P., & Worfolk, R. (1999). Oscillopsia and tolerance to retinal image movement in congenital nystagmus. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, *40*(2), 339–345.
- Abdulkarim, Z., & Ehrsson, H. H. (2016). No causal link between changes in hand position sense and feeling of limb ownership in the rubber hand illusion. *Attention, Perception, & Psychophysics*, *78*(2), 707–720. <https://doi.org/10.3758/s13414-015-1016-0>
- Adamo, D. E., Martin, B. J., & Brown, S. H. (2007). Age-Related Differences in Upper Limb Proprioceptive Acuity. *Perceptual and Motor Skills*, *104*(3_suppl), 1297–1309. <https://doi.org/10.2466/pms.104.4.1297-1309>
- Agostini, T., Righi, G., Galmonte, A., & Bruno, P. (2004). The Relevance of Auditory Information in Optimizing Hammer Throwers Performance. In P. B. Pascolo (Ed.), *Biomechanics and Sports* (pp. 67–74). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-2760-5_9
- Akiduki, H., Nishiike, S., Watanabe, H., Matsuoka, K., Kubo, T., & Takeda, N. (2003). Visual-vestibular conflict induced by virtual reality in humans. *Neuroscience Letters*, *340*(3), 197–200. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(03\)00098-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(03)00098-3)
- Aladrén, A., López-Nicolás, G., Puig, L., & Guerrero, J. J. (2016). Navigation Assistance for the Visually Impaired Using RGB-D Sensor With Range Expansion. *IEEE Systems Journal*, *10*(3), 922–932. <https://doi.org/10.1109/JSYST.2014.2320639>
- Allen, T. J., & Proske, U. (2006). Effect of muscle fatigue on the sense of limb position and movement. *Experimental Brain Research*, *170*(1), 30–38. <https://doi.org/10.1007/s00221-005-0174-z>
- Alsmith, A. J. T., & de Vignemont, F. (2012). Embodying the Mind and Representing the Body. *Review of Philosophy and Psychology*, *3*(1), 1–13. <https://doi.org/10.1007/s13164-012-0085-4>
- Ambron, E., Miller, A., Kuchenbecker, K. J., Buxbaum, L. J., & Coslett, H. B. (2018). Immersive Low-Cost Virtual Reality Treatment for Phantom Limb Pain: Evidence from Two Cases. *Frontiers in Neurology*, *9*. <https://doi.org/10.3389/fneur.2018.00067>
- Andéol, G., Macpherson, E. A., & Sabin, A. T. (2013). Sound localization in noise and sensitivity to spectral shape. *Hearing Research*, *304*, 20–27. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2013.06.001>
- Andeol, G., & Guillaume, A. (2010). Le son 3D en aéronautique : Applications et contraintes. *Médecine aéronautique et spatiale*, *51*(189), 5–12.
- Angel, R. W. (1976). *Angel, R. W. (1976). Efference copy in the control of movement. Neurology*, *26*(12), 1164–1164.

- Angelaki, D. E., & Cullen, K. E. (2008). Vestibular System: The Many Facets of a Multimodal Sense. *Annual Review of Neuroscience*, *31*(1), 125–150.
<https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.31.060407.125555>
- Armel, K. C., & Ramachandran, V. S. (2003). Projecting sensations to external objects: Evidence from skin conductance response. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *270*(1523), 1499–1506. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2364>
- Arno, P., Capelle, C., Wanet-Defalque, M.-C., Catalan-Ahumada, M., & Veraart, C. (1999). Auditory Coding of Visual Patterns for the Blind. *Perception*, *28*(8), 1013–1029.
<https://doi.org/10.1068/p281013>
- Arzy, S., Overney, L. S., Landis, T., & Blanke, O. (2006). Neural Mechanisms of Embodiment: Asomatognosia Due to Premotor Cortex Damage. *Archives of Neurology*, *63*(7), 1022–1025.
<https://doi.org/10.1001/archneur.63.7.1022>
- Arzy, S., Thut, G., Mohr, C., Michel, C. M., & Blanke, O. (2006). Neural Basis of Embodiment: Distinct Contributions of Temporoparietal Junction and Extrastriate Body Area. *Journal of Neuroscience*, *26*(31), 8074–8081. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0745-06.2006>
- Asch, S. E. (1956). Studies of independence and conformity: I. A minority of one against a unanimous majority. *Psychological Monographs: General and Applied*, *70*(9), 1–70.
<https://doi.org/10.1037/h0093718>
- Astafiev, S. V., Stanley, C. M., Shulman, G. L., & Corbetta, M. (2004). Extrastriate body area in human occipital cortex responds to the performance of motor actions. *Nature Neuroscience*, *7*(5), 542. <https://doi.org/10.1038/nn1241>
- Avillac, M., Denève, S., Olivier, E., Pouget, A., & Duhamel, J.-R. (2005). Reference frames for representing visual and tactile locations in parietal cortex. *Nature Neuroscience*, *8*(7), 941–949. <https://doi.org/10.1038/nn1480>
- Banakou, D., Groten, R., & Slater, M. (2013). Illusory ownership of a virtual child body causes overestimation of object sizes and implicit attitude changes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(31), 12846–12851. <https://doi.org/10.1073/pnas.1306779110>
- Barra, J., Giroux, M., & Guerraz, M. (2019). Plasticité de la représentation corporelle, incorporation d'objets et sens du mouvement. *La Lettre Des Neurosciences*, *57*, 20–22.
- Barra, J., Giroux, M., Metral, M., Cian, C., Luyat, M., Kavounoudias, A., & Guerraz, M. (2020). Functional properties of extended body representations in the context of kinesthesia. *Neurophysiologie Clinique*, *50*(6), 455–465. <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2020.10.011>

- Barrett, L. (2017). The theory of constructed emotion: An active inference account of interoception and categorization. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*.
<https://doi.org/10.1093/scan/nsw154>
- Bastian, H. C. (1887). THE “MUSCULAR SENSE”; ITS NATURE AND CORTICAL LOCALISATION. *Brain*, *10*(1), 1–89. <https://doi.org/10.1093/brain/10.1.1>
- Beauchamp, M. S., Lee, K. E., Haxby, J. V., & Martin, A. (2002). Parallel Visual Motion Processing Streams for Manipulable Objects and Human Movements. *Neuron*, *34*(1), 149–159.
[https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(02\)00642-6](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(02)00642-6)
- Beaudoin, M., Barra, J., Dupraz, L., Mollier-Sabet, P., & Guerraz, M. (2020). The impact of embodying an “elderly” body avatar on motor imagery. *Experimental Brain Research*, *238*(6), 1467–1478.
<https://doi.org/10.1007/s00221-020-05828-5>
- Beaudoin, R., & Michael, G. A. (2014). Gating of spontaneous somatic sensations by movement. *Somatosensory & Motor Research*, *31*(3), 111–121.
<https://doi.org/10.3109/08990220.2014.888992>
- Berard, J., Fung, J., & Lamontagne, A. (2012). Impact of aging on visual reweighting during locomotion. *Clinical Neurophysiology*, *123*(7), 1422–1428. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2011.11.081>
- Berberovic, N., Pisella, L., Morris, A. P., & Mattingley, J. B. (2004). Prismatic adaptation reduces biased temporal order judgements in spatial neglect. *NeuroReport*, *15*(7), 1199.
- Berger, B. D., Lehrmann, J. A., Larson, G., Alverno, L., & Tsao, C. I. (2005). Nonpsychotic, nonparaphilic self-amputation and the internet. *Comprehensive Psychiatry*, *46*(5), 380–383.
<https://doi.org/10.1016/j.comppsy.2004.12.003>
- Bertamini, M., Berselli, N., Bode, C., Lawson, R., & Wong, L. T. (2011). The rubber hand illusion in a mirror. *Consciousness and Cognition*, *20*(4), 1108–1119.
<https://doi.org/10.1016/j.concog.2011.04.006>
- Bevilacqua, F., Segalen, M., Marchand-Pauvert, V., Peyre, I., Pradat-Diehl, P., & Roby-Brami, A. (2018). Exploring Different Movement Sonification Strategies for Rehabilitation in Clinical Settings. *Proceedings of the 5th International Conference on Movement and Computing*, *42*:1-42:6.
<https://doi.org/10.1145/3212721.3212881>
- Biocca, F., Kim, J., & Choi, Y. (2001). Visual Touch in Virtual Environments: An Exploratory Study of Presence, Multimodal Interfaces, and Cross-Modal Sensory Illusions. *Presence: Teleoperators and Virtual Environments*, *10*(3), 247–265. <https://doi.org/10.1162/105474601300343595>
- Biran, I., Giovannetti, T., Buxbaum, L., & Chatterjee, A. (2006). The alien hand syndrome: What makes the alien hand alien? *Cognitive Neuropsychology*, *23*(4), 563–582.
<https://doi.org/10.1080/02643290500180282>

- Blakemore, S.-J., Wolpert, D., & Frith, C. (2000). Why can't you tickle yourself? *NeuroReport*, *11*(11), R11.
- Blanchard, C., Roll, R., Roll, J.-P., & Kavounoudias, A. (2011). Combined contribution of tactile and proprioceptive feedback to hand movement perception. *Brain Research*, *1382*, 219–229. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2011.01.066>
- Blanchard, C., Roll, R., Roll, J.-P., & Kavounoudias, A. (2013). Differential Contributions of Vision, Touch and Muscle Proprioception to the Coding of Hand Movements. *PLOS ONE*, *8*(4), e62475. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062475>
- Blanke, O. (2012). Multisensory brain mechanisms of bodily self-consciousness. *Nature Reviews Neuroscience*, *13*(8), 556–571. <https://doi.org/10.1038/nrn3292>
- Blanke, O., & Arzy, S. (2005). The Out-of-Body Experience: Disturbed Self-Processing at the Temporo-Parietal Junction. *The Neuroscientist*, *11*(1), 16–24. <https://doi.org/10.1177/1073858404270885>
- Blanke, O., Landis, T., Spinelli, L., & Seeck, M. (2004). Out-of-body experience and autoscapy of neurological origin. *Brain*, *127*(2), 243–258. <https://doi.org/10.1093/brain/awh040>
- Blanke, O., Ortigue, S., Landis, T., & Seeck, M. (2002). Neuropsychology: Stimulating illusory own-body perceptions. *Nature*, *419*(6904), 269–270. <https://doi.org/10.1038/419269a>
- Blanke, O., Slater, M., & Serino, A. (2015). Behavioral, Neural, and Computational Principles of Bodily Self-Consciousness. *Neuron*, *88*(1), 145–166. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.09.029>
- Bock, O., Pipereit, K., & Mierau, A. (2007). A method to reversibly degrade proprioceptive feedback in research on human motor control. *Journal of Neuroscience Methods*, *160*(2), 246–250. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2006.09.010>
- Borel, L., & Alescio-Lautier, B. (2014). Posture and cognition in the elderly: Interaction and contribution to the rehabilitation strategies. *Neurophysiologie Clinique/Clinical Neurophysiology*, *44*(1), 95–107. <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2013.10.129>
- Botvinick, M., & Cohen, J. (1998). Rubber hands 'feel' touch that eyes see. *Nature*, *391*(6669), 756. <https://doi.org/10.1038/35784>
- Brandt, T., Dichgans, J., & Koenig, E. (1972). Perception of self-rotation (circular vection) induced by optokinetic stimuli. *Pflugers Archiv : European Journal of Physiology*, *332*, Suppl 332:R98-Suppl 332:R98.
- Braun, N., Thorne, J. D., Hildebrandt, H., & Debener, S. (2014). Interplay of Agency and Ownership: The Intentional Binding and Rubber Hand Illusion Paradigm Combined. *PLOS ONE*, *9*(11), e111967. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111967>

- Bridgeman, B. (2007). Efference copy and its limitations. *Computers in Biology and Medicine*, 37(7), 924–929. <https://doi.org/10.1016/j.combiomed.2006.07.001>
- Brock, H., Schmitz, G., Baumann, J., & Effenberg, A. O. (2012). If motion sounds: Movement sonification based on inertial sensor data. *Procedia Engineering*, 34, 556–561. <https://doi.org/10.1016/j.proeng.2012.04.095>
- Brun, C., & Guerraz, M. (2015). Anchoring the “floating arm”: Use of proprioceptive and mirror visual feedback from one arm to control involuntary displacement of the other arm. *Neuroscience*, 310, 268–278. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2015.09.052>
- Brun, C., Metral, M., Chancel, M., Kavounoudias, A., Luyat, M., & Guerraz, M. (2015). Passive or simulated displacement of one arm (but not its mirror reflection) modulates the involuntary motor behavior of the other arm. *Neuroscience*, 285, 343–355. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2014.11.036>
- Brunner, I., Skouen, J. S., Hofstad, H., Strand, L. I., Becker, F., Sanders, A.-M., Pallesen, H., Kristensen, T., Michielsen, M., & Verheyden, G. (2014). Virtual reality training for upper extremity in subacute stroke (VIRTUES): Study protocol for a randomized controlled multicenter trial. *BMC Neurology*, 14(1), 186. <https://doi.org/10.1186/s12883-014-0186-z>
- Bugnariu, N., & Fung, J. (2007). Aging and selective sensorimotor strategies in the regulation of upright balance. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*, 4(1), 19. <https://doi.org/10.1186/1743-0003-4-19>
- Calvin-Figuère, S., Romaguère, P., Gilhodes, J.-C., & Roll, J.-P. (1999). Antagonist motor responses correlate with kinesthetic illusions induced by tendon vibration. *Experimental Brain Research*, 124(3), 342–350. <https://doi.org/10.1007/s002210050631>
- Calvin-Figuère, S., Romaguère, P., & Roll, J.-P. (2000). Relations between the directions of vibration-induced kinesthetic illusions and the pattern of activation of antagonist muscles. *Brain Research*, 881(2), 128–138. [https://doi.org/10.1016/S0006-8993\(00\)02604-4](https://doi.org/10.1016/S0006-8993(00)02604-4)
- Candidi, M., Aglioti, S. M., & Haggard, P. (2012). Embodying Bodies and Worlds. *Review of Philosophy and Psychology*, 3(1), 109–123. <https://doi.org/10.1007/s13164-012-0091-6>
- Cardinali, L., Brozzoli, C., Urquizar, C., Salemme, R., Roy, A. C., & Farnè, A. (2011). When action is not enough: Tool-use reveals tactile-dependent access to Body Schema. *Neuropsychologia*, 49(13), 3750–3757. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.09.033>
- Carruthers, G. (2009). Is the body schema sufficient for the sense of embodiment? An alternative to de Vignemont’s model. *Philosophical Psychology*, 22(2), 123–142. <https://doi.org/10.1080/09515080902802785>

- Casale, R., Damiani, C., & Rosati, V. (2009). Mirror Therapy in the Rehabilitation of Lower-Limb Amputation: Are There Any Contraindications? *American Journal of Physical Medicine & Rehabilitation*, 88(10), 837. <https://doi.org/10.1097/PHM.0b013e3181b74698>
- Casini, L., Romaiguère, P., Ducorps, A., Schwartz, D., Anton, J.-L., & Roll, J.-P. (2006). Cortical correlates of illusory hand movement perception in humans: A MEG study. *Brain Research*, 1121(1), 200–206. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2006.08.124>
- Chaminade, T., & Decety, J. (2002). Leader or follower? Involvement of the inferior parietal lobule in agency. *NeuroReport*, 13(15), 1975.
- Chan, B. L., Witt, R., Charrow, A. P., Magee, A., Howard, R., Pasquina, P. F., Heilman, K. M., & Tsao, J. W. (2007). Mirror therapy for phantom limb pain. *The New England Journal of Medicine*, 357(21), 2206–2207. <https://doi.org/10.1056/NEJMc071927>
- Chancel, M. (2016). *Étude des règles de l'intégration multisensorielle en kinesthésie et de leur évolution liée à l'âge: Approches psychophysiques & modélisation bayésienne* [Phdthesis, Université Grenoble Alpes]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01693284/document>
- Chancel, M., Blanchard, C., Guerraz, M., Montagnini, A., & Kavounoudias, A. (2016). Optimal visuotactile integration for velocity discrimination of self-hand movements. *Journal of Neurophysiology*, 116(3), 1522–1535. <https://doi.org/10.1152/jn.00883.2015>
- Chancel, M., Brun, C., Kavounoudias, A., & Guerraz, M. (2016). The kinaesthetic mirror illusion: How much does the mirror matter? *Experimental Brain Research*, 234(6), 1459–1468. <https://doi.org/10.1007/s00221-015-4549-5>
- Chancel, M., Kavounoudias, A., & Guerraz, M. (2017). What's left of the mirror illusion when the mirror can no longer be seen? Bilateral integration of proprioceptive afferents! *Neuroscience*, 362, 118–126. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2017.08.036>
- Chancel, M., Landelle, C., Blanchard, C., Felician, O., Guerraz, M., & Kavounoudias, A. (2018). Hand movement illusions show changes in sensory reliance and preservation of multisensory integration with age for kinaesthesia. *Neuropsychologia*, 119, 45–58. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2018.07.027>
- Chollet, D., Madani, M., & Micallef, J. P. (1992). Effects of two types of biomechanical bio-feedback on crawl performance. In *Biomechanics and Medicine in Swimming* (D. MacLaren, T. Reilly, and A. Lees, pp. 57–62). E & FN Spon Press.
- Chollet, D., Micallef, J. P., & Rabischong, P. (1988). Biomechanical signals for external biofeedback to improve swimming techniques. In *Swimming Science V. International Series of Sport Sciences* (B. Ungerechts, K. Wilke, and K. Reischle, Vol. 18, pp. 389–396). IL: Human Kinetics Books.
- Cole, J. (2016). *Losing Touch: A man without his body*. Oxford University Press.

- Cole, J., Crowle, S., Austwick, G., & Slater, D. H. (2009). Exploratory findings with virtual reality for phantom limb pain; from stump motion to agency and analgesia. *Disability and Rehabilitation*, *31*(10), 846–854. <https://doi.org/10.1080/09638280802355197>
- Collins, D. F., & Prochazka, A. (1996). Movement illusions evoked by ensemble cutaneous input from the dorsum of the human hand. *The Journal of Physiology*, *496*(3), 857–871. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1996.sp021733>
- Collins, D. F., Refshauge, K. M., Todd, G., & Gandevia, S. C. (2005). Cutaneous Receptors Contribute to Kinesthesia at the Index Finger, Elbow, and Knee. *Journal of Neurophysiology*, *94*(3), 1699–1706. <https://doi.org/10.1152/jn.00191.2005>
- Costantini, M., & Haggard, P. (2007). The rubber hand illusion: Sensitivity and reference frame for body ownership. *Consciousness and Cognition*, *16*(2), 229–240. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2007.01.001>
- Crabbé, F. (1963). La Presbyacousie. *Acta Oto-Laryngologica*, *56*(sup183), 24–26. <https://doi.org/10.3109/00016486309138740>
- Craig, A. D. (2002). How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Nature Reviews Neuroscience*, *3*(8), 655–666. <https://doi.org/10.1038/nrn894>
- Critchley, H. D., Wiens, S., Rotshtein, P., Öhman, A., & Dolan, R. J. (2004). Neural systems supporting interoceptive awareness. *Nature Neuroscience*, *7*(2), 189–195. <https://doi.org/10.1038/nn1176>
- Danckert, J., & Ferber, S. (2006). Revisiting unilateral neglect. *Neuropsychologia*, *44*(6), 987–1006. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2005.09.004>
- Danna, J., Velay, J.-L., Paz-Villagrán, V., Vietminh, P.-Amu, F., Capel, A., Petroz, C., Gondre, C., Thoret, E., Aramaki, M., Ystad, S., & Kronland-Martinet, R. (2013). Handwriting Movement Sonification for the Rehabilitation of Dysgraphia. *10th International Symposium on Computer Music Multidisciplinary Research (CMMR) - Sound, Music & Motion - 15 - 18 Oct. 2013 - Marseille, France*, 200–208. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00874974>
- Darnall, B. D. (2009). Self-Delivered Home-Based Mirror Therapy for Lower Limb Phantom Pain. *American Journal of Physical Medicine & Rehabilitation / Association of Academic Physiatrists*, *88*(1), 78–81. <https://doi.org/10.1097/PHM.0b013e318191105b>
- David, N., Newen, A., & Vogeley, K. (2008). The “sense of agency” and its underlying cognitive and neural mechanisms. *Consciousness and Cognition*, *17*(2), 523–534. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2008.03.004>

- De Havas, J., Gomi, H., & Haggard, P. (2017). Experimental investigations of control principles of involuntary movement: A comprehensive review of the Kohnstamm phenomenon. *Experimental Brain Research*, 235(7), 1953–1997. <https://doi.org/10.1007/s00221-017-4950-3>
- De Preester, H., & Tsakiris, M. (2009). Body-extension versus body-incorporation: Is there a need for a body-model? *Phenomenology and the Cognitive Sciences*, 8(3), 307–319. <https://doi.org/10.1007/s11097-009-9121-y>
- de Vignemont, F. de, & Farne, A. (2010). Widening the body to rubber hands and tools: What's the difference? *Revue de Neuropsychologie*, 2(3), 203–211. <https://doi.org/10.3917/rne.023.0203>
- de Vignemont, F. (2010). Body schema and body image—Pros and cons. *Neuropsychologia*, 48(3), 669–680. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2009.09.022>
- de Vignemont, F. (2011a). Embodiment, ownership and disownership. *Consciousness and Cognition*, 20(1), 82–93. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2010.09.004>
- de Vignemont, F. (2011b). Embodiment, ownership and disownership. *Consciousness and Cognition*, 20(1), 82–93. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2010.09.004>
- Debarba, H. G., Bovet, S., Salomon, R., Blanke, O., Herbelin, B., & Boulic, R. (2017). Characterizing first and third person viewpoints and their alternation for embodied interaction in virtual reality. *PLoS ONE*, 12(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190109>
- Debarba, H. G., Molla, E., Herbelin, B., & Boulic, R. (2015). Characterizing embodied interaction in First and Third Person Perspective viewpoints. *2015 IEEE Symposium on 3D User Interfaces (3DUI)*, 67–72. <https://doi.org/10.1109/3DUI.2015.7131728>
- Deconinck, F. J. A., Smorenburg, A. R. P., Benham, A., Ledebt, A., Feltham, M. G., & Savelsbergh, G. J. P. (2015). Reflections on Mirror Therapy: A Systematic Review of the Effect of Mirror Visual Feedback on the Brain. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, 29(4), 349–361. <https://doi.org/10.1177/1545968314546134>
- Deroualle, D. (2017). *Informations vestibulaires et prise de perspective: Approches comportementales, cliniques et électrophysiologiques* [These de doctorat, Aix-Marseille]. <https://www.theses.fr/2017AIXM0206>
- Desmond, D. M., O'Neill, K., De Paor, A., McDarby, G., & MacLachlan, M. (2006). Augmenting the Reality of Phantom Limbs: Three Case Studies Using an Augmented Mirror Box Procedure. *JPO: Journal of Prosthetics and Orthotics*, 18(3), 74–79.
- Dichgans, J., & Brandt, T. (1973). Optokinetic Motion Sickness And Pseudo-Coriolis Effects Induced By Moving Visual Stimuli. *Acta Oto-Laryngologica*, 76(1–6), 339–348. <https://doi.org/10.3109/00016487309121519>

- Diederich, A., Colonius, H., & Schomburg, A. (2008). Assessing age-related multisensory enhancement with the time-window-of-integration model. *Neuropsychologia*, *46*(10), 2556–2562. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.03.026>
- Dokka, K., Kenyon, R. V., Keshner, E. A., & Kording, K. P. (2010). Self versus Environment Motion in Postural Control. *PLoS Computational Biology*, *6*(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000680>
- Doucet, M.-E., Guillemot, J.-P., Lassonde, M., Gagné, J.-P., Leclerc, C., & Lepore, F. (2005). Blind subjects process auditory spectral cues more efficiently than sighted individuals. *Experimental Brain Research*, *160*(2), 194-202. <https://doi.org/10.1007/s00221-004-2000-4>
- Downing, P. E., Jiang, Y., Shuman, M., & Kanwisher, N. (2001). A Cortical Area Selective for Visual Processing of the Human Body. *Science*, *293*(5539), 2470–2473. <https://doi.org/10.1126/science.1063414>
- Dubus, G., & Bresin, R. (2013). A Systematic Review of Mapping Strategies for the Sonification of Physical Quantities. *PLOS ONE*, *8*(12), e82491. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082491>
- Duhamel, J.-R., Colby, C. L., & Goldberg, M. E. (1998). Ventral Intraparietal Area of the Macaque: Congruent Visual and Somatic Response Properties. *Journal of Neurophysiology*, *79*(1), 126–136. <https://doi.org/10.1152/jn.1998.79.1.126>
- Dummer, T., Picot-Annand, A., Neal, T., & Moore, C. (2009). Movement and the Rubber Hand Illusion. *Perception*, *38*(2), 271–280. <https://doi.org/10.1068/p5921>
- Dyer, J., Stapleton, P., & Rodger, M. (2017). Transposing musical skill: Sonification of movement as concurrent augmented feedback enhances learning in a bimanual task. *Psychological Research*, *81*(4), 850–862. <https://doi.org/10.1007/s00426-016-0775-0>
- Edin, B. B., & Johansson, N. (1995). Skin strain patterns provide kinaesthetic information to the human central nervous system. *The Journal of Physiology*, *487*(1), 243–251. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1995.sp020875>
- Effenberg, A. O. (2004). *Using Sonification to Enhance Perception and Reproduction Accuracy of Human Movement Patterns*. 5.
- Effenberg, A. O. (2005). Movement sonification: Effects on perception and action. *IEEE MultiMedia*, *12*(2), 53–59. <https://doi.org/10.1109/MMUL.2005.31>
- Effenberg, A. O., Fehse, U., Schmitz, G., Krueger, B., & Mechling, H. (2016). Movement Sonification: Effects on Motor Learning beyond Rhythmic Adjustments. *Frontiers in Neuroscience*, *10*. <https://doi.org/10.3389/fnins.2016.00219>
- Effenberg, A. O., Fehse, U., & Weber, A. (2011). Movement Sonification: Audiovisual benefits on motor learning. *BIO Web of Conferences*, *1*, 00022. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20110100022>

- Effenberg, A. O., Schmitz, G., Baumann, F., Rosenhahn, B., & Kroeger, D. (2015). SoundScript— Supporting the acquisition of character writing by multisensory integration. *Open Psychology Journal* 8 (2015), Nr. 1, 8(1), 230–237. <http://dx.doi.org/10.15488/817>
- Ehrsson, H. H. (2009). How Many Arms Make a Pair? Perceptual Illusion of Having an Additional Limb. *Perception*, 38(2), 310–312. <https://doi.org/10.1068/p6304>
- Ehrsson, H. H. (2020). Multisensory processes in body ownership. In *Multisensory Perception* (pp. 179–200). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-812492-5.00008-5>
- 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. *Journal of Neuroscience*, 25(45), 10564–10573. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0800-05.2005>
- Ehrsson, H. H., Rosén, B., Stocksélius, A., Ragnö, C., Köhler, P., & Lundborg, G. (2008). Upper limb amputees can be induced to experience a rubber hand as their own. *Brain*, 131(12), 3443–3452. <https://doi.org/10.1093/brain/awn297>
- 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. <https://doi.org/10.1126/science.1097011>
- Ehrsson, H. H., Wiech, K., Weiskopf, N., Dolan, R. J., & Passingham, R. E. (2007). Threatening a rubber hand that you feel is yours elicits a cortical anxiety response. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(23), 9828–9833. <https://doi.org/10.1073/pnas.0610011104>
- Ernst, M. O., & Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature*, 415, 429.
- Ernst, M. O., & Bühlhoff, H. H. (2004). Merging the senses into a robust percept. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(4), 162–169. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.02.002>
- Farrell, M. J., & Robertson, I. H. (2000). The automatic updating of egocentric spatial relationships and its impairment due to right posterior cortical lesions. *Neuropsychologia*, 38(5), 585–595. [https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(99\)00123-2](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(99)00123-2)
- Farrer, C., & Frith, C. D. (2002). Experiencing Oneself vs Another Person as Being the Cause of an Action: The Neural Correlates of the Experience of Agency. *NeuroImage*, 15(3), 596–603. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.1009>
- Feinberg, T. E., Venneri, A., Simone, A. M., Fan, Y., & Northoff, G. (2010). The neuroanatomy of asomatognosia and somatoparaphrenia. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 81(3), 276–281. <https://doi.org/10.1136/jnnp.2009.188946>

- First, M. B. (2005). Desire for amputation of a limb: Paraphilia, psychosis, or a new type of identity disorder. *Psychological Medicine*, *35*(6), 919–928.
<https://doi.org/10.1017/S0033291704003320>
- First, M. B., & Fisher, C. E. (2012). Body Integrity Identity Disorder: The Persistent Desire to Acquire a Physical Disability. *Psychopathology*, *45*(1), 3–14. <https://doi.org/10.1159/000330503>
- Fitzpatrick, R. C., Burke, D., & Gandevia, S. C. (1994). Task-dependent reflex responses and movement illusions evoked by galvanic vestibular stimulation in standing humans. *The Journal of Physiology*, *478*(2), 363–372. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1994.sp020257>
- Fitzpatrick, R. C., Marsden, J., Lord, S. R., & Day, B. L. (2002). Galvanic vestibular stimulation evokes sensations of body rotation. *NeuroReport*, *13*(18), 2379–2383.
- Fogassi, L., Gallese, V., Fadiga, L., Luppino, G., Matelli, M., & Rizzolatti, G. (1996). Coding of peripersonal space in inferior premotor cortex (area F4). *Journal of Neurophysiology*, *76*(1), 141–157. <https://doi.org/10.1152/jn.1996.76.1.141>
- François, C. (2020). *Intégration des interactions sensori-motrices et affectives dans le comportement d'achat* [Phdthesis, Université Grenoble Alpes [2020-....]]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-03167797>
- Fridén, C., Hirschberg, A. L., Saartok, T., & Renström, P. (2006). Knee joint kinaesthesia and neuromuscular coordination during three phases of the menstrual cycle in moderately active women. *Knee Surgery, Sports Traumatology, Arthroscopy*, *14*(4), 383–389.
<https://doi.org/10.1007/s00167-005-0663-4>
- Gallagher, M., Dowsett, R., & Ferrè, E. R. (2019). Vection in virtual reality modulates vestibular-evoked myogenic potentials. *European Journal of Neuroscience*, *50*(10), 3557–3565.
<https://doi.org/10.1111/ejn.14499>
- Gallagher, S. (2005). *How the Body Shapes the Mind*. Oxford University Press.
<https://doi.org/DOI:10.1093/0199271941.001.0001>
- Gallese, V., & Sinigaglia, C. (2010). The bodily self as power for action. *Neuropsychologia*, *48*(3), 746–755. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2009.09.038>
- Gandevia, S. C., Smith, J. L., Crawford, M., Proske, U., & Taylor, J. L. (2006). Motor commands contribute to human position sense. *The Journal of Physiology*, *571*(3), 703–710.
<https://doi.org/10.1113/jphysiol.2005.103093>
- Garau, M. (2003). The impact of avatar fidelity on social interaction in virtual environments. [Doctoral, UCL (University College London)]. In *Doctoral thesis, UCL (University College London)*.
<https://discovery.ucl.ac.uk/id/eprint/10103871/>

