



**HAL**  
open science

# La vigueur du mouvement humain : de l'action à la cognition

Ombeline Labaune

► **To cite this version:**

Ombeline Labaune. La vigueur du mouvement humain : de l'action à la cognition. Psychologie et comportements. Université Paris-Saclay, 2022. Français. NNT : 2022UPASW001 . tel-03774057

**HAL Id: tel-03774057**

**<https://theses.hal.science/tel-03774057>**

Submitted on 9 Sep 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.

# La vigueur du mouvement humain : de l'action à la cognition

*Human movement vigor: from action to cognition*

## Thèse de doctorat de l'université Paris-Saclay

École doctorale n°566, Sciences du sport, de la motricité et du mouvement humain (SSMMH)  
Spécialité de doctorat: Sciences du mouvement humain  
Graduate School : Sport, mouvement et facteurs humains. Référent : Faculté des sciences du sport

Thèse préparée dans l'unité de recherche **CIAMS**, Université Paris-Saclay,  
sous la direction de **Bastien BERRET**, Professeur des universités,  
la co-direction de **Thomas DEROCHE**, Maître de conférences – HDR

Thèse soutenue à Paris-Saclay, le 25 mai 2022, par

**Ombeline LABAUNE**

## Composition du Jury

**Michel GUERRAZ**

PU, Université Savoie Mont Blanc

Rapporteur & Président

**Arnaud BADETS**

CR-HDR, Université de Bordeaux

Rapporteur & Examineur

**Julie DUQUÉ**

PU, Université catholique de Louvain

Examinatrice

**Agnès ROBY-BRAMI**

PU émérite, Sorbonne Université

Examinatrice

**Bastien BERRET**

PU, Université Paris-Saclay

Directeur de thèse

**Thomas DEROCHE**

MCF-HDR, Université Paris-Saclay

Co-Directeur de thèse

**Titre :** La vigueur du mouvement humain : de l'action à la cognition

**Mots clés :** Vigueur du mouvement ; Différences inter-individuelles ; Loi de vigueur ; Perception-action ; Jugement

**Résumé :** Cette thèse s'intéresse à la vigueur du mouvement humain, c'est-à-dire la vitesse spontanément choisie par un individu pour réaliser une action volontaire. La vigueur dépend de la motivation implicite d'un individu dans la tâche et d'un circuit neuronal impliquant les ganglions de la base, comme le suggère la bradykinésie des patients parkinsoniens. Nos premiers travaux se sont intéressés aux différences inter-individuelles de vigueur et ont confirmé que la vigueur est largement propre à un individu en dépit de changements de tâches ou d'effecteurs, le système oculomoteur semblant à part (*Etude 1*). Par la suite, nous nous sommes interrogés sur le lien entre la vigueur de chacun et la perception de la vigueur d'autrui : si la vigueur est un élément clé de toutes nos actions, elle pourrait également être déterminante pour interagir efficacement avec autrui,

que ce soit physiquement ou socialement. Le système des neurones miroirs pourrait notamment jouer un rôle sur la vigueur du mouvement, aussi bien en action qu'en perception. Dans une seconde étude, nous avons effectivement montré l'existence d'une loi perceptive de vigueur analogue à la loi motrice au cours d'une tâche de jugement de vitesse de mouvements biologiques. Ce jugement semble basé sur une représentation générale de la vigueur des mouvements d'autrui plutôt que sur la vigueur propre de l'observateur (*Etude 2*). Ces travaux ouvrent des perspectives théoriques mais aussi des perspectives d'applications à la fois industrielles (e.g., implémentation de la loi de vigueur générale à un robot pour optimiser son interaction avec l'utilisateur) et cliniques (e.g., rééducation de patients parkinsoniens).

**Title:** Human movement vigor: from action to cognition

**Keywords:** Movement vigor; Inter-individual differences; Vigor law; Perception-action; Judgment

**Abstract:** This thesis focuses on the human movement vigor, i.e., the speed spontaneously chosen by an individual to perform a voluntary action. The literature shows that vigor depends on an individual's implicit motivation in the task and on a neural circuit involving the basal ganglia, as suggested by the bradykinesia of parkinsonian patients. Our initial work focused on the consistency of inter-individual differences of vigor and confirmed the trait-like aspect of vigor despite changes in tasks or effectors, with the oculomotor system appearing to be apart (*Study 1*). Then, we wondered about the link between the vigor of each person and the perception of the vigor of others: if vigor is a key element of all our actions, it could also be a determining factor for

interacting effectively with others, whether physically or socially. The mirror neuron system could play a role in the vigor of movement, both in action and in perception. In a second study, we have indeed shown the existence of a perceptual vigor law analogous to the motor law during a speed judgment task of biological movements. This judgment seems to be based on a general representation of the vigor of other people's movements rather than on the observer's own vigor (*Study 2*). This work opens theoretical perspectives but also perspectives of industrial applications (e.g., implementation of the general vigor law to a robot to optimize its interaction with the user) and clinical applications (e.g., rehabilitation of Parkinsonian patients).

*" (...) la vitesse peut être quantitativement très élevée, elle ne sera pas pour autant rapide. Inversement, le mouvement peut être remarquablement lent, voire quasi immobile et pourtant s'avérer fulgurant.*

*- Je ne suis pas sûr de comprendre. "*

Alain Damasio  
*La Horde du Contrevent, 2004*

# Remerciements

Je remercie les membres du jury d'avoir accepté d'examiner ce travail de thèse. La liste des autres personnes que je tiens à remercier est longue, parce que ces quatre ans ont été extrêmement riches humainement.

Pour commencer, Thomas. Déjà bien avant le début de cette thèse, et même avant le début de ma licence, tu m'as motivée, suivie et encouragée à aller chaque fois un peu plus loin dans mes projets. Merci de m'avoir fait aimer d'abord la psycho puis la recherche, d'avoir eu très tôt cette confiance indéfectible en moi qui me porte encore aujourd'hui. Sans aucun doute, c'est en grande partie grâce à toi que j'en suis là. Merci de m'avoir dit en L2 « viens voir ce qui se passe au labo ». Merci de m'avoir toujours accompagnée dans mes réflexions, en m'encourageant à aller vers ce que j'aimais le plus. Merci de t'être toujours rendu disponible pour discuter et travailler ensemble malgré ton emploi du temps de fou. Bref, merci ThomDer.

Bastien. Pour toutes ces fois où je suis arrivée dans ton bureau en disant « coucou, je peux te déranger deux minutes ? » qui se sont transformées en heures de discussion, de réflexion, à retourner les questions dans tous les sens possibles, merci. Merci de m'avoir encadrée dès le M2, et depuis ce moment d'avoir été incroyablement disponible pour réfléchir, relire, m'expliquer toutes sortes de choses. Merci pour toutes les opportunités de communication, en conférences et à Rome. Pour ta pédagogie et ton sens de l'humour impitoyablement efficace – d'autant plus quand il s'agit de la psycho ou de ThomDer – merci.

Au duo que vous formez tous les deux, vous êtes la meilleure équipe encadrante dont j'aurais pu rêver, complémentaire, humaine, attentionnée, drôle, patiente et scientifiquement au taquet. Nos réunions étaient encore meilleures quand on était tous les trois, toujours trop courtes parce qu'en plus de travailler, on passait des bons moments. Votre bienveillance, votre amitié et votre humour (croyez-le ou non) me sont inestimables. Merci pour ces années.

AlexandraPerrotBeaudoin, merci d'avoir rendu mon année de M1 à Montréal si facilement possible, mais surtout merci pour la Joseph, la split, les déca' et autres axel' arrières, ou plus généralement pour tous nos débriefs de volley au labo et de labo au volley.

C. Teulier et N. Vignette, merci pour tous ces moments partagés pour nos projets de médiation. C. Castanier, merci d'avoir répondu à toutes mes questions stat depuis toujours !

A tous les autres adultes du labo qui ont contribué à sa belle ambiance, merci. Polo qui a encadré mon tout premier stage au labo, Zack, Michel, Christopher, Marie, Arnaud, Mathieu, Aurore, Isabelle, Michel-Ange, Éric, Sophie, Samuel, David... Merci aussi à Jean Jouv

de m'avoir souvent aidée dans la mise en place de mes manips. A Gaëlle et Nadine, merci pour tout le temps que j'ai passé dans vos bureaux pour différents projets.

Elo Hinnkenson. Certains pensent peut être que j'aurais pu me contenter de *juste un merci*. Mais j'ai clairement besoin de détailler, parce que tu es une amie incroyable en toutes circonstances. Déjà pour ce manuscrit, merci d'avoir pris un temps fou ces derniers jours pour m'aider dans la dernière ligne droite. Depuis mes débuts au CIAMS, merci pour toutes nos discussions et nos voco à n'en plus finir, pour les pauses caf et les PMU. Merci d'être capable en toute situation de trouver les mots qu'il faut. Merci d'être un pilier dans ma vie, un modèle. Merci d'avoir été à l'origine des Glandeurs tels qu'on les connaît aujourd'hui, merci d'avoir upgradé mes standards et mes skills sur PowerPoint, merci pour tous les événements qu'on a partagés, tous les cadeaux communs qu'on a organisés. Merci aussi à Cam, puis à votre groupe d'amis dont je suis heureuse de maintenant faire partie. Votre amitié m'est extrêmement précieuse.

Symon. Merci pour tous les moments qu'on a passé ensemble, au labo, au volley, en rando, à la coloc, en vacances... Merci pour nos discussions intarissables, riches et inspirantes sur tous les sujets, merci de m'avoir fait lire le livre dont est tirée la citation du début de cette thèse. (Merci aussi pour tes commentaires avisés de relectrice de thèse (volontairement entre parenthèses tavu)).

Troisième relectrice de thèse, Zaza the best. Je n'avais pas anticipé que j'aurais si souvent ta chanson dans la tête, trop hâte qu'on chante ensemble.

AnneSchmittou (et oui pardon mais dans mon cœur tu ne comptes pas encore dans les adultes), NadègeTebbache, AnneQuiDanse, Ari-Ane, Karina, merci pour toutes nos soirées de débriefs en live, pour votre soutien depuis le début de ma thèse et plus spécifiquement sur ce dernier weekend avant le rendu !

Thoz, depuis le PCMPS, merci d'avoir ri avec moi, et merci d'avoir passé des heures et des heures en pré-test. ClemLop, 4<sup>e</sup> France. C'était génial de pouvoir partager la dernière ligne droite avec toi, ton soutien m'a bien aidée. Best promo de thésards ever. On est là hein.

Flo, merci de m'avoir autorisée à noter toutes les belles phrases que tu as dites, Gui-gui, JP, 20Syl, Katrina, Fanny, merci. Lucie, Tiff depuis la L1 (!), Chpuntzy (T'es droitier ? Pour un pote qui bosse sur la pierre angulaire des apprentissages moteurs), Dodo (vivent les cabanes de plaid et les flexi-principes), merci.

Dju, merci pour notre amitié et notre complicité toujours aussi belle même si vous être temporairement loin. Merci d'avoir été aux petits soins quand mon genou n'était pas content, en me faisant mille allers-retours et en me racontant la vie du labo. 4 et 3 tu fais couler le caf. Et si tu fais un centre tu assumes enfin que c'est toi qui as le pass.

BB Bross, merci de l'attention dingue que tu portes à tes amis. Maisons (oh. On regarde Shrek ?), Aaaaaa (tu parlais d'y aller à vélo ?), Matt (tu tournes, Villebon Sacquet), Susan (sooooo glad we played together!), Lucas (ça part en Karos ?), Jonathan, Whaby, Mameo, Wal, merci pour notre amitié.

Globalement à tous les enfants du labo, notre équipe de docs est juste magique, merci d'être passés sur mes manips, mais surtout c'était un vrai bonheur de pouvoir cesfoter, pmuter et pauzcafer avec vous ces dernières années.

Choco. Tellement de choses. Merci pour ton amitié, ta confiance. Merci pour nos discussions, nos soirées jeux, toutes les fois où on est allés courir. Merci pour les câbles HDMI et VGA, et toutes les fois où tu m'as sauvé la vie (ou au moins un cours, une réunion ou une présentation) informatiquement parlant. Merci de sourire à mes blagues parce que tu n'arrives pas à t'en empêcher, merci pour tous les post-its laissés sur mon bureau au fil des années.

MP Richoux, merci d'être toujours là pour écouter et sauver administrativement les doctorants en détresse. Merci pour toutes les pauses caf partagées !

Les filles et les coachs du volleyball, merci d'avoir été ma soupape pendant ces années, merci pour toutes les émotions, les courbatures et les photos partagées ! En ce jour Dunois de mars, je Paris que j'aurais Torcy j'oubliais mes bonnes m'Asnières, donc je ne vais PACacher le Plaisir que j'ai pris à jouer avec vous.

Annou, Lise, Yoshi, merci pour nos amitiés depuis la licence, et merci à Laeti particulièrement pour ces trois années de coloc.

Mes amis d'enfance, merci d'être là depuis si longtemps, merci pour toutes nos bouffes, nos vacances, nos souvenirs communs. Alex, Mel, Mo, Julius, Flappy, Ju, Chatte, Seb, Tetelle, Soso, Lysiane, Vinçounet, Quentin, Clem, Cécile et tous les autres, merci.

Colette, thank you again for being the official proofreader of my papers, and good luck to you for the rest of your PhD!

Hervé, merci d'avoir été mon tonton universitaire, merci pour nos pauses improvisées quand je passais devant ton bâtiment, merci de m'avoir dit que tu pensais que j'avais « le talent, l'enthousiasme et l'opiniâtreté pour faire une excellente thèse ».

Et pour finir, la famille. Les vieux, merci pour les valeurs que vous nous avez transmises depuis toujours, merci d'avoir toujours encouragé, facilité et accompagné tous mes projets. Merci d'avoir fondé ce foyer où tout le monde se sent chez lui. Merci d'aimer mes amis. GrosLu, Paupaule, Cybou merci pour l'amour et l'humour qui inondent notre fratrie. Larhinette, RnaudRnaud, LoloNene, vous en faites partie aussi. Émilou et bébé Léandre, promis un jour je vous raconterai ce que c'est la vigueur !

# Sommaire

<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>13</b>
<b>PARTIE 1 : CADRE THEORIQUE .....</b>	<b>19</b>
CHAPITRE 1 : LA VIGUEUR DU MOUVEMENT HUMAIN.....	21
1. <i>Bases neurales de la vigueur.....</i>	<i>21</i>
2. <i>Théorie du compromis temps-effort.....</i>	<i>24</i>
3. <i>La loi motrice de la vigueur.....</i>	<i>30</i>
4. <i>Variabilité de la vigueur du mouvement.....</i>	<i>37</i>
5. <i>La vigueur du mouvement, caractéristique individuelle ?.....</i>	<i>46</i>
<i>Synthèse .....</i>	<i>50</i>
CHAPITRE 2 : PERCEPTION DE LA VIGUEUR DU MOUVEMENT HUMAIN .....	51
1. <i>Bases neurales du couplage action-perception.....</i>	<i>52</i>
2. <i>Perception du temps et de la vitesse.....</i>	<i>55</i>
3. <i>Lois motrices : de l'action à la cognition .....</i>	<i>59</i>
4. <i>Loi de vigueur en perception, représentations motrices ?.....</i>	<i>65</i>
<i>Synthèse .....</i>	<i>73</i>
PROBLEMATIQUE GENERALE.....	75
<b>PARTIE 2 : CONTRIBUTION EXPERIMENTALE.....</b>	<b>77</b>
ETUDE 1 – VIGOR OF REACHING, WALKING, AND GAZING MOVEMENTS: ON THE CONSISTENCY OF INTERINDIVIDUAL DIFFERENCES.....	79
1. <i>Introduction.....</i>	<i>79</i>
2. <i>Materials and methods.....</i>	<i>81</i>
2.1. <i>Participants.....</i>	<i>81</i>
2.2. <i>Experimental design and materials .....</i>	<i>81</i>
2.3. <i>Reaching (one-degree of freedom, horizontal arm pointing) .....</i>	<i>82</i>
2.4. <i>Walking (standard bipedal locomotion).....</i>	<i>83</i>
2.5. <i>Gazing (eye saccades) .....</i>	<i>84</i>
2.6. <i>Data processing .....</i>	<i>85</i>
2.7. <i>Vigor scores.....</i>	<i>86</i>

2.8. Statistical analyses .....	87
3. <i>Results</i> .....	88
3.1. Evolution of peak velocities across amplitudes and individual vigor scores	88
3.2. Decomposition of variance of vigor scores .....	89
3.3. Interindividual correlation analyses of vigor scores .....	91
4. <i>Discussion</i> .....	94
4.1. Interlimb consistency of vigor for reaching movements .....	95
4.2. Relation between vigor of reaching and vigor of walking .....	96
4.3. Singularity of the vigor of saccades .....	97
4.4. Future work .....	98
<i>Acknowledgments</i> .....	99
ETUDE 2 – ON THE PERCEPTION OF MOVEMENT VIGOR .....	101
1. <i>Introduction</i> .....	101
2. <i>General materials and method</i> .....	106
3. <i>Experiment 1</i> .....	107
3.1. Materials and method .....	107
3.2. Results and discussion .....	110
4. <i>Experiment 2</i> .....	113
4.1. Materials and method .....	113
4.2. Results and discussion .....	114
5. <i>Experiment 3</i> .....	115
5.1. Materials and method .....	115
5.2. Results and discussion .....	116
6. <i>Experiment 4</i> .....	117
6.1. Materials and method .....	118
6.2. Results and discussion .....	122
7. <i>Experiment 5</i> .....	125
7.1. Materials and method .....	125
7.2. Results and discussion .....	127
8. <i>General discussion</i> .....	129
8.1. The vigor law underlies both action and perception of movement.	129
8.2. The judgment of others' vigor seems "population-based" .....	133
9. <i>Conclusion and perspectives</i> .....	134

<b>DISCUSSION ET PERSPECTIVES GENERALES .....</b>	<b>137</b>
1. SYNTHÈSE DES PRINCIPAUX RESULTATS.....	137
2. INFLUENCE D'AUTRUI SUR LA PERCEPTION ET LA PRODUCTION DE LA VIGUEUR.....	139
2.1. <i>Stéréotypes sociaux et jugement de la vigueur.....</i>	<i>139</i>
2.2. <i>L'influence d'autrui sur la vigueur en action.....</i>	<i>142</i>
3. L'HYPOTHESE D'UN COUT SUBJECTIF DU TEMPS POUR EXPLIQUER LE CARACTERE IDIOSYNCRASIQUE DE LA VIGUEUR.....	144
3.1. <i>Influence de la valeur du temps sur la prise de décision et la vigueur</i>	<i>144</i>
3.2. <i>Tendance idiosyncrasique à dépenser de l'énergie pour gagner du temps .....</i>	<i>146</i>
4. CONSISTANCE DE LA LOI MOTRICE DE VIGUEUR .....	149
4.1. <i>La nature réflexe ou volontaire du mouvement pour expliquer cette consistance ?.....</i>	<i>150</i>
4.2. <i>Consistance des différences inter-individuelles de vigueur : communications non-verbale et verbale.....</i>	<i>153</i>
5. PERSPECTIVES D'APPLICATIONS .....	156
 <b>REFERENCES.....</b>	 <b>159</b>

# Liste des figures

## Cadre théorique

<b>Figure 1.</b> Schémas des circuits impliquant les ganglions de la base et des connexions associées.....	22
<b>Figure 2.</b> Seuils d'indifférence entre le nombre d'allers-retours en marchant et en volant.....	26
<b>Figure 3.</b> Illustration de la théorie du CT.....	29
<b>Figure 4.</b> Illustration de la séquence principale pour les relations amplitude-pics de vitesse (en haut) et amplitude-durée (en bas).....	30
<b>Figure 5.</b> Matériel de tâche de pointage réciproque.....	31
<b>Figure 6.</b> Temps de mouvement moyen en fonction de l'écartement des cibles.....	32
<b>Figure 7.</b> Différences inter- et intra-individuelles de la vigueur des mouvements.....	34
<b>Figure 8.</b> Vigueur des saccades oculaires.....	36
<b>Figure 9.</b> Mouvements de pointage au cours de la journée.....	39
<b>Figure 10.</b> Vitesses préférentielles de mouvement.....	40
<b>Figure 11.</b> Vitesse de la marche (sur 15 mètres) en fonction de la taille de la population de la ville.....	41
<b>Figure 12.</b> Vitesse de marche habituelle (confortable) en fonction de l'âge.....	43
<b>Figure 13.</b> Vitesse de marche moyenne maximale (pointillés) et confortable (ligne pleine) de 230 sujets présentés par décennie d'âge.....	44
<b>Figure 14.</b> Pics de vitesse en fonction de l'âge.....	44
<b>Figure 15.</b> Variabilité du pic de vitesse et du point final en fonction de la vigueur des saccades.....	45
<b>Figure 16.</b> Variabilité du pic de vitesse et du point final en fonction de la vigueur des mouvements de pointage.....	45
<b>Figure 17.</b> Analyses de régression entre les scores de vigueur empirique et les traits individuels.....	46
<b>Figure 18.</b> Consistance de la vigueur des mouvements de la tête et des bras.....	48
<b>Figure 19.</b> Résonance motrice et perceptive.....	53
<b>Figure 20.</b> Stimuli en IRM fonctionnelle.....	54
<b>Figure 21.</b> Exemples de jugements de durées par un participant représentatif.....	56
<b>Figure 22.</b> Exemples représentatifs des trajectoires des stimuli.....	59
<b>Figure 23.</b> Durée du mouvement imaginé en fonction de l'indice de difficulté de la tâche chez 15 sujets.....	61
<b>Figure 24.</b> Mouvements de pointage en imagerie motrice au cours de la journée (extraite de la même étude que la Figure 9).....	62
<b>Figure 25.</b> Temps de mouvement moyen perçu en fonction de l'indice de difficulté et de la largeur des cibles.....	63
<b>Figure 26.</b> Durées moyennes des mouvements jugés et produits, en fonction de l'indice de difficulté et de la tâche.....	64
<b>Figure 27.</b> Durées moyennes des mouvements jugés, imaginés et produits, en fonction de l'indice de difficulté et de la session (pré-/post-exécution).....	65

<b>Figure 28.</b> Durées moyennes des mouvements jugés, en fonction de l'indice de difficulté (ID) et de la condition (lestée ou non lestée).....	68
<b>Figure 29.</b> Précision moyenne du jugement de la vitesse en fonction de la condition et de la vitesse de marche de PAT.....	70
<b>Figure 30.</b> Configuration expérimentale.....	71
<b>Figure 31.</b> Biais de l'observateur en fonction de la vitesse de marche et de la condition....	71

## Contribution expérimentale

### Etude 1

<b>Figure E1-1.</b> Peak velocity as function of movement amplitude.....	89
<b>Figure E1-2.</b> Vigor scores computed for each task/effector.....	90
<b>Figure E1-3.</b> Relationship between reaching vigor scores for the dominant and non-dominant arms.....	91
<b>Figure E1-4.</b> Relationships between vigor scores across motor tasks.....	93

### Etude 2

<b>Figure E2-1.</b> The vigor law for reaching movements.....	104
<b>Figure E2-2.</b> Proportion of "fast" answers as function of mean speed and amplitude (for a representative participant).....	109
<b>Figure E2-3.</b> Perceived mean speed and perceived duration as function of stimulus amplitude.....	112
<b>Figure E2-4.</b> Mean speed as function of duration for each amplitude: theoretical determination of stimuli (Experiments 4 and 5).....	120
<b>Figure E2-5.</b> Proportion of "Faster" answers as function of stimulus amplitude and condition (all participants of Experiments 4 and 5).....	124
<b>Figure E2-6.</b> Deviation scores from 0.5 and percentage of deviation from mean response time (all participants of Experiments 4 and 5).....	128

## Discussion et perspectives générales

<b>Figure 32.</b> Environnement virtuel immersif et durée moyenne du déplacement imaginé en fonction de son amplitude et de l'avatar incarné (jeune vs. âgé).....	140
<b>Figure 33.</b> Stimuli, modèle du bras (A) et personnages virtuels jeune (B) et âgé (C).....	142
<b>Figure 34.</b> Protocole de la « tâche de jetons ».....	145
<b>Figure 35.</b> Comportement moyen en fonction de l'amplitude.....	147
<b>Figure 36.</b> Scores de vigueur et leur corrélation avec la force maximale.....	148
<b>Figure 37.</b> Profils de vitesse de saccades réflexes, saccades vers un emplacement mémorisé et anti-saccades pour un sujet représentatif.....	151
<b>Figure 38.</b> Rythmes de parole auto-sélectionnés pour chaque groupe dans chaque condition de rythme.....	154

# Liste des abréviations

*Abréviation : Signification en anglais (traduction française)*

A: Amplitude (amplitude)  
BG: Basal Ganglia (ganglions de la base)  
CT: Cost of time (coût du temps)  
D: Duration (durée)  
ID: Index of Difficulty (indice de difficulté)  
dlPFC: dorsolateral Prefrontal Cortex (cortex préfrontal dorsolatéral)  
DM: Direct-matching (appariement direct)  
PD: Parkinson's Disease (maladie de Parkinson)  
PEF: Parietal Eye Fields (champ oculomoteur pariétal)  
R: Reward (récompense)  
S: Speed (vitesse)  
TDR: Temporal discounting of reward (dévalorisation de la récompense au cours du temps)  
W: Width (largeur)

## **Contribution expérimentale**

CPGs: Central Pattern Generators (Générateurs centraux de patterns)  
DR: Dominant Reaching (pointage du bras dominant)  
FD: Fixed Duration (durée fixe)  
FDV: Fixed Duration Vigor (vigueur basée sur la durée, fixe)  
FEF: Frontal Eye Fields (champ oculomoteur frontal)  
FS: Fixed Speed (vitesse fixe)  
FSV: Fixed Speed Vigor (vigueur basée sur la vitesse, fixe)  
FV: Fixed Vigor (vigueur fixe)  
G: Gazing (pour les saccades oculaires)  
JND: Just Noticeable Difference (différence juste perceptible)  
NDR: Non-Dominant Reaching (pointage du bras non-dominant)  
PSE: Point of Subjective Equality (point d'égalité subjective)  
R: Reaching (pour les mouvements de pointage)  
SC: Superior Colliculus (colliculus supérieur)  
W: Walking (pour la locomotion)

# Introduction

Vous cherchez des yeux vos clés, vous marchez jusqu'à la table où elles vous attendent et vous tendez la main pour les attraper. Vous réalisez cet enchaînement d'actions avec les vitesses que vous préférez pour chacun de ces mouvements. Vous auriez probablement été capable de réaliser ces mouvements deux fois plus rapidement ou deux fois plus lentement si vous l'aviez voulu ou si cela vous avait été demandé, mais vous avez spontanément choisi ces vitesses-là. Dans ces situations, sans autre contrainte que la seule réalisation du mouvement, personne ne vous dicte la vitesse à adopter. Vous ne tentez pas de reproduire une vitesse que l'on vous aurait imposée. Si vous aviez été en retard, vous auriez probablement réalisé ces mouvements plus rapidement que si rien ne vous pressait, mais la vitesse de vos mouvements aurait toujours été choisie spontanément pour réaliser ces mouvements dans le contexte donné. Ainsi, un autre individu dans la même situation pourrait réaliser ces mêmes actions en préférant des vitesses différentes des vôtres. Considérons maintenant que cet autre individu est témoin de la scène. Comment jugerait-il vos mouvements, plutôt rapides ou plutôt lents ? Si cet observateur était lui-même quelqu'un de naturellement très rapide, s'impatienterait-il car il vous jugerait lent ? Ou bien pourrait-il vous juger tout de même plutôt rapide à l'échelle de ce qu'il est habitué à observer dans son environnement ? Serait-il influencé dans son jugement par d'autres facteurs ? Par exemple, se serait-il impatienté de la même manière si l'individu qui cherchait ses clés était une personne âgée ? Enfin, s'il trouvait vos clés avant vous et qu'il voulait vous les donner, sauriez-vous vous adapter à la vitesse de mouvement l'un de l'autre pour que cette tâche collective atteigne son but ?