- Garbarini, F., Fossataro, C., Pia, L., & Berti, A. (2020). What pathological embodiment/disembodiment tell us about body representations. *Neuropsychologia*, *149*, 107666. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2020.107666>
- Gau, R., & Noppeney, U. (2016). How prior expectations shape multisensory perception. *NeuroImage*, *124*, 876–886. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.09.045>
- Ghez, C., Gordon, J., & Ghilardi, M. F. (1995). Impairments of reaching movements in patients without proprioception. II. Effects of visual information on accuracy. *Journal of Neurophysiology*, *73*(1), 361–372. <https://doi.org/10.1152/jn.1995.73.1.361>
- Giroux, M., Barra, J., Barraud, P.-A., Graff, C., & Guerraz, M. (2019). From Embodiment of a Point-Light Display in Virtual Reality to Perception of One's Own Movements. *Neuroscience*, *416*, 30–40. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2019.07.043>
- Giroux, M., Barra, J., Graff, C., & Guerraz, M. (2021). Multisensory integration of visual cues from first- to third-person perspective avatars in the perception of self-motion. *Attention, Perception, & Psychophysics*, *83*(6), 2634–2655. <https://doi.org/10.3758/s13414-021-02276-3>
- Giroux, M., Barra, J., Zrelli, I.-E., Barraud, P.-A., Cian, C., & Guerraz, M. (2018). The respective contributions of visual and proprioceptive afferents to the mirror illusion in virtual reality. *PLOS ONE*, *13*(8), e0203086. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203086>
- Giummarra, M. J., Bradshaw, J. L., Nicholls, M. E. R., Hilti, L. M., & Brugger, P. (2011). Body Integrity Identity Disorder: Deranged Body Processing, Right Fronto-Parietal Dysfunction, and Phenomenological Experience of Body Incongruity. *Neuropsychol Rev*, *14*.
- Giummarra, M. J., Gibson, S. J., Georgiou-Karistianis, N., & Bradshaw, J. L. (2008). Mechanisms underlying embodiment, disembodiment and loss of embodiment. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *32*(1), 143–160. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2007.07.001>
- Gonzalez-Franco, M., & Peck, T. C. (2018). Avatar Embodiment. Towards a Standardized Questionnaire. *Frontiers in Robotics and AI*, *5*. <https://doi.org/10.3389/frobt.2018.00074>
- Gorgas, A.-M., Schön, L., Dlapka, R., Doppler, J., Iber, M., Gradl, C., Kiselka, A., Siragy, T., & Horsak, B. (2017). Short-Term Effects of Real-Time Auditory Display (Sonification) on Gait Parameters in People with Parkinsons' Disease—A Pilot Study. In J. Ibáñez, J. González-Vargas, J. M. Azorín, M. Akay, & J. L. Pons (Eds.), *Converging Clinical and Engineering Research on Neurorehabilitation II* (pp. 855–859). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-46669-9_139
- Gorisse, G. (2019). *Impact du point de vue et de la fidélité des avatars sur les sentiments de présence et d'incarnation en environnement virtuel immersif*. [Phdthesis, Ecole nationale supérieure d'arts et métiers - ENSAM]. <https://pastel.archives-ouvertes.fr/tel-02145747>

- Gorisse, G., Christmann, O., Amato, E. A., & Richir, S. (2017). First- and Third-Person Perspectives in Immersive Virtual Environments: Presence and Performance Analysis of Embodied Users. *Frontiers in Robotics and AI*, 4. <https://doi.org/10.3389/frobt.2017.00033>
- Gough, H. G. (1952). On Making a Good Impression. *The Journal of Educational Research*, 46(1), 33–42. <https://doi.org/10.1080/00220671.1952.10881997>
- Graziano, M. S. A., & Gross, C. G. (1995). The representation of extrapersonal space: A possible role for bimodal, visual-tactile neurons. In *The cognitive neurosciences* (pp. 1021–1034). The MIT Press.
- Graziano, M. S. A., Hu, X. T., & Gross, C. G. (1997). Visuospatial Properties of Ventral Premotor Cortex. *Journal of Neurophysiology*, 77(5), 2268–2292. <https://doi.org/10.1152/jn.1997.77.5.2268>
- Grill, S. E., & Hallett, M. (1995). Velocity sensitivity of human muscle spindle afferents and slowly adapting type II cutaneous mechanoreceptors. *The Journal of Physiology*, 489(2), 593–602. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1995.sp021075>
- Grossman, E. D., & Blake, R. (2002). Brain Areas Active during Visual Perception of Biological Motion. *Neuron*, 35(6), 1167–1175. [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(02\)00897-8](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(02)00897-8)
- Guerraz, M., Breen, A., Pollidoro, L., Luyat, M., & Kavounoudias, A. (2018). Contribution of Visual Motion Cues from a Held Tool to Kinesthesia. *Neuroscience*, 388, 11–22. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2018.06.048>
- Guerraz, M., Provost, S., Narison, R., Brugnon, A., Virolle, S., & Bresciani, J.-P. (2012). Integration of visual and proprioceptive afferents in kinesthesia. *Neuroscience*, 223, 258–268. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2012.07.059>
- Guerreiro, M. J. S., & Van Gerven, P. W. M. (2011). Now you see it, now you don't: Evidence for age-dependent and age-independent cross-modal distraction. *Psychology and Aging*, 26(2), 415–426. <https://doi.org/10.1037/a0021507>
- Guezou-Philippe, A., Huet, S., Pellerin, D., & Graff, C. (2018, January). Prototyping and Evaluating Sensory Substitution Devices by Spatial Immersion in Virtual Environments. *13th International Joint Conference on Computer Vision, Imaging and Computer Graphics Theory and Applications (VISIGRAPP 2018)*. <https://doi.org/10.5220/0006637705960602>
- Guterstam, A., Abdulkarim, Z., & Ehrsson, H. H. (2015). Illusory ownership of an invisible body reduces autonomic and subjective social anxiety responses. *Scientific Reports*, 5, 9831. <https://doi.org/10.1038/srep09831>
- Guterstam, A., Gentile, G., & Ehrsson, H. H. (2013). The Invisible Hand Illusion: Multisensory Integration Leads to the Embodiment of a Discrete Volume of Empty Space. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 25(7), 1078–1099. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00393

- Guterstam, A., Larsson, D. E. O., Szczotka, J., & Ehrsson, H. H. (2020). Duplication of the bodily self: A perceptual illusion of dual full-body ownership and dual self-location. *Royal Society Open Science*, 7(12), 201911. <https://doi.org/10.1098/rsos.201911>
- Guterstam, A., Petkova, V. I., & Ehrsson, H. H. (2011). The Illusion of Owning a Third Arm. *PLOS ONE*, 6(2), e17208. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017208>
- Haans, A., IJsselsteijn, W. A., & de Kort, Y. A. W. (2008). The effect of similarities in skin texture and hand shape on perceived ownership of a fake limb. *Body Image*, 5(4), 389–394. <https://doi.org/10.1016/j.bodyim.2008.04.003>
- Hagbarth, K.-E., & Vallbo, Å. B. (1968). Pulse and Respiratory Grouping of Sympathetic Impulses in Human Muscle Nerves. *Acta Physiologica Scandinavica*, 74(1–2), 96–108. <https://doi.org/10.1111/j.1365-201X.1968.tb10904.x>
- Hakuta, N., Izumizaki, M., Kigawa, K., Murai, N., Atsumi, T., & Homma, I. (2014). Proprioceptive illusions created by vibration of one arm are altered by vibrating the other arm. *Experimental Brain Research*, 232(7), 2197–2206. <https://doi.org/10.1007/s00221-014-3911-3>
- Halim, Z., Baig, R., & Bashir, S. (2006). Sonification: A novel approach towards data mining. 2006 *International Conference on Emerging Technologies*, 548–553. <https://doi.org/10.1109/ICET.2006.336029>
- Head, H., & Holmes, G. (1911). Sensory Disturbances From Cerebral Lesions. *Brain*, 34(2–3), 102–254. <https://doi.org/10.1093/brain/34.2-3.102>
- Helmholtz, H. von. (1867). *Handbuch der physiologischen Optik*. L. Voss.
- Henderson, W. R., & Smyth, G. E. (1948). Phantom Limbs. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 11(2), 88–112.
- Hermann, T. (2008). *Taxonomy and Definitions for Sonification and Auditory Display*. <https://smartech.gatech.edu/handle/1853/49960>
- Hermann, T., & Ritter, H. (1999). Listen to your Data: Model-Based Sonification for Data Analysis. *Advances in Intelligent Computing and Multimedia Systems*. <https://pub.uni-bielefeld.de/record/2017409>
- Héroux, M. E., Walsh, L. D., Butler, A. A., & Gandevia, S. C. (2013). Is this my finger? Proprioceptive illusions of body ownership and representation. *The Journal of Physiology*, 591(22), 5661–5670. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2013.261461>
- Hettinger, L. J., Schmidt, T., Jones, D. L., & Keshavarz, B. (2014). Illusory self-motion in virtual environments. In *Handbook of Virtual Environments: Design, Implementation, and Applications* (K.S. Haleand, K.M. Stanney, pp. 435–466). CRC Press.

- Hicks, S. L., Wilson, I., Muhammed, L., Worsfold, J., Downes, S. M., & Kennard, C. (2013). A Depth-Based Head-Mounted Visual Display to Aid Navigation in Partially Sighted Individuals. *PLOS ONE*, *8*(7), e67695. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0067695>
- Hohwy, J., & Paton, B. (2010). Explaining Away the Body: Experiences of Supernaturally Caused Touch and Touch on Non-Hand Objects within the Rubber Hand Illusion. *PLOS ONE*, *5*(2), e9416. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009416>
- Holle, H., McLatchie, N., Maurer, S., & Ward, J. (2011). Proprioceptive drift without illusions of ownership for rotated hands in the “rubber hand illusion” paradigm. *Cognitive Neuroscience*, *2*(3–4), 171–178. <https://doi.org/10.1080/17588928.2011.603828>
- Hopkins, C. D., & Bass, A. H. (1981). Temporal coding of species recognition signals in an electric fish. *Science*, *212*(4490), 85–87. <https://doi.org/10.1126/science.7209524>
- IJsselstein, W. A., de Kort, Y. A. W., & Haans, A. (2006). Is This My Hand I See Before Me? The Rubber Hand Illusion in Reality, Virtual Reality, and Mixed Reality. *Presence: Teleoperators and Virtual Environments*, *15*(4), 455–464. <https://doi.org/10.1162/pres.15.4.455>
- Izumizaki, M., Tsuge, M., Akai, L., Proske, U., & Homma, I. (2010). The illusion of changed position and movement from vibrating one arm is altered by vision or movement of the other arm: Plasticity of vibration illusion. *The Journal of Physiology*, *588*(15), 2789–2800. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2010.192336>
- Jacobs, S., Brozzoli, C., & Farnè, A. (2012). Neglect: A multisensory deficit? *Neuropsychologia*, *50*(6), 1029–1044. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.03.018>
- Jeannerod, M. (2003). The mechanism of self-recognition in humans. *Behavioural Brain Research*, *142*(1), 1–15. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(02\)00384-4](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(02)00384-4)
- Jenkinson, P. M., & Preston, C. (2015). New reflections on agency and body ownership: The moving rubber hand illusion in the mirror. *Consciousness and Cognition*, *33*, 432–442. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2015.02.020>
- Johansson, G. (1973). Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Perception & Psychophysics*, *14*(2), 201–211. <https://doi.org/10.3758/BF03212378>
- Jovanov, E., Starcevic, D., Radivojevic, V., Samardzic, A., & Simeunovic, V. (1999). Perceptualization of biomedical data. An experimental environment for visualization and sonification of brain electrical activity. *IEEE Engineering in Medicine and Biology Magazine*, *18*(1), 50–55. <https://doi.org/10.1109/51.740964>
- Juhel, J., & Rouxel, G. (2005). Effets du contexte d'évaluation sur les dimensions de la désirabilité sociale. *Psychologie du Travail et des Organisations*, *11*(1), 59–68. <https://doi.org/10.1016/j.pto.2005.02.006>

- Kalckert, A., & Ehrsson, H. H. (2012). Moving a Rubber Hand that Feels Like Your Own: A Dissociation of Ownership and Agency. *Frontiers in Human Neuroscience*, *6*.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00040>
- Kalckert, A., & Ehrsson, H. H. (2014a). The moving rubber hand illusion revisited: Comparing movements and visuotactile stimulation to induce illusory ownership. *Consciousness and Cognition*, *26*, 117–132. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2014.02.003>
- Kalckert, A., & Ehrsson, H. H. (2014b). The spatial distance rule in the moving and classical rubber hand illusions. *Consciousness and Cognition*, *30*, 118–132.
<https://doi.org/10.1016/j.concog.2014.08.022>
- Kammers, M. P. M., de Vignemont, F., Verhagen, L., & Dijkerman, H. C. (2009). The rubber hand illusion in action. *Neuropsychologia*, *47*(1), 204–211.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.07.028>
- Kaneko, F., Blanchard, C., Lebar, N., Nazarian, B., Kavounoudias, A., & Romaiiguère, P. (2015). Brain Regions Associated to a Kinesthetic Illusion Evoked by Watching a Video of One's Own Moving Hand. *PLOS ONE*, *10*(8), e0131970. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0131970>
- Kaneko, F., Yasojima, T., & Kizuka, T. (2007). Kinesthetic illusory feeling induced by a finger movement movie effects on corticomotor excitability. *Neuroscience*, *149*(4), 976–984.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2007.07.028>
- Kavounoudias, A. (2018). Sensation of movement: A multimodal perception. In *Sensation of movement* (pp. 87–109). Routledge/Taylor & Francis Group.
- Kavounoudias, A., Roll, J.-P., Anton, J. L., Nazarian, B., Roth, M., & Roll, R. (2008). Proprio-tactile integration for kinesthetic perception: An fMRI study. *Neuropsychologia*, *46*(2), 567–575.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.10.002>
- Keinrath, C., Wriessnegger, S., Müller-Putz, G. R., & Pfurtscheller, G. (2006). Post-movement beta synchronization after kinesthetic illusion, active and passive movements. *International Journal of Psychophysiology*, *62*(2), 321–327. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2006.06.001>
- Kennel, C., Streese, L., Pizzera, A., Justen, C., Hohmann, T., & Raab, M. (2015). Auditory reafferences: The influence of real-time feedback on movement control. *Frontiers in Psychology*, *6*.
<https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00069>
- Kigawa, K., Izumizaki, M., Tsukada, S., & Hakuta, N. (2015). Proprioceptive Interaction between the Two Arms in a Single-Arm Pointing Task. *PLOS ONE*, *10*(8), e0137031.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137031>

- Kilteni, K., Groten, R., & Slater, M. (2012). The Sense of Embodiment in Virtual Reality. *Presence: Teleoperators and Virtual Environments*, 21(4), 373–387.
https://doi.org/10.1162/PRES_a_00124
- Kilteni, K., Maselli, A., Kording, K. P., & Slater, M. (2015). Over my fake body: Body ownership illusions for studying the multisensory basis of own-body perception. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9, 141. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00141>
- Kilteni, K., Normand, J.-M., Sanchez-Vives, M. V., & Slater, M. (2012). Extending Body Space in Immersive Virtual Reality: A Very Long Arm Illusion. *PLOS ONE*, 7(7), e40867.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040867>
- Kim, C.-S., Jung, M., Kim, S.-Y., & Kim, K. (2020). Controlling the Sense of Embodiment for Virtual Avatar Applications: Methods and Empirical Study. *JMIR Serious Games*, 8(3), e21879.
<https://doi.org/10.2196/21879>
- Kirsch, I., & Council, J. R. (1989). Response expectancy as a determinant of hypnotic behavior. In *Hypnosis: The cognitive-behavioral perspective* (pp. 360–379). Prometheus Books.
- Kohnstamm, O. (1915). Demonstration einer katatonieartigen erscheinung beim gesunden (katatonusversuch). *Neurol Zentralbl*, 34, 290–291.
- Kokkinara, E., & Slater, M. (2014). Measuring the Effects through Time of the Influence of Visuomotor and Visuotactile Synchronous Stimulation on a Virtual Body Ownership Illusion. *Perception*, 43(1), 43–58. <https://doi.org/10.1068/p7545>
- Kolev, O. I., & Georgieva-Zhostova, S. (2014). Illusory self-motion perception evoked by caloric vestibular stimulation in sitting versus supine body positions. *Behavioural Brain Research*, 272, 150–155. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2014.06.051>
- Kolykhalova, K., Alborn, P., Camurri, A., & Volpe, G. (2016). A Serious Games Platform for Validating Sonification of Human Full-body Movement Qualities. *Proceedings of the 3rd International Symposium on Movement and Computing*, 39:1-39:5.
<https://doi.org/10.1145/2948910.2948962>
- Kramer, G., Walker, B. N., Bonebright, T., Cook, P., Flowers, J., Miner, N., Neuhoff, J., Bargar, R., Barrass, S., Berger, J., Evreinov, G., Fitch, W. T., Gröhn, M., Handel, S., Kaper, H., Levkowitz, H., Lodha, S., Shinn-Cunningham, B., Simoni, M., & Típei, S. (1999). *The Sonification Report: Status of the Field and Research Agenda. Report prepared for the National Science Foundation by members of the International Community for Auditory Display*. International Community for Auditory Display (ICAD).
- Kuiper, O. X., Bos, J. E., & Diels, C. (2019). Vection does not necessitate visually induced motion sickness. *Displays*, 58, 82–87. <https://doi.org/10.1016/j.displa.2018.10.001>

- Kumral, E. (2001). Compulsive grasping hand syndrome: A variant of anarchic hand. *Neurology*, *57*(11), 2143–2143. <https://doi.org/10.1212/WNL.57.11.2143>
- Lackner, J. R. (1988). Some Proprioceptive Influences on the Perceptual Representation of the Body Shape and Orientation. *Brain*, *111*(2), 281–297. <https://doi.org/10.1093/brain/111.2.281>
- Larsson, P., Västfjäll, D., & Kleiner, M. (2004). Perception of selfmotion and presence in auditory virtual environments. *In: Proceedings of the Presence Seventh Annual International Workshop*, 13–15.
- Laurienti, P. J., Burdette, J. H., Maldjian, J. A., & Wallace, M. T. (2006). Enhanced multisensory integration in older adults. *Neurobiology of Aging*, *27*(8), 1155–1163. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2005.05.024>
- Laurienti, P. J., Kraft, R. A., Maldjian, J. A., Burdette, J. H., & Wallace, M. T. (2004). Semantic congruence is a critical factor in multisensory behavioral performance. *Experimental Brain Research*, *158*(4), 405–414. <https://doi.org/10.1007/s00221-004-1913-2>
- Lee, D. N., & Lishman, J. R. (1975). Visual proprioceptive control of stance. *Journal of Human Movement Studies*, *1*(2), 87–95.
- Lenggenhager, B., Mouthon, M., & Blanke, O. (2009). Spatial aspects of bodily self-consciousness. *Consciousness and Cognition*, *18*(1), 110–117. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2008.11.003>
- Lestienne, F., Soechting, J., & Berthoz, A. (1977). Postural readjustments induced by linear motion of visual scenes. *Experimental Brain Research*, *28*(3), 363–384. <https://doi.org/10.1007/BF00235717>
- Leube, D. T., Knoblich, G., Erb, M., Grodd, W., Bartels, M., & Kircher, T. T. J. (2003). The neural correlates of perceiving one's own movements. *NeuroImage*, *20*(4), 2084–2090. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2003.07.033>
- Limanowski, J., Lutti, A., & Blankenburg, F. (2014). The extrastriate body area is involved in illusory limb ownership. *NeuroImage*, *86*, 514–524. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.10.035>
- Lira, M., Egito, J. H., Dall'Agnol, P. A., Amodio, D. M., Gonçalves, Ó. F., & Boggio, P. S. (2017). The influence of skin colour on the experience of ownership in the rubber hand illusion. *Scientific Reports*, *7*(1), 15745. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-16137-3>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2007.12.004>
- Lopez, S., Yang, Y., Beltran, K., Kim, S. J., Cruz Hernandez, J., Simran, C., Yang, B., & Yuksel, B. F. (2019). Investigating Implicit Gender Bias and Embodiment of White Males in Virtual Reality with Full

- Body Visuomotor Synchrony. *Proceedings of the 2019 CHI Conference on Human Factors in Computing Systems*, 1–12. <https://doi.org/10.1145/3290605.3300787>
- Lord, S. R. (2006). Visual risk factors for falls in older people. *Age and Ageing*, 35(suppl_2), ii42–ii45. <https://doi.org/10.1093/ageing/afl085>
- Lord, S. R., & Ward, J. A. (1994). Age-associated Differences in Sensori-motor Function and Balance in Community Dwelling Women. *Age and Ageing*, 23(6), 452–460. <https://doi.org/10.1093/ageing/23.6.452>
- Lush, P., Botan, V., Scott, R. B., Seth, A. K., Ward, J., & Dienes, Z. (2020). Trait phenomenological control predicts experience of mirror synaesthesia and the rubber hand illusion. *Nature Communications*, 11(1), 4853. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18591-6>
- Lush, P., Dienes, Z., & Seth, A. (2021). *Rubber hand illusion report is confounded by demand characteristics and may entirely reflect compliance, bias and implicit imaginative suggestion effects*. PsyArXiv. <https://doi.org/10.31234/osf.io/qh4ag>
- Lush, P., Seth, A., & Dienes, Z. (2021). *Demand characteristics confound asynchronous control conditions in indirect measures of the rubber hand illusion*. <https://doi.org/10.31234/osf.io/w67xc>
- Ma, K., & Hommel, B. (2015a). Body-ownership for actively operated non-corporeal objects. *Consciousness and Cognition*, 36, 75–86. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2015.06.003>
- Ma, K., & Hommel, B. (2015b). The role of agency for perceived ownership in the virtual hand illusion. *Consciousness and Cognition*, 36, 277–288. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2015.07.008>
- Macefield, V. G., & Knellwolf, T. P. (2018). Functional properties of human muscle spindles. *Journal of Neurophysiology*, 120(2), 452–467. <https://doi.org/10.1152/jn.00071.2018>
- Mach, E. (1875). *Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen*. W. Engelmann.
- Madhavan, S., & Shields, R. K. (2005). Influence of age on dynamic position sense: Evidence using a sequential movement task. *Experimental Brain Research*, 164(1), 18–28. <https://doi.org/10.1007/s00221-004-2208-3>
- Maguire, E. A., Burgess, N., Donnett, J. G., Frackowiak, R. S. J., Frith, C. D., & O’Keefe, J. (1998). Knowing Where and Getting There: A Human Navigation Network. *Science*, 280(5365), 921–924. <https://doi.org/10.1126/science.280.5365.921>
- MakeHuman Team. (2017). *MakeHuman 1.1.1*. <http://www.makehumancommunity.org/>
- Mansour, S., El-Said, M., Rude-Parkins, C., & Nandigam, J. (2006). *The Interactive Effect of Avatar Visual Fidelity and Behavioral Fidelity in the Collaborative Virtual Reality Environment on the Perception of Social Interaction*. 9.

- Martel, M., Cardinali, L., Roy, A. C., & Farnè, A. (2016). Tool-use: An open window into body representation and its plasticity. *Cognitive Neuropsychology*, *33*(1–2), 82–101.
<https://doi.org/10.1080/02643294.2016.1167678>
- Martens, W. L. (2004). The importance of perceived self-motion in experiencing convincing virtual acoustic rendering. *The Journal of the Acoustical Society of America*, *115*(5), 2514–2514.
<https://doi.org/10.1121/1.4783159>
- Maselli, A., & Slater, M. (2013). The building blocks of the full body ownership illusion. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00083>
- Maselli, A., & Slater, M. (2014). Sliding perspectives: Dissociating ownership from self-location during full body illusions in virtual reality. *Frontiers in Human Neuroscience*, *8*.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00693>
- Matamala-Gomez, M., Maselli, A., Malighetti, C., Realdon, O., Mantovani, F., & Riva, G. (2021). Virtual Body Ownership Illusions for Mental Health: A Narrative Review. *Journal of Clinical Medicine*, *10*(1), 139. <https://doi.org/10.3390/jcm10010139>
- Maulucci, R. A., & Eckhouse, R. H. (2001). Retraining reaching in chronic stroke with real-time auditory feedback. *NeuroRehabilitation*, *16*(3), 171–182.
- McCloskey, D. I. (1973). Differences between the senses of movement and position shown by the effects of loading and vibration of muscles in man. *Brain Research*, *61*, 119–131.
[https://doi.org/10.1016/0006-8993\(73\)90521-0](https://doi.org/10.1016/0006-8993(73)90521-0)
- Mcgurk, H., & Macdonald, J. (1976). Hearing lips and seeing voices. *Nature*, *264*(5588), 746–748.
<https://doi.org/10.1038/264746a0>
- Mercier, C., Reilly, K. T., Vargas, C. D., Aballea, A., & Sirigu, A. (2006). Mapping phantom movement representations in the motor cortex of amputees. *Brain*, *129*(8), 2202–2210.
<https://doi.org/10.1093/brain/awl180>
- Metral, M. (2016). *Interaction entre le schéma corporel et les comportements moteurs dans l'anorexie mentale et chez le sujet sain* [Phdthesis, Université Grenoble Alpes]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01692521>
- Metral, M., Blettery, B., Bresciani, J.-P., Luyat, M., & Guerraz, M. (2013). Trying to Move Your Unseen Static Arm Modulates Visually-Evoked Kinesthetic Illusion. *PLOS ONE*, *8*(11), e80360.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080360>
- Metral, M., Chancel, M., Brun, C., Luyat, M., Kavounoudias, A., & Guerraz, M. (2015). Kinaesthetic mirror illusion and spatial congruence. *Experimental Brain Research*, *233*(5), 1463–1470.
<https://doi.org/10.1007/s00221-015-4220-1>

- Metral, M., Guardia, D., Bauwens, I., Guerraz, M., Lafargue, G., Cottencin, O., & Luyat, M. (2014). Painfully thin but locked inside a fatter body: Abnormalities in both anticipation and execution of action in anorexia nervosa. *BMC Research Notes*, *7*(1), 707. <https://doi.org/10.1186/1756-0500-7-707>
- Metral, M., & Guerraz, M. (2019). Fake hand in movement: Visual motion cues from the rubber hand are processed for kinesthesia. *Consciousness and Cognition*, *73*, 102761. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2019.05.009>
- Michael, G. A., Naveteur, J., Dupuy, M.-A., & Jacquot, L. (2015). My heart is in my hands: The interoceptive nature of the spontaneous sensations felt on the hands. *Physiology & Behavior*, *143*, 113–120. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.02.030>
- Middlebrooks, J. C., & Green, D. M. (1991). Sound localization by human listeners. *Annual Review of Psychology*, *42*, 135-159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ps.42.020191.001031>
- Minsky, M. (1980). *Telepresence*.
- Morgado, N. (2014). *L'influence des contraintes physiques et sociales des actions sur la perception visuelle de l'espace* [Phdthesis, Université de Grenoble]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01557500>
- Moseley, G. L., Gallace, A., & Spence, C. (2012). Bodily illusions in health and disease: Physiological and clinical perspectives and the concept of a cortical 'body matrix.' *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *36*(1), 34–46. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.03.013>
- Muaidi, Q. I. (2017). Does gender make a difference in knee rotation proprioception and range of motion in healthy subjects? *Journal of Back and Musculoskeletal Rehabilitation*, *30*(6), 1237–1243. <https://doi.org/10.3233/BMR-169613>
- Nagai, T., Sell, T. C., Abt, J. P., & Lephart, S. M. (2012). Reliability, precision, and gender differences in knee internal/external rotation proprioception measurements. *Physical Therapy in Sport*, *13*(4), 233–237. <https://doi.org/10.1016/j.ptsp.2011.11.004>
- Naito, E., & Ehrsson, H. H. (2001). Kinesthetic illusion of wrist movement activates motor-related areas. *NeuroReport*, *12*(17), 3805–3809.
- Naylor, Y. K., & McBeath, M. K. (2008). Gender differences in spatial perception of body tilt. *Perception & Psychophysics*, *70*(2), 199–207. <https://doi.org/10.3758/PP.70.2.199>
- Newell, F. N., Ernst, M. O., Tjan, B. S., & Bühlhoff, H. H. (2001). Viewpoint Dependence in Visual and Haptic Object Recognition. *Psychological Science*, *12*(1), 37–42. <https://doi.org/10.1111/1467-9280.00307>
- Nisbett, R. E., & Wilson, T. D. (1977). Telling more than we can know: Verbal reports on mental processes. *Psychological Review*, *84*(3), 231–259. <https://doi.org/10.1037/0033-295X.84.3.231>

- Normand, J.-M., Giannopoulos, E., Spanlang, B., & Slater, M. (2011). Multisensory Stimulation Can Induce an Illusion of Larger Belly Size in Immersive Virtual Reality. *PLOS ONE*, *6*(1), e16128. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016128>
- Ohmi, M., Howard, I. P., & Landolt, J. P. (1987). Circular Vection as a Function of Foreground-Background Relationships. *Perception*, *16*(1), 17–22. <https://doi.org/10.1068/p160017>
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, *9*(1), 97–113. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(71\)90067-4](https://doi.org/10.1016/0028-3932(71)90067-4)
- Olson, J. A., Suissa-Rochelleau, L., Lifshitz, M., Raz, A., & Veissière, S. P. L. (2020). Tripping on nothing: Placebo psychedelics and contextual factors. *Psychopharmacology*, *237*(5), 1371–1382. <https://doi.org/10.1007/s00213-020-05464-5>
- O'Regan, J. K. (2011). *Why Red Doesn't Sound Like a Bell: Understanding the feel of consciousness*. Oxford University Press.
- Orne, M. T. (1962). On the social psychology of the psychological experiment: With particular reference to demand characteristics and their implications. *American Psychologist*, *17*(11), 776–783. <https://doi.org/10.1037/h0043424>
- Osiurak, F., & Federico, G. (2020). Four ways of (mis-)conceiving embodiment in tool use. *Synthese*. <https://doi.org/10.1007/s11229-020-02960-1>
- Pai, Y.-C., Rymer, W. Z., Chang, R. W., & Sharma, L. (1997). Effect of age and osteoarthritis on knee proprioception. *Arthritis & Rheumatism*, *40*(12), 2260–2265. <https://doi.org/10.1002/art.1780401223>
- Palmisano, S., Allison, R. S., Schira, M. M., & Barry, R. J. (2015). Future challenges for vection research: Definitions, functional significance, measures, and neural bases. *Frontiers in Psychology*, *6*. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00193>
- Palmisano, S., & Gillam, B. (1998). Stimulus Eccentricity and Spatial Frequency Interact to Determine Circular Vection. *Perception*, *27*(9), 1067–1077. <https://doi.org/10.1068/p271067>
- Patel, M., Fransson, P. A., Karlberg, M., Malmstrom, E. M., & Magnusson, M. (2010). Change of Body Movement Coordination during Cervical Proprioceptive Disturbances with Increased Age. *Gerontology*, *56*(3), 284–290. <https://doi.org/10.1159/000265750>
- Paulhus, D. (1984). Two-component models of socially desirable responding. *Journal of Personality and Social Psychology*, *46*(3), 598–609.
- Pazzaglia, M., Giannini, A. M., & Federico, F. (2020). Acquisition of Ownership Illusion with Self-Disownership in Neurological Patients. *Brain Sciences*, *10*(3), 170. <https://doi.org/10.3390/brainsci10030170>

- Peck, T. C., & Gonzalez-Franco, M. (2021). Avatar Embodiment. A Standardized Questionnaire. *Frontiers in Virtual Reality, 1*. <https://doi.org/10.3389/frvir.2020.575943>
- Peck, T. C., Seinfeld, S., Aglioti, S. M., & Slater, M. (2013). Putting yourself in the skin of a black avatar reduces implicit racial bias. *Consciousness and Cognition, 22*(3), 779–787. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2013.04.016>
- Perez-Marcos, D., Sanchez-Vives, M. V., & Slater, M. (2012). Is my hand connected to my body? The impact of body continuity and arm alignment on the virtual hand illusion. *Cognitive Neurodynamics, 6*(4), 295–305. <https://doi.org/10.1007/s11571-011-9178-5>
- Perry, B. N., Armiger, R. S., Wolde, M., McFarland, K. A., Alphonso, A. L., Monson, B. T., Pasquina, P. F., & Tsao, J. W. (2018). Clinical Trial of the Virtual Integration Environment to Treat Phantom Limb Pain With Upper Extremity Amputation. *Frontiers in Neurology, 9*. <https://doi.org/10.3389/fneur.2018.00770>
- Petkova, V. I., & Ehrsson, H. H. (2008). If I Were You: Perceptual Illusion of Body Swapping. *PLOS ONE, 3*(12), e3832. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003832>
- Petkova, V. I., Khoshnevis, M., & Ehrsson, H. H. (2011). The Perspective Matters! Multisensory Integration in Ego-Centric Reference Frames Determines Full-Body Ownership. *Frontiers in Psychology, 2*. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00035>
- Peyron, R., García-Larrea, L., Grégoire, M. C., Convers, P., Richard, A., Lavenne, F., Barral, F. G., Mauguière, F., Michel, D., & Laurent, B. (2000). Parietal and cingulate processes in central pain. A combined positron emission tomography (PET) and functional magnetic resonance imaging (fMRI) study of an unusual case. *Pain, 84*(1), 77–87. [https://doi.org/10.1016/S0304-3959\(99\)00190-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3959(99)00190-6)
- Pickard, C. M., Sullivan, P. E., Allison, G. T., & Singer, K. P. (2003). Is There a Difference in Hip Joint Position Sense Between Young and Older Groups? *The Journals of Gerontology: Series A, 58*(7), M631–M635. <https://doi.org/10.1093/gerona/58.7.M631>
- Podsakoff, P. M., & Organ, D. W. (1986). Self-Reports in Organizational Research: Problems and Prospects. *Journal of Management, 12*(4), 531–544. <https://doi.org/10.1177/014920638601200408>
- Porciello, G., Bufalari, I., Minio-Paluello, I., Di Pace, E., & Aglioti, S. M. (2018). The ‘Enfacement’ illusion: A window on the plasticity of the self. *Cortex, 104*, 261–275. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.01.007>
- Prablanc, C., & Martin, O. (1992). Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *Journal of Neurophysiology, 67*(2), 455–469. <https://doi.org/10.1152/jn.1992.67.2.455>

- Preston, C., & Newport, R. (2010). Self-denial and the role of intentions in the attribution of agency. *Consciousness and Cognition, 19*(4), 986–998. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2010.04.005>
- Proske, U., & Gandevia, S. C. (2012). The Proprioceptive Senses: Their Roles in Signaling Body Shape, Body Position and Movement, and Muscle Force. *Physiological Reviews, 92*(4), 1651–1697. <https://doi.org/10.1152/physrev.00048.2011>
- Proske, U., & Gandevia, S. C. (2018). Kinesthetic Senses. In D. M. Pollock (Ed.), *Comprehensive Physiology* (pp. 1157–1183). John Wiley & Sons, Inc. <https://doi.org/10.1002/cphy.c170036>
- Proske, U., & Izumizaki, M. (2014). Position sense at the human forearm. *The Journal of Physical Fitness and Sports Medicine, 3*(5), 509–513. <https://doi.org/10.7600/jpfs.3.509>
- Rabin, E., & Gordon, A. M. (2004). Influence of fingertip contact on illusory arm movements. *Journal of Applied Physiology, 96*(4), 1555–1560. <https://doi.org/10.1152/jap.01085.2003>
- Radziun, D., & Ehrsson, H. H. (2018). Auditory cues influence the rubber-hand illusion. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 44*(7), 1012–1021. <https://doi.org/10.1037/xhp0000508>
- Ramachandran, V. S., & Altschuler, E. L. (2009). The use of visual feedback, in particular mirror visual feedback, in restoring brain function. *Brain, 132*(7), 1693–1710. <https://doi.org/10.1093/brain/awp135>
- Ramachandran, V. S., & Hirstein, W. (1998). The perception of phantom limbs. The D. O. Hebb lecture. *Brain, 121*(9), 1603–1630. <https://doi.org/10.1093/brain/121.9.1603>
- Ramachandran, V. S., & Rogers-Ramachandran, D. (2000). Phantom Limbs and Neural Plasticity. *Archives of Neurology, 57*(3), 317–320. <https://doi.org/10.1001/archneur.57.3.317>
- Raphaël, M. (2017). Presbyacousie: Baisse de l’ouïe chez la personne âgée. *2017 :10, 10*. <https://medicalforum.ch/fr/detail/doi/fms.2017.02881>
- Regan, E. C. (1995). Some evidence of adaptation to immersion in virtual reality. *Displays, 16*(3), 135–139. [https://doi.org/10.1016/0141-9382\(96\)81213-3](https://doi.org/10.1016/0141-9382(96)81213-3)
- Reilly, K. T., Mercier, C., Schieber, M. H., & Sirigu, A. (2006). Persistent hand motor commands in the amputees’ brain. *Brain, 129*(8), 2211–2223. <https://doi.org/10.1093/brain/awl154>
- Reinhard, R., Shah, K. G., Faust-Christmann, C. A., & Lachmann, T. (2020). Acting your avatar’s age: Effects of virtual reality avatar embodiment on real life walking speed. *Media Psychology, 23*(2), 293–315. <https://doi.org/10.1080/15213269.2019.1598435>
- Richardson, A. (1999). Subjective Experience: Its Conceptual Status, Method of Investigation, and Psychological Significance. *The Journal of Psychology, 133*(5), 469–485. <https://doi.org/10.1080/00223989909599756>

- Riemer, M., Bublatzky, F., Trojan, J., & Alpers, G. W. (2015). Defensive activation during the rubber hand illusion: Ownership versus proprioceptive drift. *Biological Psychology, 109*, 86–92. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2015.04.011>
- Riemer, M., Fuchs, X., Bublatzky, F., Kleinböhl, D., Hölzl, R., & Trojan, J. (2014). The rubber hand illusion depends on a congruent mapping between real and artificial fingers. *Acta Psychologica, 152*, 34–41. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2014.07.012>
- Riva, G. (2018). The neuroscience of body memory: From the self through the space to the others. *Cortex, 104*, 241–260. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2017.07.013>
- Roach, N. W., Heron, J., & McGraw, P. V. (2006). Resolving multisensory conflict: A strategy for balancing the costs and benefits of audio-visual integration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 273*(1598), 2159–2168. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3578>
- Robinson, D. W. (1988). Threshold of hearing as a function of age and sex for the typical unscreened population. *British Journal of Audiology, 22*(1), 5–20. <https://doi.org/10.3109/03005368809077793>
- Robinson, D. W., & Sutton, G. J. (1979). Age Effect in Hearing—A Comparative Analysis of Published Threshold Data. *Audiology, 18*(4), 320–334. <https://doi.org/10.1080/00206097909072634>
- Rohde, M., Luca, M. D., & Ernst, M. O. (2011). The Rubber Hand Illusion: Feeling of Ownership and Proprioceptive Drift Do Not Go Hand in Hand. *PLOS ONE, 6*(6), e21659. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021659>
- Roll, J.-P., & Vedel, J. P. (1982). Kinaesthetic role of muscle afferents in man, studied by tendon vibration and microneurography. *Experimental Brain Research, 47*(2). <https://doi.org/10.1007/BF00239377>
- Roll, J.-P., Vedel, J. P., & Ribot, E. (1989). Alteration of proprioceptive messages induced by tendon vibration in man: A microneurographic study. *Experimental Brain Research, 76*(1), 213–222. <https://doi.org/10.1007/BF00253639>
- Roll, R., Kavounoudias, A., & Roll, J.-P. (2002). Cutaneous afferents from human plantar sole contribute to body posture awareness. *NeuroReport, 13*(15), 1957–1961.
- Romaiguère, P., Calvin, S., & Roll, J.-P. (2005). Transcranial magnetic stimulation of the sensorimotor cortex alters kinaesthesia. *NeuroReport, 16*(7), 693–697.
- Rothgangel, A. S., Braun, S. M., Beurskens, A. J., Seitz, R. J., & Wade, D. T. (2011). The clinical aspects of mirror therapy in rehabilitation: A systematic review of the literature. *International Journal of Rehabilitation Research, 34*(1), 1. <https://doi.org/10.1097/MRR.0b013e3283441e98>

- Rowland, B., Stanford, T., & Stein, B. (2007). A Bayesian model unifies multisensory spatial localization with the physiological properties of the superior colliculus. *Experimental Brain Research*, *180*(1), 153–161. <https://doi.org/10.1007/s00221-006-0847-2>
- Ruby, P., & Decety, J. (2001). Effect of subjective perspective taking during simulation of action: A PET investigation of agency. *Nature Neuroscience*, *4*(5), 546. <https://doi.org/10.1038/87510>
- Sallnäs, E.-L., Rasmus-Gröhn, K., & Sjöström, C. (2000). Supporting Presence in Collaborative Environments by Haptic Force Feedback. *ACM Trans. Comput.-Hum. Interact.*, *7*(4), 461–476. <https://doi.org/10.1145/365058.365086>
- Salmon, A. (1914). Nuove osservazioni sui movimenti automatici che si compiono dopo gli sforzi muscolari e del loro valore in neuropatologia. *Atti Della Accad. Medico-Fis. Fiorentina*, 78–91.
- Sanchez-Vives, M. V., & Slater, M. (2005). From presence to consciousness through virtual reality. *Nature Reviews Neuroscience*, *6*(4), 332–339. <https://doi.org/10.1038/nrn1651>
- Sanchez-Vives, M. V., Spanlang, B., Frisoli, A., Bergamasco, M., & Slater, M. (2010). Virtual Hand Illusion Induced by Visuomotor Correlations. *PLOS ONE*, *5*(4), e10381. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010381>
- Sanes, J., Mauritz, K., Dalakas, M., & Everts, E. (1985). Motor control in humans with large-fiber sensory neuropathy. *Human Neurobiology*, *4*(2), 101–114.
- Schaffert, N., & Mattes, K. (2011). Designing an acoustic feedback system for on-water rowing training. *International Journal of Computer Science in Sport (International Association of Computer Science in Sport)*, *10*(2).
- Schaffert, N., Mattes, K., & Effenberg, A. O. (2010). *Listen to the boat motion: Acoustic information for elite rowers*. 7.
- Scheibler, C., & Rodrigues, M. A. F. (2019). User experience evaluation focused on viewpoints and embodiment. *Proceedings of the 34th ACM/SIGAPP Symposium on Applied Computing*, 2340–2343. <https://doi.org/10.1145/3297280.3299749>
- Schettler, A., Raja, V., & Anderson, M. L. (2019). The Embodiment of Objects: Review, Analysis, and Future Directions. *Frontiers in Neuroscience*, *0*. <https://doi.org/10.3389/fnins.2019.01332>
- Schmitz, G., Kroeger, D., & Effenberg, A. O. (2014). A mobile sonification system for stroke rehabilitation. *New York*, 7.
- Scholz, D. S., Rhode, S., Großbach, M., Rollnik, J., & Altenmüller, E. (2015). Moving with music for stroke rehabilitation: A sonification feasibility study: Musical sonification in stroke rehabilitation. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1337*(1), 69–76. <https://doi.org/10.1111/nyas.12691>

- Scholz, D. S., Rohde, S., Nikmaram, N., Brückner, H.-P., Großbach, M., Rollnik, J. D., & Altenmüller, E. O. (2016). Sonification of Arm Movements in Stroke Rehabilitation – A Novel Approach in Neurologic Music Therapy. *Frontiers in Neurology*, *7*.
<https://doi.org/10.3389/fneur.2016.00106>
- Schwartz, J.-L. (2004). La parole multisensorielle: Plaidoyer, problèmes, perspective. *Actes des XXVèmes Journées d'Etude sur la Parole*, 11–17.
- Schwind, V., Knierim, P., Tasci, C., Franczak, P., Haas, N., & Henze, N. (2017). “These are not my hands!”: Effect of Gender on the Perception of Avatar Hands in Virtual Reality. *Proceedings of the 2017 CHI Conference on Human Factors in Computing Systems*, 1577–1582.
<https://doi.org/10.1145/3025453.3025602>
- Schwind, V., Lin, L., Di Luca, M., Jörg, S., & Hillis, J. (2018). Touch with Foreign Hands: The Effect of Virtual Hand Appearance on Visual-haptic Integration. *Proceedings of the 15th ACM Symposium on Applied Perception*, 9:1-9:8. <https://doi.org/10.1145/3225153.3225158>
- Senna, I., Maravita, A., Bolognini, N., & Parise, C. V. (2014). The Marble-Hand Illusion. *PLOS ONE*, *9*(3), e91688. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091688>
- Seth, A., Roseboom, W., Dienes, Z., & Lush, P. (2021). *What’s up with the Rubber Hand Illusion?* PsyArXiv. <https://doi.org/10.31234/osf.io/b4qcy>
- Sforza, A., Bufalari, I., Haggard, P., & Aglioti, S. M. (2010). My face in yours: Visuo-tactile facial stimulation influences sense of identity. *Social Neuroscience*, *5*(2), 148–162.
<https://doi.org/10.1080/17470910903205503>
- Sheridan, T. B. (1992). Musings on Telepresence and Virtual Presence. *Presence: Teleoperators and Virtual Environments*, *1*(1), 120–126. <https://doi.org/10.1162/pres.1992.1.1.120>
- Shimada, S., Fukuda, K., & Hiraki, K. (2009). Rubber Hand Illusion under Delayed Visual Feedback. *PLOS ONE*, *4*(7), e6185. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006185>
- Shimada, S., Suzuki, T., Yoda, N., & Hayashi, T. (2014). Relationship between sensitivity to visuotactile temporal discrepancy and the rubber hand illusion. *Neuroscience Research*, *85*, 33–38.
<https://doi.org/10.1016/j.neures.2014.04.009>
- Shiomi, Y., Sakai, S., & Terasawa, H. (2020). Intuitive Representation of Traffic Flow Dynamics: Application of Data Sonification*. *2020 Forum on Integrated and Sustainable Transportation Systems (FISTS)*, 184–191. <https://doi.org/10.1109/FISTS46898.2020.9264851>
- Slater, M., Spanlang, B., Sanchez-Vives, M. V., & Blanke, O. (2010). First Person Experience of Body Transfer in Virtual Reality. *PLOS ONE*, *5*(5), e10564.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010564>

- Snowden, R. J. (1992). Sensitivity to Relative and Absolute Motion. *Perception*, 21(5), 563–568.
<https://doi.org/10.1068/p210563>
- Spear, P. D. (1993). Neural bases of visual deficits during aging. *Vision Research*, 33(18), 2589–2609.
[https://doi.org/10.1016/0042-6989\(93\)90218-L](https://doi.org/10.1016/0042-6989(93)90218-L)
- Spence, C., Shore, D. I., & Klein, R. M. (2001). Multisensory prior entry. *Journal of Experimental Psychology: General*, 130(4), 799–832. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.130.4.799>
- Sposito, A., Bolognini, N., Vallar, G., & Maravita, A. (2012). Extension of perceived arm length following tool-use: Clues to plasticity of body metrics. *Neuropsychologia*, 50(9), 2187–2194.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.05.022>
- Steptoe, W., Steed, A., & Slater, M. (2013). Human Tails: Ownership and Control of Extended Humanoid Avatars. *IEEE Transactions on Visualization and Computer Graphics*, 19(4), 583–590. <https://doi.org/10.1109/TVCG.2013.32>
- Stoll, C., Palluel-Germain, R., Fristot, V., Pellerin, D., Alleysson, D., & Graff, C. (2015). *Navigating from a Depth Image Converted into Sound* [Research Article]. *Applied Bionics and Biomechanics*.
<https://doi.org/10.1155/2015/543492>
- Stone, K. D., Kornblad, C. A. E., Engel, M. M., Dijkerman, H. C., Blom, R. M., & Keizer, A. (2020). An Investigation of Lower Limb Representations Underlying Vision, Touch, and Proprioception in Body Integrity Identity Disorder. *Frontiers in Psychiatry*, 11.
<https://doi.org/10.3389/fpsy.2020.00015>
- Striem-Amit, E., Cohen, L., Dehaene, S., & Amedi, A. (2012). Reading with Sounds: Sensory Substitution Selectively Activates the Visual Word Form Area in the Blind. *Neuron*, 76(3), 640–652.
<https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.08.026>
- Sumby, W. H., & Pollack, I. (1954). Visual Contribution to Speech Intelligibility in Noise. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 26(2), 212–215. <https://doi.org/10.1121/1.1907309>
- Sütbeyaz, S., Yavuzer, G., Sezer, N., & Koseoglu, B. F. (2007). Mirror Therapy Enhances Lower-Extremity Motor Recovery and Motor Functioning After Stroke: A Randomized Controlled Trial. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 88(5), 555–559.
<https://doi.org/10.1016/j.apmr.2007.02.034>
- Tajadura-Jiménez, A., Basia, M., Deroy, O., Fairhurst, M., Marquardt, N., & Bianchi-Berthouze, N. (2015). As Light As Your Footsteps: Altering Walking Sounds to Change Perceived Body Weight, Emotional State and Gait. *Proceedings of the 33rd Annual ACM Conference on Human Factors in Computing Systems*, 2943–2952. <https://doi.org/10.1145/2702123.2702374>

- Tajadura-Jiménez, A., Deroy, O., Marquardt, T., Bianchi-Berthouze, N., Asai, T., Kimura, T., & Kitagawa, N. (2018). Audio-tactile cues from an object's fall change estimates of one's body height. *PLOS ONE*, *13*(6), e0199354. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199354>
- Tajadura-Jiménez, A., Tsakiris, M., Marquardt, T., & Bianchi-Berthouze, N. (2015). Action sounds update the mental representation of arm dimension: Contributions of kinaesthesia and agency. *Frontiers in Psychology*, *6*. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00689>
- Tajadura-Jiménez, A., Vakali, M., Fairhurst, M. T., Mandrigin, A., Bianchi-Berthouze, N., & Deroy, O. (2017). Contingent sounds change the mental representation of one's finger length. *Scientific Reports*, *7*(1), 5748. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-05870-4>
- Tajadura-Jiménez, A., Våljamäe, A., Toshima, I., Kimura, T., Tsakiris, M., & Kitagawa, N. (2012). Action sounds recalibrate perceived tactile distance. *Current Biology*, *22*(13), R516–R517. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.04.028>
- Takeuchi, T. (1993). Auditory Information in Playing Tennis. *Perceptual and Motor Skills*, *76*(3_suppl), 1323–1328. <https://doi.org/10.2466/pms.1993.76.3c.1323>
- Tardy-Gervet, M. F., Gilhodes, J. C., & Roll, J.-P. (1984). Perceptual and motor effects elicited by a moving visual stimulus below the forearm: An example of segmentary vection. *Behavioural Brain Research*, *11*(2), 171–184. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(84\)90139-6](https://doi.org/10.1016/0166-4328(84)90139-6)
- Tart, C., & Dick, L. (1970). Conscious control of dreaming: The posthypnotic dream. *Journal of Abnormal Psychology*, *76*(2), 304–315.
- Telford, L., Spratley, J., & Frost, B. J. (1992). Linear Vection in the Central Visual Field Facilitated by Kinetic Depth Cues. *Perception*, *21*(3), 337–349. <https://doi.org/10.1068/p210337>
- Thieme, H., Morkisch, N., Mehrholz, J., Pohl, M., Behrens, J., Borgetto, B., & Dohle, C. (2018). Mirror therapy for improving motor function after stroke. *Cochrane Database of Systematic Reviews*, *7*. <https://doi.org/10.1002/14651858.CD008449.pub3>
- Tourangeau, R., & Yan, T. (2007). Sensitive questions in surveys. *Psychological Bulletin*, *133*(5), 859–883. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.133.5.859>
- Trick, G. L., & Silverman, S. E. (1991). Visual sensitivity to motion: Age-related changes and deficits in senile dementia of the Alzheimer type. *Neurology*, *41*(9), 1437–1437. <https://doi.org/10.1212/WNL.41.9.1437>
- Troje, N. (2013). What is biological motion? Definition, stimuli and paradigms. In *Social perception: Detection and interpretation of animacy, agency, and intention*. (MIT Press, pp. 13–34).
- Tsakiris, M. (2008). Looking for Myself: Current Multisensory Input Alters Self-Face Recognition. *PLOS ONE*, *3*(12), e4040. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004040>

- Tsakiris, M. (2010). My body in the brain: A neurocognitive model of body-ownership. *Neuropsychologia*, 48(3), 703–712. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2009.09.034>
- Tsakiris, M., & Haggard, P. (2005). The Rubber Hand Illusion Revisited: Visuotactile Integration and Self-Attribution. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 31(1), 80–91. <https://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. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhl131>
- Tsakiris, M., Prabhu, G., & Haggard, P. (2006). Having a body versus moving your body: How agency structures body-ownership. *Consciousness and Cognition*, 15(2), 423–432. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2005.09.004>
- Tsuji, T., Yamakawa, H., Yamashita, A., Takakusaki, K., Maeda, T., Kato, M., Oka, H., & Asama, H. (2013). Analysis of electromyography and skin conductance response during rubber hand illusion. *2013 IEEE Workshop on Advanced Robotics and Its Social Impacts*, 88–93. <https://doi.org/10.1109/ARSO.2013.6705511>
- Vaina, L. M., Solomon, J., Chowdhury, S., Sinha, P., & Belliveau, J. W. (2001). Functional neuroanatomy of biological motion perception in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(20), 11656–11661. <https://doi.org/10.1073/pnas.191374198>
- Väljamäe, A. (2009). Auditorily-induced illusory self-motion: A review. *Brain Research Reviews*, 61(2), 240–255. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2009.07.001>
- Vallar, G., Lobel, E., Galati, G., Berthoz, A., Pizzamiglio, L., & Le Bihan, D. (1999). A fronto-parietal system for computing the egocentric spatial frame of reference in humans. *Experimental Brain Research*, 124(3), 281–286. <https://doi.org/10.1007/s002210050624>
- Vallar, G., & Ronchi, R. (2009). Somatoparaphrenia: A body delusion. A review of the neuropsychological literature. *Experimental Brain Research*, 192(3), 533–551. <https://doi.org/10.1007/s00221-008-1562-y>
- van der Hoort, B., Guterstam, A., & Ehrsson, H. H. (2011). Being Barbie: The Size of One's Own Body Determines the Perceived Size of the World. *PLOS ONE*, 6(5), e20195. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020195>
- van Wassenhove, V., Grant, K. W., & Poeppel, D. (2007). Temporal window of integration in auditory-visual speech perception. *Neuropsychologia*, 45(3), 598–607. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.01.001>
- Véron-Delor, L., Pinto, S., Eusebio, A., Azulay, J.-P., Witjas, T., Velay, J.-L., & Danna, J. (2019). Musical sonification improves motor control in Parkinson's disease: A proof of concept with

- handwriting. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 0(0).
<https://doi.org/10.1111/nyas.14252>
- Vogeley, K., & Fink, G. R. (2003). Neural correlates of the first-person-perspective. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(1), 38–42. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(02\)00003-7](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(02)00003-7)
- Walsh, E., Guilmette, D. N., Longo, M. R., Moore, J. W., Oakley, D. A., Halligan, P. W., Mehta, M. A., & Deeley, Q. (2015). Are You Suggesting That’s My Hand? The Relation Between Hypnotic Suggestibility and the Rubber Hand Illusion. *Perception*, 44(6), 709–723.
<https://doi.org/10.1177/0301006615594266>
- Walsh, L. D., Gandevia, S. C., & Taylor, J. L. (2010). Illusory movements of a phantom hand grade with the duration and magnitude of motor commands. *The Journal of Physiology*, 588(8), 1269–1280. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2009.183038>
- Walsh, L. D., Moseley, G. L., Taylor, J. L., & Gandevia, S. C. (2011). Proprioceptive signals contribute to the sense of body ownership. *The Journal of Physiology*, 589(12), 3009–3021.
<https://doi.org/10.1113/jphysiol.2011.204941>
- Warren, D. H., Welch, R. B., & McCarthy, T. J. (1981). The role of visual-auditory “compellingness” in the ventriloquism effect: Implications for transitivity among the spatial senses. *Perception & Psychophysics*, 30(6), 557–564. <https://doi.org/10.3758/BF03202010>
- Weijs, M., Macartney, E., Daum, M. M., & Lenggenhager, B. (2020). *Development of the Bodily Self: Effects of Visuomotor Synchrony and Visual Appearance on Virtual Embodiment in Children and Adults*. PsyArXiv. <https://doi.org/10.31234/osf.io/2raq7>
- Weinberg, G., & Thatcher, T. (2006). Interactive sonification of neural activity. *Proceedings of the 2006 Conference on New Interfaces for Musical Expression*, 246–249.
- Williams, L. M., Brammer, M. J., Skerrett, D., Lagopolous, J., Rennie, C., Kozek, K., Olivieri, G., Peduto, T., & Gordon, E. (2000). The neural correlates of orienting: An integration of fMRI and skin conductance orienting. *NeuroReport*, 11(13), 3011–3015.
- Wingert, J. R., Burton, H., Sinclair, R. J., Brunstrom, J. E., & Damiano, D. L. (2009). Joint-Position Sense and Kinesthesia in Cerebral Palsy. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 90(3), 447–453. <https://doi.org/10.1016/j.apmr.2008.08.217>
- Witmer, B. G., & Singer, M. J. (1998). Measuring Presence in Virtual Environments: A Presence Questionnaire. *Presence: Teleoperators and Virtual Environments*, 7(3), 225–240.
<https://doi.org/10.1162/105474698565686>
- Wood, R. W. (1895). The “Haunted Swing” illusion. *Psychological Review*, 2(3), 277–278.
<https://doi.org/10.1037/h0073333>
- Wright, A. (1997). *After Image*. Alexawright. <https://www.alexawright.com/after-image>

- Wright, A. (2010). At the edge of my-self. *Digital Creativity*.
<https://doi.org/10.1076/digc.14.3.139.27869>
- Yavuzer, G., Selles, R., Sezer, N., Sütbeyaz, S., Bussmann, J. B., Köseoğlu, F., Atay, M. B., & Stam, H. J. (2008). Mirror Therapy Improves Hand Function in Subacute Stroke: A Randomized Controlled Trial. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, *89*(3), 393–398.
<https://doi.org/10.1016/j.apmr.2007.08.162>
- Yee, N., & Bailenson, J. (2007). The Proteus Effect: The Effect of Transformed Self-Representation on Behavior. *Human Communication Research*, *33*(3), 271–290. <https://doi.org/10.1111/j.1468-2958.2007.00299.x>
- Yee, N., Bailenson, J. N., & Ducheneaut, N. (2009). The Proteus Effect: Implications of Transformed Digital Self-Representation on Online and Offline Behavior. *Communication Research*, *36*(2), 285–312. <https://doi.org/10.1177/0093650208330254>
- Yuan, Y., & Steed, A. (2010). Is the rubber hand illusion induced by immersive virtual reality? *2010 IEEE Virtual Reality Conference (VR)*, 95–102. <https://doi.org/10.1109/VR.2010.5444807>
- Zacks, J., Rypma, B., Gabrieli, J. D. E., Tversky, B., & Glover, G. H. (1999). Imagined transformations of bodies: An fMRI investigation. *Neuropsychologia*, *37*(9), 1029–1040.
[https://doi.org/10.1016/S0028-3932\(99\)00012-3](https://doi.org/10.1016/S0028-3932(99)00012-3)
- Zaki, J., Davis, J. I., & Ochsner, K. N. (2012). Overlapping activity in anterior insula during interoception and emotional experience. *NeuroImage*, *62*(1), 493–499.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.05.012>
- Zhao, H., Plaisant, C., Shneiderman, B., & Lazar, J. (2008). Data Sonification for Users with Visual Impairment: A Case Study with Georeferenced Data. *ACM Transactions on Computer-Human Interaction*, *15*(1), 4:1-4:28. <https://doi.org/10.1145/1352782.1352786>
- Zizzo, D. J. (2010). Experimenter demand effects in economic experiments. *Experimental Economics*, *13*(1), 75–98. <https://doi.org/10.1007/s10683-009-9230-z>
- Zopf, R., Savage, G., & Williams, M. A. (2010). Crossmodal congruency measures of lateral distance effects on the rubber hand illusion. *Neuropsychologia*, *48*(3), 713–725.
<https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2009.10.028>
- Zschorlich, V. R., Behrendt, F., & de Lussanet, M. H. E. (2021). Multimodal Sensorimotor Integration of Visual and Kinaesthetic Afferents Modulates Motor Circuits in Humans. *Brain Sciences*, *11*(2), 187. <https://doi.org/10.3390/brainsci11020187>

Annexe I : Barra et al., 2019

infraliminaire aux muscles, permet d'augmenter le niveau d'activation volontaire et la force musculaire (10). L'imagerie mentale a aussi été testée chez des patients après une immobilisation, une lésion ou un alitement prolongé. Les résultats semblent encourageants après une immobilisation du poignet de 4 semaines (11). Les travaux de ce type sont toutefois aujourd'hui trop peu nombreux pour conclure définitivement sur l'efficacité de cette approche thérapeutique.