Cette situation de la vie quotidienne peut paraître simple. Elle soulève néanmoins des questions fondamentales dans les sciences du mouvement humain : quels processus

déterminent la vitesse spontanée<sup>1</sup> d'un mouvement dirigé vers un but ? Quelles relations entretiennent la vitesse spontanée de nos actions (appelée *vigueur* dans la suite de cette thèse) et ses déterminants avec la perception de la vitesse des mouvements d'autrui, et les décisions qui en découlent ?

La perception du temps et ses liens potentiels avec le corps en mouvement (Bergson, 1889), ainsi que la caractérisation spatiale et temporelle du mouvement volontaire intéressent de longue date les chercheurs. Par exemple, la vitesse spontanée de nos mouvements a été étudiée pour des tâches aussi variées que les saccades oculaires (Bahill et al., 1975), les mouvements locomoteurs (Ralston, 1958) et des mouvements des membres supérieurs (Woodworth, 1899). Ces études ont adopté une approche que l'on peut qualifier de mécanistique puisqu'elles cherchent à expliquer la vitesse de nos mouvements, au travers d'un conflit vitesse-précision ou des dépenses énergétiques minimales. Classiquement les études sur le conflit vitesse-précision se sont focalisées sur des mouvements réalisés à vitesse maximale. Cependant, ce type de mouvements reste peu fréquent dans la vie quotidienne. De la même manière, minimiser l'énergie dépensée pour l'action n'est pas nécessairement le seul défi auquel doit faire face le système nerveux central. Par exemple, la vitesse de marche pieds nus peut différer du minimum énergétique pour des raisons de confort ressenti (Yandell & Zelik, 2016), suggérant l'influence possible d'autres facteurs.

Une approche plus récente, appelée psycho-économique, explique la vigueur de nos mouvements par des processus de prise de décision liés aux circuits neuronaux de la récompense (Shadmehr et al., 2016). La vigueur du mouvement dépendrait alors principalement des récompenses en jeu (explicites ou implicites), et des circuits cérébraux inhérents, à commencer par les structures des ganglions de la base responsables de la production de dopamine (Desmurget & Turner, 2010; Mazzoni et al., 2007; Niv et al., 2007). Dans cette idée, Shadmehr (2010) a proposé un modèle neuro-économique de dévalorisation subjective de

---

<sup>1</sup> Ces questions s'articulent autour de la notion centrale de vitesse *spontanée*, *naturelle* ou encore *préférentielle* des mouvements, c'est-à-dire celle qui est choisie par un individu en l'absence de consignes. Ces trois termes seront employés dans cette thèse sans différence sémantique.

la récompense au cours du temps, en s'appuyant sur des études comportementales en psycho-économie où les récompenses sont monétaires (Myerson & Green, 1995). Ce modèle, nommé « *théorie du coût du temps* », stipule que le temps qui passe s'accompagne d'un coût que chaque individu chercherait à minimiser. Cette théorie vise à expliquer pourquoi le cerveau chercherait à réduire la durée des actions, en considérant la durée des mouvements comme un délai qui sépare l'individu de l'atteinte du but de l'action et de sa récompense associée. Appliquée aux mouvements humains, et plus généralement aux comportements, cette théorie expliquerait le phénomène bien connu d'augmentation concomitante entre la vitesse spontanée d'un mouvement et son amplitude. Ce phénomène, observé pour les saccades, la marche ou encore les mouvements de pointage, pourrait permettre une réduction de la durée du mouvement et ainsi une réduction de la dévalorisation subjective de la récompense au cours de sa réalisation (Shadmehr & Ahmed, 2020). Malgré l'augmentation de vitesse, la durée de l'action augmente aussi avec l'amplitude. Il n'y a donc pas simplement isochronie des mouvements à vitesse naturelle (Viviani & Flash, 1995). En outre, à la différence des mouvements réalisés à vitesse et précision maximales (Fitts, 1954), les mouvements réalisés à vitesse naturelle ont une durée qui n'est pas seulement liée à l'indice de difficulté de la tâche, comme cela a été précisément documenté pour les mouvements de pointage (Young et al., 2009b). Ainsi, la théorie du coût du temps proposée par Shadmehr permet d'apporter un nouvel éclairage sur les principes sous-tendant le phénomène d'augmentation de vitesse et de durée avec l'amplitude du mouvement, que l'on nomme ici « *loi de vigueur* ».

Le terme de vigueur a été utilisé par de nombreux auteurs pour parler de la vitesse préférée ou spontanée du mouvement humain ou animal, et a déjà fait l'objet de nombreuses études notamment sur la maladie de Parkinson (Mazzoni et al., 2007). En fonction des tâches étudiées, la vigueur peut être associée à un pic de vitesse, une durée, une fréquence voire une amplitude de mouvement (Dudman & Krakauer, 2016). Les relations entre ces variables (e.g., évolution de la durée d'un mouvement avec son amplitude) sont parfois utilisées pour attribuer un score de vigueur à un participant dans une tâche donnée, en comparaison avec un échantillon donné. Il existe en effet des individus spontanément plutôt

rapides et d'autres plutôt lents dans une même tâche, les vitesses naturelles dans la population saine semblant former un continuum d'un extrême à l'autre selon une distribution normale (Berret et al., 2018; Choi et al., 2014; Reppert, Rigas, et al., 2018). Des différences inter-individuelles sont également présentes dans les mouvements réalisés à vitesse maximale, mais dans les paradigmes qui l'étudient, la vitesse du mouvement produit est fortement dépendante de la tâche et des conditions de sa réussite (e.g., dextérité nécessaire pour atteindre la précision requise). Dans les paradigmes étudiant la vitesse spontanée (i.e., la vigueur), cette dernière n'est pas fortement contrainte par la tâche en elle-même, ainsi la vitesse n'est pas une limite du système sensorimoteur mais représente un choix parmi une multitude de vitesses possibles et compatibles avec la tâche. Les travaux de Young et al. (2009b) ont d'ailleurs confirmé les différences fondamentales entre des mouvements réalisés à vitesse maximale et des mouvements réalisés à vitesse spontanée, la loi de Fitts n'étant pas valable pour ces derniers. En ce sens, l'étude de la vigueur permet donc d'autant plus de s'intéresser aux différences inter-individuelles dans des comportements plus généraux et de mieux distinguer les potentiels facteurs explicatifs, qui peuvent être biomécaniques (les individus plus grands marchent-ils plus rapidement ?), psychologiques (les individus plus impulsifs bougent-ils plus rapidement ?) ou neuro-économiques (les individus qui imputent un coût élevé au passage du temps se meuvent-ils plus rapidement ?).

Si la vigueur est un élément clé de nos actions, elle est également déterminante dans nos interactions sociales, notamment dans la perception et l'adaptation au mouvement d'autrui. Jusqu'à présent, le concept de vigueur a principalement été appliqué à l'étude du mouvement et a permis de relier une loi motrice bien établie à un processus de prise de décision lié à la représentation du temps (Shadmehr & Ahmed, 2020). Cette loi motrice pourrait-elle constituer également une loi cognitive s'appliquant à la perception de la vigueur d'autrui ? L'intégration de la loi de vigueur au niveau cognitif pourrait permettre de juger, d'anticiper et d'adapter sa vitesse à celle d'autres individus et d'interagir de manière adéquate dans notre environnement social. De nombreux travaux se sont intéressés aux relations qu'entretiennent l'action, la perception de l'action et l'imagerie motrice. Les résultats ont montré que plusieurs lois motrices comme la loi de la puissance deux-tiers (Dayan et al., 2007; Viviani & Stucchi, 1992) ou la loi de Fitts (Decety & Jeannerod, 1996; Grosjean et al., 2007; Gueugneau

et al., 2017) constituait également des lois cognitives. Les lois motrices semblent donc utiles pour appréhender les mouvements d'autrui, elles peuvent donc jouer un rôle important dans la perception sociale. Au-delà de cette question de la relation entre action et perception, la vigueur du mouvement fondée sur un coût du temps propre à chaque individu constitue-t-elle une caractéristique stable dans le temps et à travers les situations ? Cette robustesse serait-elle telle que la vigueur propre à chacun permettrait de servir de référence pour juger de la vigueur d'autrui ? Plusieurs questions émergent de cette introduction : la vigueur reflète-t-elle un trait individuel dépendant de la manière dont un individu dévalorise la valeur des récompenses, autrement dit, est-ce bien un attribut plutôt stable et distinctif d'un individu ? Lorsqu'un individu observe des mouvements réalisés par autrui, la vigueur perçue est-elle jugée en référence à sa propre loi de vigueur ?

En plus de ces considérations fondamentales, mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à la vigueur d'un individu pourrait permettre d'améliorer les interactions homme-machines dans des contextes industriels ou rééducatifs. Par exemple dans les interactions humains-machines en industrie, l'interaction avec la machine (e.g., un robot) peut affecter la vigueur de l'individu (e.g., réduire sa vitesse). Si le temps impute un coût subjectif à l'utilisateur, un robot d'assistance trop lent pourrait affecter ses prises de décisions et son acceptabilité. Un robot d'assistance devra donc prendre en compte la vigueur de l'utilisateur. Selon la loi de vigueur, il faudrait idéalement que le robot ne soit perçu ni comme trop rapide ni comme trop lent par l'utilisateur, améliorant ainsi leur interaction comme cela a été montré avec la loi de la puissance des deux-tiers (Maurice et al., 2018). Ce raisonnement peut s'appliquer à tous les dispositifs d'assistance tels que les robots de rééducation, les exosquelettes ou les neuro-prothèses. De manière générale, tous les champs d'applications où un humain et une machine sont susceptibles de devoir prédire la vigueur du mouvement de l'autre pour s'y adapter et collaborer sont concernés, dans le monde réel ou virtuel (e.g., animation de personnages virtuels).

L'ambition de cette thèse est en somme de compléter les connaissances sur la vigueur du mouvement en se focalisant sur les différences inter-individuelles et de montrer

que ce concept est également utile pour comprendre la perception et le jugement des mouvements d'autrui – c'est-à-dire que la vigueur pourrait également constituer une loi cognitive en lien avec cette loi motrice. La première partie de ce manuscrit présente le cadre théorique de la thèse, divisé en deux chapitres : le premier décrit l'état de l'art sur la vigueur lors de la réalisation d'un mouvement, le deuxième décrit les liens entre la perception et l'action permettant d'introduire la notion de vigueur dans la perception sociale. De ce cadre théorique découlent les questions scientifiques générales autour de la vigueur des mouvements quand ils sont réalisés ou perçus, questions auxquelles cette thèse se propose de répondre. La contribution originale de la thèse est présentée dans la deuxième partie du manuscrit au moyen d'une série d'études investiguant la vigueur du mouvement humain. Une première étude vise à tester une prédiction de la théorie du coût du temps : si des processus de prise de décision liés à un même coût cognitif sous-tendent la vigueur du mouvement humain, un individu pénalisant le temps plus fortement devrait être systématiquement rapide dans des tâches motrices pourtant bien différentes. En particulier, cette première étude s'intéresse à la consistance des différences inter-individuelles de vigueur lors de tâches de locomotion, de saccades oculaires et de mouvements de pointage des bras dominant et non dominant au sein d'un même groupe d'individus. Une deuxième étude s'intéresse à travers cinq expérimentations à la perception de la vigueur des mouvements d'autrui et aux potentielles correspondances avec la propre vigueur des participants/observateurs. Enfin, une discussion générale est proposée sur la base des résultats de ce travail de thèse mais également en s'appuyant sur les premiers résultats d'une étude pilote sur l'influence du stéréotype lié à l'âge sur la perception de la vigueur du mouvement humain.

# **PARTIE 1**

## **Cadre théorique**

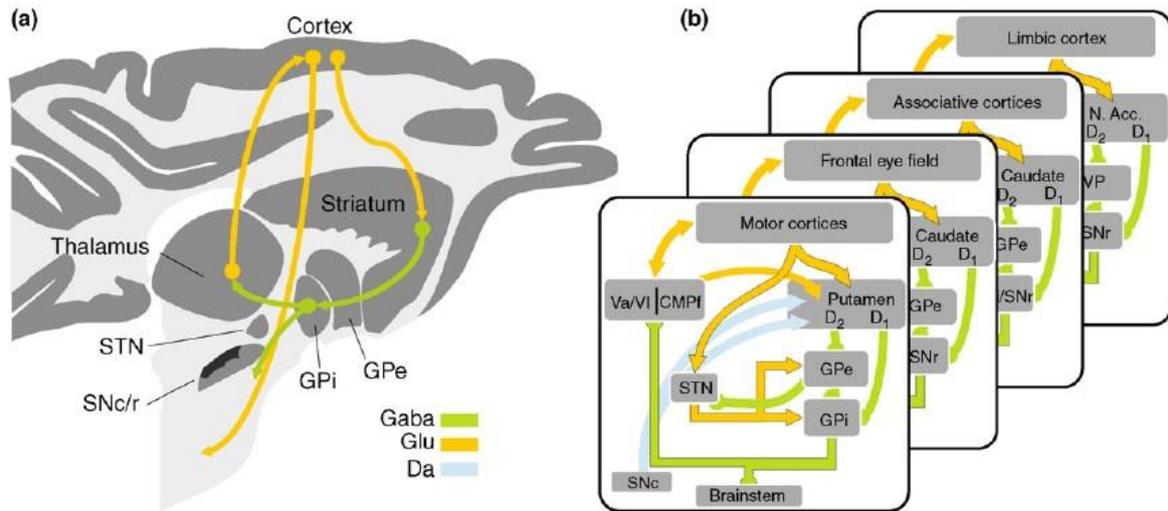


# Chapitre 1 : La vigueur du mouvement humain

Ce premier chapitre présente l'état de l'art sur l'étude de la vigueur du mouvement dans le domaine du contrôle moteur. Dans un premier temps, les bases neurales de la vigueur seront abordées, ainsi que les théories communément utilisées pour caractériser spatialement et temporellement le mouvement humain. Une approche psycho-économique de la production d'un mouvement volontaire complétera cette première description théorique. Puis, les relations particulières qu'entretiennent la vitesse, la durée et l'amplitude des mouvements volontaires réalisés à vitesse naturelle – i.e., à « *un rythme confortable choisi naturellement (...) – ni rapide ni lent, mais une sorte de vitesse moyenne* » (Young et al., 2009) – seront présentées et désignées sous le terme de « loi de vigueur » tout au long de cette thèse. Les différentes variations de vigueur (intra- et inter-individuelles) seront par la suite détaillées, ce qui amènera au premier questionnement fondamental de cette thèse : si la vigueur de mouvement d'un individu provient de processus cognitifs psycho-économiques relevant d'un trait de personnalité, les différences inter-individuelles devraient être relativement indépendantes de la tâche motrice réalisée.

## 1. Bases neurales de la vigueur

Les bases neurales du mouvement humain ont beaucoup été étudiées et une description exhaustive sur le sujet dépasse largement le cadre de cette thèse (voir les ouvrages Kandel et al., 2000; Poeppel et al., 2020; Shadmehr & Ahmed, 2020). S'il a été montré que les caractéristiques spatiales du mouvement comme sa direction étaient bien encodées dans le cortex moteur (Georgopoulos et al., 1986), moins d'études se sont intéressées à la manière dont est encodée la vitesse du mouvement. Churchland et al. (2006) ont néanmoins montré que la vitesse du mouvement qui allait être produit était aussi encodée dans le cortex moteur. Ainsi l'activité corticale préparatoire d'un mouvement semble coder les caractéristiques spatiotemporelles du mouvement à venir, reflétant ainsi un processus de planification motrice. Si l'aspect spatial du mouvement est souvent guidé par la vision, quelle zone cérébrale servirait à définir la vigueur du mouvement à venir ?



**Figure 1. Schémas des circuits impliquant les ganglions de la base et des connexions associées.**

*D'après Turner & Desmurget, Current opinion in neurobiology, 2010.*

En accord avec les observations cliniques chez des patients atteints de la maladie de Parkinson (PD, *Parkinson's Disease* en anglais), il a été fait l'hypothèse que la vigueur du mouvement était modulée par la dopamine (Niv et al., 2007). Cette substance, dont la production est déficitaire la PD, est sécrétée au sein des ganglions de la base (BG, *Basal Ganglia* en anglais). Les BG sont un ensemble de structures sous-corticales regroupant dans sa définition fonctionnelle le striatum (rassemblant lui-même le noyau caudé et le putamen), le globus pallidus (interne et externe), le noyau sous-thalamique et la substance noire (compacte et réticulée ; Figure 1). Plusieurs de ces éléments semblent jouer un rôle dans la régulation de la vigueur du mouvement. Le globus pallidus interne serait responsable de la gestion de la vitesse et de l'amplitude du mouvement lorsqu'elles sont laissées libres par la tâche (Desmurget & Turner, 2010), et le striatum et la substance noire de la modulation de la vigueur en relation aux récompenses obtenues via la réalisation d'un mouvement (e.g., Opris et al., 2011; Turner & Desmurget, 2010). Les BG s'intègrent ainsi dans plusieurs réseaux neuronaux parallèles : moteurs, oculomoteurs, cognitifs et limbiques (Turner & Desmurget, 2010). Les BG ont été largement étudiés dans le cadre de l'apprentissage par renforcement (Doya, 1999), au cours duquel la délivrance d'une récompense dopaminergique vient encourager un comportement qui a atteint le but fixé.

Une manière indirecte d'étudier les liens entre la dopamine (principalement produite par la substance noire) et les mouvements est de s'intéresser à une population pathologique particulière : les patients atteints de la PD (Niv et al., 2007). En effet, cette maladie neurodégénérative atteint les cellules de la substance noire d'une part, et on observe d'autre part une altération de la production de mouvements volontaires non-contraints. En effet, les principaux symptômes sont la bradykinésie : une diminution de la vitesse spontanée des mouvements libres, l'hypokinésie : une diminution de la fréquence et/ou de l'amplitude des mouvements libres, et l'akinésie : une augmentation du délai avant leur initiation (Mazzoni et al., 2007; Panigrahi et al., 2015). Les travaux qui ont étudié ces altérations de la production des mouvements volontaires dans cette population ont mis en évidence qu'elles ne semblaient pas liées à des déficiences biomécaniques ou à un conflit vitesse-précision, mais plutôt à un déficit dopaminergique (Mazzoni et al., 2012). Les participants PD étaient en effet moins susceptibles que le groupe contrôle de choisir des mouvements rapides, bien que la précision ait été similaire dans les deux groupes pour les mouvements à vitesse comparable. Les auteurs expliquent que ce choix semble lié à un déficit de « motivation motrice » des participants PD lors de la réalisation de mouvements rapides qui requièrent un effort plus important que les mouvements plus lents. Ainsi, les fondements neuroscientifiques de la vigueur des mouvements proviennent principalement de ces études (Robbe & Dudman, 2020).

Des études sur cette même pathologie ont interrogé spécifiquement l'impact de la récompense (et donc de la motivation qu'elle engendre) sur le mouvement. Chez un participant sain, par exemple dans le cas des mouvements oculaires, plus la récompense en jeu est grande plus le temps de réaction est court, et plus la vitesse des saccades et leur précision sont grandes (Manohar et al., 2015; Xu-Wilson et al., 2009). L'étude de Manohar et al. (2015) montre que cette sensibilité à la récompense semble justement absente dans la PD, la vitesse et le temps de réaction des patients n'étant pas modifiés en fonction de la récompense attendue.

L'ensemble de ces études indique que le contrôle de la vigueur du mouvement pourrait être basé dans cette zone cérébrale centrale des BG (Dudman & Krakauer, 2016; Turner & Desmurget, 2010).

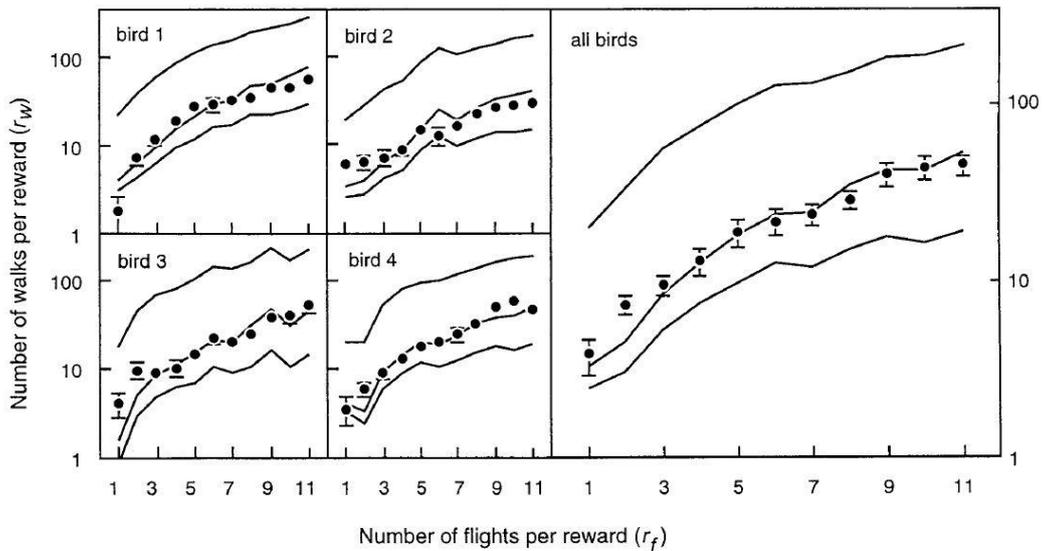
## 2. Théorie du compromis temps-effort

De nombreuses théories ont été proposées pour caractériser le mouvement humain. Lorsque le cerveau planifie un mouvement dirigé vers un but, une infinité de possibilités s'offre à lui, un même but pouvant être atteint par différents mouvements (e.g. variations de trajectoires spatiales, de pics de vitesse ou encore de durées). Quel que soit le mouvement réalisé, il sera toujours associé à un coût énergétique (i.e., un effort) et durera toujours un certain temps. La théorie du contrôle optimal tente d'expliquer comment et pourquoi le système nerveux central choisit une stratégie plutôt qu'une autre pour réaliser un mouvement donné. De nombreuses études ont mis en place des protocoles d'adaptation à des perturbations induites dans le but d'identifier des critères d'optimalité dans les paramètres du mouvement. Lors de ces études, des champs de force étaient appliqués pendant la réalisation de mouvements de pointage avec un manipulandum, et les participants devaient s'y adapter pour continuer d'atteindre leurs cibles visées (Burdet et al., 2001; Shadmehr & Mussa-Ivaldi, 1994). Les résultats ont montré que, globalement, animaux et humains sont capables de s'adapter jusqu'à atteindre le but du mouvement en minimisant le coût énergétique/métabolique associé (e.g., pour la locomotion équine, Hoyt & Taylor, 1981; pour la locomotion humaine, Anderson & Pandy, 2001; Huang & Krakauer, 2009; Ralston, 1958; Selinger et al., 2015; pour les mouvements de pointage humains, Alexander, 1997), la variabilité du mouvement (Harris & Wolpert, 2006) ou la secousse (« *minimum jerk* » en anglais ; Flash & Hogan, 1985), ou encore en maximisant la récompense obtenue (Trommershäuser et al., 2003).

Néanmoins, la durée préférentielle ou la vitesse naturelle (i.e., la vigueur) de nos mouvements ne semblent pas bien expliquées par ces modèles car la plupart d'entre eux prédisent des mouvements infiniment lents, expliquent uniquement le conflit vitesse-précision ou ne permettent pas d'expliquer comment la valeur d'une récompense module la vigueur du mouvement.

Des modèles sur les dynamiques motivationnelles ont été proposés pour expliquer ces liens entre la vigueur et des processus de prise de décision (Shadmehr et al., 2019; Summerside et al., 2018; Yoon et al., 2018). Un de ces modèles utilise le concept de « *l'utilité* », qui est une mesure de la valeur subjective qu'un individu attribue à une action et qui pourrait déterminer son comportement moteur. Shadmehr et Ahmed (2020) illustrent ce concept en posant la question « Pourquoi court-on vers les gens qu'on aime mais marche-t-on vers les autres ? » ("*Why do we run toward the people we love, but only walk toward others?*" en anglais). Pour développer leur théorie, les auteurs se sont basés sur des travaux qui ont étudié le comportement d'animaux choisissant entre différentes options pour se nourrir (théorie de la recherche optimale de nourriture, « *Optimal Foraging Theory* » ; Pyke et al., 1977). Leur objectif était d'identifier quel(s) paramètre(s) étaient optimisés dans leur comportement : le temps de mouvement, la vitesse de mouvement, la récompense obtenue, la dépense énergétique, ou bien une combinaison de certains de ces paramètres. Bautista et al. (2001) se sont intéressés au comportement d'étourneaux qui devaient choisir entre deux modes de locomotion (marche ou vol) pour acquérir de la nourriture. La marche est un moyen de locomotion lent mais énergétiquement peu coûteux, tandis que le vol est rapide mais coûteux. Pendant le temps de mouvement, l'animal ne pouvait pas obtenir de récompense : le temps a donc un coût lié à la perte de récompense potentielle (*opportunity cost* en anglais). Ainsi, bouger lentement est peu coûteux en énergie (ou effort) mais retarde l'obtention de la récompense. Le protocole expérimental identifiait l'atteinte de seuils d'indifférence entre les deux modes d'acquisition de récompense, représentant une utilité subjective équivalente entre les deux actions. Pour cela, l'oiseau commençait systématiquement par la réalisation d'un nombre imposé d'aller-retours en volant (de 1 à 11 ; perchoir distant) jusqu'à l'obtention d'une récompense, puis par la réalisation d'un nombre imposé (différent) d'aller-retours en marchant (perchoir proche) jusqu'à l'obtention de la même récompense. Chaque cycle se poursuivait par deux essais supplémentaires gratifiés de la même récompense, l'oiseau étant alors libre de choisir entre un des deux modes de déplacement. Si l'oiseau choisissait deux fois le même mode lors de ces deux derniers essais, indiquant une préférence, le nombre imposé d'aller-retours en marchant était réajusté de 10% dans un sens ou l'autre, et cela jusqu'à ce que le seuil d'indifférence soit identifié et stabilisé. Les résultats ont montré que le comportement des étourneaux maximisait l'utilité de l'action en adoptant le compromis

optimal entre la maximisation de la récompense obtenue, la minimisation du coût énergétique total et la minimisation du temps total (« *taux net de gain* » ; Figure 2). Etant donné que la durée de mouvement est une des variables caractérisant la vigueur, cette dernière pourrait être un indicateur de l'utilité que chaque individu accorde subjectivement à différentes actions.



**Figure 2. Seuils d'indifférence entre le nombre d'allers-retours en marchant et en volant.** *Les points représentent les seuils d'indifférences empiriques identifiés pour chaque nombre d'allers-retours en volant nécessaire avant l'obtention de la récompense, pour chaque oiseau (gauche) et pour tous en moyenne (droite). Les lignes représentent les prédictions de trois modèles différents. Le taux net de gain (lignes du milieu) était le meilleur prédicteur. L'efficacité (lignes du haut) surestimait les points d'indifférence et le taux brut de gain (lignes du bas) le sous-estimait. D'après Bautista et al., Proceedings of the National Academy of Sciences, 2001.*

Ce modèle a donc été testé chez l'humain par Shadmehr et ses collaborateurs (Summerside et al., 2018; Yoon et al., 2018; revue par Shadmehr et al., 2019) à l'aide d'un paradigme expérimental dans lequel les participants devaient réaliser des saccades oculaires vers des images de différentes valeurs et nécessitant différents efforts (les saccades les plus excentriques étaient supposées plus coûteuses en effort). La vitesse de leurs saccades avant et après la fixation de l'image (i.e., leur vigueur), et le temps de fixation de l'image (i.e., le recueil de la récompense) étaient mesurés. Les résultats ont montré que le temps de fixation et la vigueur du mouvement augmentaient avec la valeur de la récompense et diminuaient avec

l'effort. Ces résultats suggèrent l'existence d'un contrôle commun entre la prise de décision et la vigueur du mouvement.

En lien avec les problématiques décisionnelles et motivationnelles évoquées ci-avant, le modèle neuro-économique de la « dévalorisation de la récompense au cours du temps » (TDR, « *temporal discounting of reward* » en anglais) a été développé (Green et al., 1994). Afin d'illustrer la TDR, imaginez que vous ayez le choix entre gagner 100€ aujourd'hui ou bien 100€ la semaine prochaine. Devant une telle proposition, pourquoi attendre ? A priori, tout le monde choisirait d'obtenir la récompense le plus tôt possible puisque vouloir quelque chose « maintenant » plutôt que l'équivalent « plus tard » est un comportement humain habituel. Ainsi, la valeur perçue d'une même récompense diminue au cours du temps. Cependant, si le choix qui s'offrait à vous était de gagner 100€ aujourd'hui ou bien 300€ la semaine prochaine, certains choisiraient d'attendre pour obtenir la plus grande récompense. Pour d'autres, la récompense promise la semaine prochaine devrait être de 1000€ pour qu'ils estiment que l'attente en vaut la peine. Ainsi, pour compenser la perte de valeur de la récompense au cours du temps, une récompense différée doit être plus élevée qu'une récompense immédiate pour qu'attendre devienne attractif. Le phénomène de TDR peut être décrit par une fonction de forme hyperbolique :

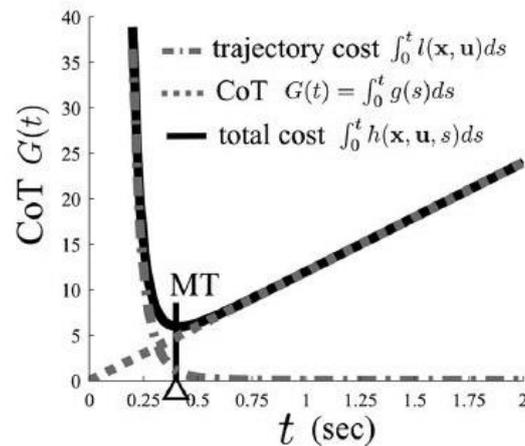
$$R_{Subj} = \frac{\alpha}{1+\beta t} \quad (Eq. 1)$$

avec  $R_{Subj}$  la valeur subjective de la récompense future (« *Reward* » en anglais),  $\alpha$  la valeur objective de la récompense lorsque celle-ci sera obtenue,  $\beta$  le rythme de la dévalorisation et  $t$  le temps qui sépare le présent du moment de l'obtention de la récompense (Kobayashi & Schultz, 2008). Le passage du temps peut donc être vu comme un coût. C'est pour cette raison que le *gain de temps* a de la valeur : en minimisant le temps qui nous sépare de l'obtention de la récompense, on ne gagne pas plus de récompense mais on minimise sa dévalorisation, donc on préserve sa valeur en l'obtenant plus vite. Le gain de temps est donc en lui-même constitutif de la valeur accordée à une récompense dans ce paradigme. Il est aisé de trouver des exemples d'applications de ces concepts neuro-économique à nos vies quotidiennes. Par exemple, des jeux sur téléphones mobiles proposent des situations où

l'utilisateur doit attendre un temps donné avant d'obtenir une récompense donnée. Mais le jeu propose également la possibilité de réduire ce temps en payant (via la monnaie du jeu ou bien via monnaie réelle). La récompense obtenue est la même, mais elle devient disponible plus tôt : au final, sa valeur sera restée plus élevée pour l'utilisateur puisqu'il aura moins attendu. Par ailleurs, ce phénomène est subjectif – c'est-à-dire que le rythme de dévalorisation de la récompense et donc le coût que chacun impute au temps pour l'obtenir est variable d'un individu à un autre. En effet, dépendamment de la somme demandée pour gagner du temps, certains estimeront que cela vaut le coup (*N. B.*, la formulation « cela vaut le coût » serait également adaptée), quand d'autres préféreront attendre. La TDR régule aussi le comportement animal avec des récompenses de nourritures (e.g., pigeons et rats : Green et al., 1994 ; singes : Hwang et al., 2009).

Récemment, des chercheurs ont transposé ce modèle neuro-économique au domaine du contrôle moteur (Shadmehr et al., 2010). En effet, Shadmehr et ses collaborateurs ont construit le modèle du coût du temps (CT, « *cost of time* » en anglais) basé sur le modèle neuro-économique de la TDR. La TDR s'applique à la prise de décision comme illustré ci-dessus, mais le même principe semblerait pouvoir s'appliquer au mouvement humain lorsque celui-ci est réalisé à vitesse naturelle, et c'est en cela que la théorie du coût du temps est séduisante. Dans le cas de la réalisation de mouvements dirigés vers un but, le simple fait d'achever le mouvement représente l'atteinte du but de l'action, ce qui déclenche l'obtention de la récompense par une activation des systèmes dopaminergiques (Beierholm et al., 2013; Mazzoni et al., 2007; Niv et al., 2007). L'intensité de cette récompense peut être modulée par des gratifications externes additionnelles, comme une rétribution financière, une probabilité de succès dans la tâche augmentée ou encore la possibilité d'acquisition de nourriture dans le cas d'études animales (Choi et al., 2014; Takikawa et al., 2002). Quelle que soit la récompense en jeu, le temps de mouvement retarde son acquisition et entraîne sa dévalorisation subjective. De manière à maximiser la valeur de la récompense obtenue, il semblerait donc optimal de minimiser le temps de mouvement – ou en d'autres termes, de gagner du temps. Cependant, si ce critère d'optimalité était le seul valable, cela reviendrait

à considérer comme optimaux des mouvements réalisés à vitesse maximale. Or, de tels mouvements impliquent un coût énergétique élevé, ainsi qu'une précision moindre classiquement (Figure 3).

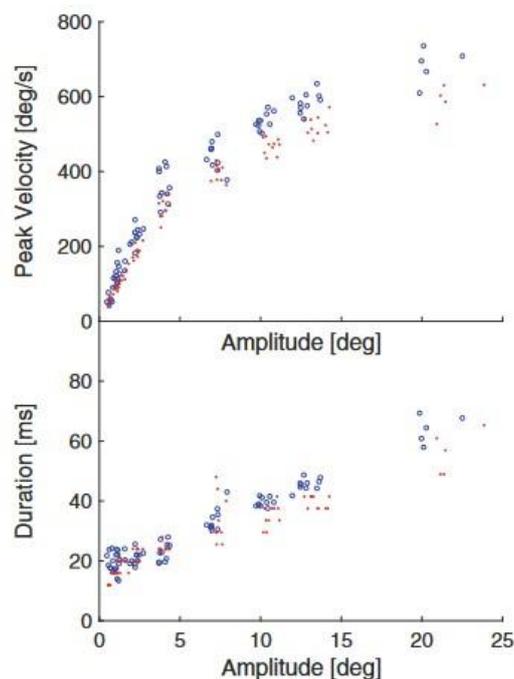


**Figure 3. Illustration de la théorie du CT.** *Le CT (« CoT » ici ; supposé linéaire ici pour des raisons de simplicité) s'additionne au coût de la trajectoire pour une durée  $t$ , résultant en un coût total en forme de "U", le minimum étant le temps de mouvement optimal (MT pour « movement time »). Il est à noter que, sans le CT, des mouvements infiniment lents seraient optimaux pour des coûts de trajectoire similaires (ce qui inclut la plupart des coûts proposés dans la littérature). D'après Berret & Jean, *Journal of Neuroscience*, 2016.*

En tenant compte de ces différents éléments, la théorie du CT propose que la vitesse naturelle du mouvement humain reflète le compromis optimal entre le coût énergétique lié à la réalisation du mouvement et la TDR (Figure 3; Berret & Jean, 2016; Shadmehr et al., 2010) : c'est la théorie du compromis temps-effort. Ainsi, les individus pour lesquels le temps est associé à un faible coût (ceux pour qui la récompense perd peu de valeur au cours du temps) auront des mouvements peu vigoureux, tandis que ceux pour qui le temps coûte beaucoup et dévalorise vite la récompense auront des mouvements vigoureux (Berret et al., 2018; Berret & Jean, 2016; Choi et al., 2014; Shadmehr et al., 2010). Réciproquement, la vigueur du mouvement pourrait être un indicateur du CT et donc de la fonction de TDR spécifique à chaque individu.

### 3. La loi motrice de la vigueur

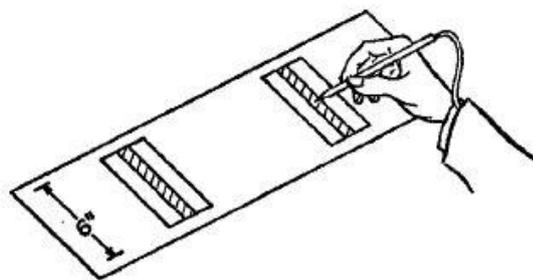
Une théorie valide de la vigueur devrait être capable de prédire de manière quantitative la vigueur de mouvement d'un ensemble d'individus dans une tâche donnée. Une mesure quantitative de la vigueur est alors nécessaire pour tester expérimentalement ces théories. Au cours des deux dernières décennies, des indicateurs variés ont été utilisés pour quantifier la vigueur d'un individu dans une tâche donnée. C'est parfois le temps de réaction qui est considéré comme étant le plus révélateur de la vigueur dans la tâche considérée, parfois la vitesse moyenne ou le pic de vitesse des mouvements, leur durée, la distance parcourue ou encore l'accélération maximale du mouvement et la durée de la phase d'accélération (Opris et al., 2011; Panigrahi et al., 2015; Sainburg & Schaefer, 2004). Récemment, Berret, Shadmehr ou encore Young et leurs collaborateurs respectifs ont proposé une conception plus intégrative de ce concept de vigueur, caractérisée par les relations entre ces différents indices. De nombreuses études sur la vigueur des mouvements de pointage du



**Figure 4. Illustration de la séquence principale pour les relations amplitude-pics de vitesse (en haut) et amplitude-durée (en bas).** Pour un individu représentatif, les points rouges et bleus représentent les paramètres cinématiques calculés par deux approches différentes (respectivement une approche d'échantillonnage et une de fitting). D'après Gibaldi & Sabatini, *Behavior Research Methods*, 2021.

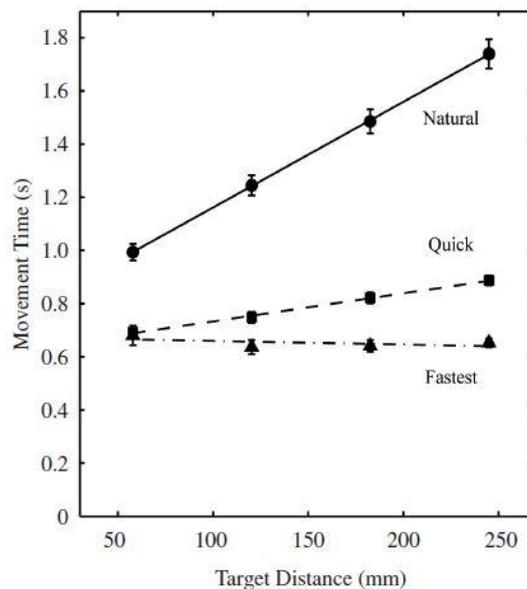
bras et sur celle des saccades oculaires ont montré l'intérêt de considérer ensemble plusieurs de ces indices (Berret et al., 2018; Choi et al., 2014; Reppert, Rigas, et al., 2018; revue par Shadmehr et al., 2019). Toutes ces études constatent une augmentation de la vitesse naturelle lorsque l'amplitude du mouvement augmente, mais aussi une augmentation de la durée du mouvement avec l'amplitude. Pour les saccades, une relation similaire entre amplitude, durée et pic de vitesse a été mise en évidence il y a plusieurs décennies et est bien connue sous le nom de « séquence principale » (Bahill et al., 1975; Gibaldi & Sabatini, 2021; Figure 4). Ce phénomène a également été investigué, en moindre mesure, pour la locomotion (Seethapathi & Srinivasan, 2015).

Cette observation non triviale empêche de réduire la vigueur à la durée ou à la vitesse d'un mouvement particulier. Ainsi un modèle qui prédit correctement la vigueur d'un mouvement donné pourrait malgré tout se révéler incorrect pour un autre type de mouvement. Il est donc nécessaire de considérer ces indicateurs dans leurs relations, et notamment d'identifier comment la vigueur du mouvement évolue lorsque que les conditions expérimentales sont modifiées par l'expérimentateur. Le fait que la durée augmente avec l'amplitude est un phénomène typique qu'une théorie valide de la vigueur doit pouvoir expliquer. Notamment, pour les mouvements du bras, ce phénomène suffit à illustrer les limites de la loi de Fitts lorsqu'elle est appliquée à des mouvements à vitesse préférentielle. La loi de Fitts prédit la durée des mouvements à vitesse et précision maximales pour un indice de difficulté donné qui dépend de l'amplitude et de la largeur de la cible (Fitts, 1954).



**Figure 5. Matériel de tâche de pointage réciproque.** *La tâche consistait à toucher alternativement la plaque centrale de chaque groupe sans toucher les plaques latérales (erreur). L'écartement et la largeur des cibles variaient d'une condition à l'autre. D'après Fitts, Journal of Experimental Psychology, 1954.*

Cette loi capture le conflit vitesse/précision qui a été mis en évidence au cours d'une tâche de pointage à vitesse maximale entre deux cibles (Figure 5). La taille des cibles et la distance entre les cibles varient, générant différents niveaux de difficultés (le plus difficile étant lorsque les cibles sont petites et loin l'une de l'autre, le plus simple quand elles sont grandes et proches). La difficulté de la tâche est quantifiée via un indice de difficulté (ID, « *index of difficulty* » en anglais) :  $\log_2 (2A/W)$ , avec  $A$  l'Amplitude entre les cibles et  $W$  la largeur des cibles (« *width* » en anglais ; identique pour les deux cibles). La loi de Fitts en elle-même s'exprime via la formule  $D = a + b \times ID$ , avec  $D$  la durée du mouvement (« *duration* » en anglais) et  $a$  et  $b$  des constantes qui peuvent représenter des différences entre les conditions de réalisation de la tâche, par exemple via manipulation d'une souris d'ordinateur, d'un manipulandum ou encore sans objet médiateur du mouvement. Cette loi établit donc que le temps de mouvement augmente quand l'ID augmente, que ce soit via une diminution de la largeur des cibles, via une augmentation de la distance qui les sépare, ou les deux. Elle stipule également que pour un ID constant, le temps de mouvement reste le même. Ce principe d'isochronie a longtemps été considéré comme valable pour tous types de mouvements. Il suppose que la vitesse moyenne d'un mouvement d'un point à un autre augmente



**Figure 6. Temps de mouvement moyen en fonction de l'écartement des cibles.  $ID = 4.00$ .** Les barres d'erreur indiquent la moyenne des erreurs standards des participants. Young et al., *Journal of Motor Behavior*, 2009.

avec la distance qui les sépare, de façon à maintenir la durée du mouvement environ constante (Viviani & Flash, 1995). Cependant, les travaux de Young et ses collaborateurs ont montré que si cette relation était bien observée dans le cas de mouvements réalisés à vitesse maximale (comme ceux de la loi Fitts), dans le cas de mouvements réalisés à vitesse naturelle, le temps de mouvement augmentait avec l'amplitude (Figure 6 ; Young et al., 2009).

Les auteurs montrent que l'on peut caractériser toutes les relations amplitude/durée de leur étude (mouvements testés à vitesse maximale, vitesse « rapide » et vitesse naturelle) par une combinaison de la loi de Fitts et d'une fonction linéaire :

$$D = a + b \times \log_2 \left( \frac{A}{W} + 1 \right) + c \times A \quad (\text{Eq. 2})$$

avec  $D$  la durée du mouvement,  $A$  l'amplitude et  $W$  la largeur des cibles. Cependant, pour les mouvements effectués à la vitesse naturelle, la composante linéaire de cette formule est fortement prédominante (Young et al., 2009). Cette étude illustre nettement le fait que les mouvements réalisés à vitesse naturelle voire même rapide se distinguent de ceux réalisés à maximale (qui est un cas limite et probablement assez singulier).

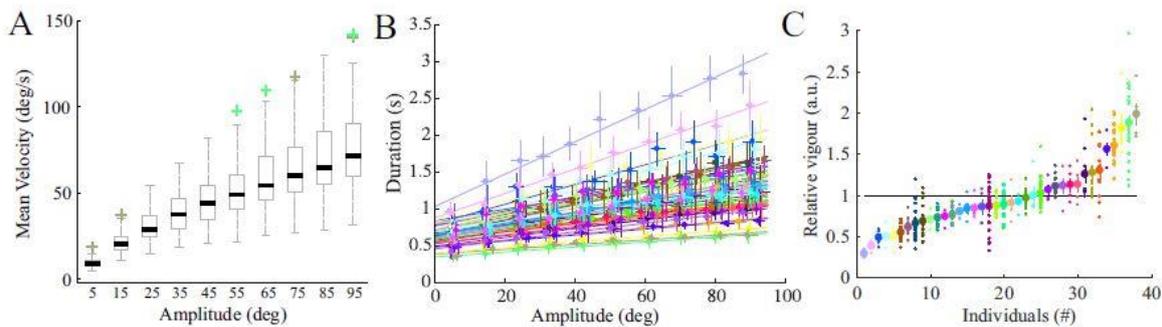
Dans l'ambition de modéliser spécifiquement le comportement moteur « naturel » (qui est celui qui décrit la grande majorité des mouvements du quotidien), Berret et al. (2018) ont ainsi proposé de représenter la relation amplitude/durée via une formule moins complexe qui capture la prédominance de la croissance linéaire dans le modèle de Young et al. Ils proposent d'exprimer la durée  $D$  d'un mouvement réalisé à vitesse naturelle selon une fonction affine de l'amplitude  $A$ , soit :

$$D = \alpha A + \beta \quad (\text{Eq. 3})$$

avec les paramètres  $\alpha > 0$  (pente) et  $\beta > 0$  (ordonnée à l'origine). En accord avec la formule précédente, la vitesse moyenne  $S$  (« speed » en anglais) du mouvement s'écrit alors sous la forme :

$$S = \frac{A}{\alpha A + \beta} \quad (\text{Eq. 4})$$

Ainsi, la vitesse moyenne du mouvement atteindrait une valeur asymptotique approximativement égale à  $1/\alpha$  pour de grandes amplitudes ( $\beta$  devenant négligeable). Dans cet article, les auteurs caractérisent donc la vigueur par l'inverse de la pente de la relation amplitude/durée, proposant ainsi un indicateur tenant compte de l'évolution de la relation entre la vitesse, la durée et l'amplitude du mouvement (Figure 7).