Conclusion

La plasticité dépendante de l'usage est un élément majeur à prendre en compte dans le développement de stratégies de réhabilitation, mais elle est un peu à l'image du « Dr. Jekyll et Mr Hyde », en ce qu'elle présente deux composantes opposées : elle peut permettre à l'organisme de s'adapter à un nouvel environnement et à une nouvelle activité, mais elle peut aussi être délétère, ou *maladaptative*, parce qu'elle induit une dégradation des capacités motrices chez les patients alités ou hypoactifs et une réorganisation désadaptée des circuits neuronaux. Le challenge vise donc à empêcher les effets négatifs lors de l'hypoactivité et de promouvoir les effets positifs lors de la réhabilitation. Les stratégies les plus efficaces seront sans aucun doute multifactorielles, ciblant à la fois le muscle et le système nerveux. Il ne faut pas réserver les thérapies basées sur la plasticité cérébrale aux maladies neurodégénératives ou psychiatriques (12), de même qu'on ne préviendra pas les troubles moteurs liés à l'hypoactivité en ne traitant que le muscle. On sait depuis plus de 30 ans que la plasticité dépendante de l'usage est d'autant plus manifeste que l'activité qui lui a donné lieu est pertinente d'un point de vue comportemental. Chez l'adulte, la thérapie assistée par robotique basée sur des activités de la vie quotidienne peut aider à restaurer la fonction motrice, en aidant le mouvement et en facilitant les fonctions résiduelles. Chez l'enfant, les programmes de réhabilitation basés sur le jeu et ancrés dans son quotidien sont également prometteurs. En générant une entrée sensorielle appropriée et en réactivant les circuits sensorimoteurs, ces approches thérapeutiques peuvent moduler l'excitabilité des circuits corticospinaux et permettre de s'échapper du cercle vicieux.

marie-helene.canu@univ-lille.fr
erwan.dupont@univ-lille.fr
jacques-olivier.coq@univ-amu.fr

RÉFÉRENCES

- (1) Gutmann E & Carlson BM. (1975). *Pflugers Arch*, 353, 227-239.
- (2) Lundbye-Jensen J. & Nielsen J.B. (2008). *J Appl Physiol* 105, 139-151.
- (3) Clark B.C., et al. (2006). *J Appl Physiol* 101, 264-272.
- (4) Canu M.H., et al. (2019). *Ann Phys Rehabil Med* 62, 122-127.
- (5) Delcour M., et al. (2018). *Sci Rep*, 8, 16328.
- (6) Delcour M., et al. (2018). *Brain Pathol*, 28, 889-901.
- (7) Reidy P.T., et al. (2017). *Rejuvenation Res*, 20, 449-461.
- (8) Torres-Aleman I. (2010). *Dev Neurobiol*, 70, 384-396.
- (9) Mysoet J., et al. (2017). *Behav Brain Res*, 317, 434-443.
- (10) Slimani M., et al. (2016). *J Sports Sci Med*, 15, 434-450.
- (11) Clark B.C., et al. (2014). *J Neurophysiol*, 112, 3219-3226.
- (12) Merzenich M.M., et al. (2014). *Front Hum Neurosci*, 8, 385.

PLASTICITÉ DE LA REPRÉSENTATION CORPORELLE, INCORPORATION D'OBJETS ET SENS DU MOUVEMENT

JULIEN BARRA, MARION GIROUX, MICHEL GUERRAZ (Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LPNC, Chambéry)

La représentation mentale que nous avons de notre corps (ou schéma corporel) est un modèle de plasticité ! Cette plasticité est nécessaire face aux changements physiques qui s'opèrent tout au long de la vie, liés à l'avancée normale en âge ou à d'éventuelles blessures physiques par exemple. Comme nous le verrons dans la première partie de cet article, cette plasticité n'est cependant pas toujours optimale et peut conduire à des décalages entre le corps représenté et le corps biologique, comme l'atteste par exemple l'incorporation d'objets externes au schéma corporel. L'étendue fonctionnelle de cette « plasticité » sera discutée dans la seconde partie, tout particulièrement pour ce qui concerne le sens du mouvement (kinesthésie).

Décalages entre schéma corporel et corps biologique

L'exemple le plus notable d'un décalage entre schéma corporel et corps biologique est celui du membre fantôme. La perte soudaine d'un membre s'accompagne le plus souvent d'une sensation de pérennité illusoire de celui-ci, parfois si forte que le patient peut même essayer de marcher, voire serrer une main avec ce membre dit « fantôme ». De tels décalages peuvent aussi être observés alors même que l'intégrité physique du corps est préservée. Une lésion hémisphérique pariétale droite peut par exemple occasionner la sensation de membres fantômes surnuméraires (perception d'un ou plusieurs membres en plus des membres biologiques) ou causer un sentiment de désappropriation corporelle appelé somatoparaphrénie. Dans ce dernier cas, le patient va nier qu'un membre (paralysé) est sien, affirmant même que celui-ci appartient à une autre personne. Plus rare encore et pouvant avoir des conséquences potentiellement graves, est le trouble de l'intégrité corporelle et de l'identité. Ici, les patients ont un sentiment très fort qu'un membre pourtant sain et fonctionnel ne leur « appartient » pas et désirent l'amputer de manière à ce que leur corps physique corresponde à la représentation corporelle à laquelle ils s'identifient.

Les nombreuses interactions réussies avec notre environnement laissent à penser, en tant qu'individus sains, que notre schéma corporel est fidèle à notre corps biologique. Cependant, Head & Holmes proposaient déjà en 1911 (1), que le schéma corporel était malléable, au point de s'étendre jusqu'à inclure des objets, voire même intégrer des outils comme extensions corporelles. L'illusion de la main en caoutchouc (Rubber hand illusion (2)) en est un bon exemple. Dans ce paradigme, l'illusion d'appartenance d'une fausse main au schéma corporel est induite par la stimulation tactile répétée de l'une des mains (cachée) du participant associé

à une stimulation visuelle concomitante de la fausse main placée devant lui (Figure 1A). La perception simultanée de la stimulation tactile de la main du participant et de la stimulation visuelle de la main en plastique conduit en quelques dizaines de secondes à ce que la stimulation tactile soit perçue comme provenant de la main en caoutchouc. Le sentiment d'appartenance s'accompagne de réactions motrices et physiologiques déclenchées lorsque l'intégrité physique de la main en caoutchouc est menacée, par un coup de couteau par exemple. Ainsi, la vue de la menace fait réagir les sujets comme si cette fausse main leur appartenait vraiment. En outre, et à l'instar du syndrome du membre surnuméraire chez le patient cérébrolésé, l'individu sain peut, par le jeu de stimulations visuo-tactiles synchrones, s'attribuer par exemple une troisième main (Figure 1B). L'incorporation d'objets n'est par ailleurs pas limitée à des segments corporels isolés mais peut concerner un corps artificiel dans sa globalité, lorsque la stimulation visuo-tactile synchrone concerne cette fois-ci un mannequin (3) ou un corps virtuel humanoïde (avatar) vu dans une perspective à la première personne. Cette incorporation est d'ailleurs plus marquée encore lorsque la stimulation visuelle est synchronisée avec les actions mêmes du participant, s'accompagnant alors du sentiment d'être l'acteur à l'origine du mouvement visuel (agentivité).

L'agentivité pourrait participer à l'intégration d'objets non corporels dans une conscience cohérente et unifiée du corps. Comme le suggère Merleau Ponty (4), les actions motrices avec un objet externe utilisé comme extension du corps (tel un outil, une canne etc.) peuvent changer cet objet en un auxiliaire corporel, une extension de la structure physique du corps. Des modifications neurales accompagnent d'ailleurs cette extension (5). Les neurones bimodaux visuo-tactiles notamment, dont le champ visuel récepteur englobe la zone de la main, peuvent étendre leurs champs visuels récepteurs jusqu'au bout de l'outil, ce dernier étant alors représenté comme un prolongement de la main. Ces modifications neu-

rales s'accompagnent de modifications comportementales telles que des modulations de la localisation proprioceptive, de la perception de la longueur du bras, de la cinématique des mouvements de saisie etc. (6). L'utilisation d'outils peut aussi moduler certains troubles neuropsychologiques telle que l'héminégligence spatiale unilatérale (négligence de l'espace contra-lésionnel) par exemple. Berti et Frassinetti (7) ont rapporté le cas d'un patient présentant une dissociation entre les espaces proche et lointain. Chez ce patient, la négligence gauche, objectivée par une bissection de ligne dans l'espace proche, disparaissait lorsque la bissection était effectuée avec un pointeur laser dans l'espace lointain. Lorsque le pointeur était remplacé par une baguette permettant d'atteindre la ligne distante, la négligence initiale gauche réapparaissait, comme si la baguette était devenue une extension du bras du patient. La plasticité neurale et la mise à jour de la représentation corporelle, combinées au haut niveau d'efficacité dans l'utilisation de l'outil chez l'homme, sont autant d'arguments en faveur d'une représentation unifiée du corps et de l'outil.

Incorporation d'objets, intégration multisensorielle, et kinesthésie

Bien que le concept d'incorporation d'objets dans une représentation corporelle unifiée soit aujourd'hui bien accepté, son étendue fonctionnelle reste à déterminer. Les objets incorporés sont-ils traités par le système nerveux central comme le sont les membres biologiques ? Les réactions aversives face à une agression d'une main en caoutchouc incorporée vont en ce sens. Qu'en est-il pour ce qui concerne la kinesthésie ? Les signaux visuels provenant d'objets incorporés sont-ils pris en compte pour la kinesthésie comme le sont les signaux provenant des membres biologiques ?

La kinesthésie est le fruit d'une intégration multisensorielle impliquant autant de signaux efférents qu'afférents. La vision y occupe une place toute particulière. Nous avons évalué dans quelle mesure l'information visuelle provenant d'une main en caoutchouc incorporée, pouvait fournir des indices pertinents pour le sens du mouvement (8). Ici, la main en caoutchouc et la main réelle (non visible) étaient stimulées de manière synchrone et continue. À tout instant, lorsque la main en caoutchouc était déplacée latéralement ou d'avant en arrière, les participants avaient l'illusion que leur main biologique – statique – bougeait dans la même direction. Plus l'incorporation de la main en caoutchouc était forte, tel qu'attestée au travers de questionnaires d'incorporations, plus l'illusion kinesthésique l'était aussi. En vertu du fait que l'incorporation peut intéresser un corps virtuel dans sa globalité, nous avons aussi testé si la vue de mouvements segmentaires provenant d'un avatar humanoïde incorporé, pouvait donner lieu à de telles illusions (9). Les participants étaient immergés en réalité virtuelle dans le corps d'un avatar humanoïde vu à la première personne (figure 2B). L'incorporation était obtenue par le biais d'une synchronisation

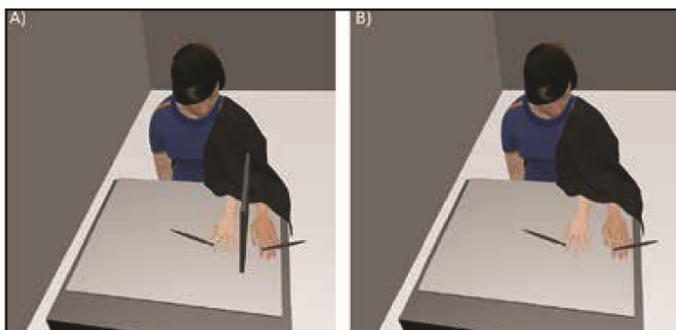


Figure 1 - Illustration du paradigme de la main en caoutchouc: (A) le participant voit une main en caoutchouc alors que sa main réelle est hors de sa vision; l'application de stimulations tactiles synchrones sur ces deux mains induit chez le participant la sensation de ressentir les stimulations sur la main en caoutchouc et développe alors un sentiment que celle-ci devient sa vraie main (B). Main en caoutchouc surnuméraire: le participant voit cette fois-ci la main en caoutchouc ainsi que sa vraie main, les deux étant stimulées simultanément. Le participant a la sensation que la main en caoutchouc devient sienne et s'ajoute à sa vraie main (membre surnuméraire).

Dossier

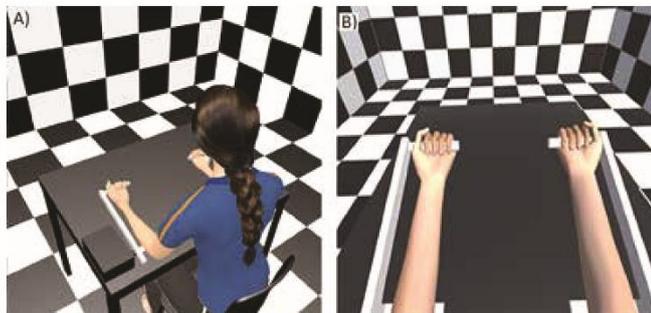


Figure 2 - Illustration du paradigme miroir en réalité virtuelle (10). A : Avatar dans le monde virtuel vu à la 3^e personne. B : Vision du monde virtuel à la 1^{ère} personne.

visuo-motrice, les bras de l'avatar pouvant se mouvoir en synchronie avec les mouvements réels du participant. Une fois l'incorporation attestée, les bras physiques ou virtuels pouvaient être déplacés passivement en flexion ou en extension *via* un exosquelette motorisé. La combinaison du déplacement passif d'un avant-bras avec le déplacement des deux avant-bras de l'avatar (paradigme miroir en situation de réalité virtuelle) provoquait un mouvement illusoire du bras statique.

Les illusions kinesthésiques rapportées ci-dessus attestent que l'information visuelle de mouvement provenant d'objets incorporés peut être intégrée par le système nerveux central pour la kinesthésie, comme l'est celle provenant de segments biologiques. Il faut souligner toutefois que l'incorporation d'une fausse main ou d'un corps virtuel s'accompagne d'un sentiment d'appartenance. Il est donc légitime de se demander si l'incorporation d'objets tels que des outils, pour lesquels il n'existe pas ce sentiment d'appartenance au corps, conduirait aux mêmes conclusions. C'est ce qui ressort d'une étude récente (10) utilisant une version modifiée du paradigme miroir. Pour ce faire, les illusions kinesthésiques ont été étudiées en déplaçant passivement le bras du participant (*via* un exosquelette motorisé) avec un outil à la main, la partie se réfléchissant dans le miroir étant limitée respectivement à

l'outil, au bras, ou aux deux. Les mouvements illusoire concernaient l'autre bras, statique et caché derrière le miroir. Les résultats ont révélé que la vue du déplacement de l'outil seul, tout comme d'ailleurs du bras seul, se réfléchissant dans le miroir, induisait des illusions de mouvement du bras derrière le miroir. Une telle illusion n'apparaissait toutefois que lorsque les participants avaient les mêmes outils dans les deux mains, attestant de processus descendants en jeu ici, la vision de l'outil en mouvement n'étant pas suffisante pour que l'illusion kinesthésique se produise !

Conclusion

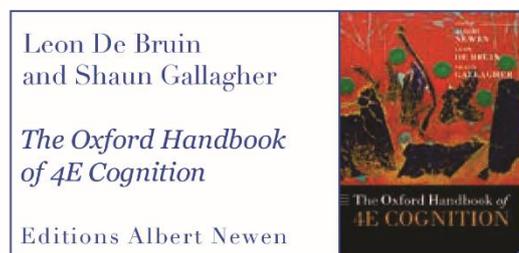
Nous n'avons relaté ici que quelques-unes des nombreuses preuves attestant de la plasticité de la représentation corporelle, tant chez les patients que chez les sujets sains. Dans cet article, nous faisons aussi état de l'étendue fonctionnelle de cette plasticité en particulier pour ce qui concerne le sens du mouvement. L'ensemble de ces données conforte l'hypothèse selon laquelle les objets artificiels incorporés au schéma corporel sont traités, tout au moins dans une certaine mesure, comme ceux provenant du corps lui-même.

julien.barra@univ-smb.fr
marion.giroux@univ-smb.fr
michel.guerraz@univ-smb.fr

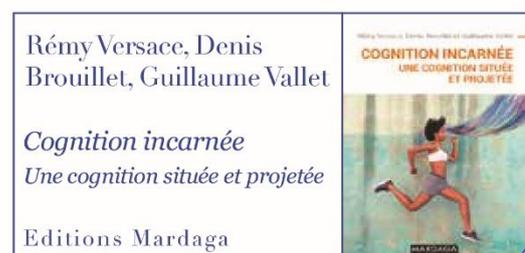
RÉFÉRENCES

- (1) Head H., Holmes HG. (1911) *Brain*, 34, 102-254.
- (2) Botvinick M., Cohen J. (1998). *Nature*, 391, 756.
- (3) Ehrsson HH. (2007). *Science*, 317, 1142-1175
- (4) Merleau-Ponty M. (1962). New York : Humanities Press.
- (5) Iriki A. et al. (1996). *NeuroReport*, 7, 2325-2330.
- (6) Miller L. et al. (2018). *Nature*, 561, 239-242.
- (7) Berti A., Frassinetti F. (2000) *J Cogn Neurosci*, 12, 415-20.
- (8) Metral M., Guerraz M. (2019). *Conscious Cogn*, 73, 102761. doi: 10.1016/j.concog.2019.05.009
- (9) Giroux M. et al. (2018). *PLoS ONE*, 13, e0203086.
- (10) Guerraz M. et al. (2018). *Neuroscience*, 388, 11-22

Pour prolonger le dossier...



ISBN-13: 978-0198735410 - ISBN-10: 0198735413
https://www.amazon.com/Oxford-Handbook-Cognition-Library-Psychology/dp/0198735413#reader_0198735413



ISBN 978-2-8047-0593-0
<https://www.decitre.fr/livres/cognition-incarnee-9782804705930.html>



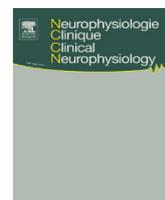
ELSEVIER

Disponible en ligne sur

ScienceDirect
www.sciencedirect.com

Elsevier Masson France

EM|consulte
www.em-consulte.com/en



COMPREHENSIVE REVIEW

Functional properties of extended body representations in the context of kinesthesia

Julien Barra^a, Marion Giroux^a, Morgane Metral^b,
Corinne Cian^{a,c}, Marion Luyat^d, Anne Kavounoudias^e,
Michel Guerraz^{a,*}

^a Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LPNC, 38000 Grenoble, France

^b Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, LIP/PC2S, Grenoble, France

^c Institut de Recherche Biomédicale des Armées, Brétigny sur Orge, France

^d Univ. Lille, URL 4072 – PSITEC – Psychologie : Interactions, Temps, Emotions, Cognition, F-59000 Lille, France

^e Aix-Marseille University, CNRS, LNSC UMR 7260, F-13331 Marseille, France

Received 2 September 2020; accepted 16 October 2020

KEYWORDS

Body representation;
Embodiment;
Kinesthesia;
Multisensory-
Integration;
Ownership

Abstract A person's internal representation of his/her body is not fixed. It can be substantially modified by neurological injuries and can also be extended (in healthy participants) to incorporate objects that have a corporeal appearance (such as fake body segments, e.g. a rubber hand), virtual whole bodies (e.g. avatars), and even objects that do not have a corporeal appearance (e.g. tools). Here, we report data from patients and healthy participants that emphasize the flexible nature of body representation and question the extent to which incorporated objects have the same functional properties as biological body parts. Our data shed new light by highlighting the involvement of visual motion information from incorporated objects (rubber hands, full body avatars and hand-held tools) in the perception of one's own movement (kinesthesia). On the basis of these findings, we argue that incorporated objects can be treated as body parts, especially when kinesthesia is involved.

© 2020 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

* Corresponding author at: Psychology and Neurocognition Laboratory (CNRS UMR 5105), University Savoie Mont Blanc (USMB), France.
E-mail address: michel.guerraz@univ-smb.fr (M. Guerraz).

<https://doi.org/10.1016/j.neucli.2020.10.011>
0987-7053/© 2020 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Please cite this article in press as: Barra J, et al. Functional properties of extended body representations in the context of kinesthesia. *Neurophysiologie Clinique/Clinical Neurophysiology* (2020), <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2020.10.011>

Introduction

A large body of research has shown that a person's internal body representation is a rather flexible construct and is not at all fixed or rigid. Over a century ago, Head and Holmes [51] introduced the notion of a multimodal body schema, i.e. a dynamic, multisensory representation of the body that is constantly updated to encode the body parts' morphology, location and configuration in space. Head and Holmes even suggested that this internal representation can expand to include external objects:

"It is to the existence of these [body] schemata that we owe the power of projecting our recognition of posture, movement and locality beyond the limits of our own bodies to the end of some instrument held in the hand. Without them we could not probe with a stick, nor use a spoon unless our eyes were fixed upon the plate. Anything which participates in the conscious movement of our bodies is added to the model of ourselves and becomes part of these schemata" ([51], page 188).

In this paper, we will present a non-exhaustive review of published research evidence that attest to the plasticity of body representation. Beyond behavioral or neural changes resulting from pathological transformation or natural physical changes that occur as a person grows up and ages, and following in Head and Holmes's footsteps, our review will focus on the capacity of body representation to be stretched to include objects, whether those objects have a corporeal appearance (such as fake body segments, e.g. a rubber hand; virtual whole bodies, e.g. avatars), or not (e.g. tools). This inevitably questions the extent to which the representation of these incorporated objects has the same functional properties as the representation of the owner's body parts themselves, and therefore whether or not they can be treated as part of one's own body. This question will be tackled from the perspective of self-motion perception (kinesthesia) which is an effective and original approach to investigate the functional properties of extended body representations. After a brief presentation of what self-motion perception is and of its multi-sensorial origin, we shall attempt to put forward in this paper a broad concept of multisensory integration in kinesthesia that includes not only afferent - efferent signals originating from the real biological body and priors, but also visual motion cues originating from incorporated objects.

The plasticity of body representation and the sense of ownership

Given the succession of physical changes that occur as a person ages or in the event of physical and brain injury, a plastic body representation is crucial and can be seen as an effective means of adaptation. In some circumstances, however (such as limb amputation, alien hand syndrome after stroke, rapid weight loss, and to a lesser extent, rapid growth during childhood and puberty), the body representation can appear at first glance to be far more rigid than one might expect. Furthermore, as we shall see below, manifestations of body representation plasticity can also be observed in conditions

in which the body representation strongly deviates from the owner's biological body parts.

Disorders of body representation and body ownership

Most individuals who suddenly lose a limb feel the presence of the missing limb and experience sensations for a variable period of time after the loss [54,102]. The missing limb's presence can be felt so strongly that it can influence motor behavior; for example, a patient may try to walk on a phantom leg or shake hands using a phantom hand [77]. The existence of this type of body representation disorder (first described by Paré in 1552 and dubbed the "phantom limb" by Mitchell in 1871 [87]) shows that the representation can extend quite far from our actual biological body but is ultimately less malleable than one might expect. However, it must be borne in mind that in some amputees, phantom limb sensations fade over time and will disappear after a few months or years. These individuals appear to eventually reconcile their body representation with their actual body [102]. In other individuals, phantom sensations can persist for decades. In these individuals, the phantom sensation can even be distorted; for example, over time after amputation of an upper limb, the phantom hand may gradually retract inside the stump, a phenomenon called telescoping. Even more surprisingly, Ramachandran and Blakeslee [101] reported on a patient whose hand was usually felt as being attached to the elbow (the stump) but which extended into the normal position when engaged in motor imagery actions, such as shaking hands. Counterintuitively, the existence of phantom limb syndrome might therefore provide as many arguments in favor of a highly plastic body representation as arguments in favor of a rigid one. The vast body of neuroimaging literature on the reorganization of the sensorimotor network after amputation also reinforces the concept of a flexible body representation (for reviews, see [32,56]).

Disorders of body representation can be due to sensorimotor network dysfunction as suggested by the phantom limb syndrome but can also be due to a dysfunctional motor network, as suggested by the alien hand syndrome observed after stroke. The alien hand syndrome as defined by Doody and Jankovic [22] is characterized by involuntary and unwilling goal-directed movements of the contra-lesional hand. The hand is perceived as "foreign" or as having "a will of its own". The alien hand syndrome can be explained in the framework of motor learning and control, as a dysfunction in the relationship between motor control commands and sensory feedback, leading to the feeling that the hand no longer belongs to one's own body (body ownership disorder) and that one is no longer able to move and control it (agency disorder) [50,116]. These body representation disorders have recently been proven to be sensitive to the mirror box paradigm [107] attesting once again to the concept of a plastic body representation despite marked disorders.

Following rapid weight loss (such as in anorexia nervosa) or massive weight loss (such as after bariatric surgery), impaired performance in tasks concerning both implicit and explicit representations of the body have also been

Please cite this article in press as: Barra J, et al. Functional properties of extended body representations in the context of kinesthesia. *Neurophysiologie Clinique/Clinical Neurophysiology* (2020), <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2020.10.011>

reported. For instance, in an aperture task (an implicit task in which participants are required to estimate whether they would pass through apertures – doors – of various widths), patients with anorexia nervosa significantly underestimate their “passability”, i.e. as if their body was larger than it really was [42,43,81]. These data matched the patients’ clinical complaints of body overestimation and dissatisfaction. In cases of anorexia nervosa, the rapidity and/or scale of weight loss can prevent the patient from correctly and immediately updating their body representation. Despite this distorted body representation, these patients are nevertheless more inclined than healthy females to experience ownership of an artificial rubber hand [28,62]. Interestingly, their tendency to overestimate the size of their hand (measured prior to any experimental manipulation) faded after rubber hand incorporation. In contrast, healthy females correctly estimated hand size before and after induction of illusory rubber hand ownership [62]. Hence, as with amputees, patients with anorexia nervosa appear at first glance to be locked into a body representation related to their previous body size and weight [42,81] but still display a highly plastic body representation as evidenced by their propensity to experience ownership of an artificial rubber hand.

Many lines of research in neuropsychology have also highlighted the modifiable nature of body representation and sense of ownership. For example, injuries to the right hemisphere (including damage to the temporoparietal regions, the insula and the basal ganglia) can cause a sense of disownership referred to as somatoparaphrenia. In this condition, patients suffering from motor loss may deny that their paralyzed limb is actually theirs and may even claim that the limb belongs to another person (for a review, see [125]). In its most extreme form, brain lesions resulting from tumor resection in the temporoparietal region can even prompt a lack of perceived ownership for the whole body [115]. Body integrity disorder is another intriguing, rare condition in which patients feel strongly that a healthy limb does not “belong” to them and wish to have it amputated so that their physical body matches their body representation [31]. Interestingly, Blom et al. [8] reported that surgery is helpful in patients with body integrity disorder after amputation, as their disability score is significantly lower than in patients not having undergone surgery.

Body representation plasticity and body ownership in healthy individuals

The disorders observed in people with neurological or psychiatric conditions show that the body representation can be both plastic and different from the actual (biological) body. Most people rarely experience anything like the disorders mentioned in the previous paragraph. Our many successful interactions with the environment prompt us to feel that our body representation matches our biological body perfectly. However, the body representation is a construct and therefore does not reflect the exact dimensions and shapes of the body (see [69,130]). As we will see below through the example of the life-span development and body ownership illusions in healthy individuals, representation distortions

are not specific to neurological or psychiatric diseases but also exist in healthy individuals, albeit in attenuated forms.

Age-related body representation and brain plasticity

Plasticity of the body representation is required during development because of the major morphological changes which evolve continuously with age. The clumsiness often observed in children and teenagers, for example, may be partly the result of a lag between rapid body growth and the updating of body representation (see [50] for contradictory results). As an example, the ability to anticipate postural perturbations during voluntary actions, which is based on internal body representation, develops between 3 and 8 years of age but remains below the level of performance of an adult at the age of 16 (see review [2]). Of prime importance for body representation and therefore motor behavior, proprioceptive acuity has been found to continuously improve from childhood to late adolescence [64,129]. In parallel, age-related brain maturation proceeds, including the structural and functional changes that occur in the sensorimotor network throughout childhood and adolescence (see review [55,96]). Brain changes also occur later in the fronto-parietal network [67], which is crucial for self-body perception [90] and especially the inferior parietal cortex, which is strongly involved in kinesthetic perceptions in adults [60,89] and children [34]. Interestingly, like young children, the ability of older people to finely perceive body motion based on muscle proprioceptive information is impaired after the age of 65 years [17]. However, by increasing the strength of connectivity between the sensorimotor cortex and the lower parietal lobule, elderly subjects partially compensate for this proprioceptive impairment [66]. Whether for the young or the elderly, these data underline the importance of cortical plasticity across the lifespan for the development or maintenance of body representations.

Body ownership illusions

Body ownership illusions refer to the illusory perception of external corporeal objects as being parts of one’s own body, i.e. as being incorporated into one’s body. As we shall see, such illusions provide interesting insight on how body representation in healthy individuals is plastic, albeit with obvious constraints (see [18,58,115,123]). Below, we present three well-known types of body illusion paradigm: (i) the rubber hand and full body illusions, (ii) avatar manipulations in virtual reality, and (iii) tool incorporation phenomena.

Tastevin [118] pioneered research on body ownership illusions and showed that individuals could perceive a plaster replica of one of their fingers protruding from a cloth as their own finger when the latter was hidden from view but moved in synchrony with the plaster replica. In more contemporary studies, ownership has been extended to artificial hands (see [9]) and full bodies (the full body ownership illusion; see [4,93,113]).