**Figure 7. Différences inter- et intra-individuelles de la vigueur des mouvements.** (A) Vitesses moyennes entre individus pour chaque amplitude de stimulus pendant la première session. Les données sont représentées sous forme de boîtes à moustaches représentant les 25e et 75e percentiles, les lignes noires épaisses sont les médianes, les moustaches couvrent environ 99.3 % des données. Les croix représentent les valeurs aberrantes potentielles. (B) Relation entre l'amplitude et la durée pour 38 participants lorsque toutes les données sont regroupées (de 2 à 5 sessions par participant) et que les 10 essais de chaque amplitude sont regroupés. Chaque couleur représente un participant. Pour chaque participant, la moyenne de tous les essais de la première session correspondant à chaque stimulus a été calculée (les barres d'erreur représentent les écarts types). Des ajustements affines ont été appliqués séparément pour chaque participant, à partir desquels la vigueur a été définie comme l'inverse de sa pente. (C) Vigueur relative évaluée pour chaque individu. Les individus ont été classés par score croissant de vigueur moyenne (gros points). Les petits points représentent les mesures répétées obtenues pour chaque bloc de chaque session disponible pour chaque participant ( $n = 425$ ). La ligne noire horizontale indique la vigueur moyenne de notre population. D'après Berret et al., *Scientific reports*, 2018.

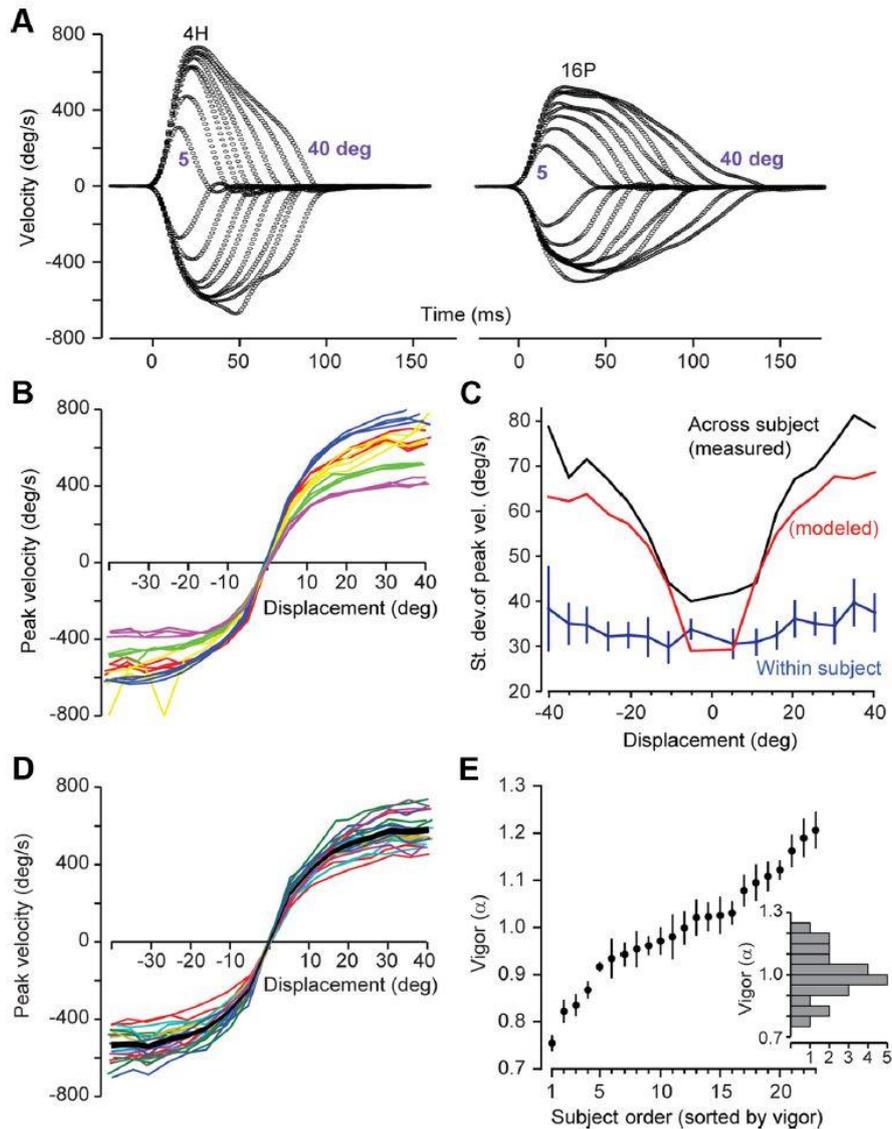
Une fois encore, on peut observer à travers cette modélisation que la relation entre l'amplitude, la vitesse et la durée des mouvements réalisés à vitesse naturelle se distingue de celle observée quand les mouvements sont réalisés à vitesse maximale. L'augmentation logarithmique de la durée du mouvement avec son amplitude prévue par la loi de Fitts n'est pas observée dans le cas des mouvements réalisés à vitesse naturelle, l'augmentation étant essentiellement linéaire (affine plus précisément). De manière générale, nous considérerons

dans cette thèse que la relation entre l'amplitude d'un mouvement et sa durée (ou de manière équivalente sa vitesse moyenne) dans une tâche donnée définit une loi motrice générale que nous appellerons « *loi de vigueur* » dans ces travaux. L'expression particulière de cette loi peut dépendre des individus, des contraintes de la tâche ou des effecteurs mis en jeu (i.e., les paramètres des Eq. 3 et 4 peuvent varier) mais l'augmentation simultanée des paramètres d'amplitude, de durée et de vitesse reste toujours vraie.

Un autre indicateur expérimental de la vigueur qui a été considéré est le pic de vitesse du mouvement – le mouvement étant lui-même toujours réalisé à vitesse naturelle. Même si ce paramètre est différent de la durée et de la vitesse moyenne, on remarquera que le ratio entre le pic de vitesse et la vitesse moyenne est constant et proche de 1.875 pour les mouvements du bras (prédiction du modèle de *minimum jerk*, Flash & Hogan, 1985). Pour les saccades, ce ratio est aussi assez indépendant de l'amplitude mais plus proche de 0.6 (chez l'adulte sain ; Accardo et al., 1992; Inchingolo et al., 1987). Ainsi, le pic de vitesse est globalement proportionnel à la vitesse moyenne pour des mouvements naturels non-contraints vers une cible. Néanmoins, cette variable est plus simple à estimer car il n'y a pas besoin de détecter le début et la fin d'un mouvement, et peut ainsi présenter un intérêt méthodologique. Le pic de vitesse étant dépendant de l'amplitude du mouvement (plus l'amplitude est grande plus le pic de vitesse est grand), c'est encore l'évolution du pic de vitesse en fonction de l'amplitude qui peut permettre de quantifier la vigueur d'un individu. Pour cela, des « scores de vigueur » ont été calculés à partir des moyennes des pics de vitesse pour les différentes amplitudes de mouvement (Choi et al., 2014; Figure 8).

Une autre manière de calculer des scores de vigueur à partir des pics de vitesse a également été proposée, en se basant sur une maximisation de la vraisemblance (Reppert et al., 2018). Dans cette approche, les chercheurs ont commencé par définir une fonction de la forme :

$$g_n(A) = \alpha \left( 1 - \frac{1}{1 + \beta A} \right) \quad (\text{Eq. 5})$$



**Figure 8. Vigor des saccades oculaires.** (A) Vitesse moyenne de l'œil pour des saccades horizontales de différentes amplitudes pour deux sujets représentatifs. Les saccades ont été moyennées pour chaque amplitude par incréments de 5°, centrés de 5 à 40°. Les enregistrements proviennent de l'œil droit. (B) Pics de vitesse pendant les saccades pour cinq sujets examinés lors de quatre jours différents. Chaque courbe représente les données d'un sujet sur 1 jour, et chaque couleur représente un sujet. (C) Variabilité intra-sujet et inter-sujet du pic de vitesse en fonction de l'amplitude. Les barres d'erreur représentent l'erreur type. La ligne noire représente la variabilité mesurée entre les sujets, et la ligne rouge celle prise en compte par le modèle. Le pic de vitesse était beaucoup moins variable pour un même sujet que d'un sujet à l'autre. (D) Relation entre le pic de vitesse et l'amplitude pour tous les sujets. Chaque courbe représente les données d'un seul sujet. La courbe épaisse représente la moyenne entre les sujets, et la région noire représente l'erreur type. (E) La distribution de la vigueur des saccades dans la population des participants. Une vigueur de 1 représente la moyenne de la population. Les barres d'erreur sont des intervalles de confiance à 95 % dans l'estimation de la vigueur pour chaque sujet. L'histogramme illustre la répartition normale de la vigueur des participants de l'échantillon. D'après Choi et al., *The Journal of Neuroscience*, 2014.

avec  $A$  l'amplitude et  $g_n(A)$  le pic de vitesse correspondant pour un participant  $n$ . L'équation 5 est en réalité parfaitement équivalente à l'équation 4 quitte à effectuer une re-paramétrisation, ce qui est logique par rapport au lien de proportionnalité existant entre vitesse moyenne et pic de vitesse. Ensuite, à partir des pics de vitesse moyens ( $v_{n,i}$ ) pour chaque amplitude ( $i$ ) et chaque participant ( $n$ ), des scores de vigueur ( $k$ ) étaient calculés au niveau du participant sur la base de la fonction canonique de la forme Eq. 5, qui fait correspondre à chaque amplitude ( $A$ ) le pic de vitesse *moyen* de la population ( $g(A)$ ), comme suit :

$$k_n = \frac{\sum_i v_{n,i} g(A_i)}{\sum_i g(A_i)^2} \quad (\text{Eq. 6})$$

Ces différentes méthodes donnent des scores de vigueur cohérents et fortement corrélés (Berret et al., 2018; Berret & Baud-Bovy, 2022). Quelle que soit la méthode choisie pour quantifier la vigueur, de nombreuses études ont montré qu'il en existait des variations intra-individuelles, et surtout de grandes variations inter-individuelles pour une même modalité d'action et un même effecteur (Figure 7 ; Berret et al., 2018; Figure 8 ; Choi et al., 2014; Churchland et al., 2006; Opris et al., 2011; Reppert et al., 2018; Summerside et al., 2018). En complément de la théorie du coût du temps déjà évoquée comme facteur potentiellement explicatif de ces différences, plusieurs autres facteurs pourraient permettre d'expliquer en partie ces variations de vigueur, qui sont un de nos principaux objets d'étude.

#### 4. Variabilité de la vigueur du mouvement

Le mouvement humain est variable. Nous ne pouvons jamais répéter exactement le même mouvement. La température, la fatigue ou l'état psychologique sont autant de facteurs qui peuvent modifier notre vigueur dans une même journée ou d'un jour à un autre. Ces facteurs peuvent donc expliquer des variations intra-individuelles de vigueur. Comme nous l'avons déjà mentionné, il existe aussi des variations inter-individuelles de vigueur. Cette section propose un état de l'art des études qui ont quantifié la variabilité de la vigueur à ces différents niveaux (intra-inter). Cela semble d'autant plus nécessaire que la théorie du

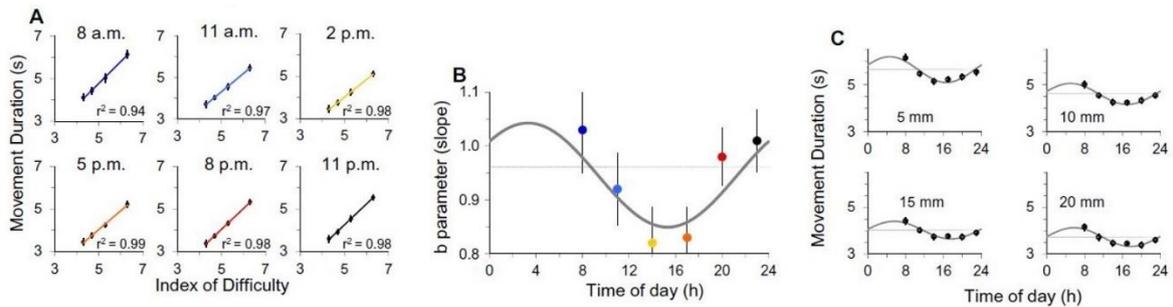
compromis temps-effort stipule que l'origine de la vigueur serait fortement liée à des processus cognitifs liés à la représentation du temps par les individus.

### **Les variations intra-individuelles de la vigueur**

Au cours d'une expérience où la consigne est de reproduire plusieurs fois exactement la même tâche, de nombreux paramètres varient plus ou moins sensiblement d'un essai à l'autre (vitesse moyenne, pic de vitesse, trajectoire, durée, accélération, précision...). Cette variabilité peut trouver son origine à différents niveaux du système nerveux, depuis la planification du mouvement jusqu'à sa réalisation (Churchland et al., 2006; Faisal et al., 2008). Pour autant, le fait de considérer dans leur ensemble les performances moyennes réalisées sur plusieurs essais permet d'obtenir des caractéristiques les plus représentatives et fiables possibles de ce mouvement en faisant abstraction des fluctuations dues au bruit sensorimoteur. Ainsi, l'objectif est de pouvoir remonter au plus proche du plan moteur de l'individu.

Au-delà de cette variabilité inter-essais, Berret et al. (2018) ont montré que la vigueur d'un même individu sur une tâche de pointage du bras dominant à vitesse naturelle présentait des différences légères mais significatives entre les blocs d'essais d'une même session expérimentale, ainsi que d'un jour à un autre (Figure 7). Des résultats similaires ont été obtenus par Choi et al. (2014) pour des saccades oculaires (Figure 8). Par ailleurs, d'autres études ont également montré que la durée des mouvements de pointage réalisés à vitesse maximale (loi de Fitts) variait selon le cycle circadien (Gueugneau et al., 2017; Gueugneau & Papaxanthis, 2010). En effet, pour un même ID, la durée de mouvement était plus longue en début de journée, diminuait de session en session jusque dans l'après-midi et augmentait de nouveau le soir (Figure 9). Bien que ces résultats ne portent pas sur des mouvements réalisés à vitesse naturelle, il est possible de supposer que ces derniers suivent les mêmes tendances.

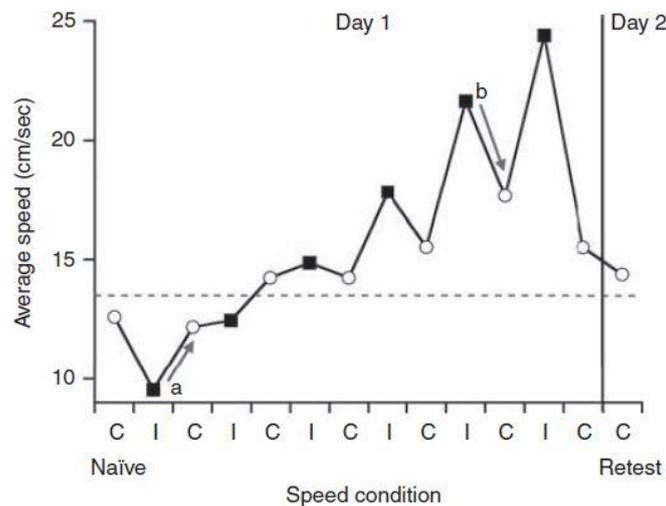
Au-delà de ces paramètres intrinsèques, des auteurs se sont demandé dans quelle mesure il était possible de modifier durablement la vigueur d'un individu par apprentissage



**Figure 9. Mouvements de pointage au cours de la journée.** (A) Les durées des mouvements de pointage en fonction de l'indice de difficulté de la tâche sont présentées pour toutes les sessions expérimentales. (B) La valeur du paramètre  $b$  de l'équation de Fitts (pente de la courbe) est reportée de (A) pour chaque session expérimentale. (C) Durées moyennes ( $\pm ET$ ) des mouvements enregistrés pendant les six sessions expérimentales et les quatre tailles de cible. D'après Gueugneau et al., *Neuroscience*, 2017.

ou adaptation, et donc dans quelle mesure il était même pertinent de parler de vitesse *naturelle* ou vigueur. L'apprentissage désigne les processus qui permettent l'acquisition d'une nouvelle compétence, ce qui passe dans le cas d'un mouvement par la réduction de la variabilité motrice, l'amélioration de la précision des gestes et/ou de la performance dans la tâche, de manière durable (Sternad, 2018). L'adaptation est un des processus qui peut intervenir pendant l'apprentissage et qui est caractérisé par une réduction des erreurs qui surviennent lors de la confrontation à une perturbation, dans le but de revenir vers un état avant perturbation (Krakauer & Mazzoni, 2011). Peut-on apprendre à un individu à modifier sa vitesse préférentielle par un entraînement ? Mazzoni et al. (2012) ont évalué des blocs de mouvements de pointage horizontaux réalisés alternativement à vitesse préférentielle et à des vitesses imposées par l'expérimentateur (Figure 10). Les résultats ont montré que la répétition de mouvements à une vitesse très différente de celle choisie spontanément par un participant – plus haute ou plus basse – entraînait une modification de sa vitesse préférentielle. Cependant, ces modifications semblaient temporaires puisque les participants tendaient à revenir à des valeurs plus proches de leur vitesse préférentielle initiale en post-test. L'hypothèse de l'existence d'une vitesse naturelle pour chaque individu (à partir de laquelle un indicateur de vigueur pourrait être calculé) semble donc pertinente, indiquant que lors

d'une expérience ayant pour consigne de se déplacer naturellement, les individus ne se meuvent pas à des vitesses choisies arbitrairement mais bien à celles qu'ils préfèrent adopter dans cette situation.

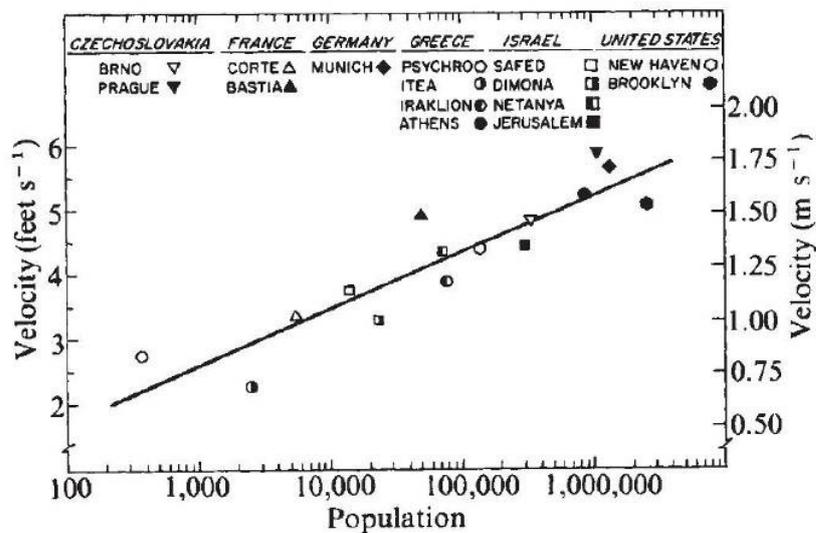


**Figure 10. Vitesses préférentielles de mouvement.** Les participants réalisaient des mouvements de pointage horizontaux dans un environnement de réalité virtuelle équipé pour enregistrer les mouvements du bras. Ils alternaient des blocs d'essais dans lesquels ils atteignaient soit leur vitesse "confortable" préférée (C, cercles blancs), soit des vitesses imposées par l'ordinateur (I, carrés noirs). La préférence de vitesse naïve (C naïve) de chaque participant était évaluée en premier, et la préférence de vitesse a également été retestée (C retest) après un jour de repos. Le graphique montre la vitesse moyenne d'un participant représentatif. Pendant les blocs C, il était réticent à se déplacer à des vitesses qui étaient soit plus lentes (exemple flèche a) soit plus rapides (exemple flèche b) que la préférence naïve. Il avait tendance à revenir à une vitesse plus proche de sa vitesse préférée après ces blocs. En « retest », la préférence de vitesse était similaire à la préférence naïve (la ligne pointillée grise indique la moyenne de C naïve et C retest). Mazzoni et al., *Cold Spring Harbor perspectives in medicine*, 2012.

Malgré tous ces facteurs modulateurs de la vigueur d'un individu, la variabilité inter-individuelle de la vigueur semble toujours plus importante comparativement à la variabilité intra-individuelle dans une même tâche motrice (Berret et al., 2018; Figure 7 ; Choi et al., 2014; Figure 8). Berret et al. (2018) ont montré par une décomposition de la variance des scores de vigueur par modèles hiérarchiques linéaires que 72% [67.2;75.8] de la variance totale étaient expliqués par les différences inter-individuelles, contre 28% de la variance totale expliqués par les différences intra-individuelles (11% [10.0;11.8] entre les sessions et 17% [12.4;22.8] entre les blocs ; [intervalle de confiance]).

## Les différences inter-individuelles de vigueur

Tout d'abord, à grande échelle, le contexte urbain dans lequel se trouve un individu semble influencer son comportement moteur. La taille de la ville dans laquelle un individu évolue module en effet sa vitesse de marche, les individus évoluant dans des grandes villes ayant tendance à marcher plus vite que ceux évoluant dans des plus petites (Bornstein & Bornstein, 1976; Figure 11).



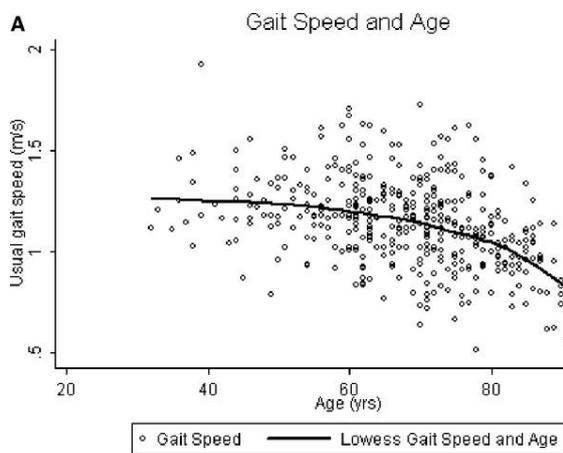
**Figure 11. Vitesse de la marche (sur 15 mètres) en fonction de la taille de la population de la ville.** La droite tracée est l'ajustement des moindres carrés (régression linéaire-logarithmique) ;  $R^2 = 0.82$  ;  $V = 0.86 \log P + 0.05$  (avec  $V$  la vitesse et  $P$  la population). D'après Bornstein & Bornstein, *Nature*, 1976.

A l'échelle d'un groupe d'individus vivant dans une zone géographique similaire, des explications liées aux caractéristiques biomécaniques des individus ont tout d'abord été avancées pour comprendre les variations inter-individuelles de vigueur. Pour l'étude de la marche par exemple, une analyse biomécanique via un modèle de pendule inversé (i.e., modèle dans lequel l'énergie cinétique du corps en mouvement se transforme en énergie potentielle à la moitié de la réalisation du mouvement et est restituée sous forme d'énergie cinétique lorsque le corps « tombe » au cours de la seconde moitié du mouvement) montre que la longueur des jambes peut affecter la vitesse naturelle de marche et limiter sa vitesse

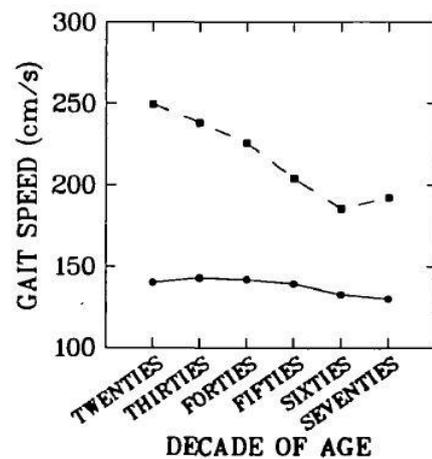
maximale. Le même principe peut s'appliquer à la vitesse de la main au cours de mouvements de pointage : plus les segments sont longs et plus les vitesses linéaires de leurs extrémités tendent à être grandes. La taille d'un individu pourrait ainsi expliquer sa tendance à se mouvoir plus ou moins rapidement (Bohannon, 1997). Ces considérations suggèrent qu'il serait pertinent de normaliser les valeurs des vitesses linéaires (enregistrées aux extrémités des membres effecteurs) par la taille de l'individu ou celle du membre effecteur, ou bien de travailler en termes de vitesses angulaires afin de s'affranchir de ces différences anthropométriques liées à la taille. D'autre part, l'inertie des membres effecteurs pourrait également influencer la vitesse du mouvement, ne serait-ce qu'en raison de la deuxième loi de Newton,  $a = F/m$  (avec  $a$  l'accélération,  $F$  la force appliquée et  $m$  la masse). En effet, à force constante l'accélération d'un corps de plus grande masse sera plus faible, et donc sa vigueur pourrait s'en trouver réduite. De même, les forces musculaires (e.g., en contraction volontaire maximale) pourraient affecter la vigueur du mouvement puisque de plus faibles forces diminuent également l'accélération du mouvement (Bohannon, 1997; Usherwood, 2005). Par exemple, Kuo (2001) a montré que la longueur préférentielle des pas lors de la marche était liée à la relation entre la force fournie par la jambe d'appui au cours du pas et la durée de ce pas, ce qui pourrait également influencer la vitesse de marche d'un individu et par conséquent sa vigueur. On pourrait donc supposer que les individus ayant le plus de force musculaire seront les plus rapides en général.