In the rubber hand paradigm, a sensation that a fake rubber hand belongs to a person’s body is induced by repeated tactile stimulation (usually with a paintbrush) of one of the participant’s hands (hidden from view) and the rubber hand placed in front of the participant. In this particular experimental set-up, there is a spatio-temporal match between the visual input (seeing a rubber hand being stroked) and

Please cite this article in press as: Barra J, et al. Functional properties of extended body representations in the context of kinesthesia. *Neurophysiologie Clinique/Clinical Neurophysiology* (2020), <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2020.10.011>

tactile input (feeling a real hand being stroked). After some time, most participants report perceiving the tactile stimulation as if it were coming from the rubber hand, and thus perceiving the latter as part of their own body. This corresponds to the subjective experience of the rubber hand illusion. Moreover, when asked to point blindly to the position of their real hand, participants typically give proprioceptive estimations that are shifted toward the rubber hand [1,9,69,83,120]. This proprioceptive drift shows that visual positional information originating from the rubber hand is used to determine the position of the biological hand with respect to the body. In addition to illusory ownership and proprioceptive drift, automatic motor and autonomic responses can be triggered when the rubber hand is under threat, such as when the experimenter makes a stabbing movement towards it with a knife [25,115]. Seeing the knife approaching makes the subjects react as if the rubber hand were their own, and they move their real hand to avoid the knife - even though the real hand is never actually in danger. Functional magnetic resonance imaging (MRI) studies showed that under these circumstances, brain regions known to be involved in pain anticipation (the anterior cingulate cortex) or the urge to move the arm (the supplementary motor area) are activated [33,95].

As mentioned above, self-attribution can range from a fake finger to ownership of a full artificial body. Indeed, synchronous stroking of the real body and either a mannequin [26,93,94,127] or a virtual body [61,110,115], displayed from a first-person perspective through a head-mounted-display, typically induces self-attribution of the artificial body, the latter then being perceived as the source of the visuotactile signals. As with the rubber hand, experimentally threatening this self-attributed artificial body with a knife induces the same physiological responses (e.g. skin conductance responses) as when the participant's real body is threatened [49]. It should be noted that visuotactile stimulation can even evoke the illusion of possessing an invisible full body. This illusion can occur when participants observe through the head-mounted-display a paintbrush moving through an empty space and defining the contours of an invisible body, while being simultaneously stroked on the corresponding parts of their biological body hidden from view. Interestingly, owning such an "invisible body" reduces anxiety responses in potentially stressful situations, such as when facing a stern-faced audience [49].

However, it must be borne in mind that visuotactile synchronization (i.e. bottom-up information processing) is not sufficient for any object to be self-attributed. Indeed, top-down processes modulate the strength of self-attribution according to the anatomical and morphological similarity between the object and the internally stored representation of the body [52,70,120,123]. It is important to note that ownership illusion is often eliminated by a non-corporeal object, but as mentioned above can be elicited in space without any object at all [48,49]. This indicates that morphological similarity *per se* is not a requirement for body ownership since it can occur with an invisible body, but that morphological dissimilarity can eliminate ownership illusion. It is also important to note that all the components of the rubber hand illusion (embodiment, proprioceptive drift and response to threat) and those of the full body illusion almost

completely disappear when the visual and tactile stimulations are not synchronous [9,23].

Illusory ownership of a rubber hand or an artificial full body can be achieved with combinations of synchronous afferent signals; this stimulation can be visuotactile (see above) but can also be visuo-proprioceptive [75], tactile-proprioceptive [24] or even tactile-auditory [104,120]. In all these circumstances, illusory ownership is produced by the spatiotemporal coincidence of afferent signals in the absence of voluntary action. However, object incorporation or body ownership can also occur when visual stimulation (for instance) is synchronized with motor commands [59,74,91,92,112,108]. In Sanchez-Vives et al.'s experiment [112], participants wore a data glove that transmitted the positions of the fingers to a virtual hand projected onto a screen in front of the participant. Synchronous visuomotor combination induced ownership of the virtual arm and proprioceptive drift, just as a visuotactile combination (for instance) would. Interestingly, finger, hand or full body ownership is even more strongly and positively influenced by congruent visuomotor coincidence than by visuotactile coincidence [65]. This suggests a crucial role of consistent active motion information into attribution of self-body parts.

Active motion helps to build a coherent body representation

The afferent signals coupled to motor commands (efferent signals) not only induce ownership but also prompt the participants to feel that they are producing the movement. This feeling of control over bodily actions (known as the sense of agency) contributes strongly to the way in which individuals consciously experience their bodies [1,19,57,70,120,131]. Indeed, Tsakiris and Haggard [120] showed that after visuotactile stimulation in the rubber hand illusion, body awareness is partly fragmented. In a novel experiment, these researchers showed that when only one finger was stroked on the rubber hand (either the index or the little finger), only the stimulated finger was perceived to be significantly closer to the rubber hand than it really was, whereas the unstimulated fingers were not; the proprioceptive drift was therefore substantially localized and restricted to the stimulated finger. In contrast, when active movement of a single digit is coupled with a projected image of the hand (visuomotor stimulation), the proprioceptive drift is not localized to that digit and spreads across the whole hand [121]. Tsakiris et al. concluded that "*whereas a purely proprioceptive sense of body-ownership is local and fragmented, the motor sense of agency integrates distinct body-parts into a coherent, unified awareness of the body* (from [122], p 658).

Agency may well be involved in the integration of several distinct body parts into a coherent body representation. As mentioned above, synchronization alone is not sufficient for the self-attribution of an object. By way of an example, visuotactile stimulation does not induce the body illusion if the rubber hand is replaced by a piece of wood [52,123], probably because there is no functional reason for a piece of wood to be part of one's body. However, as suggested by Merleau-Ponty ([79], p 139), "*motoric actions with an external object used as an extension of the body (such as a cane) may change that external object to a bodily auxiliary,*

an extension of the bodily synthesis” (see also [20,86]). The motor sense of agency may therefore help to integrate not only body parts but also functional objects (e.g. tools) into a coherent integrated sensorimotor representation of the body.

Tool incorporation phenomena

Human beings frequently use tools that, among other purposes, extend our body structure and the spatial boundaries of our actions [71]. Under these circumstances, a precise sensorimotor representation of the body plus the tool is crucial for accurate interaction with the environment [35,36]. Accordingly, it has been shown that the use of tools is accompanied by changes in neural substrates that underlie sensorimotor body representations [11,53,72]. This is the case for the bimodal neurons found in the pre-motor and parietal cortices of monkeys, which are activated both in response to tactile stimulation of a given body region and to visual stimuli from the space adjacent to it. Interestingly, these neurons also respond to stimuli near the end of a tool (a rake) when the animal has been trained to use the tool to retrieve food; the neurons’ receptive fields (linked to stimuli near the hand) expanded to include the entire length of the tool; hence, the tool became represented as an extension of the hand [53]. Reports of body representation being updated through tool use are also well documented (for a recent review, see [73]). For instance, tool use has been shown to modulate proprioceptive localization [37] and the user’s tactile perception [12,29,85]. Tool use can also generate an increase in the perceived length of the arm using the tool [68,85,119] and change the kinematics of grasping movements [11]. It must also be noted that tool use can remap the brain’s representation of body space. Indeed, Berti and Frassinetti [5] reported on a case of neglect with dissociation between near and far space. The patient’s left neglect (objectivized through a bisection line in the space near him) disappeared when bisection was performed via a laser pen in the space far from him. When the laser pen was replaced by a long stick that allowed the patient to reach the distant line, the original left neglect re-emerged - as if the stick was an extension of the patient’s arm and had been integrated into his body representation.

The observed relationships between neural plasticity, body representation updating, and the high level of efficiency in tool use in humans are strong arguments in favor of an integrated sensorimotor representation of the body plus the tool [86,117,130]. As pointed out by de Vignemont and Farnè [21], it should nevertheless be borne in mind that in contrast to (for instance) a rubber hand, tools are rarely, if ever, experienced as if they belonged to oneself: “*the feeling of ownership that we have of our bodies clearly does not extend to, for example, the fork we use at dinner*” ([10], p 783).

To sum up, body representation appears to have rather flexible boundaries and can expand to include rubber body segments, avatars, and tools. However, the extent of body plasticity is subject to debate; one can question whether incorporated objects are processed in the same way as biological body parts. Some of the above-mentioned findings show that at least some of the visual information originating from incorporated objects is treated in the same way

that information from biological limbs would be. For example, the fact that visual threats to an incorporated virtual body trigger neurophysiological correlates of anxiety means that visual stimuli from the virtual body are processed similarly to those from the biological body. Furthermore, the proprioceptive drift observed in the rubber hand illusion shows that the visual position information from the rubber hand is used to determine the biological hand’s position with respect to the body, as would be the case for information from the biological hand [126]. It can therefore be hypothesized that visual information from incorporated objects can also provide relevant cues for sensing one’s own movement, just as information from biological body segments would. Below, we briefly describe the phenomenon of kinesthesia and its multisensory nature, and then we provide experimental arguments attesting to the processing of visual motion information from incorporated objects (rubber hands, full-body avatars, and hand-held tools) when perceiving one’s own movement (kinesthesia).

Multisensory body representation and the sense of movement

Bodily incorporation of rubber hands, virtual bodies or even tools via the manipulation of multisensory and sensorimotor signals show that multisensory integration is a key element in the process of updating the structure of body representation and therefore contributes to the sense of ownership [9,23,24,124,132]. Multisensory integration is also the process that provides individuals with a coherent perceptual experience of limb movements, known as kinesthesia (a term first introduced by Bastian in 1888 [3]), and which combines all available signals from various afferent and efferent sources.

Involvement of afferent and efferent signals in kinesthesia

Proprioceptive signals (e.g. from muscle) are of prime importance in both position sensing and kinesthesia (for reviews, see [97,98]). Strong evidence comes from patients suffering from acute sensory neuropathy. In this situation, the large fibers that normally provide proprioceptive afferents from the whole body have been impaired by illness. Although the patients are still capable of motor actions, they lose their ability to perceive limb positions and movements in the absence of visual feedback [109,119]. Reports on the illusory movements induced by muscle vibration also shed light on the involvement of proprioception in kinesthesia [13,41,88]. The tendon vibration technique has been widely used to investigate the influence of muscle spindle endings on spatial perception and motor control. The application of low-amplitude vibration of a particular frequency (typically in the 20–80 Hz range) to a muscle or tendon mainly activates the primary spindle endings (type Ia afferent fibers), the firing of which appears to be interpreted by the central nervous system as muscle elongation [106] and gives rise to an illusory sensation of joint displacement [41].

Many studies have shown that perception of one’s own movement is not derived solely from proprioceptive (muscular) signals but has a deep multisensory nature that involves

Please cite this article in press as: Barra J, et al. Functional properties of extended body representations in the context of kinesthesia. *Neurophysiologie Clinique/Clinical Neurophysiology* (2020), <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2020.10.011>



Fig. 1 The figure illustrates the arrangement of the mirror paradigm. One arm is facing the mirror and the other arm is placed behind this mirror and hidden from view.

other afferent signals, including touch [6] and vision [71]. For instance, illusory hand displacements can be induced through the tactile stimulation of skin receptors by a rotating device placed under the palm of the hand [6,7,14,17]. Visual illusions in healthy individuals and patients also provide clues about multisensory integration. One example is the mirror paradigm: in the typical mirror box paradigm (see Fig. 1), one of the participant's hands is moved either actively or passively in front of a parasagittal mirror (that separates the left and right sides of the body) while the other hand is kept stationary behind the mirror, hidden from view (see [100]). In this situation, reflection of the moving hand in the mirror often gives the illusion of symmetrical movements, that is, gives the kinesthetic illusion that the hidden static hand is moving in the same way as the other one.

Illusory symmetrical movements in the mirror box paradigm can be experienced by healthy individuals [15,16,46,82] but also by patients with body representation disorders such as amputees [102,103]). Ramachandran and Hirstein [102] reported the case of a patient who had his left arm amputated for 9 years. When this patient put his hands in the mirror box, tried to make bilateral mirror-symmetric movements while looking at the mirror, he exclaimed that he experienced vivid sensations of movement originating from the muscles and joints of his phantom left arm.

The clinical and experimental evidence demonstrate that the sense of movement is derived from efferent signals (originating from volitional efforts) as well as from afferent muscular, tactile and visual signals (see Fig. 2). The way in which volitional control contributes to kinesthetic perception is not straightforward. Some researchers have suggested that it is useful to separate self-generated movements from those produced by an external agency [44,45,76] and thus remove sensory ambiguities. However, an efferent signal can also be integrated as an afferent signal for the purpose of movement perception (see [38]). For instance, amputees may report that their phantom limb has kinesthetic properties, such as the capacity for voluntary movement [100]. It seems that in the absence of contradictory afferent signals, the central nervous system takes account of the efferent signal as if the limb movement had

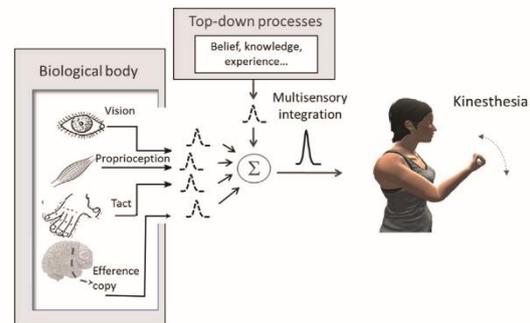


Fig. 2 The general principles of self-motion perception: optimal integration of afferent - efferent signals originating from biological body parts and priors.

truly been performed. In line with this argument, Mercier et al. [78] showed that transcranial magnetic stimulation over the part of motor cortex that represents the missing hand in amputees can elicit phantom movements, the intensity of which was related to the stimulation intensity. Activation of motor neurons of a particular limb therefore continue to be associated with perception of movements of that limb. Lastly, Metral et al. [80] showed that efferent and afferent signals interact with one another in the context of kinesthesia. Using the mirror paradigm, the researchers showed that both the occurrence and intensity of the kinesthetic mirror illusion in healthy individuals were modulated by whether or not the volitional effort of the arm subjected to the mirror illusion (isometric contraction ~10 % of maximal voluntary force) was congruent with the visual information from the mirror.

Multisensory integration and kinesthesia

As mentioned above, both body representation and the sense of movement rely on multisensory integration, i.e. the integration of synchronous but independent signals (see Fig. 2). This may be the vision of a stroked rubber hand and the tactile sensation felt in the real hand [9] or the congruent visual, proprioceptive and efferent signals generated in the mirror paradigm [46,80]. Recent research findings on body ownership and the perception of one's own motion suggest that the different sensory signals related to a given event are integrated as a weighted linear combination of perceptual estimates (see the seminal study by Ernst and Banks [27]) and therefore follow Bayesian inference rules. However, according to Bayesian rules, incoming signals are interpreted in the context of prior experiences and sensations, and the weights applied to each signal are proportional to their relative reliability - a less reliable signal is given less weight in the perceptual estimates. Recent studies have shown that Bayesian rules can account for the multisensory integration underlying the perception of body ownership [26,63,111], whole body displacements [30,99,128] and the perception of arm or hand movement [14,105].

No matter how the signals interact with each other, it is now clear that the central nervous system takes advantage of any available signals (whether afferent or efferent)

Please cite this article in press as: Barra J, et al. Functional properties of extended body representations in the context of kinesthesia. *Neurophysiologie Clinique/Clinical Neurophysiology* (2020), <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2020.10.011>

when building a coherent body representation and kinesthetic percepts. In this respect, one can hypothesize that if incorporated objects (such as a rubber hand, an avatar or even a tool) can be treated as part of one's own body, then the signals originating from these objects will undergo multisensory integration in the same way as signals originating from the biological body. In the following section, we review our recent research results that support the aforementioned hypothesis for the incorporation of either a rubber hand, an avatar or a tool.

The perception of body motion is influenced by incorporated objects

As reported above, object incorporation is constrained by top-down processes that gate the processing of bottom-up information (i.e. bimodal synchronous stimulation); the closer the object is to the internally stored representation of the human body, the more likely it is to be incorporated. Accordingly, the incorporation of humanoid avatars in virtual reality is rather straightforward [93] and is therefore a convenient way of testing whether visual motion information from the incorporated object (here, a humanoid avatar) is integrated to infer one's own movements. This was the rationale of a recent study by Giroux et al. [39], using a virtual version of the mirror paradigm. The participants wore a head-mounted-display designed specifically for immersive virtual reality environments; real-time head tracking mechanisms enabled perspective correction during head movement. Firstly, participants were immersed within the body of a humanoid avatar and saw the latter from a first-person perspective. They sat at a table with their elbows on the table. Prior to any experimental manipulation, the participants were required to actively flex and extend their forearms for one minute by alternating phase and anti-phase movements. The avatar's forearms faithfully reproduced the participant's real movements, as captured by a motion capture system. Given the morphological similarity between the biological and virtual bodies and the efferent signals' significant contribution to the way individuals consciously experience their bodies [57,65], one minute of practice proved to be enough to give participants the illusion of ownership over the virtual body. Once body ownership had been achieved and while the participants were still immersed in their virtual body, the participant's physical or virtual arms could be flexed or extended passively (as in the physical mirror paradigm). In line with the starting hypothesis, the combination of passive displacements of the left forearm with displacements of the avatar's two forearms induced a vivid illusory displacement of the static right arm in most participants. Interestingly, the occurrence and strength of the kinesthetic illusion in this virtual mirror paradigm were similar to those reported in the physical mirror paradigm. The results of Giroux et al.'s study [39] therefore confirmed that the central nervous system used visual motion information originating from the virtual arms of the incorporated avatar body to build up coherent kinesthetic percepts, just like information coming from the body's true arms in a real visual environment. Hence, the virtual body - or at least the virtual arms - seem to be treated as part of the body itself (see also [40]).

We have seen above that temporal coincidence between visual and tactile stimulations can be enough to induce the self-attribution of certain objects. This is the case in the rubber hand illusion induced by repeated, synchronous, visuotactile stimulation. In a recent experiment, Metral and Guerraz [84] sought to establish whether visual motion information from an incorporated rubber hand could provide relevant cues for the sense of movement. The rationale for their experiment was similar to that performed by Giroux et al. [39], except that body ownership was limited to a rubber hand with which participants had never had a motor relationship and therefore no sense of agency. In these experiments, both the rubber hand and the unseen real static hand were stroked synchronously or (in the control condition) asynchronously. Following three minutes of stroking, incorporation of the rubber hand was evaluated using the Embodiment Questionnaire [9]. Next, the rubber hand was moved either in the lateral or sagittal directions at a constant velocity of 4 mm/s for 5 s, while the stroking stimulation continued. The results showed that in the synchronous stroking condition (leading to ownership of the rubber hand), movement of the rubber hand induced illusory movement in the static, hidden, biological hand in the same direction. The kinesthetic illusion was far less intense or was absent in the asynchronous stroking condition; hence, it was evoked by viewing the movement of an embodied rubber hand and not just that of a rubber hand *per se*. Furthermore, the stronger the ownership of the rubber hand, as ascertained by the Embodiment Questionnaire, the stronger the kinesthetic illusion (see also [114]). Hence, even if the participants had never previously had a motor experience or a sense of agency with the rubber hand, the combination of visual motion cues with concomitant touch information from the fake hand was sufficient to consistently prompt misappropriation of the rubber hand and the perception of illusory movement of the real hand.

The kinesthetic illusions observed during full-body and rubber-hand incorporations show that visual motion information originating from corporeal objects incorporated in one's own body representation is integrated for kinesthesia just as visual motion information from the biological body parts would be. However, the question is then whether the incorporation of non-corporeal objects such as tools (for which there is no body ownership) would give similar results. This was the rationale behind a recent series of studies performed by our research group [47], using a modified version of the well-known mirror paradigm. To this end, kinesthetic illusions were investigated by passively moving one participant's arm with a hand-held tool, using the mirror paradigm but by reflecting only the tool, only the arm, or both at the same time. The illusory movements concerned the other arm, which was static and held an identical tool but was hidden behind the mirror. Our results showed that seeing the displacement of the tool alone in the mirror induced kinesthetic illusions in the hidden arm, just as seeing the reflected arm itself did. However, top-down processes were again at play here. Indeed, the kinesthetic illusion occurred only when participants held the same tool in each hand ([47], Experiment 2). Seeing the moving tool was therefore not sufficient for the tool mirror illusion to occur; holding the same tool in each hand was an essential condition. Lastly, it was shown that prior practice with the tool was not required

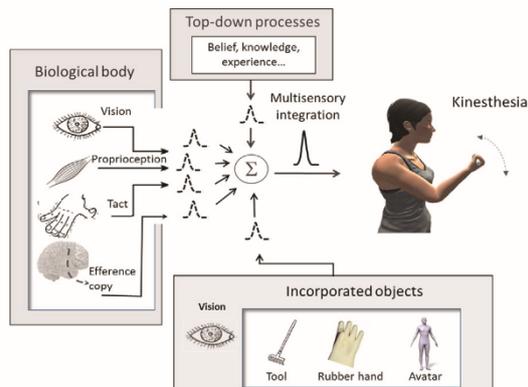


Fig. 3 An enlarged view of self-motion perception: optimal integration of afferent - efferent signals originating from biological body parts, priors *and* visual motion cues originating from incorporated corporeal or non-corporeal objects.

for induction of the tool mirror illusion - probably because human beings are used to using tools. Just holding a tool might be enough for a rudimentary tool incorporation to occur. Therefore, visual motion information originating from a tool held in the hand is integrated when sensing arm movement in the same way as information from incorporated body parts (a full body or a rubber hand) is integrated.

Taken together, it appears that incorporated objects seem to be treated as part of one's own body and visual motion signals originating from these objects undergo multisensory integration in the same way as signals originating from the biological body. In this regard, and to provide a broader view of what multisensory integration in self-motion perception is, these signals need to be added alongside biological signals, as can be seen in Fig. 3.

Conclusion

Here, we have covered in a single review a wide spectrum of manifestations of body representation plasticity both in pathological and healthy populations. As described in the first part of this review, a simple multisensory manipulation (such as visuotactile stimulation) is enough to generate an illusory experience in healthy individuals in which artificial objects (whose appearance can deviate to some extent from real counterparts) are perceived as being part of one's own body. If these artificial objects are treated as part of the body, one might expect that some of their properties should be considered by the central nervous system in the same way as properties originating from the real (biological) body itself. Here we report corroborating evidence attesting that the central nervous system takes advantage of visual motion information originating from incorporated corporeal or non-corporeal objects for the purpose of kinesthesia, just as it does for information related to the real body. This is true even when the object (e.g. a tool) extends the body representation but is not owned *per se* ([47], see also [20]). Based upon this evidence, the present review highlights the necessity to update contemporary models of multisensory integration in kinesthesia and include in those models, not

only afferent - efferent signals originating from the biological body and priors, but also signals originating from incorporated objects. Beyond the particular case of multisensory integration in kinesthesia, this review gives credit to the hypothesis put forward by Head and Holmes [51] in the early 20th century, according to which incorporated artificial objects are treated in a similar way as those originating from the body itself.

Funding

This research did not receive any specific grant from funding agencies in the public, commercial, or not-for-profit sectors.

Competing interests

None of the authors have any conflicts of interests.

Acknowledgment

We thank Dr David Fraser (Biotech Communication, Damery, France) for improving the manuscript's English.

References

- [1] Abdulkarim Z, Ehrsson HH. No causal link between changes in hand position sense and feeling of limb ownership in the rubber hand illusion. *Atten Percept Psychophys* 2016;78:707–20.
- [2] Assaiante C, Barlaam F, Cignetti F, Vaugoyeau M. Body schema building during childhood and adolescence: a neurosensory approach. *Neurophysiol Clin* 2014;44:3–12.
- [3] Bastian HC. The "muscular sense"; its nature and cortical localisation. *Brain* 1988;10:1–137.
- [4] Beaudoin M, Barra J, Dupraz L, Mollier-Sabet P, Guerraz M. The impact of embodying an elderlybody avatar on motor imagery. *Exp Brain Res* 2020;238:1467–78.
- [5] Berti A, Frassinetti F. When far becomes near: remapping of space by tool use. *J Cogn Neurosci* 2000;12:415–20.
- [6] Blanchard C, Roll R, Roll JP, Kavounoudias A. Combined contribution of tactile and proprioceptive feedback to hand movement perception. *Brain Res* 2011;1382:219–29.
- [7] Blanchard C, Roll R, Roll JP, Kavounoudias A. Differential contributions of vision, touch and muscle proprioception to the coding of hand movements. *PLoS One* 2013;8:e62475.
- [8] Blom RM, Hennekam RC, Denys D. Body integrity identity disorder. *PLoS One* 2012;7:e34702.
- [9] Botvinick M, Cohen J. Rubber hands' feel' touch that eyes see. *Nature* 1998;391:756.
- [10] Botvinick M. Neuroscience. Probing the neural basis of body ownership. *Science* 2004;305:782–3.
- [11] Cardinali L, Brozzoli C, Farnè A. Peripersonal space and body schema: two labels for the same concept? *Brain Topogr* 2009;21:252–60.
- [12] Cardinali L, Brozzoli C, Urquizar C, Salemme R, Roy AC, Farnè A. When action is not enough: tool-use reveals tactile dependent access to Body Schema. *Neuropsychologia* 2011;49:3750–7.
- [13] Ceyte H, Cian C, Zory R, Barraud PA, Roux A, Guerraz M. Effect of Achilles tendon vibration on postural orientation. *Neurosci Lett* 2007;416:71–5.
- [14] Chancel M, Blanchard C, Guerraz M, Montagnini A, Kavounoudias A. Optimal visuo-tactile integration for veloc-

- ity discrimination of self-hand movements. *J Neurophysiol* 2016;116:1522–35.
- [15] Chancel M, Brun C, Kavounoudias A, Guerraz M. Kinesthetic mirror illusions. How much does the mirror matter? *Exp Brain Res* 2016;234:1459–68.
- [16] Chancel M, Kavounoudias A, Guerraz M. What's left of the mirror illusion when the mirror can no longer be seen? Bilateral integration of proprioceptive afferents! *Neuroscience* 2017;362:118–26.
- [17] Chancel M, Landelle C, Blanchard C, Felician O, Guerraz M, Kavounoudias A. Hand movement illusions show changes in sensory reliance and preservation of multisensory integration with age for kinaesthesia. *Neuropsychologia* 2018;119:45–58.
- [18] Costantini M, Haggard P. The rubber hand illusion: sensitivity and reference frame for body ownership. *Conscious Cogn* 2007;16:229–40.
- [19] Cutts SA, Frigaszy DM, Mangalam M. Consistent inter-individual differences in susceptibility to bodily illusions. *Conscious Cogn* 2019;76:102826.
- [20] De Preester H, Tsakiris M. Body-extension versus body-incorporation: Is there a need for a body-model? *Phenomenol Cogn Sci* 2009;8:307–19.
- [21] De Vignemont F, Farnè A. Widening the body to rubber hands and tools: what's the difference? *Rev Neuropsychol* 2010;2:203–11.
- [22] Doody RS, Jankovic J. The alien hand and related signs. *J Neurol, Neurosurg Psychiatry* 1992;55:806–10.
- [23] Ehrsson HH, Spence C, Passingham RE. That's my hand! Activity in premotor cortex reflects feeling of ownership of a limb. *Science* 2004;305:875–7.
- [24] Ehrsson HH, Holmes NP, Passingham RE. Touching a rubber hand: feeling of body ownership is associated with activity in multisensory brain areas. *J Neurosci* 2005;25:10564–73.
- [25] Ehrsson HH, Wiech K, Weiskopf N, Dolan RJ, Passingham RE. Threatening a rubber hand that you feel is yours elicits a cortical anxiety response. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2007;104:9828–33.
- [26] Ehrsson HH, Chancel M. Premotor cortex implements causal inference in multisensory own-body perception. *Proc Natl Acad Sci USA* 2019;116:19771–3.
- [27] Ernst MO, Banks MS. Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature* 2002;415:429–33.
- [28] Eshkevari E, Rieger E, Longo MR, Haggard P, Treasure J. Increased plasticity of the bodily self in eating disorders. *Psychol Med* 2012;42:819–28.
- [29] Farnè A, Iriki A, Ladavas E. Shaping multisensory action-space with tools: evidence from patients with cross-modal extinction. *Neuropsychologia* 2005;43:238–48.
- [30] Fetsch CR, Turner AH, De Angelis GC, Angelaki DE. Dynamic reweighting of visual and vestibular cues during self-motion perception. *J Neurosci* 2009;29:15601–12.
- [31] First MB. Desire for amputation of a limb: paraphilia, psychosis, or a new type of identity disorder. *Psychol Med* 2005;35:919–28.
- [32] Flor H, Diers M, Andoh J. The neural basis of phantom limb pain. *Trends Cogn Sci (Regul Ed)* 2013;1:307–8.
- [33] Fried I, Katz A, McCarthy G, Sass KJ, Williamson P, Spencer SS, et al. Functional organization of human supplementary motor cortex studied by electrical stimulation. *J Neurosci* 1991;11:3656–66.
- [34] Fontan A, Cignetti F, Nazarian B, Anton JL, Vaugoyeau M, Assaiante C. How does the body representation system develop in the human brain? *Dev Cogn Neurosci* 2017;24:118–28.
- [35] Gallagher S. Body image and body schema: a conceptual clarification. *J Mind Behav* 1986;7:541–54.
- [36] Gallagher S. *How the body shapes the mind*. Oxford: Clarendon Press; 2005.
- [37] Garbarini F, Fossataro C, Berti A, Gindri P, Romano D, Pia L, et al. When your arm becomes mine: pathological embodiment of alien limbs using tools modulates own body representation. *Neuropsychologia* 2015;70:402–13.
- [38] Gandevia SC, Smith JL, Crawford M, Proske U, Taylor JL. Motor commands contribute to human position sense. *J Physiol (Paris)* 2006;571:703–10.
- [39] Giroux M, Barra J, Zrelli IE, Barraud PA, Cian C, Guerraz M. The respective contributions of visual and proprioceptive afferents to the mirror illusion in virtual reality. *PLoS One* 2018;13:e0203086.
- [40] Giroux M, Barra J, Barraud PA, Graff C, Guerraz M. From embodiment of a point-light display in virtual reality to perception of one's own movements. *Neuroscience* 2019;416:30–40.
- [41] Goodwin GM, McCloskey DI, Matthews PB. The contribution of muscle afferents to kinaesthesia shown by vibration induced illusions of movement and by the effects of paralysing joint afferents. *Brain* 1972;95:705–48.
- [42] Guardia D, Lafargue G, Thomas P, Dodin V, Cottencin O, Luyat M. Anticipation of body-scaled action is modified in anorexia nervosa. *Neuropsychologia* 2010;48:3961–6.
- [43] Guardia D, Metral M, Pigeyre M, Bauwens I, Cottencin O, Luyat M. Body distortions after massive weight loss: lack of updating of the body schema hypothesis. *Eat Weight Disord* 2013;18:333–6.
- [44] Guerraz M, Shallo-Hoffmann J, Yarrow K, Thilo KV, Bronstein AM, Gresty MA. Visual control of postural orientation and equilibrium in congenital nystagmus. *Invest Ophthalmol Vis Sci* 2000;41:3798–804.
- [45] Guerraz M, Thilo KV, Bronstein AM, Gresty MA. Influence of action and expectation on visual control of posture. *Cogn Brain Res* 2001;11:259–66.
- [46] Guerraz M, Provost S, Narison R, Brugnion A, Virolle S, Bresciani JP. Integration of visual and proprioceptive afferents in kinesthesia. *Neuroscience* 2012;223:258–68.
- [47] Guerraz M, Breen A, Pollidoro E, Luyat M, Kavounoudias A. Contribution of visual motion cues from a held tool to kinesthesia. *Neuroscience* 2018;388:11–22.
- [48] Guterstam A, Gentile G, Ehrsson HH. The invisible hand illusion: multisensory integration leads to the embodiment of a discrete volume of empty space. *J Cogn Neurosci* 2013;25:1078–99.
- [49] Guterstam A, Abdulkarim Z, Ehrsson HH. Illusory ownership of an invisible body reduces autonomic and subjective social anxiety responses. *Sci Rep* 2015;5:9831.
- [50] de Haan AM, Smit M, Van der Stigchel S, Keyner SA, Dijkerman HC. Body representation does not lag behind in updating for the pubertal growth spurt. *J Exp Child Psychol* 2018;175:48–66.
- [51] Head H, Holmes HG. Sensory disturbances from cerebral lesions. *Brain* 1911-1912;34:102-254.
- [52] Haans A, Ijsselstein WA, de Kort YA. The effect of similarities in skin texture and hand shape on perceived ownership of a fake limb. *Body Image* 2008;5:389–94.
- [53] Iriki A, Tanaka M, Iwamura Y. Coding of modified body schema during tool use by macaque postcentral neurones. *NeuroReport* 1996;7:2325–30.
- [54] Jensen TS, Rasmussen P. Amputation. In: Wall PD, Melzack R, Bonica JJ, editors. *Textbook of pain*. Edinburgh; New York: Churchill Livingstone; 1984. p. 402–12.
- [55] Jolles DD, van Buchem MA, Crone EA, Rombouts SA. A comprehensive study of whole-brain functional connectivity in children and young adults. *Cereb Cortex* 2011;21:385–91.
- [56] Jutzeler CR, Curt A, Kramer JL. Relationship between chronic pain and brain reorganization after deafferentation: a systematic review of functional MRI findings. *NeuroImage* 2015;9:599–606.

Please cite this article in press as: Barra J, et al. Functional properties of extended body representations in the context of kinesthesia. *Neurophysiologie Clinique/Clinical Neurophysiology* (2020), <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2020.10.011>

- [57] Kalckert A, Ehrsson HH. Moving a rubber hand that feels like your own: a dissociation of ownership and agency. *Front Hum Neurosci* 2012;6:40.
- [58] Kalckert A, Ehrsson HH. The spatial distance rule in the moving and classical rubber hand illusions. *Conscious Cogn* 2014;30:118–32.
- [59] Kalckert A, Ehrsson HH. The moving rubber hand illusion revisited: comparing movements and visuotactile stimulation to induce illusory ownership. *Conscious Cogn* 2014;26:117–32.
- [60] Kavounoudias A, Roll JP, Anton JL, Nazarian B, Roth M, Roll R. Propriotactile integration for kinesthetic perception: an fMRI study. *Neuropsychologia* 2008;46:567–75.
- [61] Keenaghan S, Bowles L, Crawford G, Thurlbeck S, Kentridge RW, Cowie D. My body until proven otherwise: exploring the time course of the full body illusion. *Conscious Cogn* 2020;78:102882.
- [62] Keizer A, Smeets MA, Postma A, van Elburg A, Dijkerman HC. Does the experience of ownership over a rubber hand change body size perception in anorexia nervosa patients? *Neuropsychologia* 2014;62:26–37.
- [63] Kilteni K, Maselli A, Kording KP, Slater M. Over my fake body: body ownership illusions for studying the multisensory basis of own-body perception. *Front Hum Neurosci* 2015;9:141.
- [64] King BR, Oliveira MA, Contreras-Vidal JL, Clark JE. Development of state estimation explains improvements in sensorimotor performance across childhood. *J Neurophysiol* 2012;107:3040–9.
- [65] Kokkinara E, Slater M. Measuring the effects through time of the influence of visuomotor and visuotactile synchronous stimulation on a virtual body ownership illusion. *Perception* 2014;43:43–58.
- [66] Landelle C, Anton JL, Nazarian B, Sein J, Gharbi A, Félician O, et al. Functional brain changes in the elderly for the perception of hand movements: a greater impairment in proprioception than touch. *NeuroImage* 2020;17:117056.
- [67] Lebel C, Gee M, Camicioli R, Wieler M, Martin W, Beaulieu C. Diffusion tensor imaging of white matter tract evolution over the lifespan. *NeuroImage* 2012:340–52.
- [68] Longo MR, Lourenco SF. On the nature of near space: effects of tool use and the transition to far space. *Neuropsychologia* 2006;44:977–81.
- [69] Longo MR. Distorted body representations in healthy cognition. *Q J Exp Psychol* 2017;70:378–88.
- [70] Ma K, Hommel B. The role of agency for perceived ownership in the virtual hand illusion. *Conscious Cogn* 2015;36:277–88.
- [71] Maravita A, Spence C, Driver J. Multisensory integration and the body schema: close to hand and within reach. *Curr Biol* 2003;13:531–9.
- [72] Maravita A, Iriki A. Tools for the body (schema). *Trends Cogn Sci (Regul Ed)* 2004;8:79–86.
- [73] Martel M, Cardinali L, Roy AC, Farné A. Tool-use: an open window into body representation and its plasticity. *Cogn Neuropsychol* 2016;33:82–101.
- [74] Maselli A, Slater M. The building blocks of the full body ownership illusion. *Front Hum Neurosci* 2013;7:83.
- [75] Maselli A, Slater M. Sliding perspectives: dissociating ownership from self-location during full body illusions in virtual reality. *Front Hum Neurosci* 2014;8:693.
- [76] Matthews PB. Proprioceptors and their contribution to somatosensory mapping: complex messages require complex processing. *Can J Physiol Pharmacol* 1988;66:430–8.
- [77] Melzack R. Phantom limbs and the concept of a neuromatrix. *Trends Neurosci* 1990;13:88–92.
- [78] Mercier C, Reilly KT, Vargas CD, Aballea A, Sirigu A. Mapping phantom movement representations in the motor cortex of amputees. *Brain* 2006;129:2202–10.
- [79] Merleau-Ponty M. Phenomenology of perception. (transl. C. Smith). London: Routledge; 1945.
- [80] Metral M, Blettery B, Bresciani JP, Luyat M, Guerraz M. Trying to move your unseen static arm modulates visually-evoked kinesthetic illusion. *PLoS One* 2013:e80360.
- [81] Metral M, Guardia D, Bauwens I, Guerraz M, Lafargue G, Cottencin O, et al. Painfully thin but locked inside a fatter body: abnormalities in both anticipation and execution of action in anorexia nervosa. *BMC Res Notes* 2014;7:707.
- [82] Metral M, Chancel M, Brun C, Luyat M, Kavounoudias A, Guerraz M. Kinaesthetic mirror illusion and spatial congruence. *Exp Brain Res* 2015;233:1463–70.
- [83] Metral M, Gonthier C, Luyat M, Guerraz M. Body Schema illusions: a study of the link between the rubber hand and kinesthetic mirror illusions through individual differences. *Biomed Res Int* 2017:6937328.
- [84] Metral M, Guerraz M. The fake hand in movement: visual motion cues from the rubber hand are processed for the purpose of kinesthesia. *Conscious Cogn* 2019;73:102761.
- [85] Miller LE, Longo MR, Saygin AP. Visual illusion of tool use recalibrates tactile perception. *Cognition* 2017;162:32–40.
- [86] Miller LE, Montroni L, Koun E, Salemm R, Hayward V, Farné A. Sensing with tools extends somatosensory processing beyond the body. *Nature* 2018;561:239–42.
- [87] Mitchell SW. Phantom limbs. *Lippincott's Magazine* 1871;8:563–9.
- [88] Naito E., Ehrsson H.H., Geyer S., Zilles K., Roland P.E. Illusory arm movements activate cortical motor areas: a positron emission tomography study. *J Neurosci* 19:6134-6144.
- [89] Naito E, Nakashima T, Kito T, Aramaki Y, Okada T, Sadato N. Human limb specific and non-limb-specific brain representations during kinesthetic illusory movements of the upper and lower extremities. *Eur J Neurosci* 2007;25:3476–87.
- [90] Naito E, Morita T, Amemiya K. Body representations in the human brain revealed by kinesthetic illusions and their essential contributions to motor control and corporeal awareness. *Neurosci Res* 2016;104:16–30.
- [91] Olivé I, Berthoz A. Combined induction of rubber-hand illusion and out-of-Body experiences. *Front Psychol* 2012;3:128.
- [92] Peck TC, Seinfeld S, Aglioti SM, Slater M. Putting yourself in the skin of a black avatar reduces implicit racial bias. *Conscious Cogn* 2013;22:779–87.
- [93] Petkova VI, Ehrsson HH. If I were you: perceptual illusion of body swapping. *PLoS One* 2008;3:e3832.
- [94] Petkova VI, Khoshnevis M, Ehrsson HH. The perspective matters! Multisensory integration in ego-centric reference frames determines full-body ownership. *Front Psychol* 2011;2:35.
- [95] Peyron R, Laurent B, Garcia-Larrea L. Functional imaging of brain responses to pain. A review and meta-analysis. *Neurophysiol Clin* 2000;30:263–88.
- [96] Power JD, Fair DA, Schlaggar BL, Petersen SE. The development of human functional brain networks. *Neuron* 2010;67:735–48.
- [97] Proske U, Gandevia SC. The proprioceptive senses: their roles in signaling body shape, body position and movement, and muscle force. *Physiol Rev* 2012;92:1651–97.
- [98] Proske U. Kinesthetic senses. *Compr Physiol* 2018;8:1157–83.
- [99] Prsa M, Gale S, Blanke O. Self-motion leads to mandatory cue fusion across sensory modalities. *J Neurophysiol* 2012;108:2282–91.
- [100] Ramachandran VS, Rogers-Ramachandran D. Synaesthesia in phantom limbs induced with mirrors. *Proc Biol Sci* 1996;263:377–86.
- [101] Ramachandran VS, Blakeslee S. *Phantoms in the brain*. New York: William Morrow; 1998.
- [102] Ramachandran VS, Hirstein W. The perception of phantom limbs. The D. O. Hebb lecture. *Brain* 1998;121:1603–30.
- [103] Ramachandran VS, Altschuler EL. The use of visual feedback, in particular mirror visual feedback, in restoring brain function. *Brain* 2009;132:1693–710.

Please cite this article in press as: Barra J, et al. Functional properties of extended body representations in the context of kinesthesia. *Neurophysiologie Clinique/Clinical Neurophysiology* (2020), <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2020.10.011>

- [104] Radziun D, Ehrsson HH. Auditory cues influence the rubber-hand illusion. *J Exp Psychol. Hum Percept Perform* 2018;44:1012–21.
- [105] Reuschel J, Drewing K, Henriques DY, Rösler F, Fiehler K. Optimal integration of visual and proprioceptive movement information for the perception of trajectory geometry. *Exp Brain Res* 2010;201:853–62.
- [106] Roll JP, Vedel JP, Ribot E. Alteration of proprioceptive messages induced by tendon vibration in man: a microneurographic study. *Exp Brain Res* 1989;76:213–22.
- [107] Romano D, Sedda A, Dell’Aquila R, Dalla Costa D, Beretta G, Maravita A, et al. Controlling the alien hand through the mirror box. A single case study of alien hand syndrome. *Neurocase* 2014;20:307–16.
- [108] Romano D, Caffa E, Hernandez-Arieta A, Brugger P, Maravita A. The robot hand illusion: inducing proprioceptive drift through visuo-motor congruency. *Neuropsychologia* 2015;70:414–20.
- [109] Rothwell JC, Traub MM, Day BL, Obeso JA, Thomas PK, Marsden CD. Manual motor performance in a deafferented man. *Brain* 1982;105:515–42.
- [110] Rubo M, Gamer M. Visuotactile congruency influences the body schema during full body ownership illusion. *Conscious Cogn* 2019;73:102758.
- [111] Samad M, Chung AJ, Shams L. Perception of body ownership is driven by Bayesian sensory inference. *PLoS One* 2015;10:e0117178.
- [112] Sanchez-Vives MV, Spanlang B, Frisoli A, Bergamasco M, Slater M. Virtual hand illusion induced by visuomotor correlations. *PLoS One* 2010;5:e10381.
- [113] Serino A, Alsmith A, Costantini M, Mandrigin A, Tajadura-Jimenez A, Lopez C. Bodily ownership and self-location: components of bodily self-consciousness. *Conscious Cogn* 2013;22:1239–52.
- [114] Shibuya S, Uenaka S, Zama T, Shimada S, Ohki Y. Spontaneous imitative movements induced by an illusory embodied fake hand. *Neuropsychologia* 2018;111:77–84.
- [115] Slater M, Spanlang B, Sanchez-Vives M, Blanke O. First person experience of body transfer in virtual reality. *PLoS One* 2010;5:e10564.
- [116] Spence SA. Alien motor phenomena: a window on to agency. *Cogn Neuropsychiatry* 2002;7:211–20.
- [117] Sposito AL, Bolognini N, Vallar G, Maravita A. Extension of perceived arm length following tool-use: clues to plasticity of body metrics. *Neuropsychologia* 2012;50:2187–94.
- [118] Tastevin J. Starting from Aristotle’s experiment: the artificial displacements of parts of the body are not followed by feeling in these parts or by the sensations which can be produced there. *L’Encephale* 1937;1, 57-84, 140-158.
- [119] Teasdale N, Forget R, Bard C, Paillard J, Fleury M, Lamarre Y. The role of proprioceptive information for the production of isometric forces and for handwriting tasks. *Acta Psychol (Amst)* 1993;82:179–91.
- [120] Tsakiris M, Haggard P. The rubber hand illusion revisited: visuotactile integration and self-attribution. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 2005;31:80–91.
- [121] Tsakiris M, Prabhu G, Haggard P. Having a body versus moving your body: how agency structures body-ownership. *Conscious Cogn* 2006;15:423–32.
- [122] Tsakiris M, Schütz-Bosbach S, Gallagher S. On agency and body-ownership: phenomenological and neurocognitive reflections. *Conscious Cogn* 2007;16:645–60.
- [123] Tsakiris M, Carpenter L, James D, Fotopoulou A. Hands only illusion: multisensory integration elicits sense of ownership for body parts but not for non-corporeal objects. *Exp Brain Res* 2010;204:343–52.
- [124] Tsakiris M, Longo MR, Haggard P. Having a body versus moving your body: neural signatures of agency and body-ownership. *Neuropsychologia* 2010;48:2740–9.
- [125] Vallar G, Ronchi R. Somatoparaphrenia: a body delusion. A review of the neuropsychological literature. *Exp Brain Res* 2009;192:533–51.
- [126] van Beers RJ, Sittig AC, Gon JJ. Integration of proprioceptive and visual position-information: an experimentally supported model. *J Neurophysiol* 1999;81:1355–64.
- [127] van der Hoort B, Guterstam A, Ehrsson HH. Being Barbie: the size of one’s own body determines the perceived size of the world. *PLoS One* 2011;6:e20195.
- [128] Vidal M, Lehmann A, Bühlhoff HH. Multisensory approach to spatial updating: the case of mental rotations. *Exp Brain Res* 2009;197:59–68.
- [129] Visser J, Geuze RH. Kinaesthetic acuity in adolescent boys: a longitudinal study. *Dev Med Child Neurol* 2000;42:93–6.
- [130] Weber EH. De subtilitate tactus (ross HE. Trans.). In: Ross HE, Murray DJ, editors. Weber EH on the tactile senses. 2nd ed. Hove, UK: Erlbaum. (Original work published in 1834); 1996.
- [131] Wen W. Does delay in feedback diminish sense of agency? A review. *Conscious Cogn* 2019;73:102759.
- [132] Weser V, Finotti G, Costantini M, Proffitt DR. Multisensory integration induces body ownership of a handtool, but not any handtool. *Conscious Cogn* 2017;56:150–64.

Annexe III : Rapport aux jeux vidéo et à la réalité virtuelle de la population étudiée.

Nous avons réalisé une étude descriptive auprès des étudiants de psychologie de l'Université Savoie Mont Blanc à Chambéry s'intéressant à leur pratique des jeux vidéo et à leur expérience de la réalité virtuelle. Cette étude se présentait sous la forme d'un questionnaire en ligne et avait pour objectif de mieux connaître le rapport aux jeux vidéo et à la réalité virtuelle de la population étudiée dans les expériences précédentes, voir ci-après pour la version complète du questionnaire. Le questionnaire était proposé sur un site dédié aux expériences en psychologie à l'USMB et tous les étudiants de licence de psychologie pouvaient y accéder s'il le voulait (1456 étudiants au total). Le questionnaire a été créé avec LimeSurvey. Il était composé de 10 questions dont 5 obligatoires pour tous. Quatre questions concernaient les jeux vidéo, trois la réalité virtuelle et trois étaient des questions démographiques (âge, année d'étude, genre). Selon les réponses aux questions précédentes, certaines questions n'étaient pas présentées au participant car non pertinentes.

Cent soixante-deux participants ont répondu à ce questionnaire mais seulement 119 l'ont entièrement complété et sont donc inclus dans les analyses. Sur ces 119 réponses complètes, 95 étaient des femmes (79,8%), 23 des hommes (19,3%) et une seule personne avait choisi la réponse « autre » (0,8%). L'échantillon recruté pour répondre à ce questionnaire était comparable à ceux utilisés dans les études réalisées en réalité virtuelle, les moyennes d'âge (M) dans ces dernières se situant toujours entre 19 et 21 ans avec des écart-types (ET) entre 1 et 6,6, ce qui était également le cas pour ce questionnaire (M = 19,9, ET = 2,9). De plus, les participants recrutés provenaient tous de licence de psychologie à l'Université Savoie Mont Blanc, avec une majorité de participant en première année et des répartitions dans les différentes années très proches de celle obtenue dans ce questionnaire (toutes études confondues : 51% de première année, 36% de deuxième année et 13% de troisième année ; questionnaire : 50%, 32%, 16% pour première, deuxième et troisième année respectivement). Parmi les participants, environ un quart ne jouait jamais aux jeux vidéo (23%) tandis que près de la moitié jouait plusieurs fois par semaines (44%), voir Figure 1. Pour les participants *joueurs* (i.e., tous les participants sauf ceux ne jouant « jamais »), l'âge médian auquel ils avaient commencé à jouer aux jeux vidéo était compris entre 10 et 15 ans, voir Figure 2. La médiane

du temps passé à jouer lors de la semaine écoulée était de 5 h (IQR = 9) et de 20 h (IQR = 40) pour le mois passé. Dans les jeux vidéo utilisés récemment par les participants (dans le dernier mois), les avatars étaient principalement vus à la troisième (46%) ou à la première (34%) personne. Les jeux vidéo ne proposant pas d'avatars étaient moins utilisés (20%). De plus, lorsqu'il y avait un avatar, il était le plus souvent humanoïde (69%), voir Figure 3.

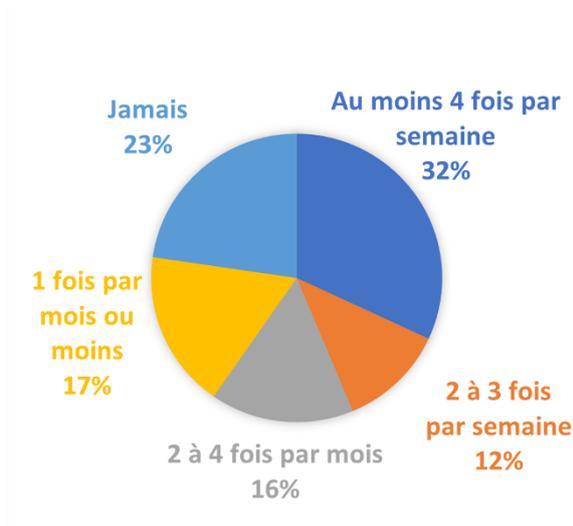


Figure 1. Fréquence d'utilisation des jeux vidéo par la population étudiée

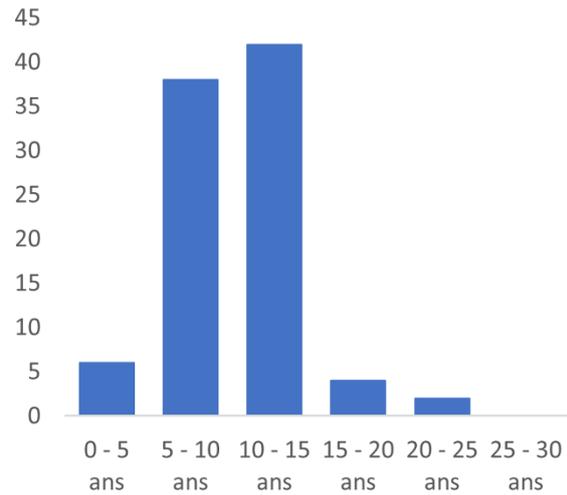


Figure 2. Age auquel les participants ont commencé à jouer aux jeux vidéo

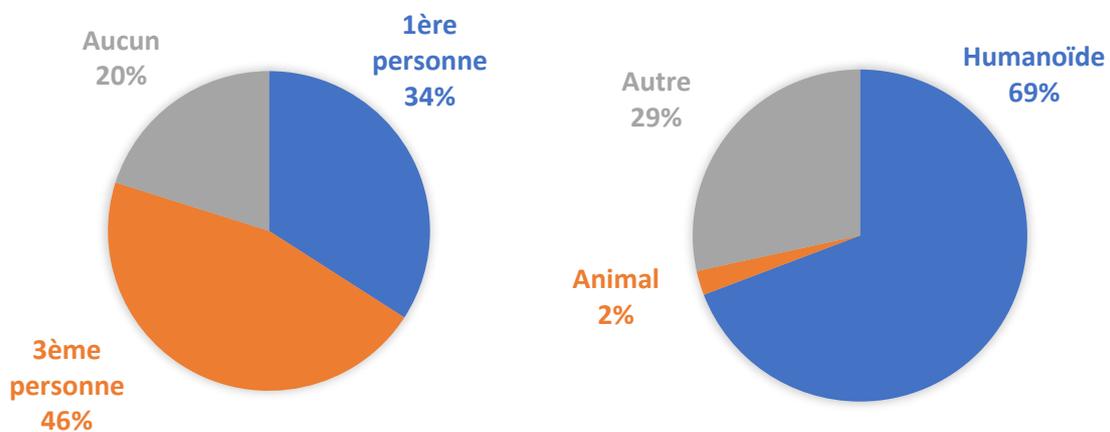


Figure 3. Proportion d'utilisation des différentes perspectives de vue de l'avatar (Avatar à la première personne, avatar à la troisième personne ou aucun avatar) et proportion d'utilisation des différents types d'avatar (humanoïde, animal ou autre) dans les jeux vidéo utilisés par les participants.

Les avatars avec lesquels les participants avaient le plus joué étaient des avatars à la troisième personne ne représentant ni un humanoïde ni un animal tandis que ceux avec lesquels ils avaient le moins joué étaient les avatars à la première personne représentant un animal. Cela

était vrai que l'on considère la dernière semaine ou le dernier mois écoulé avant la réponse au questionnaire, voir Figure 4.

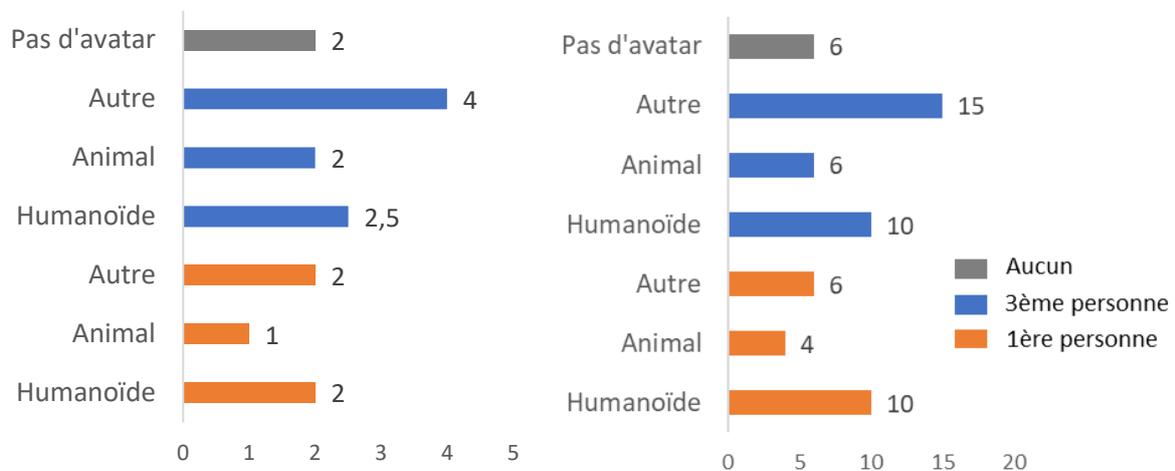


Figure 4. Temps médian (en heure) passé à jouer lors de la semaine (à gauche) ou du mois (à droite) précédant la réponse au questionnaire, selon le type de perspective (pas d'avatar en gris, troisième personne en bleu et première personne en orange) et d'avatar (autre, animal ou humanoïde) utilisé.

En ce qui concerne la réalité virtuelle, un peu plus de la moitié avait déjà eu au moins une expérience en réalité virtuelle (55%) mais pour la grande majorité d'entre eux, il ne s'agissait que d'une expérience ponctuelle (86%). Très peu des participants jouaient plus d'une fois par mois en réalité virtuelle (5%) et aucun plus de 4 fois, voir Figure 5. Pour ceux qui utilisaient la réalité virtuelle, le temps médian passé en réalité virtuelle lors de la dernière semaine était de 0 h (IQR = 0), du dernier mois 2 h (IQR = 3) et il s'élevait à 10 h (IQR = 16,50) si l'on considérait l'année écoulée. Les avatars utilisés en réalité virtuelle étaient principalement vus à la première personne (82%) et ils étaient principalement humanoïdes (82%), voir Figure 6.

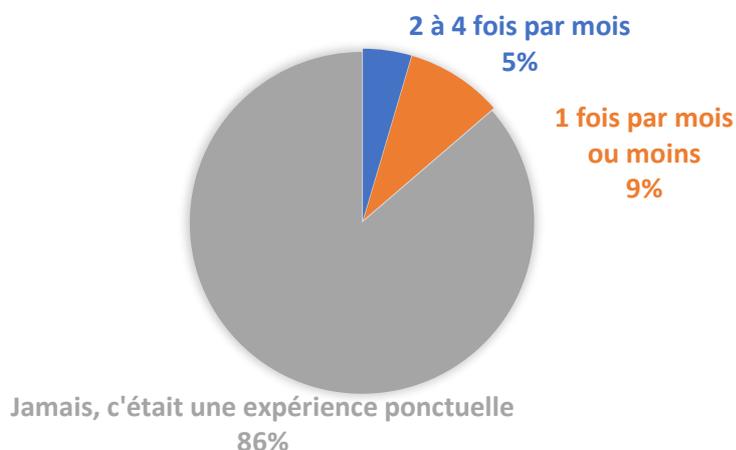


Figure 5. Fréquence de l'utilisation de la réalité virtuelle.

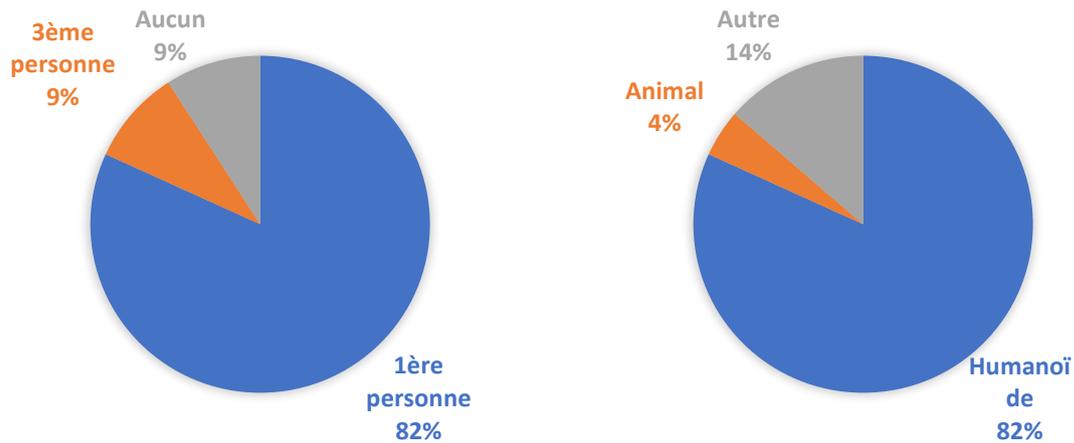


Figure 6. Proportion d'utilisation des différents types de perspective (1^{ère} personne, 3^{ème} personne, aucun avatar) et proportion d'utilisation des différents types d'avatar (Humanoïde, animal, autre) dans les jeux en réalité virtuelle.

Nous avons également regardé les résultats séparément pour les femmes (N = 95, M âge = 19,7 +/- 2,4) et les hommes (N = 23, M âge = 20,3 +/- 4,2) car nos études en réalité virtuelle n'étaient réalisées qu'auprès de femmes. Les femmes de notre échantillon jouaient moins souvent aux jeux vidéo que les hommes. En effet, une grande majorité des hommes jouaient au moins quatre fois par semaine (78%) alors que seulement 21% des femmes faisaient de même. De plus, tous les hommes jouaient au moins un peu aux jeux vidéo alors que 28% des femmes ne jouaient jamais, voir Figure 7. Les hommes avaient également commencé à jouer aux jeux vidéo plus jeunes que les femmes, l'âge médian de début pour les hommes étant entre 5 et 10 ans alors qu'il était entre 10 et 15 ans pour les femmes. Les hommes jouaient également plus longtemps que les femmes, avec un temps médian passé à jouer lors de la dernière semaine de 11 h (IQR = 28,50) contre 5 h (IQR = 8) pour les femmes, et de 43,5 h (IQR = 64,5) lors du dernier mois, contre 15,5 h (IQR = 33,75) pour les femmes. En outre, les hommes étaient un peu plus nombreux que les femmes à avoir déjà expérimenté la réalité virtuelle (61% pour les hommes et 54% pour les femmes). Ils étaient également plus nombreux à l'utiliser régulièrement (28% des hommes contre 10% des femmes), voir Figure 8, et ils avaient joué plus longtemps en réalité virtuelle lors de l'année précédente (temps médian de 14,50 h (IQR = 42,38) contre 10 h (IQR = 14,7) pour les femmes).