En dehors de ces caractéristiques anthropométriques et biomécaniques, l'âge de l'individu est également un facteur modulateur de la vigueur de ses mouvements : plus l'individu est âgé, plus sa vitesse moyenne de marche à vitesse naturelle est basse, avec une forte diminution à partir de 80 ans (Schrack et al., 2012; Figure 12). Il est important de mentionner que la notion de stabilité d'un facteur ne semble pas posséder de seuil objectivement défini, impliquant une difficulté pour qualifier un facteur de « trait » et recommandant des précautions d'interprétation. Les traits de personnalité sont définis comme étant des tendances (des dispositions) à se sentir, percevoir, se comporter et penser de manière relativement cohérente dans le temps et entre les situations. Il s'agit donc des caractéristiques stables de l'individu. Lorsque l'on s'intéressera à des caractéristiques transitoires, ponctuelles, non durablement représentatives d'un individu, on parlera « d'état » (Hodges & Spielberger, 1969).

Les travaux de Bohannon (1997) illustrent la différence entre la vitesse maximale, qui diminue fortement tout au long de l'avancée en âge (sur les âges testés), et la vitesse naturelle, qui reste stable avant de diminuer légèrement à partir de 50 ans (Figure 13). La vigueur de marche pourrait donc relever d'un trait individuel plutôt que de l'état du système neuro-musculo-squelettique sur les tranches d'âge de 20 à 50 ans. Des différences inter-individuelles sont cependant attendues entre des individus jeunes et des individus vieillissants. Les résultats de ces études sont cohérents et complémentaires, notamment sur les tranches d'âge étudiées.

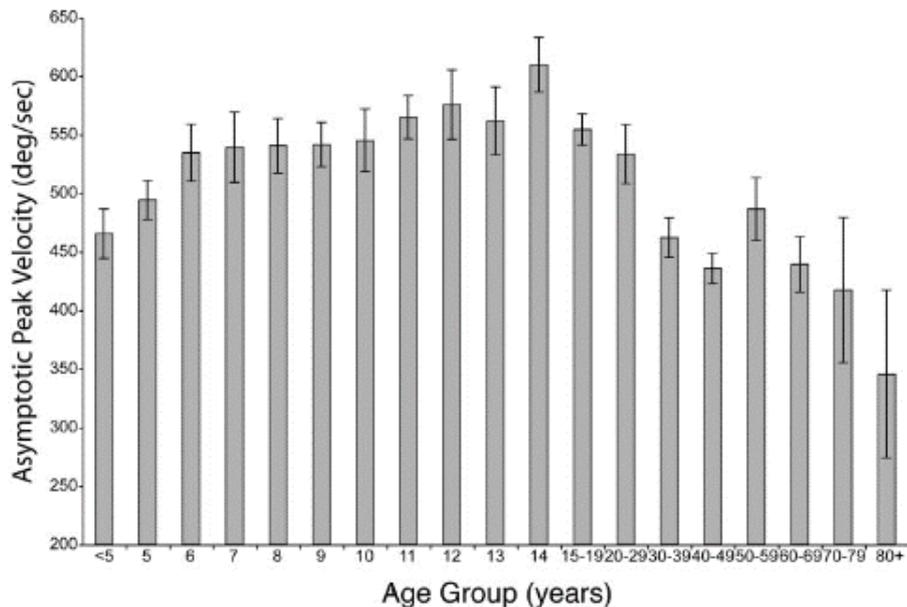


**Figure 12. Vitesse de marche habituelle (confortable) en fonction de l'âge.** D'après Schrack et al., *Journal of the American Geriatrics Society*, 2012.



**Figure 13. Vitesse de marche moyenne maximale (pointillés) et confortable (ligne pleine) de 230 sujets présentés par décennie d'âge.** D'après Bohannon, *Age and ageing*, 1997.

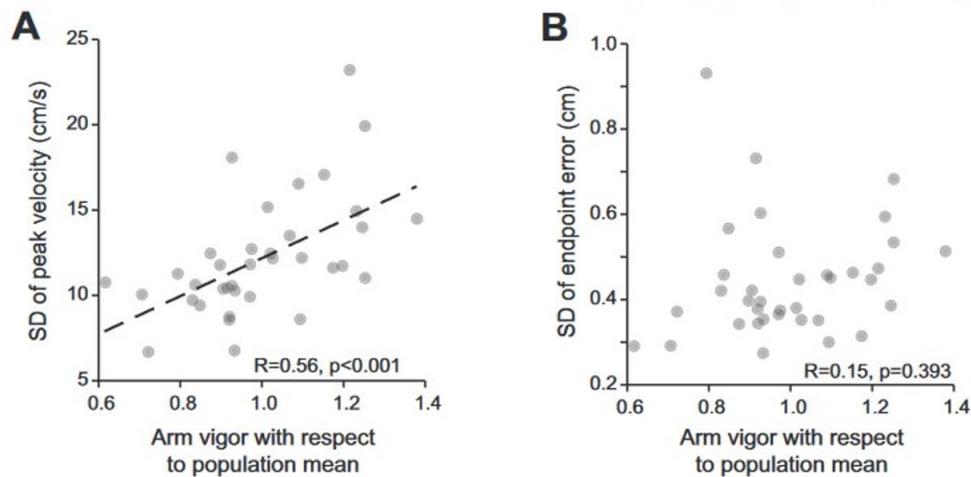
Cette question des variations de vigueur liées à l'âge a également été investiguée pour les saccades oculaires (Irving et al., 2006). Les auteurs ont montré une diminution des pics de vitesse avec l'avancée en âge (Figure 14), ce qui est cohérent avec les résultats sur la locomotion.



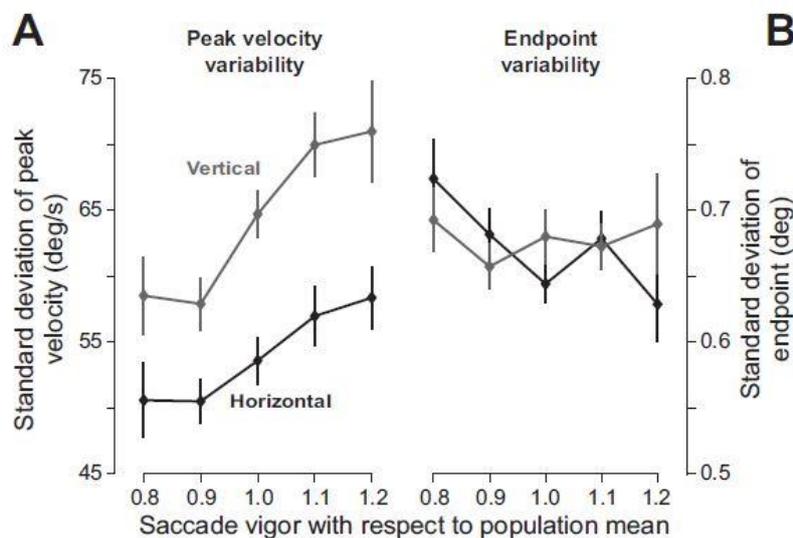
**Figure 14. Pics de vitesse en fonction de l'âge.** *Pics de vitesse des saccades pour tous les sujets (moyenne  $\pm$  erreur standard). D'après Irving et al., Investigative Ophthalmology & Visual Science, 2006.*

Reppert et al. (2018) ont avancé l'hypothèse selon laquelle les variations inter-individuelles de vigueur pourraient également être expliquées par une gestion propre à chacun du conflit vitesse/précision. Selon ce principe, un individu qui démontrerait une vigueur de mouvement élevée pourrait le faire au détriment de la précision de ses gestes : il accepterait une précision moindre pour pouvoir se mouvoir plus rapidement. Leurs résultats montrent cependant que les individus présentant une vigueur élevée ont des mouvements aussi précis que les individus moins vigoureux (Figure 16, Figure 15). Le choix de la vigueur de nos mouvements ne dépendrait donc pas de ce conflit vitesse/précision, mais plutôt, d'après les auteurs, d'une capacité ou d'une volonté individuelle à fournir l'effort nécessaire.

Dans le but de compléter ces éléments, des explications ont également été cherchées dans le domaine des neurosciences comportementales et de la psychologie différentielle en s'intéressant aux liens que pouvait avoir la vigueur du mouvement avec des processus de prise de décision et la personnalité. Des auteurs ont montré que de hauts scores de susceptibilité à l'ennui (évalués par questionnaires) étaient significativement et positivement corrélés à des scores de vigueur élevés lors de mouvements de pointage (Berret et al., 2018; Figure 17). Des tendances similaires bien que non significatives ont été obtenues entre l'impulsivité

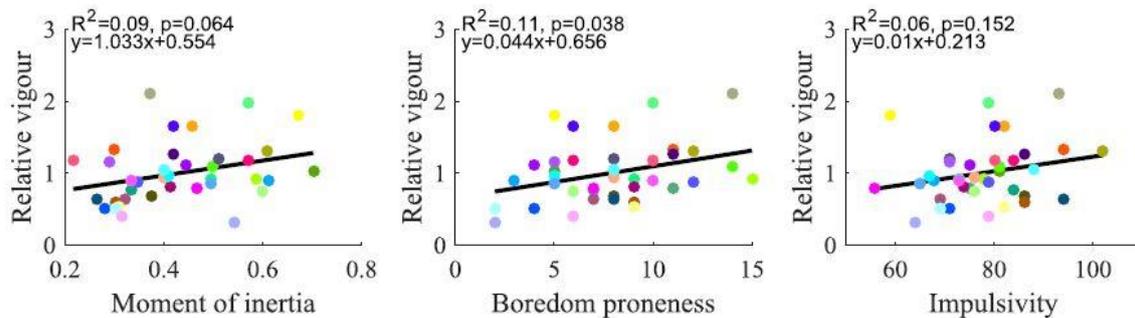


**Figure 16. Variabilité du pic de vitesse et du point final en fonction de la vigueur des mouvements de pointage.** (A) Ecart-type (ET) du pic de vitesse des mouvements de pointage en fonction de leur vigueur. Pour tous les participants, l'ET du pic de vitesse avait tendance à augmenter avec la vigueur. Les barres d'erreur représentent les erreurs standards. (B) ET du point final des mouvements de pointage en fonction de leur vigueur. La vigueur des mouvements de pointage n'était pas liée à la variabilité du point final. D'après Reppert et al., *Journal of neurophysiology*, 2018.



**Figure 15. Variabilité du pic de vitesse et du point final en fonction de la vigueur des saccades.** (A) Ecart-type (ET) du pic de vitesse des saccades en fonction de leur vigueur. Pour tous les participants, l'ET du pic de vitesse avait tendance à augmenter avec la vigueur. Les barres d'erreur représentent les erreurs standards. (B) ET du point final de la saccade en fonction de leur vigueur. La vigueur des saccades n'était pas liée à la variabilité du point final. D'après Reppert et al., *Journal of neurophysiology*, 2018.

et la vigueur de pointage (Berret et al., 2018; Figure 17), et entre l'impulsivité et la vigueur des saccades oculaires (Choi et al., 2014). Bien que les effets soient faibles, ces résultats sont cohérents avec la théorie du coût du temps puisque ces traits de personnalité sont liés à la représentation subjective du temps et pourrait expliquer une partie de l'idiosyncrasie trouvée dans la vigueur du mouvement.



**Figure 17. Analyses de régression entre les scores de vigueur empirique et les traits individuels.** Régressions linéaires entre le moment d'inertie (à gauche), la susceptibilité à l'ennui (au milieu), l'impulsivité (à droite) et la vigueur relative. Seule une tendance positive significative a été observée pour la tendance à l'ennui ( $p = 0.038$ ). D'après Berret et al. *Scientific reports*, 2018.

L'existence de ces différences inter-individuelles de vigueur et leur relative robustesse dans le temps laisse supposer que la vigueur du mouvement humain pourrait relever d'un trait plutôt que d'un état : un individu plus vigoureux qu'un autre devrait le rester en dépit de changements de contexte ou de tâche.

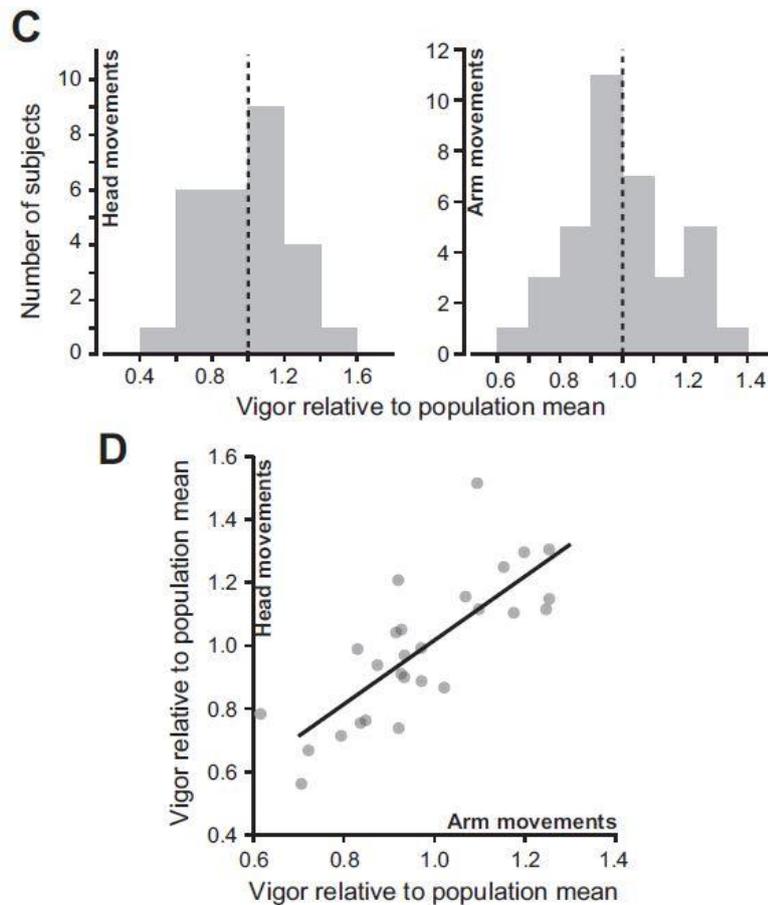
## 5. La vigueur du mouvement, caractéristique individuelle ?

La première question que cette thèse propose d'étudier est de déterminer si la vigueur du mouvement humain caractérise un trait ou plutôt un état – en d'autres termes, si la vigueur du mouvement humain est une caractéristique unique et stable à travers les situations pour un individu. Dans l'optique précédemment développée que la vigueur d'un individu refléterait sa relation au temps (coût du temps), alors il se pourrait que la vigueur reflète également un trait caractérisant l'individu. Si la vigueur relève plutôt de l'état, elle

devrait être très dépendante du moment de l'expérimentation, de la disposition psychologique du participant à ce moment, des tâches réalisées ou encore du membre effecteur de la tâche. Si elle relève plutôt du trait, alors la vigueur d'un même individu devrait être consistante dans le temps, entre les tâches motrices et les effecteurs. De plus, elle devrait alors également être un paramètre distinguant les individus entre eux. Poser la question de la vigueur comme trait ou état moteur revient donc à étudier et comparer les variabilités intra-individuelle et inter-individuelle dans une série de tâches motrices.

La plupart des études précédentes se sont concentrées sur la vigueur d'un mouvement spécifique, et tentaient d'expliquer la variabilité inter-individuelle par des différences psychologiques, neuro-économiques ou biomécaniques. Mais si la vigueur est effectivement une caractéristique stable d'un individu, alors les vigueurs produites par un même individu dans différents contextes devraient être consistantes, c'est-à-dire qu'un individu tendant à produire des mouvements rapides dans un cas devrait aussi produire des mouvements rapides dans un autre cas (relativement au reste de la population échantillonnée). Ainsi, il semble pertinent d'évaluer et de comparer les variabilités intra- et inter-individuelles d'un même échantillon à travers différentes tâches motrices et différents effecteurs, pour savoir dans quelle mesure la loi de vigueur exprimée dans un contexte est caractéristique d'un individu. Cependant, à notre connaissance une seule étude a testé la vigueur du mouvement pour le même groupe d'individus à travers différentes tâches, à savoir des saccades oculaires, des mouvements de la tête et des mouvements du bras (Reppert et al., 2018). Les résultats de cette étude ont montré que les différences inter-individuelles de vigueur étaient fortement corrélées entre les mouvements de tête et les mouvements de pointage du bras (Figure 18), mais indépendantes de la vigueur des saccades oculaires.

Afin de compléter ces premiers résultats, il serait intéressant de tester la consistance des différences inter-individuelles de vigueur en ajoutant d'autres mouvements à la comparaison, ainsi que d'autres effecteurs. Par exemple, la vigueur des mouvements de pointage a été largement étudiée mais à notre connaissance la comparaison entre la vigueur du bras



**Figure 18. Consistance de la vigueur des mouvements de la tête et des bras.** (C) Le terme *vigueur* fait référence à la relation entre la fonction amplitude-vitesse de chaque individu par rapport à la population. Les graphiques montrent la distribution de la vigueur de la tête (à gauche) et des bras (à droite). (D) Relation entre la vigueur des mouvements de la tête et des mouvements des bras. Chaque point représente un seul sujet. Les résultats montrent une forte corrélation entre la vigueur des mouvements de la tête et celle des bras ( $R = 0.83$ ,  $p < 0.001$ ). D'après Reppert et al., *Journal of neurophysiology*, 2018.

dominant et celle du bras non-dominant n'a pas été investiguée. Cet apport semblerait intéressant étant donné que ces deux effecteurs partagent à la fois de nombreux points communs et de nombreuses asymétries, qui ont été répertoriées tant au niveau neuro-anatomique qu'au niveau comportemental (revue par Goble & Brown, 2008). Par exemple, il semblerait que les processus de contrôle moteur soient fortement latéralisés donc différent d'un bras à l'autre (Sainburg, 2005; Schaefer et al., 2012), et que le type de fibres musculaires

principalement présent dans chaque bras varie en fonction de la latéralité de l'individu (Williams et al., 2002). De même, bien que la locomotion n'ait à notre connaissance encore jamais été étudiée en termes de vigueur, des études ont observé des différences inter-individuelles de vitesse préférentielle de marche (Bohannon, 1997; Seethapathi & Srinivasan, 2015; Summerside et al., 2018). Comparer la vigueur de la locomotion à celle du pointage – question qui a été soulignée comme importante par Shadmehr et al. (2019) – pourrait apporter un éclairage nouveau sur l'aspect « trait » de la vigueur, puisque ces deux tâches motrices impliquent de grandes différences biomécaniques et neurophysiologiques.

## Synthèse

Ce que l'on appelle la « loi de vigueur » dans cette thèse est l'évolution simultanée et unidirectionnelle (augmentation ou diminution) des trois paramètres fondamentaux du mouvement humain – vitesse, amplitude, durée – lorsque ce mouvement est réalisé à vitesse naturelle (spontanée).

De fortes et robustes différences inter-individuelles de vigueur ont été identifiées dans plusieurs tâches motrices étudiées de manière isolées (pointage, saccades oculaires). Des auteurs ont cherché à expliquer ces différences via des différences neuropsychologiques entre les individus (e.g., coût du temps, susceptibilité à l'ennui). Une étude s'est intéressée à la consistance de ces différences pour le même groupe d'individus à travers plusieurs tâches motrices (pointage bras dominant, saccades oculaires, mouvement de la tête) : les différences inter-individuelles de vigueur sont consistantes entre le pointage et les mouvements de la tête, mais pas avec celles des saccades.

Notre première étude s'inscrit dans la continuité de tous ces travaux et a pour but de tester l'hypothèse d'un coût du temps cognitif en documentant la consistance des différences inter-individuelles de vigueur en fonction de la tâche motrice (saccades oculaires, pointage, locomotion) et de son effecteur (bras dominant et non dominant). Les individus qui marchent plus rapidement que les autres ont-ils également tendance à bouger les bras et les yeux plus rapidement ? Ceux qui sont plus rapides que les autres pour des mouvements de pointage du bras dominant le sont-ils aussi du bras non-dominant ? En d'autres termes, la vigueur est-elle une caractéristique relativement stable de l'individu, c'est-à-dire un trait ?

**Problématique du Chapitre 1 :**  
***La vigueur du mouvement, caractéristique d'un individu ?***

## Chapitre 2 : Perception de la vigueur du mouvement humain

Ce deuxième chapitre introduit le cadre théorique nécessaire à l'étude de la perception de la vigueur des mouvements d'autrui, dans le domaine des neurosciences cognitives et reliant la psychologie expérimentale au contrôle moteur. La vigueur est en effet une caractéristique essentielle pour interagir dans un environnement social. De nombreuses situations nécessitent des adaptations à la vigueur d'une personne avec laquelle on interagit. Par exemple, marcher sur un trottoir derrière une personne trop lente peut nous amener à prendre des décisions plus ou moins bonnes, comme patienter derrière la personne jusqu'à ce que le trottoir s'élargisse ou bien la doubler tout de suite quitte à devoir marcher sur la route ou la bousculer. Ou encore, lorsque nous serrons la main de quelqu'un ou lorsque nous marchons à côté d'une personne âgée, il est déterminant de tenir compte de la vigueur de l'autre. Dans ce dernier exemple, si chacun marche à sa propre vigueur indépendamment de celle de l'autre, la distance entre les deux augmentera rapidement. Dans cette situation il faudrait trouver un compromis, que l'un accélère et/ou que l'autre ralentisse. Encore une fois, ce compromis trouvé ne sera pas le même en fonction du contexte (e.g., est-ce que les individus sont en retard pour se rendre à un rendez-vous ou est-ce qu'il s'agissait simplement d'une promenade sans contrainte temporelle). Dans ces exemples ou dans d'autres, une interaction physique ou sociale réussie implique de pouvoir s'adapter à la vigueur de l'autre, ce qui soulève la question de la perception de la vigueur des mouvements que l'on observe. Dans un premier temps, les bases neurales du couplage entre la perception d'un mouvement observé (le sien propre ou celui d'autrui) et sa réalisation seront évoquées. Dans un second temps, nous aborderons la perception des différents paramètres liés à la vigueur (e.g., le temps) qui ont été étudiés auparavant selon des paradigmes qui n'impliquent parfois pas de mouvement réel. Enfin, nous détaillerons des exemples de lois initialement décrites comme lois motrices et qui se sont révélées applicables à la cognition, dans le sens où elles régissent également la perception des mouvements similaires observés et l'imagerie motrice de ces mouvements. De ces considérations découlera le second questionnement fondamental de cette thèse : la loi motrice de vigueur constitue-t-elle également une loi cognitive ? Pour finir, la question des représentations motrices utilisées comme référence pour juger de

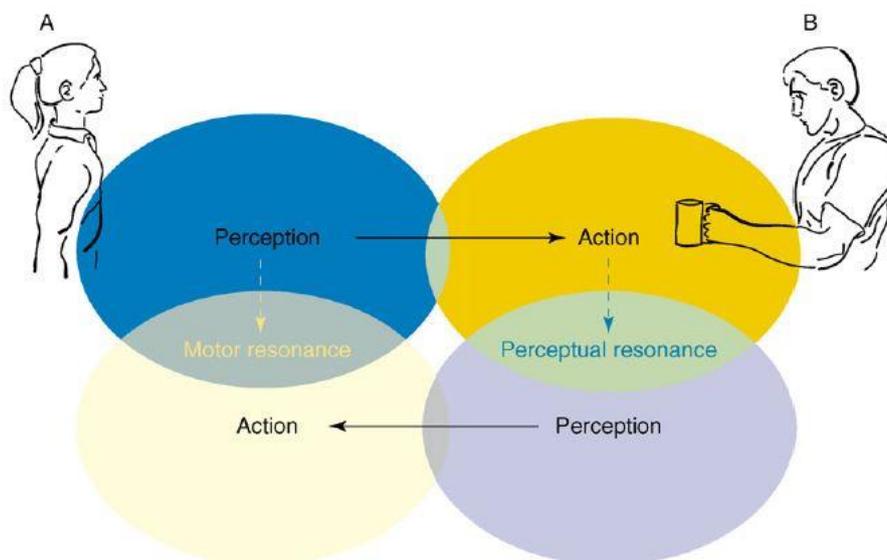
la vigueur d'autrui sera abordée afin d'identifier dans quelle mesure le jugement de la vigueur d'autrui est lié à la vigueur propre de l'observateur dans la tâche étudiée.

### **1. Bases neurales du couplage action-perception**

La découverte des neurones miroirs il y a une trentaine d'années a renouvelé l'intérêt des neurosciences pour les liens action-perception (Rizzolatti et al., 1996a), bien que les rôles de ce système soient parfois remis en question (Hickok, 2009). Le système des neurones miroirs relie l'action qu'un individu observe avec une représentation motrice de cette même action. Il est constitué d'un vaste réseau cortical incluant le cortex prémoteur, le cortex moteur primaire et le lobe pariétal inférieur ; ces mêmes aires étant mobilisées à la fois pour l'action, la perception et l'imagerie motrice, pour toutes les phases du mouvement : planification, exécution et contrôle du feedback (revue par Rizzolatti & Craighero, 2004). De nombreuses études ont été menées et diverses théories ont été proposées pour caractériser ces liens entre l'action et la perception, et plus spécifiquement entre les mouvements d'une personne, ses images motrices et ses observations d'autrui (Badets & Rensonnet, 2015 pour une revue en français ; Blakemore & Decety, 2001; Gentsch et al., 2016 pour d'autres revues) : la théorie idéomotrice (Greenwald, 1970), la théorie du codage commun (Prinz, 1997), ou encore la théorie du codage des événements (Hommel et al., 2001).

Puisque le même sous-système neuronal est utilisé pour agir et percevoir les actions observées, mentaliser les actions d'autrui aide l'observateur à comprendre et à juger le comportement ou l'intention d'autrui (et est également déterminant dans l'apprentissage par observation/imitation). En effet, lors d'une interaction sociale, l'activation du réseau des neurones miroirs permettrait à l'observateur de se représenter automatiquement l'action exécutée par autrui et ses caractéristiques par résonance motrice (Schütz-Bosbach & Prinz, 2007). Cette représentation alimenterait le code cognitif de la planification motrice d'une tâche similaire à celle observée (Pfister et al., 2014). Ce mécanisme pourrait donc expliquer pourquoi un observateur qui perçoit une action réalisée par autrui avant de réaliser lui-même cette action reproduit automatiquement quelques-unes de ses caractéristiques (résonance

motrice), notamment sa vitesse (e.g., Bisio et al., 2010, 2014). De plus, ce mécanisme est réciproque, ce qui permet également la résonance perceptive. Ainsi, la production d'une action par un individu amorcera sa perception de telle sorte qu'il soit par la suite sélectivement sensible aux actions similaires produites par autrui (Figure 19).

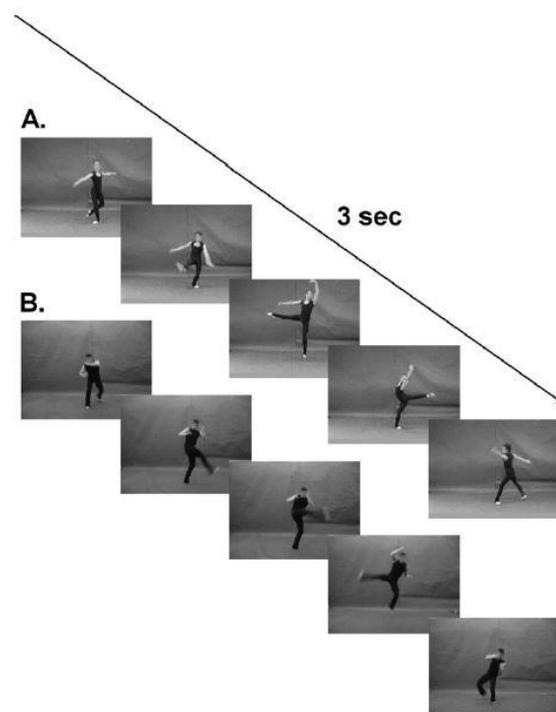


**Figure 19. Résonance motrice et perceptive.** *Les théories modernes de la cognition sociale supposent une relation directe entre l'action et la perception, et soutiennent que les actions observées sont mises en correspondance avec une représentation motrice de la même action chez l'observateur. L'observateur (individu A) perçoit les actions de l'acteur (individu B). La perception de l'action peut donc induire une résonance motrice et une prédisposition à exécuter ce que l'on observe. Cependant, une représentation commune de l'action et de la perception suggère également que la production d'une action va amorcer la perception de l'action chez l'acteur (individu B). En d'autres termes, elle augmente sa sensibilité perceptive aux actions d'autres individus qui sont similaires à sa propre action (résonance perceptive). D'après Schütz-Bosbach & Prinz, Trends in Cognitive Sciences, 2007.*

Dans la même idée, Rizzolatti et ses collaborateurs (2001) ont formulé « hypothèse de l'appariement direct » (DM, « *direct-matching hypothesis* » en anglais). Cette hypothèse stipule qu'un individu qui observe un mouvement le compare directement à la représentation motrice qu'il en avait. Ainsi, le répertoire moteur de l'individu est utilisé pour comprendre et se former une impression sur l'action observée.

Si le répertoire moteur d'un observateur l'aide à percevoir et comprendre le mouvement d'autrui, alors l'expérience motrice devrait être une variable clef dans ce processus

miroir. Calvo-Merino et al. (2005) ont réalisé une étude en IRM fonctionnelle pour comparer l'activation des aires motrices du cortex au cours de l'observation de différents mouvements (Figure 20). Ils ont comparé trois groupes de participants : des danseurs professionnels de danse classique, des danseurs professionnels de capoeira et des non danseurs (groupe contrôle). Trois types de vidéos étaient présentés aux participants : celles d'un danseur professionnel de danse classique réalisant un mouvement, celles d'un danseur professionnel de capoeira réalisant le même mouvement (le style étant adapté à la danse) ou une vidéo neutre (écran noir).



**Figure 20. Stimuli en IRM fonctionnelle.** Des vidéos en couleur de mouvements standards de danse classique et de capoeira ont été réalisées par des danseurs professionnels. Douze mouvements différents de chaque style (A, classique ; B, capoeira) ont été appariés par un chorégraphe professionnel en fonction de leurs caractéristiques cinématiques. D'après Calvo-Merino et al., *Cerebral Cortex*, 2005.

Les résultats ont montré que les aires motrices du cortex dans chacun des groupes de danseurs étaient d'autant plus activées lorsque la vidéo correspondait à l'expertise du participant. Aucune différence d'activation face aux deux types de danse n'a été observée pour le groupe contrôle. Les auteurs concluent donc que le système des neurones miroirs

intègre l'expertise motrice propre au participant lors de l'observation, entraînant une activation plus importante si l'individu a déjà une représentation motrice spécifique de l'action qu'il observe. Ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse du DM.

Ce phénomène de résonance perceptive est donc actif même lorsque la production de l'action est isolée de l'action observée, les capacités perceptives s'appuyant sur les connaissances procédurales (apportées par le système sensorimoteur) de l'observateur. Il est toutefois à noter que l'activation des zones motrices du cortex reste limitée aux mouvements qui sont biologiquement et biomécaniquement possibles (Stevens et al., 2000).

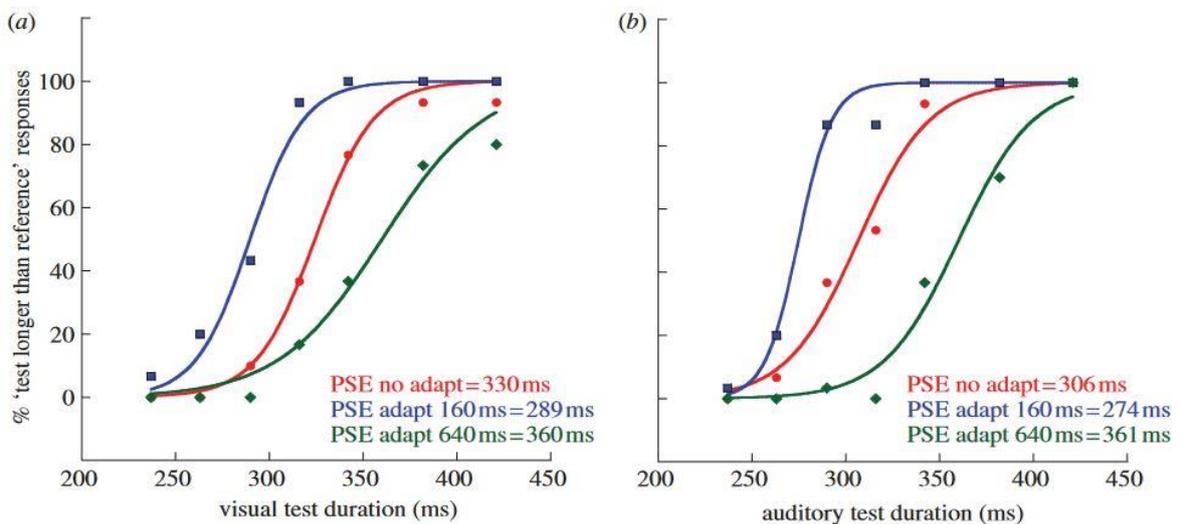
## 2. Perception du temps et de la vitesse

Bien qu'elles ne s'intéressent pas au concept de vigueur *per se*, des études se sont déjà intéressées à la perception du temps (i.e., la durée), de la vitesse et/ou de l'amplitude des mouvements. La littérature sur la perception du temps étant vaste (Allan, 1979; Meck, 1996; Thomas & Weaver, 1975; Zauberman et al., 2009), nous nous focaliserons ici sur les études qui s'intéressent à la perception de la durée d'évènements liés à des mouvements biologiques dans la mesure du possible.

Tomassini et al. (2018) se sont par exemple intéressés aux distorsions de la perception de la durée d'un stimulus au cours d'une tâche de tapements rythmiques du doigt. Le stimulus était un point lumineux présenté pendant une durée donnée, que les participants devaient juger comme plus longue ou plus courte que celle préalablement intégrée d'un stimulus de référence). Leurs résultats ont montré une surestimation maximale de la durée perçue quand le stimulus à juger était présenté au centre de l'intervalle séparant deux tapements, et une sous-estimation maximale de la durée perçue quand il était présenté juste après un tapement. Des résultats similaires ont été obtenus pour la perception de stimuli tactiles (Tomassini et al., 2014). Dans ce protocole, les participants devaient estimer la durée séparant deux stimulations tactiles délivrées soit sur la main gauche statique soit sur la main droite en mouvement. Les résultats ont montré que les appréciations de durées étaient

proches des durées réelles pour la main statique, mais sous-estimées pour la main en mouvement. Il semblerait donc que le fait d'être en mouvement tend à accélérer la perception du passage du temps.

D'autres études semblent indiquer que de manière générale la perception du temps est biaisée : les durées estimées/perçues sont différentes des durées réelles des stimuli observés. Heron et al. (2012) ont mis en place un protocole dans le but de manipuler la durée perçue par les participants tout en maintenant la durée physique des stimuli constante. Les participants étaient exposés dans un premier temps à un bloc de cent stimuli auditifs ou visuels « d'adaptation » d'une durée fixe de 160 ms (courte) ou 640 ms (longue). Un stimulus de référence de 320 ms était ensuite présenté dans l'autre modalité (stimulus visuel si la phase d'adaptation était auditive, et inversement). Un stimulus test « à juger » était ensuite présenté dans la même modalité que l'adaptation (i.e., dans la modalité inverse de celle du stimulus de référence), selon 7 durées variant logarithmiquement de 237 ms à 421 ms. Les participants devaient alors juger si c'était le stimulus test ou le stimulus de référence qui leur semblait le plus long. Quatre stimuli d'adaptation étaient de nouveau présentés avant



**Figure 21. Exemples de jugements de durées par un participant représentatif.** Chaque courbe correspond à une condition : jugements effectués sans adaptation préalable (rouges) ou après adaptation à des stimuli (a) visuels et (b) auditifs, de 160 ms ou 640 ms (bleues et vertes, respectivement). Les effets de l'adaptation sont quantifiés par les différences entre les points d'égalité subjective (PSE). D'après Heron et al., *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2012.

chaque nouvel essai. Une condition contrôle sans adaptation était également testée. Leurs résultats ont montré que la perception de la durée du stimulus concordait avec la durée physique des stimuli en condition contrôle, mais qu'elle était biaisée par la phase d'adaptation dans les autres conditions (Figure 21), c'est-à-dire par l'expérience récente du participant.

Un autre pan de la littérature étudie le lien entre la perception du temps et celle de l'amplitude. Casananto et Boroditsky (2008) sont partis du constat que les métaphores spatiales étaient souvent utilisées pour parler de la durée d'un événement. En effet, la verbalisation d'expériences temporelles emprunte son vocabulaire à celui de l'espace : « une réunion courte/longue », « j'ai avancé/reculé mon rendez-vous d'une heure », etc. L'ensemble souligne ainsi l'intrication des notions d'espace et de temps. Ces chercheurs ont alors étudié la perception de la durée et de l'amplitude d'un mouvement, et la manière dont l'une affecte l'autre. Pour cela, ils ont montré à leurs participants des déplacements d'un point et de lignes grandissantes, les stimuli variant selon 9 amplitudes et 9 durées. La tâche consistait à reproduire en deux clics soit l'amplitude perçue soit la durée perçue du déplacement après chaque essai. Les résultats ont montré que les durées étaient surestimées pour les déplacements de grandes amplitudes et sous-estimées pour ceux de petites amplitudes, mais que la durée de présentation d'un stimulus ne biaisait pas son amplitude perçue. Il semblerait ainsi que les informations temporelles soient faciles à inhiber pour évaluer l'amplitude d'un déplacement, mais que les informations spatiales influencent la perception du temps.

Plus récemment, Robbe (2021) a réalisé une revue de littérature sur la perception du temps en s'appuyant sur les travaux pionniers de Bergson (1889). D'après lui, la perception du temps est indirectement quantifiable à travers une « spatialisation » des mouvements qui sont soit facilement réalisables (e.g., taper d'un doigt) soit facilement observables (e.g., cycles du soleil). Ce phénomène s'observe également chez les animaux (pigeons, rats). Quand ces grands points de repères (e.g., cycles du soleil) sont retirés à la perception d'individus (e.g., dans une pièce, enfermés sans voir le jour pendant une longue période), la perception du temps est altérée. Ainsi, la perception du temps serait intrinsèquement liée à des mécanismes moteurs (revue par Lacquaniti et al., 2014), remettant potentiellement en cause la

notion d'horloge interne ( i.e., la présence de réseaux neuronaux oscillants dédiés à la mesure du temps qui passe ; Treisman et al., 1990).

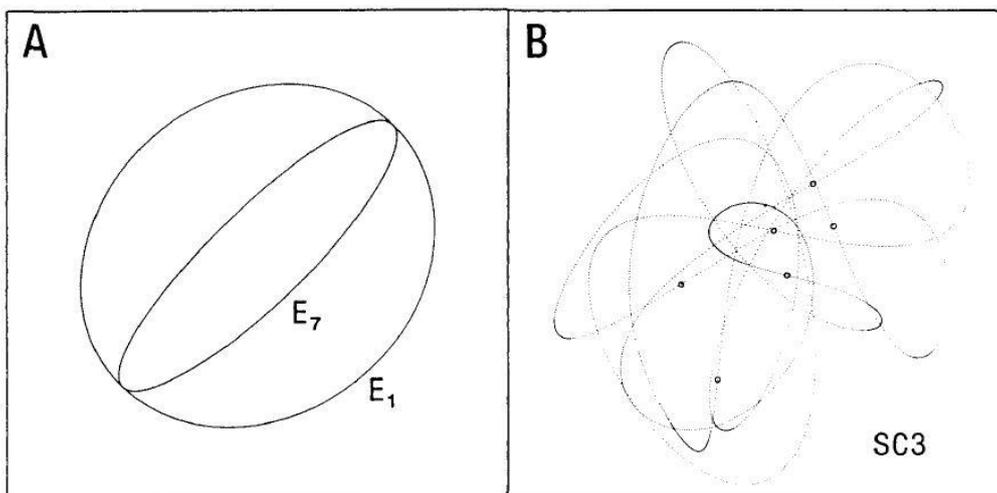
Les facteurs influençant la perception de la vitesse ont également été étudiés. Goettker et al. (2018) se sont intéressés à l'impact la stratégie visuelle utilisée sur la perception de la vitesse d'un stimulus (e.g., poursuite pure ou poursuite avec saccades correctrices vers l'avant ou vers l'arrière). Les résultats ont montré que les mêmes mouvements étaient jugés plus rapides lorsque les participants réalisaient des saccades correctives vers l'avant, et jugés plus lents lorsqu'ils en réalisaient vers l'arrière ; la perception de la vitesse des mouvements observés en poursuite pure était quant à elle proche de la réalité physique des stimuli. D'autres travaux ont montrés que plus le contraste lumineux entre un stimulus visuel et le fond sur lequel il est présenté était élevé, plus la vitesse perçue était basse (Champion & Warren, 2017; Moscatelli et al., 2019; Stocker & Simoncelli, 2006). Il semblerait également y avoir une interaction entre cet effet de contraste et la direction du mouvement (effet de contraste plus important pour les mouvements allant vers le bas que ceux allant vers le haut ; Moscatelli et al., 2019). Le fait que la trajectoire soit droite ou courbe n'aurait cependant pas d'impact sur cet effet (Champion & Warren, 2017).

Les études sur la perception du temps ou de la vitesse s'intéressent à un phénomène complexe. Comme la perception de la durée (i.e., du temps) ou de la vitesse d'un mouvement peut permettre d'en percevoir sa vigueur, il sera intéressant d'investiguer le rôle de la loi de vigueur dans la perception de la durée ou de la vitesse d'un mouvement, et sur la relation qu'entretiennent ces deux variables. D'après la théorie des neurones miroirs, la perception visuelle de tels événements dynamiques est influencée par les propriétés intrinsèques du système moteur (connaissances procédurales). Dans ce contexte, une question centrale est de comprendre si les lois cinématiques et les contraintes motrices, qui sous-tendent le mouvement humain, influencent les observateurs impliqués dans une tâche de jugement des actions d'autrui. Des auteurs ont depuis longtemps commencé à investiguer cette thématique, spécifiquement à propos des lois régissant la vitesse du mouvement et son jugement lorsque le mouvement est observé.

### 3. Lois motrices : de l'action à la cognition

#### La loi de la puissance deux-tiers

Viviani et Stucchi (1992) se sont intéressés à la loi cinématique de la puissance deux-tiers. Cette loi stipule que lors du dessin d'une trajectoire elliptique, la vitesse tangentielle de la main est approximativement proportionnelle au rayon de courbure puissance un tiers de la trajectoire : le mouvement biologique est donc caractérisé par une vitesse faible quand le rayon de courbure est petit (trajectoire « fortement incurvée »), et une vitesse haute quand le rayon de courbure est grand (trajectoire « peu incurvée »). L'objectif des auteurs était de déterminer si cette loi motrice était également valable en perception.



**Figure 22. Exemples représentatifs des trajectoires des stimuli.** (A) L'ellipse la moins fortement incurvée [E1] et la plus fortement incurvée [E7]. Le mouvement se faisait dans le sens trigonométrique. (B) Une des cinq trajectoires fermées pseudo-aléatoires [SC3]. Les cercles identifient les points d'inflexion qui séparent les segments successifs. Ils n'étaient pas visibles dans l'affichage réel. D'après Viviani & Stucchi, *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1992.

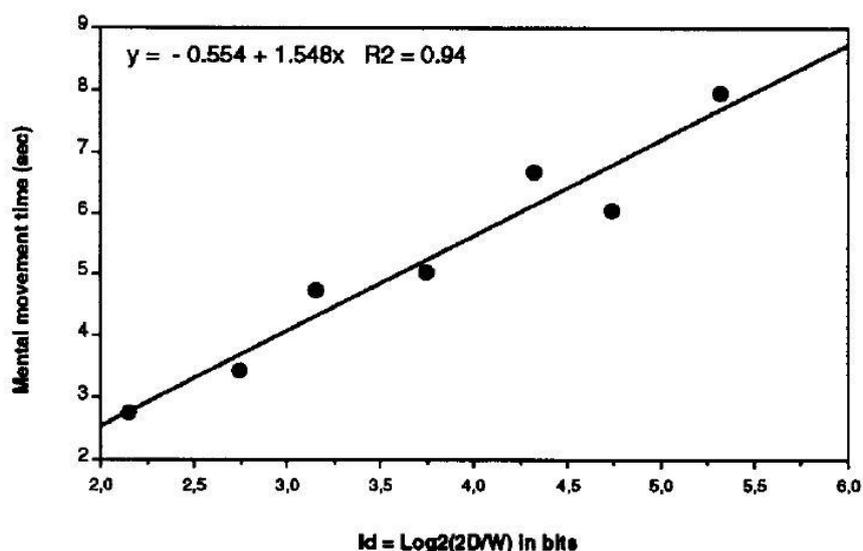
Pour cela, ils ont montré à leurs participants un point qui se déplaçait le long d'une trajectoire elliptique (Figure 22). Les participants devaient moduler la vitesse du point de proche en proche jusqu'à ce qu'elle leur paraisse « la plus uniforme possible » sur l'ensemble du déplacement. Les résultats ont montré que pour une vitesse constante, les mouvements étaient perçus comme fortement non-uniformes. En outre, les participants modulaient la

vitesse de déplacement du point jusqu'à arriver à des vitesses conformes à la loi de la puissance deux-tiers : bien que la vitesse varie de plus de 200% pour certaines ellipses entre les rayons de courbure petits et grands, c'étaient dans ces conditions que les participants percevaient les mouvements comme produits avec une vitesse uniforme, constante. Ainsi, cette loi cinématique caractérisant nos propres mouvements semble également à l'œuvre lorsqu'il s'agit de juger les mouvements observés. Ces résultats ont été appuyés par une étude en IRM fonctionnelle, qui comparait les zones activées au cours de l'observation de mouvements elliptiques suivant la loi de la puissance deux-tiers vs d'autres lois, non biologiques (Dayan et al., 2007). Leurs résultats ont montré une activation des zones motrices significativement plus importante lorsque les mouvements observés respectaient la loi de la puissance deux-tiers que lorsqu'ils ne la respectaient pas. Maurice et al. (2018) ont testé la capacité de participants à s'adapter au mouvement d'un robot animé selon la loi de la puissance deux-tiers vs selon d'autres lois (e.g., vitesse constante). Ils tenaient en effet un bras robotique programmé pour se mouvoir sur une trajectoire elliptique selon ces différentes lois, et les participants avaient quant à eux la consigne de produire activement le mouvement, en exerçant cependant le moins de résistance possible contre l'action du robot. Leurs résultats ont montré que c'est dans la condition où le mouvement du robot correspondait à la loi de la puissance deux-tiers que les participants produisaient les meilleures performances. Cette loi semble donc importante également au cours de l'interaction avec autrui.

### **La loi de Fitts**

D'un autre côté, de nombreux travaux se sont intéressés à la loi de Fitts (conflit vitesse/précision, décrite en détails ci-avant dans la partie débutant p. 30), bien connue pour caractériser la production de mouvements réalisés à vitesse maximale. Decety et Jeannerod (1996) ont étudié l'existence de cette loi en imagerie motrice – c'est-à-dire en se représentant et répétant mentalement une action sans production simultanée de mouvement. Immérgés dans un environnement en 3D via un casque de réalité virtuelle, les participants faisaient face à chaque essai à des portes plus ou moins larges et plus ou moins distantes (3 largeurs et 3 distances possibles). Ils devaient s'imaginer marcher jusqu'à traverser ces portes, en initiant leur déplacement mental au retentissement d'un signal sonore et en en

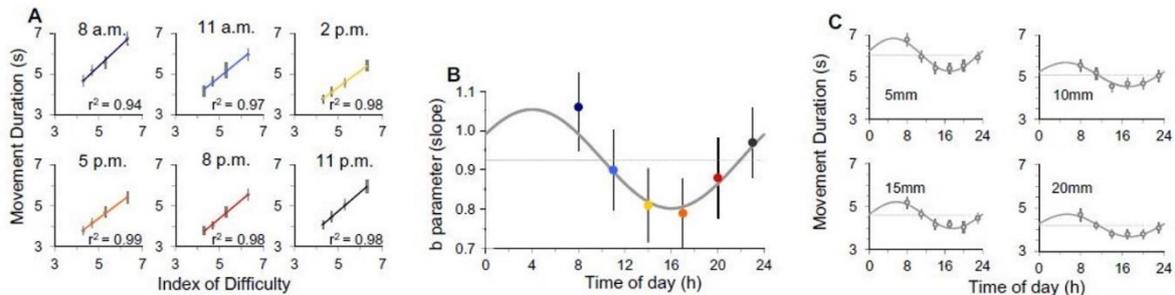
indiquant la fin manuellement. Chaque modalité de la tâche était cotée par son indice de difficulté (ID ; dépendant du rapport distance/largeur).