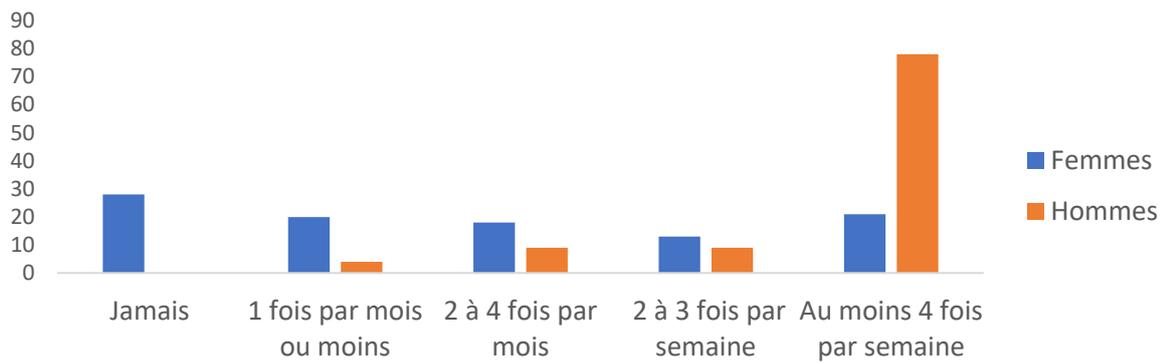


Figure 7. Pourcentages de femmes (N = 95, en bleu) et d'hommes (N = 23, en orange) selon la fréquence d'utilisation des jeux vidéo.

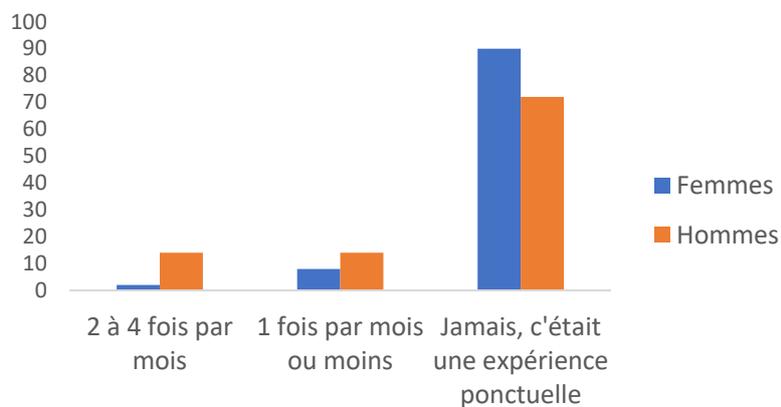


Figure 8. Pourcentages de femmes (N = 95, en bleu) et d'hommes (N = 23, en orange) selon la fréquence d'utilisation de la réalité virtuelle.

Conclusion

Les résultats de ce questionnaire nous indiquent que la population étudiée, c'est-à-dire les étudiants de psychologie de l'Université Savoie Mont Blanc, n'était pas constituée de gros joueurs de jeux vidéo, que ce soit chez les hommes ou chez les femmes, bien que les hommes jouent plus et plus régulièrement que les femmes dans notre échantillon. Les avatars les plus utilisés dans les jeux vidéo auxquels jouaient nos participants étaient humanoïdes et ils étaient un peu plus souvent vus à la troisième personne qu'à la première personne. Pour ce qui est de la réalité virtuelle, un peu plus de la moitié de nos participants avaient déjà eu une expérience en réalité virtuelle mais il s'agissait principalement d'une expérience ponctuelle, très peu d'entre eux jouaient régulièrement à des jeux vidéo en réalité virtuelle. Même pour ces derniers, ils avaient très peu joué au cours de l'année écoulée (temps médian de 10 h). Pour cette petite proportion d'utilisateurs de la réalité virtuelle, les avatars étaient principalement humanoïdes et vus à la première personne.

Questionnaire utilisé

1. Habitudes et expériences concernant les jeux vidéo et la réalité virtuelle

Nous entendons par jeux vidéo tous les jeux électroniques, qu'ils soient sur console, ordinateur ou téléphone portable. Cela peut donc aller d'un simple "Snake" ou "Tetris" jusqu'à un MMORPG (jeu de rôle en ligne massivement multijoueur) comme "World of Warcraft"

Bonjour,

Ce questionnaire s'intéresse à vos habitudes et vos expériences concernant les jeux vidéo et la réalité virtuelle. Il prend entre 5 et 10 minutes à remplir.

Attention: Lisez bien les questions et essayez de répondre le plus honnêtement possible. Ce questionnaire est anonyme.

Merci de votre participation

Suivant

Jeux vidéo

*** A quelle fréquence jouez-vous aux jeux vidéo ?**

📌 Veuillez sélectionner une réponse ci-dessous

- Au moins 4 fois par semaine
- 2 à 3 fois par semaine
- 2 à 4 fois par mois
- 1 fois par mois ou moins
- Jamais

*** Vers quel âge avez-vous commencé à jouer aux jeux vidéo ?**

📌 Veuillez sélectionner une réponse ci-dessous

- Entre 0 et 5 ans
- Entre 5 et 10 ans
- Entre 10 et 15 ans
- Entre 15 et 20 ans
- Entre 20 et 25 ans
- Entre 25 et 30 ans
- Autre :

* A quel(s) type(s) de jeux vidéo jouez-vous ?

🟢 Cochez la ou les réponses

🔴 Veuillez sélectionner au moins une réponse

- FPS (Ex: Call of Duty)
- Jeux de stratégie (Ex: Age of Empire)
- Jeux de plateforme (Ex: Super Mario)
- Jeux d'aventure/action (Ex: Uncharted, Indiana Jones)
- Jeux de rôle (Ex : Skyrim)
- Jeux de gestion (Ex : Simcity, Pharaon)
- Jeux de sport (Ex : Fifa football)
- MMORPG (Ex : World of Warcraft)
- Puzzle (Ex : Tetris, Candy crush)
- Autre :

Veuillez indiquer dans le tableau ci-dessous le ou les jeux auxquels vous avez joué durant **le dernier mois** en indiquant :

- leur nom
- si vous y incarniez un avatar à la **1ère personne**; à la **3ème personne** ou **aucun avatar**
- si l'avatar était **humanoïde**, **animal** ou **autre**
- le nombre d'**heures** pendant lesquelles vous avez joué à ce jeu lors de la **dernière semaine** (les 7 derniers jours)
- le nombre d'**heures** pendant lesquelles vous avez joué à ce jeu lors du **dernier mois** (les 30 derniers jours).

Aide :

- Un avatar à la première personne permet une vue subjective de l'environnement, on voit "à travers" les yeux du personnage et donc on ne voit en général que ses bras lorsque l'on regarde devant soi. ex : Dans Call of Duty, on ne voit que les mains et l'arme tenue par notre avatar.



- Un avatar à la troisième personne permet une vue objective de l'environnement. On voit l'environnement ET notre avatar dans cet environnement. Souvent, on va donc le voir de dos. ex : Dans Super Mario, on voit Mario se déplacer dans l'environnement.



- Dans certains jeux, on n'incarne aucun avatar, c'est le cas d'une majorité de jeux de "gestion" comme simcity ou de stratégie comme Age of Empire mais également de petits jeux comme Candy crush.



Un avatar peut être de formes variées.

En effet, il peut être humanoïde c'est à dire "à l'image de l'homme". Exemples :



Ou être un animal. Exemples :



	Nom	Avatar	Type d'avatar	Dans la dernière semaine , combien d' heures avez-vous joué à ce jeu ?	Dans le dernier mois , combien d' heures avez-vous joué à ce jeu ?
Jeu n°1	<input type="text" value="Genshin Impact"/>	<input type="text" value="3ème personne"/>	<input type="text" value="Humanoïde"/>	<input type="text" value="4"/>	<input type="text" value="30"/>
Jeu n°2	<input type="text"/>	<input type="text" value="Veuillez choisir ..."/>	<input type="text" value="Veuillez choisir ..."/>	<input type="text"/>	<input type="text"/>

Réalité virtuelle

Avez-vous déjà utilisé un casque de réalité virtuelle ?



Oui



Non

Suivant

A quelle fréquence utilisez-vous un casque de réalité virtuelle ?

● Veuillez sélectionner une réponse ci-dessous

- Au moins 4 fois par semaine
- 2 à 3 fois par semaine
- 2 à 4 fois par mois
- 1 fois par mois ou moins
- Jamais, c'était une expérience ponctuelle

Veuillez indiquer dans le tableau ci-dessous le ou les jeux auxquels vous avez joué en réalité virtuelle durant l'année en indiquant :

- leur nom
- si vous y incarnez un avatar à la **1ère personne** ; à la **3ème personne** ou **aucun avatar**
- si l'avatar était **humanoïde**, **animal** ou **autre**
- le nombre d'**heures** pendant lesquelles vous avez joué à ce jeu lors de la **dernière semaine** (les 7 derniers jours)
- le nombre d'**heures** pendant lesquelles vous avez joué à ce jeu lors du **dernier mois** (les 30 derniers jours).
- le nombre d'**heures** pendant lesquelles vous avez joué à ce jeu lors de la **dernière année** (les 12 derniers mois)

AIDE

- Un avatar à la première personne permet une vue subjective de l'environnement, on voit "à travers" les yeux du personnage et donc on ne voit en général que ses bras lorsque l'on regarde devant soi. ex : Dans Call of Duty, on ne voit que les mains et l'arme tenue par notre avatar.



- Un avatar à la troisième personne permet une vue objective de l'environnement. On voit l'environnement ET notre avatar dans cet environnement. Souvent, on va donc le voir de dos. ex : Dans Super Mario, on voit Mario se déplacer dans l'environnement.



- Dans certains jeux, on n'incarne aucun avatar, c'est le cas d'une majorité de jeux de "gestion" comme simcity ou de stratégie comme Age of Empire mais également de petits jeux comme Candy crush.



Un avatar peut être de formes variées.

En effet, il peut être humanoïde c'est à dire "à l'image de l'homme". Exemples :



Ou être un animal. Exemples :



	Nom	Avatar	Type d'avatar	Dans la dernière semaine , combien d' heures avez-vous joué à ce jeu ?	Dans le dernier mois , com- bien d' heures avez-vous joué à ce jeu ?	Dans la dernière année , combien d' heures avez- vous joué à ce jeu ?
Jeu n°1	<input type="text" value="Beat saber"/>	<input type="text" value="1ère personne"/>	<input type="text" value="Humanoïde"/>	<input type="text" value="0"/>	<input type="text" value="0"/>	<input type="text" value="1"/>
Jeu n°2	<input type="text"/>	<input type="text" value="Veuillez choisir ..."/>	<input type="text" value="Veuillez choisir ..."/>	<input type="text"/>	<input type="text"/>	<input type="text"/>

Informations générales

* Quel âge avez-vous ?

Seuls des nombres peuvent être entrés dans ce champ.

ans

*Vous êtes :

Veillez sélectionner une réponse ci-dessous

- Une femme
- Un homme
- Autre

*Vous êtes en :

Veillez sélectionner une réponse ci-dessous

- L1
- L2
- L3
- M1
- M2
- Autre :

Envoyer

Annexe IV : Items du questionnaire d'incarnation de Gonzalez-Franco & Peck (2018) utilisés dans ce travail de thèse et traduits de l'anglais.

Durant l'expérience il y avait des moments durant lesquels...

Appartenance :

- Q1. « C'était comme si les bras virtuels étaient mes bras »
- Q2. « C'était comme si les bras virtuels que je voyais étaient ceux de quelqu'un d'autre »
- Q3. « C'était comme si j'avais plus de deux bras »
- Q4. « C'était comme si les bras virtuels que je voyais en regardant dans le miroir étaient les miens »
- Q5. « C'était comme si les bras virtuels que je voyais en regardant dans le miroir étaient ceux de quelqu'un d'autre »

Agentivité :

- Q6. « C'était comme si je pouvais contrôler les bras virtuels comme s'ils étaient les miens »
- Q7. « Les mouvements des bras virtuels étaient causés par mes propres mouvements »
- Q8. « C'était comme si les mouvements des bras virtuels influençaient mes propres mouvements »
- Q9. « C'était comme si les bras virtuels bougeaient par eux-mêmes »

Auto-localisation :

- Q14. « C'était comme si mes bras étaient placés à l'endroit où je voyais les bras virtuels »
- Q15. « Je me sentais en dehors de mon corps »

Apparence externe :

- Q17. « C'était comme si mes bras réels devenaient des bras « avatars » »
- Q18. « A un moment donné j'ai eu l'impression que mes bras réels commençaient à prendre la posture ou la forme des bras virtuels que je voyais »
- Q19. « A un moment donné, j'ai eu l'impression que les bras virtuels ressemblaient à mes vrais bras, en termes de forme, couleur de peau ou autre traits visuels »
- Q20. « Je me sentais comme si je portais des vêtements différents de ceux avec lesquels j'étais venue passer l'expérience »

Annexe V : Actes de colloques IMPEC 2020 - Preprint

SHS Web of Conferences

IMPEC 2020 : Interactions Multimodales Par ÉCran – Les sensorialités

When my avatar's movements make me feel I am moving: from natural-like stimuli to fully artificial ones in virtual reality.

Quand les mouvements de mon avatar me donnent l'impression que je bouge : des stimuli naturels à des stimuli entièrement artificiels en réalité virtuelle

Marion Giroux[#], Julien Barra[#], Christian Graff[#], and Michel Guerraz[#]

[#]Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LPNC, 38000 Grenoble, France

Abstract. In virtual reality, users do not receive any visual information coming from their own body. Thus, avatars are often used, and they can be embodied which alters the body representation. We suggested that the perception of one's own movements (i.e., kinaesthesia) can be altered as well. We investigated whether visual cues coming from an avatar can be used for kinaesthesia and to what extent such cues can deviate from natural ones. We used a paradigm in which the participant's left forearm was moved passively, correlated with the movement of both forearms of the avatar. Such visuo-proprioceptive combination induces kinaesthetic illusions in the participant's right forearm. The impact of the morphological similarity (semantic congruency) and of the visual perspective of the avatar (spatial congruency) was investigated. Results have indicated that avatar's movements are processed as one's own movements. Morphological similarity and first-person perspective were not necessary, but they reinforced the illusions. Thus, visual motion cues can strongly deviate from natural ones in morphology and perspective and still contribute to kinaesthesia.

Résumé. En réalité virtuelle, les utilisateurs ne reçoivent aucune information visuelle de leur propre corps. Des avatars sont souvent utilisés pour combler ce manque. Ces avatars peuvent être incarnés et modifier la représentation que l'utilisateur se fait de son corps. Ainsi, si l'avatar peut être assimilé au corps de l'utilisateur, les mouvements de cet avatar pourraient également être assimilés à des mouvements du corps propre et ainsi affecter sa perception du mouvement. Nous avons utilisé un paradigme dans lequel le bras gauche du participant était déplacé passivement, en corrélation avec le mouvement des deux bras de l'avatar. Cette combinaison visuo-proprioceptive induisait des illusions de mouvement dans le bras droit du participant témoignant de l'impact de l'avatar sur la kinesthésie. Les importances respectives de la similarité morphologique et d'une perspective visuelle à la première personne de l'avatar ont également été étudiées et elles s'avèrent non nécessaires, même si elles renforcent les illusions. Ainsi, les informations visuelles de mouvement provenant de l'avatar peuvent grandement différer des informations naturelles liées au corps propre et néanmoins contribuer à la kinesthésie.

1 Avatar embodiment in virtual reality

In virtual reality, a virtual environment is generated by a computer and displayed to the users through screens or Head Mounted Displays (HMD). The latter devices capture the movements of the users' head which enables a natural-like exploration of the virtual environment in real time. When wearing an HMD, the only visual information received by users are artificial ones created by the computer. Thus, users do not receive any visual information coming from their own body which could lead to the feeling of not having a body, i.e., to be disembodied. Numerous set-ups in virtual reality choose to represent the user's body in the virtual environment by an avatar to limit this possibly uncomfortable feeling since such avatar can be "embodied". The feeling of embodiment has been defined by different authors in more or less specific situations. De Vignemont approached the question of embodiment in a general way and suggested that an "object E is embodied if some properties of E are processed in the same way as the properties of one's body" (de Vignemont, 2011). Kilteni and colleagues (2012), for their part, considered that a feeling of embodiment towards a body B occurs if and only if, at least one of the following three feelings is felt with at least minimal intensity:

- Feeling of being localised in the body B (Self-location);
- Feeling of being the agent of the movements of the body B (Agency);
- Feeling that the body B is one's own (Ownership).

These three sub-components would be considered and combined into a general feeling of embodiment toward the body B. The resulting feeling could be represented on a continuous scale indicating various possible degrees ranging from an "absence of feeling of embodiment" to a "maximal intensity of this feeling", the latter being reached, a priori, only for the real body (Kilteni, *et al.*, 2012). Both definitions apply to the real physical body as well as to an avatar, a prosthesis, a tool or fake body parts. In a more specific way, Gonzalez-Franco & Peck (2018) defined the embodiment of an avatar as the "illusory feeling that the avatar has replaced one's own body at a physical and/or functional level in the virtual environment" which includes the sub-components described by Kilteni *et al.*, (2012). These sub-components have been highlighted by several studies dealing with embodiment illusions (i.e., illusory feeling to embody a fake or virtual body). For example, Longo and colleagues used a principal component analysis to segregate ownership, agency and self-location during the Rubber Hand Illusion (Longo *et al.*, 2008). This illusion occurs when a fake hand and the real hand of the participant are stroked synchronously while the latter is hidden from view. Such visuo-tactile stimulation leads to a feeling of embodiment toward the rubber hand that is notably objectivised by a real hand-withdrawal reflex when the rubber hand is struck with a mallet (Botvinick et Cohen, 1998).

In a typical way, embodiment is felt toward one's own body but it can be affected in some pathologies (i.e., some body parts or the whole body felt like they are no longer part of oneself) (Barra *et al.*, 2020 for a review) or, as explained above, it can stretch to external objects like a rubber hand or an avatar. Many studies reported the occurrence of a feeling of embodiment toward a first-person perspective avatar (e.g., Normand *et al.*, 2011; Slater *et al.*, 2010). For example, in the experiment conducted by Slater and colleagues (2010) with adult participants, a feeling of ownership towards a little girl avatar seen at the first-person perspective, was observed. The participants could also see their avatar being touched on the shoulder and feel the corresponding touch on their own shoulder. Such synchronous visuo-tactile stimulation also enhanced the feeling of ownership towards the avatar (Slater *et al.*, 2010). Likewise, a study from Lugin *et al.* (2015) reported high level of illusion of virtual body ownership towards first-person avatars with different levels of anthropomorphism. In this experiment, the avatar replicated in real time every movements of the participant's body (Lugin *et al.*, 2015). Our own studies also showed the embodiment of first-person perspective avatars whose forearms could be moved in real time by the participant (Giroux *et al.*, 2018, 2019).

It is important to note that in the experiments evoked above, synchronous multisensory or sensorimotor stimulations (visuo-tactile: Slater *et al.*, 2010; visuomotor: Lugin *et al.*, 2015 and Giroux *et al.*, 2018; 2019) were at the root of the avatar's embodiment or, at the very least, increased such feeling. Moreover, the first-person perspective itself can be enough to induce a feeling of embodiment (when the avatar is sufficiently realistic) since there is still a congruent visuo-proprioceptive stimulation. Indeed, at the first-person perspective, there is, with some exceptions, a congruency between visual information coming from the avatar's body and proprioceptive information about the real body posture (Maselli et Slater, 2013). Furthermore, most of head-mounted displays, used nowadays in virtual reality set-ups, can track in real-time users' head movements. Such feature enables the participants to explore the virtual environment by naturally moving their head, but it can also be used to animate the avatar's head in congruence with the users' head, inducing a visuo-motor congruency when the users see their avatar in a mirror (e.g., Slater *et al.*, 2010). Thus, the embodiment of first-person perspective avatars appears to be relatively straightforward provided that some multisensory or sensorimotor congruencies between the avatar and the real body are supplied. Moreover, the avatar does not have to be a realistic representation of the human body to be embodied, especially when it is induced by visuo-motor combination. Indeed, in the literature, there are many examples of embodiment of non-humanoid objects ranging from a cat's paw (Zhang et Hommel, 2016) to dots placed at the fingertips' locations (Schwind *et al.*, 2018), including a wooden block (Lin et Jörg, 2016) or even a 2D square (Ma et Hommel, 2015).

2 The impact of avatar embodiment on mental body representations

The embodiment of an avatar has many impacts on action and cognition, including the proteus effect. In the proteus effect, identity cues derived from the visual characteristics of the avatar alter the user's behaviours and attitudes (Yee & Bailenson, 2007). For instance, Beaudoin et al. (2020) showed that embodiment of an avatar resembling an elderly adult by young adult participants can change mentally-represented physical activity in a motor imagery task. In addition, the more negative the participant's beliefs about motor activity in the elderly, the greater the impact of the avatar on motor imagery performance. Therefore, the knowledge about the characteristics of an embodied avatar can modify the participant's level of mentally represented physical activity. In the same vein, the attractiveness of the embodied avatar impacts the degree of intimacy expressed by the participant's behaviour towards confederates (Yee et Bailenson, 2007) and embodiment of a dark-skinned avatar leads reduced implicit racial bias in white-skinned people (Peck et al., 2013). More interestingly for our purpose, avatar embodiment can also impact our mental body representations.

The fact that mental body representations exist is commonly accepted in the literature, although there are still many debates about the identity, denomination, and number of these representations. A relative consensus seems to admit the existence of an opposition between the body schema and the body image, which are multimodal representations of the body used for different purposes. These terms are widely used in the literature, not always with the same meaning. The body schema is mainly described as a global and modular representation of our body, its shape, its position and its movements that allows us to plan and execute our actions. This representation of the body is considered to be essential to enable us to act and is even considered as a representation of the body for action or motor control (Gallagher, 2005; Head et Holmes, 1911). Indeed, in order to perform an action, such as grasping a piece of cake, we need to know where the cake is located, but also where our arm and hand are in space, in what posture is our hand and what are the shape and size of our arm to determine whether or not we can reach the cake (e.g., too far away, in a box that is too small). All this information is necessary to determine what gestures we need to make to carry out our action and it would be the body schema that gather all this information received from multiple sensory receptors. In addition, the body schema would be constantly updated to consider changes in position but also changes in shape (e.g., weight gain or loss, surgery, amputation) and size (e.g., growth) of the different segments of our body. It would therefore be a real-time ("Online") representation, constructed at each moment by sensory information (Carruthers, 2009).

The question of the body image achieves less consensus than the body schema. Indeed, the unity of body image is greatly questioned because it is often thought of as "everything that is not the body schema" (de Vignemont, 2010). It is considered as a conscious system of perceptions, attitudes and beliefs about one's own body (Gallagher, 2005) and would thus group together perceptual, conceptual and emotional representations of the body (i.e., body percept, body concept and body affect). When the body schema is exclusively a real-time representation, the body image would be composed of both real-time and offline representations. It would therefore include elements constructed in real time using sensory information (e.g., the vision of a bruise on a part of the body) but also more durable elements, which would not be updated easily nor quickly, on what the body usually looks like (e.g., the fact that one has two hands). Body image would not be involved in action in contrast to the body schema.

Therefore, the body schema as well as the body image rely on multisensory information and many studies demonstrated the implication of different sensory signals on body representations, such as visual, tactile or proprioceptive signals (Röder et al., 2013), but also vestibular (Lopez et al., 2012) or auditive (Tajadura-Jiménez et al., 2015) ones. However, it is often not easy to determine which of the body image or body schema is affected by such stimulations mostly since they are probably both. Another way to alter these mental body representations is through embodiment or ownership illusions, which consist in the illusory feeling of embodiment toward external body or body parts. As previously explained, it is possible to have a feeling of embodiment toward virtual but also physical external objects provided that multisensory stimulations (e.g., visuo-tactile, visuo-motor) initiate it. When such an embodied external object differs on some characteristics from the real body, the mental body representations are modified. For example, when looking at a life-size picture of a face placed in front of their face and being touched simultaneously and at the same location (i.e., visuo-tactile stimulation) like if it were their face reflected by a mirror, participants see the mental representations of their face altered. The embodiment of the face seen is called the enfacement illusion (Sforza et al., 2010) and has consequences on the other/self discrimination. Indeed, participants attribute more facial features from the other face to their own in other/self discrimination and recognition tasks compared to a condition with incongruent visuo-tactile stimulation (i.e., without illusory embodiment) (Sforza et al., 2010; Tsakiris, 2008). In the same idea, the "very long arm illusion" used visuo-motor stimulation to induce an illusory feeling of embodiment toward a virtual arm, colocalised with the real arm of the participant. This virtual arm can slowly lengthen until it reaches twice, three or four times its original length. When the hand at the end of this very long virtual arm is threatened (by a virtual saw), participants have withdrawal hand movements. Thus, the mental representations of the arm have changed, lengthening with the virtual arm the participants see (Kilteni, Normand, et al., 2012). Similar results are found when, in virtual reality, participants embody a first-person perspective avatar with a larger belly than theirs. Indeed, after such embodiment, participants overestimate their own body size. The representations of their own body are altered by the embodiment of the large-belly avatar, including characteristics from the latter (Normand et al., 2011).

To summarize, multisensory or sensorimotor stimulations can generate a feeling of embodiment towards an external body or body parts either virtual or physical. Such external objects can be processed as one's own body as they impact mental body representations and, more precisely, the representation of the body shape and size. Some characteristics

from the embodied object are attributed to one's own body. Thus, embodiment of external objects has consequences on the perception of one's own body but also on the perception of one's own movements as we will see below.

3 Kinaesthesia

Before exposing the consequences of embodiment on kinaesthesia, we must define and describe what we mean by kinaesthesia. Kinaesthesia consists in our ability to consciously perceive movements of our body parts in space. We have a conscious access to a kinaesthetic percept, that is a feeling of movement, and this percept results from the integration of different signals both peripheral (sensory) and central (motor). No specific sensory signal is devoted to kinaesthesia but all body sensory signals available contribute to the construction of the sense of movement. The implication of visual, proprioceptive, tactile, and auditive signals in kinaesthesia has been largely demonstrated through the existence of movement's illusion induced by specific sensory manipulations.

An illusory feeling of movement of one's own whole body can be induced by the vision of a moving visual flow in a static observer (Brandt *et al.*, 1972; Guerraz et Bronstein, 2008; Harquel *et al.*, 2020). Such visual illusion, calledvection, can be experienced when we are in a train at a station stop and the train next to us starts moving. For a moment, it feels like our train is moving. In this situation, the visual flow we receive indicates a movement of almost our entire environment, which generally corresponds to a movement of our body in space. If, as we are experiencing this feeling ofvection, we fix our gaze on the station platform (which is static) for example, it will immediately disappear, the ambiguity between movement of an external object and movement of our own body will be removed. Experimentally, there are different ways of generating these phenomena by scrolling or rotating a visual pattern (e.g., black dots on a white background) to create the illusion of linear displacement, called linearvection, in different directions in space (front-back; up-down; right-left), or rotation, called circularvection (Brandt *et al.*, 1972). Nowadays, it is also possible to induce thesevection phenomena through virtual reality. Indeed, it is possible to expose the participant to a more or less complex visual flow in order to induce feelings ofvection (Gallagher *et al.*, 2019; Kuiper *et al.*, 2019). It is also possible to induce such a perception of movement of parts of the body on the same principle as that used for whole body. Indeed, the rotation of a visual pattern under a participant's hand (or arm) leads to the sensation of a rotating movement of the wrist (or elbow) in the opposite direction (Blanchard *et al.*, 2013; Chancel *et al.*, 2016; Tardy-Gervet *et al.*, 1984).

Vections can also be induced by auditory signal manipulations. Indeed, when blindfolded, the exposure to moving sounds or, more effectively, to a moving sound field leads to the feeling of being in motion, either in rotation (i.e., circularvection) when the sound field rotates or in translation (i.e., linearvection) when it moves linearly (Väljamäe, 2009). In addition, sounds related to our actions and, even more effectively, the sonification of movements - which transforms movement characteristics (e.g., speed, spatial orientation) into an acoustic signal - can be used to improve motor performance (Effenberg, 2004), motor learning (Effenberg *et al.*, 2015) or motor rehabilitation (Bevilacqua *et al.*, 2018; Maulucci et Eckhouse, 2001). Thus, these auditory stimuli influence the performance in these multiple motor tasks, suggesting that they may also contribute to limb movement perception, although no studies to our knowledge have directly addressed this issue.

If the existence of illusory feelings of limb movement induced by auditive manipulation remains to be demonstrated, such illusion has been proven to be strongly induced by muscle proprioceptive signal (i.e., the signals coming from the muscles spindles) manipulations. For example, the vibration of the elbow flexor generates the illusion of an extension while the vibration of the elbow extensor generates the illusion of a flexion (Proske et Gandevia, 2012). Furthermore, the simultaneous vibration of two antagonistic muscles at the same frequency does not lead to any illusion of movement (Calvin-Figuière *et al.*, 1999) but degrades or masks proprioceptive signals, resulting in impaired performance in sensorimotor tasks (e.g., wrist angle matching task, force production) (Bock *et al.*, 2007; Brun et Guerraz, 2015). These proprioceptive afferences would be integrated between the hemispheres, at least with respect to the upper limbs, resulting in bimanual coupling. Indeed, the manipulation of proprioceptive information in one arm affects both the motor behaviour of the other arm (Brun *et al.*, 2015; Brun et Guerraz, 2015) and its perceived movements and position (Guerraz *et al.*, 2012; Izumizaki *et al.*, 2010). For example, the speed of the Kohnstamm phenomenon - an involuntary motor response following a sustained and prolonged isometric contraction of the arm muscles - will match the speed of passive movement of the other arm unless the proprioceptive information of the other arm is masked by simultaneous vibration of the antagonistic muscles (Brun et Guerraz, 2015). Thus, ipsi- and contralateral muscle proprioception play an important role in kinaesthesia.