**Figure 23.** Durée du mouvement imaginé en fonction de l'indice de difficulté de la tâche chez 15 sujets. La ligne de régression des moindres carrés est indiquée. D'après Decety & Jeannerod, *Behavioural Brain Research*, 1996.

Les résultats ont montré que les temps de déplacement imaginés par les participants augmentaient linéairement avec l'ID de la tâche, correspondant ainsi à ce que prédit la loi de Fitts (Figure 23). Les auteurs ont ainsi conclu que la loi de Fitts, caractérisant initialement une loi motrice, semblait également régir les tâches similaires en imagerie motrice. Plus récemment, Gueugneau et al. (2017) ont également étudié cette conception cognitive de la loi de Fitts en comparant des mouvements de pointage réalisés vs imaginés. Les participants réalisaient – ou imaginaient – une tâche de pointage de la main dominante entre deux cibles (10 trajets de suite, le plus rapidement et précisément possible). Chaque participant réalisait la tâche dans les deux modalités de pratique à six moments de la journée (toutes les 3h, de 8h à 23h), afin de tester la sensibilité aux cycles circadiens de la loi de Fitts en action et en imagerie motrice. Premièrement, leurs résultats ont montré que les durées des mouvements imaginés étaient conformes à la loi de Fitts (augmentation avec l'ID de la tâche). Deuxièmement, les performances en imagerie motrice étaient sujettes à des variations au cours de la journée (Figure 24), selon le même modèle de variations que la production des mouvements

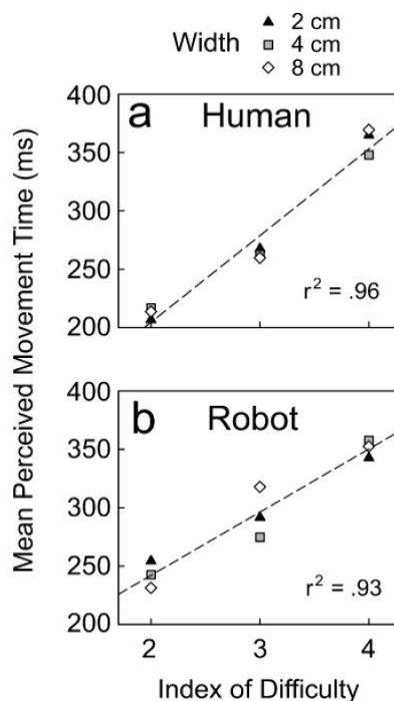
(Figure 9) – durées les plus courtes dans l’après-midi. Ces résultats confirment que la loi de Fitts semble avoir un analogue en imagerie, et montrent que cet analogue pourrait être régulé par des mécanismes communs avec la loi motrice puisqu’il est modulé de la même manière au cours de la journée.



**Figure 24. Mouvements de pointage en imagerie motrice au cours de la journée (extraite de la même étude que la Figure 9).** (A) Les durées des mouvements de pointage imaginés en fonction de l’indice de difficulté de la tâche sont présentées pour toutes les sessions expérimentales. (B) La valeur du paramètre  $b$  de l’équation de Fitts (pente de la courbe) est reportée de (A) pour chaque session expérimentale. (C) Durées moyennes ( $\pm ET$ ) des mouvements enregistrés dans la tâche d’imagerie motrice pendant les six sessions expérimentales et les quatre tailles de cible. D’après Gueugneau et al., *Neuroscience*, 2017.

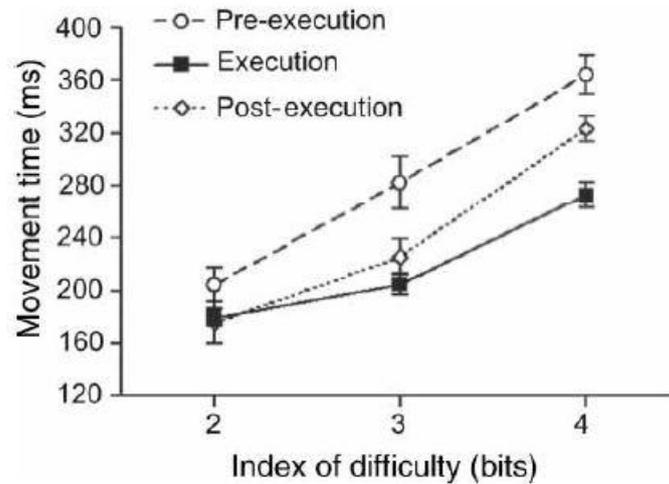
D’autres auteurs se sont intéressés à la loi de Fitts dans le jugement qu’un individu porte sur des mouvements qu’il observe chez autrui (perception sociale). Dans le protocole expérimental de Grosjean et al. (2007), les participants observaient alternativement un individu ou un robot (par blocs) réaliser des mouvements de pointage entre deux cibles. Le mouvement était représenté par la succession de deux images : celle du point de départ, représentant le doigt (humain ou robotique) pointant la première cible, et celle du point d’arrivée, représentant le doigt pointant l’autre cible. Les cibles pouvaient être plus ou moins distantes et larges (ID différents), et les deux images pouvaient être présentées suivant différents intervalles de temps, représentant artificiellement des vitesses de mouvement variées. Pour chaque essai, les participants devaient juger si le mouvement observé était possible à réaliser ou non. Les résultats ont montré que le temps des mouvements jugés possibles par les observateurs augmentait linéairement avec l’ID de la tâche aussi bien pour le mouvement humain que pour le mouvement du robot, conformément là encore à la loi de

Fitts (Figure 25). Grosjean et ses collaborateurs ont ainsi conclu que la loi de Fitts semble également régir la perception des mouvements d'autrui.



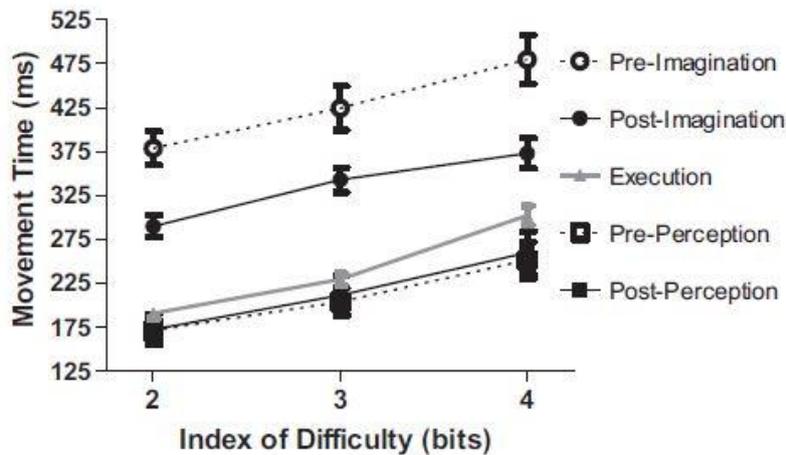
**Figure 25. Temps de mouvement moyen perçu en fonction de l'indice de difficulté et de la largeur des cibles.** (a) pour le mouvement humain et (b) pour le mouvement du robot. Sont également indiqués les lignes de régression linéaire et les coefficients de détermination correspondants. D'après Grosjean et al., *Psychological Science*, 2007.

L'influence de la production récente de mouvement sur une tâche cognitive similaire (imagerie motrice et jugement porté sur des mouvements similaires observés chez autrui) a aussi été investiguée. Plusieurs études (Chandrasekharan et al., 2012; Wong et al., 2013) ont confirmé les résultats de Grosjean et al. (2007) sur l'existence d'une loi cognitive analogue à la loi de Fitts pour les mouvements de pointage. Ils ont par ailleurs montré que le jugement et l'imagerie motrice étaient influencés par l'expérience motrice récente du mouvement. En effet, dans un protocole au design « *jugement 1 / production mouvement / jugement 2* » (Chandrasekharan et al., 2012), les *jugements 2* étaient plus proches des *mouvements produits* par le participant que ne l'étaient les *jugements 1* (Figure 26).



**Figure 26. Durées moyennes des mouvements jugés et produits, en fonction de l'indice de difficulté et de la tâche.** D'après Chandrasekharan et al., *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 2012.

Cependant, Wong et al. (2013) ne retrouvent pas cette différence dans leur étude entre la perception pré- / post-exécution de la tâche. Ils proposent d'expliquer ces résultats par le fait que, en perception, les participants étaient déjà très proches des performances de l'action (i.e., pas de différence entre l'action et la perception, que ce soit en pré ou en post-exécution de la tâche ; Figure 27). Cependant, ils testaient également la tâche en imagerie motrice : après avoir levé le doigt de la table en tant que signal de départ, le participant devait imaginer faire 10 mouvements de pointage entre les deux cibles puis il reposait le doigt sur la table. Le design du protocole était similaire à celui en perception, à savoir « *imagerie 1 / production mouvement / imagerie 2* ». Dans cette modalité, les résultats en *imagerie 2* étaient plus proches des *mouvements produits* que ne l'étaient ceux de l'*imagerie 1* (Figure 27). La réalisation de ces tâches cognitives semble donc robustement liée à la production du mouvement.



**Figure 27. Durées moyennes des mouvements jugés, imaginés et produits, en fonction de l'indice de difficulté et de la session (pré-/post-exécution).** L'erreur standard est représentée par les barres d'erreur. D'après Wong et al., *Behavioural Brain Research*, 2013.

L'ensemble de ces résultats, consistants avec l'hypothèse du DM, semblent ainsi indiquer que la loi de Fitts pourrait constituer une loi holistique, c'est-à-dire qu'elle régirait non seulement la motricité humaine à vitesse et précision maximale, mais aussi la cognition humaine, que ce soit dans la perception ou dans l'imagerie de mouvements similaires.

#### 4. Loi de vigueur en perception, représentations motrices ?

Construite autour de ce cadre d'analyse, la seconde partie de nos travaux teste l'idée que le concept de vigueur constitue un paramètre important impliqué non seulement dans l'action, mais aussi dans la perception des actions d'autrui, potentiellement à travers leur relation réciproque. De nombreuses études ont déjà adopté une approche interdisciplinaire, affirmant la connexion systématique entre la cognition, la perception et les mécanismes de contrôle moteur. Il est important de noter que dans la plupart de ces travaux, les différences inter-individuelles ne sont pas étudiées, bien que leur existence soit désormais bien établie (Partie « Variabilité de la vigueur du mouvement »). Puisqu'elles proviennent probablement en grande partie des préférences sensorimotrices des individus, il serait pourtant intéressant de savoir si la loi cognitive les intègre ou pas afin de mieux cerner la nature du répertoire moteur utilisé dans le DM. Les performances des participants sont en effet la plupart du

temps moyennées, et cette moyenne dans les tâches cognitives est similaire à la loi motrice initialement caractérisée. Ces résultats sont importants mais ils pourraient être affinés par une analyse de la consistance des différences inter-individuelles entre ces lois. Nous pouvons formuler l'hypothèse qu'il pourrait exister une loi cognitive analogue à la loi motrice de vigueur. Si tel est le cas, la présence de différences inter-individuelles robustes pourrait permettre de préciser la nature de l'analogie cognitive de cette loi : Jugerait-on des mouvements que l'on observe de la même manière que l'on bouge nous-même ? Les lois cognitives sont-elles analogues à celles régissant *le* ou *notre* contrôle moteur ? La variabilité inter-individuelle dans le jugement des mouvements d'autrui est-elle consistante avec les différences inter-individuelles dans la production de ces mêmes mouvements ?

### **La loi de vigueur : de l'action à la cognition ?**

A notre connaissance, aucune étude ne s'est encore intéressée à tester l'implication de la loi motrice de vigueur dans la perception de la vigueur d'autrui, bien que l'hypothèse de processus cognitifs sous-tendant la vigueur du mouvement et l'existence de boucles perception-action en suggèrent l'existence.

Rappelons que les études précédentes sur la vigueur se sont accordées sur le fait qu'il y avait des différences inter-individuelles importantes mais cohérentes entre les participants, les jours ou les effecteurs (le système oculomoteur pouvant cependant être à part) : les individus qui ont tendance à être plus rapides que les autres dans une tâche motrice ont également tendance à l'être dans d'autres tâches motrices et à d'autres moments (à l'exception des saccades oculaires ; Berret et al., 2018; Choi et al., 2014; Reppert et al., 2018; Shadmehr et al., 2019). Puisque ces différences sont robustes dans la production d'un mouvement volontaire et qu'il est supposé que la loi motrice de vigueur ait son analogue dans la perception sociale, existe-t-il également des différences inter-individuelles lorsque les individus sont engagés dans une tâche de jugement de la vigueur des mouvements d'autrui ? Les différences inter-individuelles robustes caractérisant la loi de vigueur (motrice) peuvent être ainsi exploitées pour affiner notre compréhension de la nature des représentations motrices

(individuelle<sup>2</sup> vs populationnelle) qui pourraient être activées dans le cadre d'un DM. En effet, pour réaliser une tâche de jugement de la vigueur d'autrui, l'observateur compare l'action observée à la représentation motrice qu'il a de cette même action. Mais ces représentations motrices pourraient être de différentes natures. Même si les preuves empiriques semblent confirmer la validité de l'hypothèse du DM, Liepelt et al. (2008) ont souligné le manque de connaissances sur les représentations motrices elles-mêmes. Un individu juge-t-il la vigueur des autres en comparant les mouvements observés à sa propre vigueur, ou bien utilise-t-il une loi de vigueur « moyenne » dérivée des statistiques de la population ?

### **Des représentations motrices comme référence : de nature individuelle, populationnelle ?**

Si la loi de vigueur possède en effet un analogue en perception, quelle est la nature des représentations motrices utilisées comme référence ? Un individu parmi les plus rapides aurait-il toujours l'impression que le monde autour de lui bouge lentement ? Ou bien serait-il malgré tout capable de discriminer un mouvement plutôt lent d'un mouvement plutôt rapide, bien que ces deux mouvements puissent être nettement plus lents que sa propre manière de se mouvoir ? La réponse à cette interrogation permettrait d'affiner l'hypothèse du DM en déterminant la nature des représentations motrices qui sont utilisées dans le processus de jugement d'un mouvement observé. Dans le premier cas, les représentations motrices – donc la référence prise en compte lors de la formation d'impression sur autrui – seraient construites à partir du propre répertoire sensori-moteur de l'individu (basé sur l'individu lui-même, « *individual-based* »). Dans le deuxième cas, les représentations motrices seraient construites à partir d'une représentation des mouvements que l'individu est habitué à observer dans son environnement social (basée sur la population, « *population-based* »).

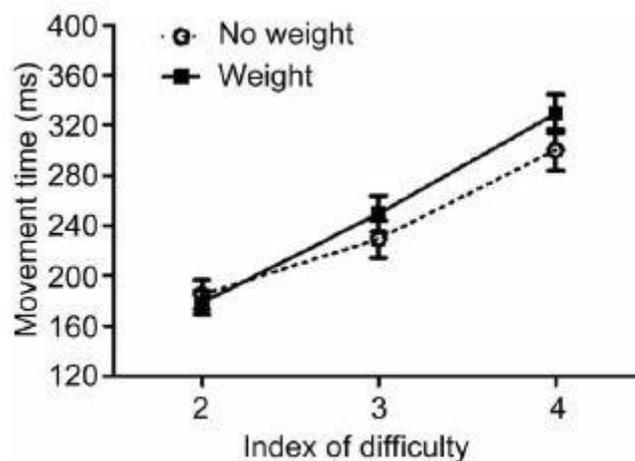
Certains auteurs ont déjà complété leurs analyses à l'échelle du groupe par des analyses à l'échelle individuelle sur la loi de Fitts. Par exemple, Wong et al. (2013) ont montré

---

<sup>2</sup> Le terme de représentation motrice « individuelle » sera utilisé dans le sens de « personnelle », c'est-à-dire que les représentations sont construites en référence au propre répertoire sensori-moteur de l'observateur. Il s'oppose au terme « populationnelle », qui désigne des représentations construites en référence à un comportement moyen perçu dans la population.

que les pentes des courbes représentant le temps de mouvement perçu, imaginé et réalisé en fonction de l'indice de difficulté (Figure 27) n'étaient pas différentes les unes des autres pour la plupart de leurs participants individuellement. Ces résultats confirment à l'échelle individuelle les résultats généraux qui avaient été obtenus, ce qui semble cohérent avec l'hypothèse d'un jugement centré sur l'individu (*individual-based*).

Des travaux antérieurs ont montré que la perception de la durée ou de la vitesse du mouvement d'autrui peut être influencée par les états corporels et par l'expérience actuelle ou récente du mouvement (Chandrasekharan et al., 2012; Jacobs & Shiffrar, 2005), ce qui semble cohérent avec l'hypothèse d'un jugement *individual-based*. Par exemple, l'expression de la loi de Fitts en action et en perception a été testée dans une tâche de pointage par Chandrasekharan et al. (2012), avec et sans lestes sur le membre effecteur du mouvement. Les résultats ont montré que l'état corporel influençait le jugement puisque dans les conditions « lestées » les durées des mouvements étaient jugées plus longues que dans les conditions « non lestées » (Figure 28).



**Figure 28. Durées moyennes des mouvements jugés, en fonction de l'indice de difficulté (ID) et de la condition (lestée ou non lestée).** Les durées jugées dans la condition lestée étaient plus longues que celles dans la condition non lestée. Ces différences entre les tâches n'étaient significatives que pour les ID les plus élevés (ID3 et ID4). D'après Chandrasekharan et al., *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 2012.

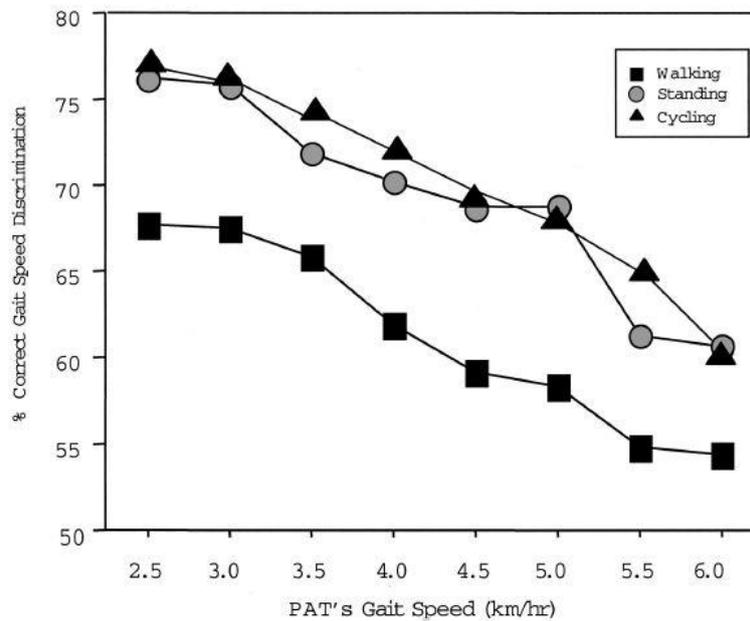
Un protocole similaire a été conduit pour étudier la marche réelle et en imagerie motrice, lestée et non lestée (Decety et al., 1989). Leurs résultats ont montré que si les temps

de mouvement réels sont similaires en conditions lestée ou non lestée, les temps imaginés sont similaires aux temps réels en condition non-lestée mais augmentent significativement en condition lestée. Ainsi, le jugement et l'imagerie motrice semblent intégrer l'état corporel actuel et l'expérience motrice récente de l'individu engagé dans la tâche cognitive. Cependant, ces résultats pourraient être obtenus aussi bien dans le cadre d'une référence *individual-based* (son propre état corporel actuel ou récent comme référence) que *population-based*, si la représentation, plutôt stéréotypée, d'un mouvement lesté avait déjà été intégrée comme ralentissant le mouvement. L'étude des différences inter-individuelles en elles-mêmes nous permettraient d'apporter de nouveaux éléments de réponse à cette question.

Dans l'étude de Knoblich & Prinz (2001), le participant devait dans un premier temps reproduire, sans retour visuel, des dessins simples qui lui étaient montrés (e.g., lettres de différents alphabets). Dans un second temps, deux points lumineux lui étaient présentés tour à tour, reproduisant les mouvements dessinant l'une de ces formes : un des points représentait le mouvement précédemment produit par le participant lui-même, l'autre point représentait celui produit par quelqu'un d'autre. Le participant devait alors juger lequel des deux était son propre dessin. Les résultats ont montré que les participants étaient capables de reconnaître leurs propres mouvements parmi ceux des autres. Ces résultats laissent supposer que les représentations servant de référence au jugement des mouvements des autres pourraient être basées sur le propre système sensorimoteur du participant.

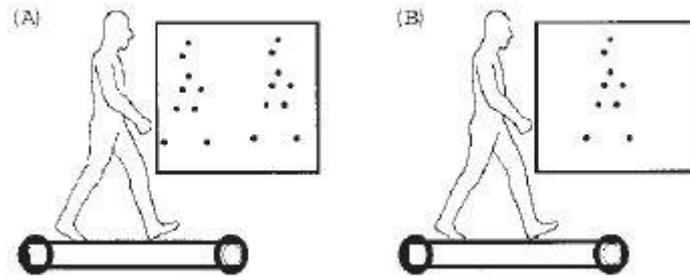
Jacobs et Shiffrar (2005) ont étudié la perception de la vitesse de marche d'un personnage virtuel modélisé par des points lumineux sur un écran, en fonction de l'activité de l'observateur (expérience 1) ou de la nature ego- ou exocentrique du jugement qu'il devait porter (expérience 2). Dans l'expérience 1, les participants réalisaient la même tâche de jugement en étant soit debout immobiles, soit en marchant à vitesse constante sur un tapis roulant (4.2 km/h), soit en étant assis sur un vélo stationnaire et en pédalant à vitesse constante (19 km/h). Dans toutes ces conditions, ils devaient juger si le marcheur à droite de l'écran (dénommé PAT) était plus lent ou plus rapide qu'un deuxième marcheur à gauche de l'écran, le marcheur de référence. Leurs résultats ont montré que toutes les conditions de motricité perturbent le jugement, et ce d'autant plus avec l'augmentation de la vitesse à

juger. Toutefois, la condition où le participant marchait altérait significativement plus le jugement que dans les autres conditions. Ceci suggère que la production d'une action interfère avec la perception d'une action similaire (Figure 29).

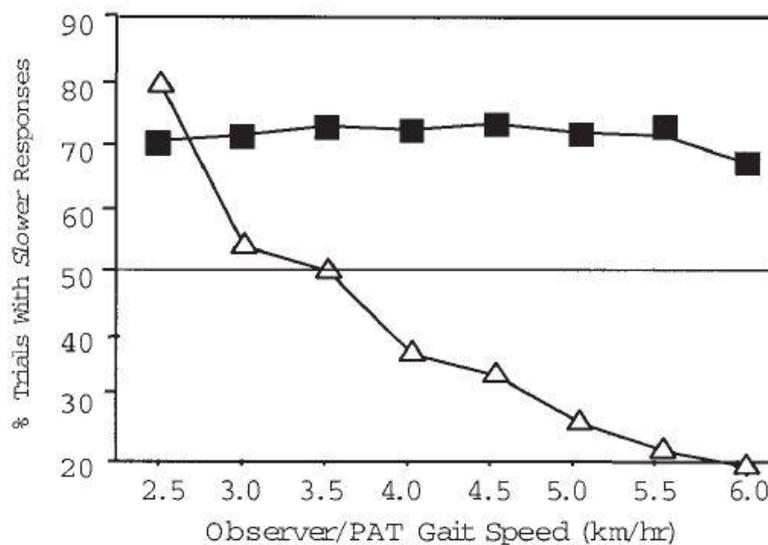


**Figure 29. Précision moyenne du jugement de la vitesse en fonction de la condition et de la vitesse de marche de PAT.** « PAT » représente le marcheur (modélisé par des points lumineux) dont la vitesse de marche est jugée par le participant. D'après Jacobs & Shiffrar, *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 2005.

Dans l'expérience 2, deux groupes étaient testés. Un groupe en condition « exocentrique » similaire à la condition de marche de l'expérience 1 (jugement de la vitesse de PAT par rapport au marcheur de référence – centré sur un élément extérieur au participant), et un groupe en condition « egocentrique » dans laquelle seul le marcheur de référence apparaissait à l'écran (le participant devait juger sa propre vitesse par rapport à celle du marcheur de référence ; Figure 30). Dans les deux cas, le participant marchait aux mêmes vitesses que PAT dans la première condition (de 2.5 km/h à 6 km/h, incréments de 0.5 km/h entre chaque bloc), sans en être informé. La référence était la même, 0.5 km/h plus rapide ou plus lente que le mouvement à juger (50% de chaque). Le seul élément distinctif entre ces deux conditions était ainsi l'élément à juger qui était imposé au participant.



**Figure 30. Configuration expérimentale.** (A) Condition exocentrique. Les participants observent deux marcheurs lumineux et doivent juger la vitesse de marche de PAT par rapport à celle du marcheur de référence. (B) Condition égocentrique. Les participants observent un marcheur lumineux de référence et jugent leur propre vitesse de marche par rapport à lui. D'après Jacobs & Shiffrar, *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 2005.