Lastly, manipulations of tactile signal have also been proven to induce body illusions by rotating a platform or applying a specific tactile pattern to the foot sole (Lackner et DiZio, 1984; R. Roll *et al.*, 2002). Similarly, the rotation of a textured disc under a participant's hand induces an illusion of wrist rotation in the opposite direction (Blanchard *et al.*, 2013; Chancel *et al.*, 2016; Kavounoudias *et al.*, 2008) and simple skin stretching lead to illusions of finger movements (Collins et Prochazka, 1996).

4 The impact of avatar embodiment on kinaesthesia

As we just discussed, vision, hearing, muscle proprioception and touch contribute to movement perception, leading to illusions of movement when manipulated independently and artificially (e.g., visual and auditory vections, vibratory illusions). Thus, in the same way body perception results from multisensory integration, perception of one's own movements is achieved by integrating multiple sensory inputs. That's why, just like body perception, kinaesthesia can be influenced by external objects embodiment. Indeed, when a rubber hand is slowly moved, either laterally or in the sagittal axis, illusions of movement in the same direction occurs in the participant's static hidden hand. However, this illusion occurs only when the fake hand was previously embodied, by use of synchronous visuo-tactile stimulation (i.e., the Rubber Hand Illusion) in comparison to asynchronous stimulation (Metral et Guerraz, 2019). This result indicates that visual motion cues coming from the embodied fake hand were used to perceive one's own movement. The same is true when a whole-body avatar is embodied. Indeed, we conducted a study in virtual reality in which a whole-body avatar seen from the first-person perspective had the appearance of a human body (Figure 1, A). Embodiment of this avatar was achieved by asking participants to move their arms into flexion or extension either in phase or antiphase, at a comfortable, self-paced rhythm. In this embodiment phase, the avatar's arms faithfully reproduced the participant's real movements. Such visuo-motor congruency enabled the embodiment into the avatar what is quite implicit in any first-person video game. Once embodied, it occurred that passive displacement of one of the participant's arms into flexion or extension by a motorized manipulandum, coupled with the displacement of both avatar's arms (Figure 1) was effective in inducing illusions of movement in the participant's static arm. In this virtual replica of the well-known mirror paradigm, the visual motion cues coming from both arms of the avatar were coupled with proprioceptive motion cues originating from the left participant's arm. It is important to note that the illusion of movement in this bimodal stimulation condition was faster and lasted longer than those reported when the left participant's arm was moved but the avatar's forearms hidden from view (unimodal proprioceptive condition) (Giroux *et al.*, 2018). In this experiment, the illusion was assessed by subjective reports on two parameters: speed and duration. Speed was estimated on a scale ranging from 0 (i.e., no illusion) to 10 (i.e., an illusion of movement as fast as the reference motion of the left arm). Duration, expressed in seconds, was based on the participant's estimation of the beginning and the end of the illusion. Hence, visual motion cues coming from the first-person perspective avatar contributed to kinaesthesia since they enhanced the illusion of movement. Furthermore, the bimodal stimulation generated longer and faster illusions than the unimodal visual condition, in which both participant's arm were static while both avatar's forearms were moved. Thus, visual motion cues coming from the avatar were integrated with contralateral proprioceptive motion cues to create a percept of movement more salient than with any unimodal stimulation, in accordance with the probabilistic (or Bayesian) multisensory integration approaches of perception (e.g., Ernst et Banks, 2002).

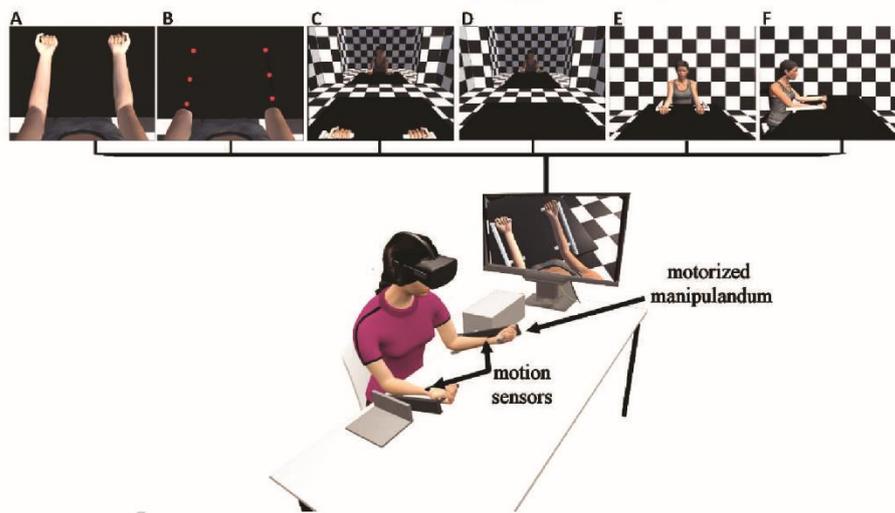


Figure 1. The experimental set-up with the participant wearing a Head-Mounted Display. The virtual reality view is shown on the screen and it differs depending on the experiment and condition. In Giroux *et al.*, 2018, the avatar's arms were represented realistically (A), in Giroux *et al.*, 2019, they were represented by a kind of Point Light Display (B), and in Giroux *et al.*, 2021, the avatar could be seen through a mirror, the 1st person perspective avatar being visible (C) or not (D) or it could be seen at the 3rd person perspective either facing the participant (E) or in profile on one side of the participant (F). Movement of the avatar's forearms were coupled with the passive displacement of the left arm of the participant thanks to the motion sensors.

To go further, the avatar does not have to be represented realistically to be embodied, as seen earlier, and the same applies to its contribution in kinaesthesia. Indeed, in an experiment very similar to the one previously described (Giroux *et al.*, 2018), the avatar's arms were, in some conditions, represented only by three red spheres, inspired by the well-known Point-Light Displays (Figure 1, B). Embodiment was assessed on nine 7-point Likert scales grading assertions about the participant's feelings. The nine scores were averaged for each participant. The assertions were selected - as

relevant to our paradigm - from extensive batteries developed by Gonzalez-Franco and Peck (2018). Three components of embodiment feeling were questioned: feeling the avatar's body as one's own (body ownership); feeling control on the avatar's body as on one's own (agency and motor control); feeling the avatar's body located at the same place as one's own (body location). Point-Light Displays are animations made of dots placed on the body key points, such as the joints, and they convey nearly exclusively motion information. Indeed, it is possible to identify many characteristics of the action and the actor when they are seen in motion, but they are incomprehensible when they are static. Thus, the avatar's "Point-light" forearms were not realistic, but they still conveyed visual motion cues. Such avatar representation was enough to generate illusions of movement in the participant right arm. Moreover, a pattern of multisensory integration similar to the one observed with a realistic avatar was found with greater illusion speed and duration in the bimodal visuo-proprioceptive condition than in each unimodal condition (proprioceptive or visual). However, it should be noted that illusions were faster and longer with a realistic avatar than with the Point-Light one (Giroux *et al.*, 2019). Such result indicates that visual motion cues coming from an avatar can still be used in kinaesthesia when there is no morphological correspondence between the avatar and a real human body.

Finally, the avatar does not have to be seen at the first-person perspective, it could be seen through a mirror or at the 3rd person perspective and still contribute to the multimodal percept of movement. Indeed, the same pattern of multisensory integration reported previously was observed when the avatar was no longer seen directly at the first-person perspective but through a mirror facing the participant (Figure 1, D). This means that the kinaesthetic illusions were, once again, faster and longer in the bimodal visuo-proprioceptive condition than in the unimodal proprioceptive condition, even if to a lesser extent than when the first-person perspective avatar's arm were visible (Figure 1, C). Therefore, visual motion cues do not need to be colocalised with the real body to contribute to kinaesthesia since visual information conveyed by a mirror is located *inside* the mirror. Furthermore, a similar pattern of multisensory integration was found when the avatar was seen at the third-person perspective facing the participant (Figure 1, E). However, it was less obvious when the third-person perspective avatar was seen in profile, on the left or on the right of the participant (Figure 1, F) (Giroux *et al.*, 2021). Thus, visual motion cues do not need to come from a first-person perspective avatar although the contribution of a third-person perspective avatar depends on its location and/or orientation.

Taken together, these results shed light on important features about multisensory integration of artificial visual motion cues in kinaesthesia. Indeed, in order to be integrated, signals from different modalities have to be interpreted as coming from the same source. To this aim, the system focuses on three congruencies, the temporal, the spatial and the semantic congruencies. This means that to be integrated, signals must occur simultaneously, at the same location in space and have to be semantically related (e.g., the sound of an engine and the vision of car). For example, a temporal incongruency between the tactile stimulation and the visual stimulation in the rubber hand illusion fails to induce any feeling of ownership toward the fake hand (Botvinick et Cohen, 1998) as well as a spatial incongruency (e.g., the fake hand being too far from the real one) (Lloyd, 2007; Preston, 2013) or a semantic one (e.g., a wooden block) (Tsakiris *et al.*, 2010). However, these constraints or limits are not as strict as they may appear. Indeed, taking again the example of the Rubber Hand Illusion, some temporal incongruencies can be tolerated by the system. A delay of less than 300 ms between the visual feedback and the tactile stimulation will not prevent the illusory ownership feeling toward the rubber hand to occur (Shimada *et al.*, 2014). The same applies for the spatial congruency, since the rubber hand have to be close but not exactly at the same place as the real hand to generate the illusion (Botvinick et Cohen, 1998; Preston, 2013) and illusions only significantly decline for distance larger than 27.5cm (Lloyd, 2007). Also, the rubber hand does not have to be an exact replica of the real hand of the participant since it is a *fake* hand. Moreover, the illusion occurs even if the rubber hand has not the same skin colour than the participant's (Farmer *et al.*, 2012; Lira *et al.*, 2017). Thus, temporal, spatial and semantic congruencies between sensory signals do not need to be strictly observed to allow multisensory integration. Furthermore, as seen earlier, the impact of incongruencies and more precisely of semantic incongruencies on multisensory integration depends on the modalities involved. Indeed, a wooden block is too far from a realistic hand to generate a feeling of ownership when visuo-tactile stimulation is used (Tsakiris *et al.*, 2010) but the system can overcome such incongruency in condition of visuomotor stimulation (Lin et Jörg, 2016; Ma et Hommel, 2015).

5 Conclusion

The results presented above suggest that multisensory integration follows similar rules for both body perception and movement perception. Firstly, an avatar, like a rubber hand, is a fake body. Even if it is a humanoid avatar, it does not look like a real body and, except perhaps in some very recent video games, it cannot be confused with a real human body. Besides, even if the avatar could be confused with a real body, it would not look like the user. Thus, its contribution to kinaesthesia (and its embodiment) attests that some semantic incongruencies do not hinder multisensory integration. It should be noted that in Giroux *et al.* (2018) kinaesthetic illusions were comparable to those observed in the traditional mirror paradigm (Guerraz *et al.*, 2012; Metral *et al.*, 2015), even though they were slightly less frequent (85% of trials compared to 96% in Guerraz *et al.*, 2012 and Metral *et al.*, 2015) and slower (mean estimated speed of 6.3 compared to 7 in Guerraz *et al.*, 2012 or 8.1 in Metral *et al.*, 2015). In the traditional mirror paradigm, a mirror is placed in front of the participants, in its sagittal axis, in such a way that they can see the reflection of their left arm while their right arm is hidden behind the mirror. In this configuration, the reflection of the left arm appears to be the hidden right arm and when the left arm is passively moved, its reflection moves too and an illusion of movement can

appear in the right, static arm of the participants. The visual motion cues coming from the mirror are integrated with proprioceptive ones coming from the contralateral arm, like in our virtual mirror paradigm. In the mirror paradigm, the visual information comes from a realistic and very similar arm since it is the left arm reflection. Using an avatar, appears to generate comparable illusions of movement, the visual motion cues coming from the avatar being integrated with the contralateral proprioceptive motion cues like in the traditional mirror paradigm. Moreover, the avatar does not need to be morphologically similar to a human body since illusions still occur when its forearms are only represented by a point light display (Giroux *et al.*, 2019).

Secondly, when it comes to spatial congruency, the results presented earlier indicate that visual motion cues do not need to come from the same location in space to be integrated for kinaesthesia. Indeed, proprioceptive signals are coming from the real body of the participant and, visual motion cues coming from the first-person perspective avatar used in Giroux *et al.* (2018, 2019) are, by definition, collocated with the real body. In our most recent studies (Giroux *et al.* 2021), we showed that visual motion cues are integrated with the proprioceptive signals, even when they are only seen through a mirror facing the participant and no more directly from a first-person perspective avatar. This result is not very surprising when we think about our daily use of mirror for combing our hair, putting on makeup or shaving. Truly, the visual information conveyed by a mirror refers to our own body location in space. In this respect, the spatial incongruency may be limited in this condition, accounting for the multisensory integration between visual and proprioceptive signals. Nevertheless, the second experiment showed that visual motion cues coming from a third-person perspective avatar were also used for kinaesthesia even though they do not refer to the space of the body anymore. Quite important spatial incongruencies do not abolish the multisensory integration for kinaesthesia in this case. However, we have to note that when the third-person perspective avatar is seen in profile, on one side of the participant, the contribution of visual motion cues appears far less obvious. In addition, a first-person perspective avatar generates more intense illusions than when it is seen through a mirror or at the third-person perspective and it seems that the less spatial congruency there is, the less intense the illusions are. Although these studies cannot prove the existence of a continuum, they suggest that there are different degrees of congruency, either semantic or spatial, that have a different impact on kinaesthesia. In a probabilistic view of perception, in which the weight allocated to a sensory modality in multisensory integration depends on its reliability (Ernst et Banks, 2002), our results can be explained by a lower weight allocated to semantically or spatially incongruent visual information.

In conclusion, all these results taken together indicate that any relevant signal which refers in some way or another to the body, as by the embodiment phenomenon, can be used to perceive one's own movements. Nevertheless, the impact of such signal on the movement perception depends on its congruency with other bodily motion signals or similarity to natural and usual ones.

6 References

- Barra Julien, Giroux Marion, Metral Morgane, Cian Corinne, Luyat Marion, Kavounoudias Anne, Guerraz Michel. (2020). Functional properties of extended body representations in the context of kinaesthesia. *Neurophysiologie Clinique / Clinical Neurophysiology*, vol. 50, n°6, p. 455-465. <https://doi.org/10.1016/j.neucli.2020.10.011>
- Beaudoin Marine, Barra Julien, Dupraz Louise, Mollier-Sabet Pauline, Guerraz Michel. (2020). The impact of embodying an “elderly” body avatar on motor imagery. *Experimental Brain Research*, vol. 238, n°6, p. 1467–1478. <https://doi.org/10.1007/s00221-020-05828-5>
- Bevilacqua Frédéric, Segalen Maël, Marchand-Pauvert Véronique, Peyre Iseline, Pradat-Diehl Pascale, Roby-Brami Agnès. (2018). Exploring Different Movement Sonification Strategies for Rehabilitation in Clinical Settings. *Proceedings of the 5th International Conference on Movement and Computing*, n° 42, p. 1-6. <https://doi.org/10.1145/3212721.3212881>
- Blanchard Caroline, Roll Régine, Roll Jean-Pierre, Kavounoudias Anne. (2013). Differential Contributions of Vision, Touch and Muscle Proprioception to the Coding of Hand Movements. *PLoS ONE*, vol. 8, n°4, p. e62475. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062475>
- Bock Otmar, Pipereit Katja, Mierau Andreas. (2007). A method to reversibly degrade proprioceptive feedback in research on human motor control. *Journal of Neuroscience Methods*, vol. 160, n°2, p. 246–250. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2006.09.010>
- Botvinick Matthew, Cohen Jonathan. (1998). Rubber hands ‘feel’ touch that eyes see. *Nature*, vol. 391, n° 6669, p. 756. <https://doi.org/10.1038/35784>
- Brandt T, Dichgans J, Koenig E. (1972). Perception of self-rotation (circular vection) induced by optokinetic stimuli. *Pflugers Archiv : European Journal of Physiology*, vol. 332, p. Suppl 332:R98-Suppl 332:R98.
- Brun Clémentine, Guerraz Michel. (2015). Anchoring the “floating arm”: Use of proprioceptive and mirror visual feedback from one arm to control involuntary displacement of the other arm. *Neuroscience*, vol. 310, p. 268–278. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2015.09.052>
- Brun Clémentine, Metral Morgane, Chancel Marie, Kavounoudias Anne, Luyat Marion, Guerraz Michel. (2015). Passive or simulated displacement of one arm (but not its mirror reflection) modulates the involuntary motor

- behavior of the other arm. *Neuroscience*, vol. 285, p. 343–355. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2014.11.036>
- Calvin-Figuière Sarah, Romaguère Patricia, Gilhodes Jean-Claude, Roll Jean-Pierre. (1999). Antagonist motor responses correlate with kinesthetic illusions induced by tendon vibration. *Experimental Brain Research*, vol. 124, n°3, p. 342–350. <https://doi.org/10.1007/s002210050631>
- Carruthers Glenn. (2009). Is the body schema sufficient for the sense of embodiment? An alternative to de Vignemont's model. *Philosophical Psychology*, vol. 22, n° 2, p. 123–142. <https://doi.org/10.1080/09515080902802785>
- Chancel Marie, Blanchard Caroline, Guerraz Michel, Montagnini Anna, Kavounoudias Anne. (2016). Optimal visuotactile integration for velocity discrimination of self-hand movements. *Journal of Neurophysiology*, vol. 116, n°3, p. 1522–1535. <https://doi.org/10.1152/jn.00883.2015>
- Collins, Davide. F, Prochazka Arthur. (1996). Movement illusions evoked by ensemble cutaneous input from the dorsum of the human hand. *The Journal of Physiology*, vol. 496, n° 3, p. 857–871. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1996.sp021733>
- de Vignemont Frédérique. (2010). Body schema and body image—Pros and cons. *Neuropsychologia*, vol. 48, n° 3, p. 669–680. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2009.09.022>
- de Vignemont Frédérique. (2011). Embodiment, ownership and disownership. *Consciousness and Cognition*, vol. 20, n° 1, p. 82–93. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2010.09.004>
- Effenberg, Alfred. O. (2004). *Using Sonification to Enhance Perception and Reproduction Accuracy of Human Movement Patterns*. 5.
- Effenberg Alfred. O., Schmitz Gerd, Baumann Florian, Rosenhahn Bodo, Kroeger Daniela. (2015). SoundScript—Supporting the acquisition of character writing by multisensory integration. *Open Psychology Journal 8 (2015), Nr. 1*, vol. 8, n° 1, p. 230–237. <http://dx.doi.org/10.15488/817>
- Ernst Marc O., Banks Martin S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature*, vol. 415, p. 429.
- Farmer Harry, Tajadura-Jiménez Ana, Tsakiris Manos. (2012). Beyond the colour of my skin: How skin colour affects the sense of body-ownership. *Consciousness and Cognition*, vol. 21, n° 3, p. 1242–1256. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2012.04.011>
- Gallagher Maria, Dowsett Ross, Ferrè Elisa Raffaella. (2019). Vection in virtual reality modulates vestibular-evoked myogenic potentials. *European Journal of Neuroscience*, vol. 50, n° 10, p. 3557–3565. <https://doi.org/10.1111/ejn.14499>
- Gallagher Shaun. (2005). How the Body Shapes the Mind. In *How the Body Shapes the Mind*. Oxford University Press. doi:10.1093/0199271941.001.0001
- Giroux Marion, Barra Julien, Barraud Pierre-Alain, Graff Christian, Guerraz Michel. (2019). From Embodiment of a Point-Light Display in Virtual Reality to Perception of One's Own Movements. *Neuroscience*, vol. 416, p. 30–40. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2019.07.043>
- Giroux Marion, Barra Julien, Graff Christian, Guerraz Michel. (2021). Multisensory integration of visual cues from first- to third-person perspective avatars in the perception of self-motion. *Attention, Perception, & Psychophysics*, vol. 83, p. 2634–2655. <https://doi.org/10.3758/s13414-021-02276-3>
- Giroux Marion, Barra Julien, Zrelli Issam-Eddine, Barraud Pierre-Alain, Cian Corinne, Guerraz Michel. (2018). The respective contributions of visual and proprioceptive afferents to the mirror illusion in virtual reality. *PLOS ONE*, vol. 13, n° 8, p. e0203086. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203086>
- Gonzalez-Franco Mar, Peck Tabitha C. (2018). Avatar Embodiment. Towards a Standardized Questionnaire. *Frontiers in Robotics and AI*, 5. <https://doi.org/10.3389/frobt.2018.00074>
- Guerraz Michel, Provost S, Narison Rindra, Brugnon A, Virolle S, Bresciani Jean-Pierre. (2012). Integration of visual and proprioceptive afferents in kinesthesia. *Neuroscience*, vol. 223, p. 258–268. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2012.07.059>
- Guerraz Michel, Bronstein Adolfo M. (2008). Mechanisms underlying visually induced body sway. *Neuroscience Letters*, vol. 443, n° 1, p. 12–16. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2008.07.053>
- Harquel Sylvain, Guerraz Michel, Barraud Pierre-Alain, Cian Corinne. (2020). Modulation of alpha waves in sensorimotor cortical networks during self-motion perception evoked by different visual-vestibular conflicts. *Journal of Neurophysiology*, vol. 123, n° 1, p. 346–355. <https://doi.org/10.1152/jn.00237.2019>
- Head Henry, Holmes Gordon. (1911). Sensory Disturbances From Cerebral Lesions. *Brain*, vol. 34, n° 2–3, p. 102–254. <https://doi.org/10.1093/brain/34.2-3.102>
- Izumizaki Masahiko, Tsuge Mikio, Akai Lena, Proske Uwe, Homma Ikuo. (2010). The illusion of changed position and movement from vibrating one arm is altered by vision or movement of the other arm: Plasticity of vibration illusion. *The Journal of Physiology*, vol. 588, n° 15, p. 2789–2800. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2010.192336>

- Kavounoudias Anne, Roll Jean-Pierre, Anton J. L., Nazarian B, Roth M, Régine Roll. (2008). Proprio-tactile integration for kinesthetic perception: An fMRI study. *Neuropsychologia*, vol. 46, n° 2, p. 567–575. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.10.002>
- Kilteni Konstantina, Groten Raphaela, Slater Mel. (2012). The Sense of Embodiment in Virtual Reality. *Presence: Teleoperators and Virtual Environments*, vol. 21, n° 4, p. 373–387. https://doi.org/10.1162/PRES_a_00124
- Kilteni Konstantina, Normand Jean-Marie, Sanchez-Vives Maria V., Slater Mel. (2012). Extending Body Space in Immersive Virtual Reality: A Very Long Arm Illusion. *PLOS ONE*, vol. 7, n° 7, p. e40867. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040867>
- Kuiper Ouren X., Bos Jelte E., Diels Cyriel. (2019). Vection does not necessitate visually induced motion sickness. *Displays*, vol. 58, p. 82–87. <https://doi.org/10.1016/j.displa.2018.10.001>
- Lackner James R., DiZio Paul. (1984). Some efferent and somatosensory influences on body orientation and oculomotor control. *Sensory Experience, Adaptation and Perception.*, p. 281–301.
- Lin Lorraine, Jörg Sophie. (2016). Need a Hand?: How Appearance Affects the Virtual Hand Illusion. *Proceedings of the ACM Symposium on Applied Perception*, p. 69–76. <https://doi.org/10.1145/2931002.2931006>
- Lira Marilia, Egito Julia H, Dall’Agnol Patricia A, Amodio David M, Gonçalves Óscar F, Boggio Paulo S. (2017). The influence of skin colour on the experience of ownership in the rubber hand illusion. *Scientific Reports*, vol. 7, n° 1, p. 15745. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-16137-3>
- Lloyd Donna M. (2007). Spatial limits on referred touch to an alien limb may reflect boundaries of visuo-tactile peripersonal space surrounding the hand. *Brain and Cognition*, vol. 64, n° 1, p. 104–109. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2006.09.013>
- Longo Matthew R, Schüür Friederike, Kammers Marjolein P. M, Tsakiris Manos, Haggard Patrick. (2008). What is embodiment? A psychometric approach. *Cognition*, vol. 107, n° 3, p. 978–998. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2007.12.004>
- Lopez Christophe, Schreyer Helene-Marianne, Preuss Nora, Mast Fred W. (2012). Vestibular stimulation modifies the body schema. *Neuropsychologia*, vol. 50, n° 8, p. 1830–1837. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.04.008>
- Lugrin Jean-Luc, Latt Johanna, Latoschik Marc Erich. (2015). Avatar anthropomorphism and illusion of body ownership in VR. *2015 IEEE Virtual Reality (VR)*, p. 229–230. <https://doi.org/10.1109/VR.2015.7223379>
- Ma Ke, Hommel Bernhard. (2015). The role of agency for perceived ownership in the virtual hand illusion. *Consciousness and Cognition*, vol. 36, p. 277–288. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2015.07.008>
- Maselli Antonella, Slater Mel. (2013). The building blocks of the full body ownership illusion. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00083>
- Maulucci Ruth A, Eckhouse Richard H. (2001). Retraining reaching in chronic stroke with real-time auditory feedback. *NeuroRehabilitation*, vol. 16, n° 3, p. 171–182.
- Metral Morgane, Chancel Marie, Brun Clémentine, Luyat Marion, Kavounoudias Anne, Guerraz Michel. (2015). Kinaesthetic mirror illusion and spatial congruence. *Experimental Brain Research*, vol. 233, n° 5, p. 1463–1470. <https://doi.org/10.1007/s00221-015-4220-1>
- Metral Morgane, Guerraz Michel (2019). Fake hand in movement: Visual motion cues from the rubber hand are processed for kinesthesia. *Consciousness and Cognition*, vol. 73, p. 102761. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2019.05.009>
- Normand Jean-Marie, Giannopoulos Elias, Spanlang Bernhard, Slater Mel. (2011). Multisensory Stimulation Can Induce an Illusion of Larger Belly Size in Immersive Virtual Reality. *PLOS ONE*, vol. 6, n° 1, p. e16128. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016128>
- Peck Tabitha C, Seinfeld Sofia, Aglioti Salvatore M, and Slater Mel. (2013). Putting yourself in the skin of a black avatar reduces implicit racial bias. *Consciousness and Cognition*, vol. 22, n° 3, p. 779–787. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2013.04.016>
- Preston Catherine. (2013). The role of distance from the body and distance from the real hand in ownership and disownership during the rubber hand illusion. *Acta Psychologica*, vol. 142, n° 2, p. 177–183. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2012.12.005>
- Proske Uwe, Gandevia Simon C. (2012). The Proprioceptive Senses: Their Roles in Signaling Body Shape, Body Position and Movement, and Muscle Force. *Physiological Reviews*, vol. 92, n° 4, p. 1651–1697. <https://doi.org/10.1152/physrev.00048.2011>
- Röder Brigitte, Pagel Birthe, Heed Tobias (2013). The implicit use of spatial information develops later for crossmodal than for intramodal temporal processing. *Cognition*, vol. 126, n° 2, p. 301–306. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2012.09.009>
- Roll Régine, Kavounoudias Anne, Roll Jean-Pierre. (2002). Cutaneous afferents from human plantar sole contribute to body posture awareness. *NeuroReport*, vol. 13, n° 15, p. 1957.

- Schwind Valentin, Lin Lorraine, Di Luca Massimiliano, Jörg Sophie, Hillis James. (2018). Touch with Foreign Hands: The Effect of Virtual Hand Appearance on Visual-haptic Integration. *Proceedings of the 15th ACM Symposium on Applied Perception*, p. 9:1–9:8. <https://doi.org/10.1145/3225153.3225158>
- Sforza Anna, Bufalari Ilaria, Haggard Patrick, Aglioti Salvatore M. (2010). My face in yours: Visuo-tactile facial stimulation influences sense of identity. *Social Neuroscience*, vol. 5, n° 2, p. 148–162. <https://doi.org/10.1080/17470910903205503>
- Shimada Sotaro, Suzuki Tatsuya, Yoda Naohiko, Hayashi Tomoya. (2014). Relationship between sensitivity to visuotactile temporal discrepancy and the rubber hand illusion. *Neuroscience Research*, vol. 85, p. 33–38. <https://doi.org/10.1016/j.neures.2014.04.009>
- Slater Mel, Spanlang Bernhard, Sanchez-Vives Maria V, Blanke Olaf. (2010). First Person Experience of Body Transfer in Virtual Reality. *PLOS ONE*, vol. 5, n° 5, p. e10564. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010564>
- Tajadura-Jiménez Ana, Tsakiris Manos, Marquardt Torsten, Bianchi-Berthouze Nadia. (2015). Action sounds update the mental representation of arm dimension: Contributions of kinaesthesia and agency. *Frontiers in Psychology*, 6. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00689>
- Tardy-Gervet Marie Françoise, Gilhodes Jean Claude, Roll Jean-Pierre. (1984). Perceptual and motor effects elicited by a moving visual stimulus below the forearm: An example of segmentary vection. *Behavioural Brain Research*, vol. 11, n° 2, p. 171–184. [https://doi.org/10.1016/0166-4328\(84\)90139-6](https://doi.org/10.1016/0166-4328(84)90139-6)
- Tsakiris Manos. (2008). Looking for Myself: Current Multisensory Input Alters Self-Face Recognition. *PLOS ONE*, vol. 3, n° 12, p. e4040. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004040>
- Tsakiris Manos, Carpenter Lewis, James Dafydd, Fotopoulou Aikaterini. (2010). Hands only illusion: Multisensory integration elicits sense of ownership for body parts but not for non-corporeal objects. *Experimental Brain Research*, vol. 204, n° 3, p. 343–352. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-2039-3>
- Väljamäe Aleksander. (2009). Auditorily-induced illusory self-motion: A review. *Brain Research Reviews*, vol. 61, n° 2, p. 240–255. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2009.07.001>
- Yee Nick, Bailenson Jeremy. (2007). The Proteus Effect: The Effect of Transformed Self-Representation on Behavior. *Human Communication Research*, vol. 33, n° 3, p. 271–290. <https://doi.org/10.1111/j.1468-2958.2007.00299.x>
- Zhang Jing, Hommel Bernhard. (2016). Body ownership and response to threat. *Psychological Research*, vol. 80, n° 6, p. 1020–1029. <https://doi.org/10.1007/s00426-015-0698-1>