**Figure 31. Biais de l'observateur en fonction de la vitesse de marche et de la condition.** Les carrés correspondent à la condition exocentrique, et les triangles à la condition égocentrique. Les réponses non biaisées se situeraient proche de la ligne des 50%. D'après Jacobs & Shiffrar, *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 2005.

Les résultats ont montré que le jugement dépendait de la vitesse de marche du participant en condition égocentrique mais pas en condition exocentrique (Figure 31). Ainsi, même si les vitesses de marche de PAT et du participant étaient les mêmes, le participant les jugeait différemment. Il semblerait donc que dans ce protocole, l'état corporel du participant

n'influence son jugement que lorsque la tâche l'amène à se focaliser sur son propre mouvement. Ces travaux soutiennent donc l'hypothèse selon laquelle les observateurs utilisent des représentations motrices « génériques » pendant le jugement des actions d'autres individus, ce qui semble cohérent avec l'hypothèse d'un jugement *population-based*. Ainsi, l'hypothèse du DM semble validée par toutes ces études, mais la question de la nature des représentations motrices utilisées comme référence dans le jugement des mouvements d'autrui reste discutée.

## Synthèse

De nombreux travaux se sont déjà intéressés aux liens perception-action, renforcés par la découverte des neurones miroirs. Plusieurs lois motrices (notamment la loi de Fitts) se sont avérées avoir des analogues en perception et en imagerie motrice, en accord avec l'hypothèse du DM. Certaines lois qui régissent le mouvement humain semblent donc être également des lois cognitives. Basé sur les preuves du couplage action-perception, il est permis de supposer qu'il existe une loi cognitive analogue à la loi de vigueur motrice. La compréhension de la nature des représentations motrices qui servent de référence au jugement des mouvements observés reste toutefois à élucider (basées sur l'individu, dont la vigueur pourrait constituer une caractéristique individuelle, ou sur la population).

Le premier objectif de notre deuxième étude (comprenant une série de 5 expérimentations) est donc de déterminer si la loi de vigueur, maintenant bien connue et caractérisée dans la production du mouvement à vitesse naturelle, peut également avoir un analogue dans la perception des mouvements d'autrui. Le deuxième objectif est de déterminer si la référence du jugement de la vigueur des mouvements d'autrui est plutôt basée sur la propre vigueur de l'observateur ou bien sur une représentation motrice plus générique : la vigueur moyenne de la population.

### **Problématiques du Chapitre 2 :**

***La loi de vigueur : de l'action à la cognition ?***

***Référence des représentations motrices :  
de nature individuelle ou populationnelle ?***



## Problématique générale

L'ensemble de ce cadre théorique pluridisciplinaire nous permet de constater qu'aussi bien les mouvements que la cognition humaine sont régis par de nombreuses lois. Parmi ces lois, certaines sont globales, holistiques. Une problématique générale de thèse se dégage ainsi :

*La vigueur est-elle un trait cognitif individuel de l'action à la perception ?*

Pour répondre à cette problématique, deux approches complémentaires ont été utilisées. Premièrement, nous avons évalué la consistance des différences inter-individuelles de vigueur entre différentes tâches motrices et différents effecteurs (*Etude 1*). Notre objectif était de déterminer si un individu plus rapide que les autres dans une tâche ou avec un effecteur l'était également pour/avec d'autres. Deuxièmement, nous avons testé la validité de la loi motrice de vigueur dans une tâche de jugement de la vigueur d'autrui (*Etude 2*). Notre objectif était de compléter les connaissances sur l'implication des lois motrices ou cinématiques dans le jugement des mouvements d'autrui et de mieux comprendre les bases du jugement de la vigueur d'autrui qui semble être un élément fondamental pour les interactions physiques et sociales.



## **PARTIE 2**

### **Contribution expérimentale**



# **Etude 1 – Vigor of reaching, walking, and gazing movements: on the consistency of interindividual differences**

## **1. Introduction**

In everyday life we perform a multitude of movements involving different effectors such as the eyes, the legs or the arms. For instance, we may walk to the coffee machine, gaze at the desired knob and press it with the fingertip. Those movements are all performed with a certain vigor, e.g. with a certain speed, which is self-selected and chosen by the central nervous system (CNS). As simple as this daily task may sound, it raises fundamental questions in movement neuroscience: what are the underpinnings of movement invigoration? Does vigor reflect an individual trait, i.e. a quite stable and distinctive attribute of individuality?

The first question has received a great deal of attention with investigations at neural, behavioral and theoretical levels (see Carland et al. 2019; Dudman and Krakauer 2016; Shadmehr et al. 2019 for reviews). Seminal studies on movement vigor were motivated by abnormalities observed in patients with Parkinson's disease, who typically exhibit slower, rarer and smaller movements with increased delay before their initiation (Mazzoni et al., 2007; Panigrahi et al., 2015). These alterations do not seem to originate from biomechanical deficiencies, but mainly from a dopaminergic deficit in the basal ganglia (BG) (Desmurget & Turner, 2010; Turner & Desmurget, 2010).

Yet, in relation to the second question, significant differences of vigor have been reported also between healthy individuals, mostly for eye and arm movements (Berret et al., 2018; Choi et al., 2014; Reppert, Rigas, et al., 2018). The vigor of walking is less well-known, but inter-individual differences of preferred walking speed, going beyond simple anthropomorphic factors, have been documented (Bohannon, 1997; Seethapathi & Srinivasan, 2015; Summerside et al., 2018). Despite such differences, there is nevertheless a common behavior exhibited by everyone: the speed of movements tends to increase with their extent for movements with a start and a stop (see Berret et al. 2018 for reaching, Choi et al. 2014 for saccades,

and Seethapathi and Srinivasan 2015 for walking). This characteristic trend led researchers to model vigor as the outcome of processes shared with decision-making ones, in the frame of temporal reward discounting or cost of time theories (Shadmehr, 2010; Shadmehr et al., 2010). Accordingly, vigor may be related to one's relationship with time, which may in turn reflect an individual's trait. The extent to which certain personality traits (e.g. impulsivity or boredom proneness) could account for the above-mentioned inter-individual differences of vigor was tested for eye and arm movements but such an explicit approach is tricky as it requires to define *a priori* certain putative traits and test a large number of participants with validated questionnaires (Berret et al., 2018; Choi et al., 2014).

However, if vigor represents a general trait-like aspect of individuality, then people who move fast in one task should also move fast in another task comparatively to the rest of the population. Therefore, the trait-like aspect of vigor can also be tested more implicitly by assessing the consistency of inter-individual differences across various movement modalities (i.e. different motor tasks and/or different effectors). In this vein, within and across sessions consistency has been verified for eye saccades and arm reaching separately (Berret et al., 2018; Choi et al., 2014). Consistency of vigor across various modalities (eye, head and dominant arm reaching movements) was further tested in Reppert et al. (2018). The rationale is that consistency of inter-individual differences of vigor despite the involvement of distinct neuromechanical systems would suggest that common neural processes underlie movement invigoration at large, in agreement with the hypothesis of its relationship with some individuality traits. Reppert et al. found a good consistency of inter-individual differences of vigor between arm and head movements but not saccades. The present study complements this previous approach by adding two other movement modalities that have been extensively studied in motor control but not through the vigor spectrum: reaching with the non-dominant arm and walking. For instance, do people who reach faster than others with their dominant arm also tend to reach faster than others with their non-dominant arm? And do they tend to walk faster than others as well? To answer these questions, we compared the consistency of movement vigor within the same group of individuals for the following elementary motor tasks: reaching (inter-limb), walking and gazing. To our knowledge, vigor has not been investigated previously in all these tasks at once. The goal was to examine the extent

to which movement vigor is idiosyncratic despite discrepancies in task/effector biomechanics and associated neural circuits.

## **2. Materials and methods**

### **2.1. Participants**

Twenty young adults with no known neuromuscular disease and with normal or corrected-to-normal vision participated in the experiment (12 females, 19 right-handed,  $22.6 \pm 3.3$  years old,  $1.71 \pm 0.09$  meters tall,  $62.80 \pm 10.20$  kg,  $21.41 \pm 2.16$  kg/m<sup>2</sup> of body-mass index (BMI),  $0.73 \pm 0.04$  cm of fully-extended arms' length,  $0.93 \pm 0.05$  cm of fully-extended legs' length; means  $\pm$  SD values). The experimental protocol was approved by the "Comité d'Ethique de la Recherche", the local Ethics Committee of Univ. Paris-Saclay (CER-Paris-Saclay-2018-36-R), and conformed to relevant guidelines and regulations. Written informed consent was obtained from each participant in the study as required by the Helsinki declaration.

### **2.2. Experimental design and materials**

The experimental protocol was divided into three distinct motor tasks related to: (1) arm pointing movements (referred to as "reaching" and denoted by R), (2) locomotion (referred to as "walking" and denoted by W) and (3) eye saccades (referred to as "gazing" and denoted by G).

Our goal was to make the three tasks as comparable as possible despite the differences in the effectors they mostly involve (i.e. arms, legs or eyes). For each motor task, the independent variable was motion amplitude. In all cases, the instruction was to move from a given initial position to a given final target with a "natural speed" (i.e. a spontaneous, preferred or comfortable pace). No other instruction was given about the accuracy of the movement endpoint or any other aspect of the motor strategy. In particular, the pace of move-

ment was unconstrained and self-selected. The successive appearance of targets, determining the upcoming amplitude of each discrete movement, was automatized via a program specifying the time interval between two target illuminations. This time interval was significantly longer than the maximal time needed to produce each movement (using pilot data and known literature, see below). It enabled the participants to move without temporal pressure, at their own pace. Thus, each motor task lasted a fixed amount of time regardless of the movement speed chosen by the participants. Participants were informed about the total duration of the experiment.

The order of the three motor tasks was pseudo-randomized to prevent learning, habituation or fatigue effects from impacting the results. Importantly for our purpose, the same group of 20 participants performed the three motor tasks described in details hereafter.

### **2.3. Reaching (one-degree of freedom, horizontal arm pointing)**

The two arms were tested separately: dominant arm movements (denoted by DR) and non-dominant ones (denoted by NDR) were recorded in a randomized order for each participant. The R task consisted of visually guided single-joint arm pointing movements, with the arm fully extended in the horizontal plane (rotation around the shoulder joint; targets were placed at the shoulder's height to get horizontal movements). Oral instruction to keep the chest as still as possible was given to make the participants remain globally stable while the arm moved. The participant stood in front of a large vertical screen where a sequence of targets was displayed (3 cm wide white dots) by means of a projector placed behind. The participant had to point toward the target that was illuminated without touching it, as it would otherwise imply trunk bending, and to keep this position until the next target appeared. The final position of a movement was then the initial position of the following one. Once a target disappeared, the next one appeared immediately to inform the participant about the next movement. The resultant reaching movement could be 5°, 15°, 25°, 35°, 45°, 55°, 65°, 75°, 85° or 95° wide (10 amplitudes, both rightward and leftward directions tested). The stimuli were produced with Matlab using Psychtoolbox (Kleiner et al., 2007). The time interval between two target illuminations was significantly longer than the maximal

time needed to produce each movement (using pilot data and known literature; ranging between 3.04 seconds and 4.14 seconds). The task began with an initial familiarization sequence of 20 reaching movements. Then five blocks of 20 reaching movements were recorded (10 movements per amplitude, both rightward and leftward directions tested). The order of appearance of the targets was pseudo-randomized (same blocks for every participants, their order being randomized). Participants had breaks between each block to rest and relax their arm in order to reduce fatigue effects. After another break, the movements of the second arm were recorded. Data were acquired with a motion capture system (OptiTrack S250e). Three reflective markers (9 mm in diameter) were placed on the acromial process, humeral lateral condyle and apex of the index finger of the studied arm. Six OptiTrack cameras were used to record markers displacements at a rate of 250 Hz. The total duration of R task was about 40 minutes.

#### **2.4. Walking (standard bipedal locomotion)**

In this task thirteen FitLights were used as targets, the lighting sequences of which were programmed on a FitLight Trainer tablet computer. They were aligned on the ground and positioned every 50 cm. The FitLight targets lighted up in a pseudo-random order, resulting in 7 amplitudes of movement (0.5m, 1m, 2m, 3m, 4m, 5m or 6m). Participants were asked to walk parallel to the FitLight line and to stop when they reached the target that was lighted up. Once they stopped, they had to wait for the extinction of the FitLight target and turn around. After a time during which all the FitLights were off, the next FitLight target lighted up somewhere in front of them to inform them about the next target to walk to. The time interval between two target illuminations was significantly longer than the maximal time needed to produce each movement (using pilot data and known literature; ranging from 16 seconds to 23 seconds). The task started with a familiarization sequence of 14 movements where participants experimented the 7 amplitudes. Five blocks of 14 randomized movements were then recorded (10 of each amplitude, 5 of each direction). Data were acquired with a motion capture system Qualisys. Six reflective markers (9 mm in diameter) were placed bilaterally on the head of the fifth metatarsal, lateral malleolus and greater trochanter

(hip markers). Eight Qualisys cameras were used to record markers movements at a rate of 100 Hz. Total duration of W task was about 50 minutes.

### **2.5. Gazing (eye saccades)**

In this task, the participant sat in front of a computer screen. Head position was standardized using a wooden support for participants' chins. Eye-level height was therefore largely consistent across participants and the distance between the eyes and the screen was 56 cm. Oral instruction to keep the head and the neck as still as possible was given to make the participants remain globally stable while the eyes moved. Only the eyes were moving in G task. An Eye Tracker device (SR Research EyeLink 1000) was used to track the right eye of every participant at a rate of 1000 Hz. Stimuli in G task were run with Matlab using Psychtoolbox. After the calibration sequence, 14 blocks of 10 rightward saccades were recorded and analyzed. Initially the gaze was fixed on the target at the center of the screen (0.5 cm wide white dot). As soon as the target disappeared, the next target appeared at one of the possible locations on the horizontal line passing through the center of the screen (in the rightward direction). Then, a return saccade was performed to a target that served as the new starting position. The resultant horizontal saccades were 4°, 8°, 12°, 16°, 20°, 24° or 28° wide (7 amplitudes tested). Order of appearance of the targets was pseudo-randomized with the constraint of each amplitude being repeated 20 times in total. The participants were told to look at the target that appeared and to maintain fixation until the next one appears. The time interval between two target illuminations was significantly longer than the maximal time needed to produce each movement (using pilot data and known literature; 2 seconds and a random additional time ranging from 1 to 2 seconds). The participants had breaks between each block to rest and reduce fatigue effects. They were asked not to move their heads off the wooden support during those breaks to keep stable the distance between the eyes and the screen. Total duration of G task was about 20 minutes.

## 2.6. Data processing

Data processing of the three tasks was performed with custom software written in Matlab, from the recorded 3D positions of markers for R and W and from the recorded pupil positions for G. Recorded signals of the three tasks were low-pass filtered using a digital fifth-order Butterworth filter, with cutoff frequencies of 20 Hz, 2 Hz and 50 Hz for R, W and G respectively (Matlab butter/filtfilt functions). Since the recording files contained several point-to-point discrete movements, they had to be segmented to isolate each movement of interest for further analysis.

For R, data files were segmented using known time intervals between two appearances of the targets. Once time intervals containing each pointing movement were found, peaks of angular velocity (in deg/s) were located (joint angle was between the acromial-index line and the horizontal line orthogonal to the screen passing through the shoulder). Then, the start and the stop of each movement was found using a threshold method (5% of angular peak velocity of each individual movement). With this method peak velocity, mean velocity, absolute value of amplitude and duration of each reaching movement were calculated.

For W, segmentation was done by identifying each half-turn. To do so, angular velocity profile between the hip markers in the direction of the displacement (x-axis) was studied. Peak velocity of each movement was gathered from the speed of a participant's reference point (defined between the two hip markers). The absolute value of feet's speed was determined by adding together the absolute value of right and left metatarsal markers' speed. This method was used to resolve issues related to which leg did begin or end the walking movement. The beginning ( $t_0$ ) and the end ( $t_1$ ) of the movement were determined by a threshold method (5% of peak velocity of each individual movement). Duration of the movement was computed subtracting  $t_0$  to  $t_1$ . Metatarsal markers positions were studied on the x-axis to estimate the real amplitude of movements. The minimal position between those right and left markers at  $t_0$  and the maximal position between them at  $t_1$  were used. Mean velocity (in m/s) of each movement was computed with their duration and amplitude

values. Here, speed was further normalized according to body size (Bohannon, 1997). This allowed us to compute an analog of an angular velocity also for walking (thus expressed in deg/s).

For G, data files were segmented using time interval between two appearances of the targets. When this method failed to isolate the principal saccade (e.g. blink during time interval of interest), segmentation was manually done after visual inspection of gaze displacement during this interval. Once time intervals containing each saccade were found, velocity profile of the saccade was determined by differentiating gaze angular position on the horizontal axis with respect to time. Then, velocity peaks were located, and the primary saccade was isolated via a threshold method (5% of peak velocity of each individual movement). With this method peak velocity (in deg/s), mean velocity, absolute value of amplitude and duration of each saccade were gathered using the custom software.

In all cases, the obtained amplitude-velocity data were fitted with a rational function of the form (see also Berret et al., 2018; Reppert et al., 2018):

$$g_n(x) = \alpha \left( 1 - \frac{1}{1+\beta x} \right) = \frac{x}{ax+b} \quad (1)$$

where  $x$  is the amplitude and  $g_n(x)$  is the corresponding peak velocity for subject  $n$ . The parameters  $a = \alpha^{-1}$  and  $b = (\alpha\beta)^{-1}$  were adjusted to fit experimental data (see Fig. 1). The shape of this curve is compatible with previous experimental observations for the three tasks (Berret et al., 2018; Choi et al., 2014; Seethapathi & Srinivasan, 2015). Fitting was applied separately for each participant and each task.

### 2.7. Vigor scores

Following an approach similar to Choi et al. (2014), and using a custom software written in Matlab, movements were clustered by their amplitudes for each participant for each task (10 clusters in R task, 7 clusters in W and G tasks). Peak velocities associated with

each amplitude were averaged to reduce the effect of trial-to-trial variability due to sensorimotor noise occurring during movement execution. This resulted in a mean peak velocity for each amplitude, each task and each participant. Z-scores of these data were computed across participants. This allowed us to define relative vigor scores at the individual level, which could be compared across different tasks and/or amplitudes. Thus, a null vigor score meant that the participant had an “average” peak velocity for that amplitude and task (with respect to the 20 tested participants). A single vigor score could also be computed from the grand mean of peak velocities across all amplitudes, for each task and each participant separately. Therefore, we could obtain four vigor scores per participant (for the RD, RND, W and G tasks, normalized as z-scores and hence comparable despite the different nature of the tasks). We also tested an approach like Reppert et al. (2018). For each task, from the mean peak velocity ( $v$ ) for each amplitude ( $i$ ) and each participant ( $n$ ), vigor scores ( $k$ ) were computed at the participant level based on the canonical function that mapped each amplitude ( $x$ ) to the mean peak velocity of the population ( $g(x)$ ), as follows:

$$k_n = \frac{\sum_i v_{n,i} g(x_i)}{\sum_i g(x_i)^2} \quad (2)$$

Vigor scores for each participant were also computed with this method for each task. It allowed us to test the inter-individual consistency of vigor scores across tasks using an alternative quantitative definition of vigor. However, differently from Choi’s method, this maximum likelihood approach does not allow to test the consistency of vigor across amplitudes.

## 2.8. Statistical analyses

Data analyses were performed on 20 participants with Matlab and IBM SPSS Statistics softwares. Significance level was set at  $p = 0.05$  for every test. Hierarchical linear models (HLM) were used to obtain a statistical decomposition of variance of vigor scores between the inter-amplitude level, the inter-task level and the inter-individual level. These analyses relied on the empty model described in a similar context in Berret et al. (2018). Linear correlation analyses were performed to study the relationships between the vigor scores in the different tasks (R, W versus G) and with the different effectors for R. Finally, multiple linear

regressions analyses were performed to study the potential effect of biomechanical factors (height, weight, BMI) on the relationship between the vigor scores of R and W tasks. Multiple linear regressions analyses followed the general equation:

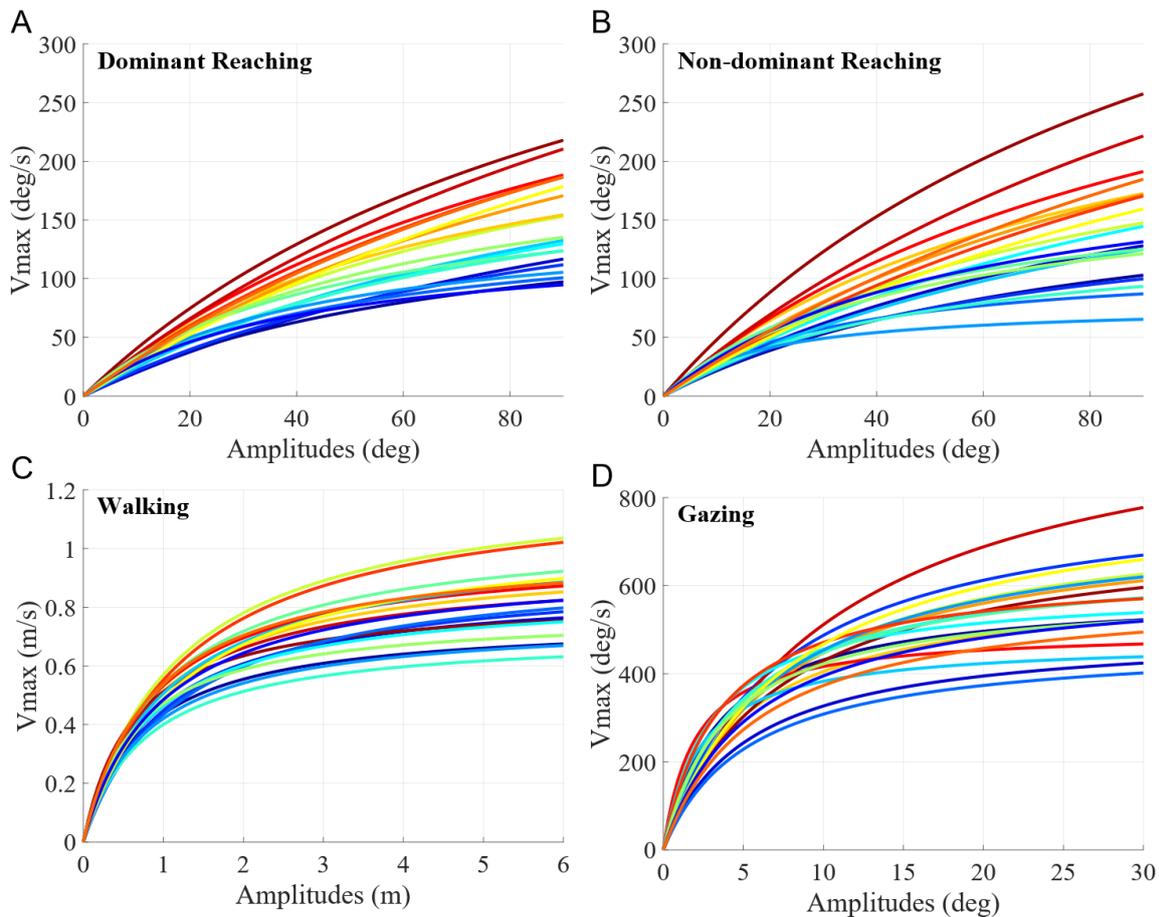
$$V_{W,i} = \beta_0 + \beta_1 V_{RD,i} + \beta_2 C_i + \varepsilon_i \quad (3)$$

where  $V_{W,i}$  is the vigor score of W,  $\beta_0$  the intercept,  $\beta_1$  the coefficient associated with the vigor score of RD ( $V_{RD,i}$ ),  $\beta_2$  the coefficient associated with the tested covariate ( $C_i$ , being height, weight or BMI), and  $\varepsilon_i$  the residual error. The subscript  $i$  denotes each participant.

### 3. Results

#### 3.1. Evolution of peak velocities across amplitudes and individual vigor scores

As expected, a common tendency was observed for all tasks and all participants. Peak velocity tended to increase as a function of movement amplitude. These relationships are shown in Figure E1-1 for each task and each participant (each color represents a participant, and this color-code is kept constant throughout the study). Goodness of fit using function  $g(x)$  was as follows:  $r^2 = 0.99 \pm 0.01$  for DR,  $r^2 = 0.98 \pm 0.04$  for NDR,  $r^2 = 0.99 \pm 0.02$  for W and  $r^2 = 0.96 \pm 0.09$  for G (means  $\pm$  SD values). Regarding vigor scores (computed using Choi's method), they were sorted in ascending order and are reported for all participants and each task separately in Figure E1-2. Positive vigor scores stand for individuals more vigorous than the average in the task.



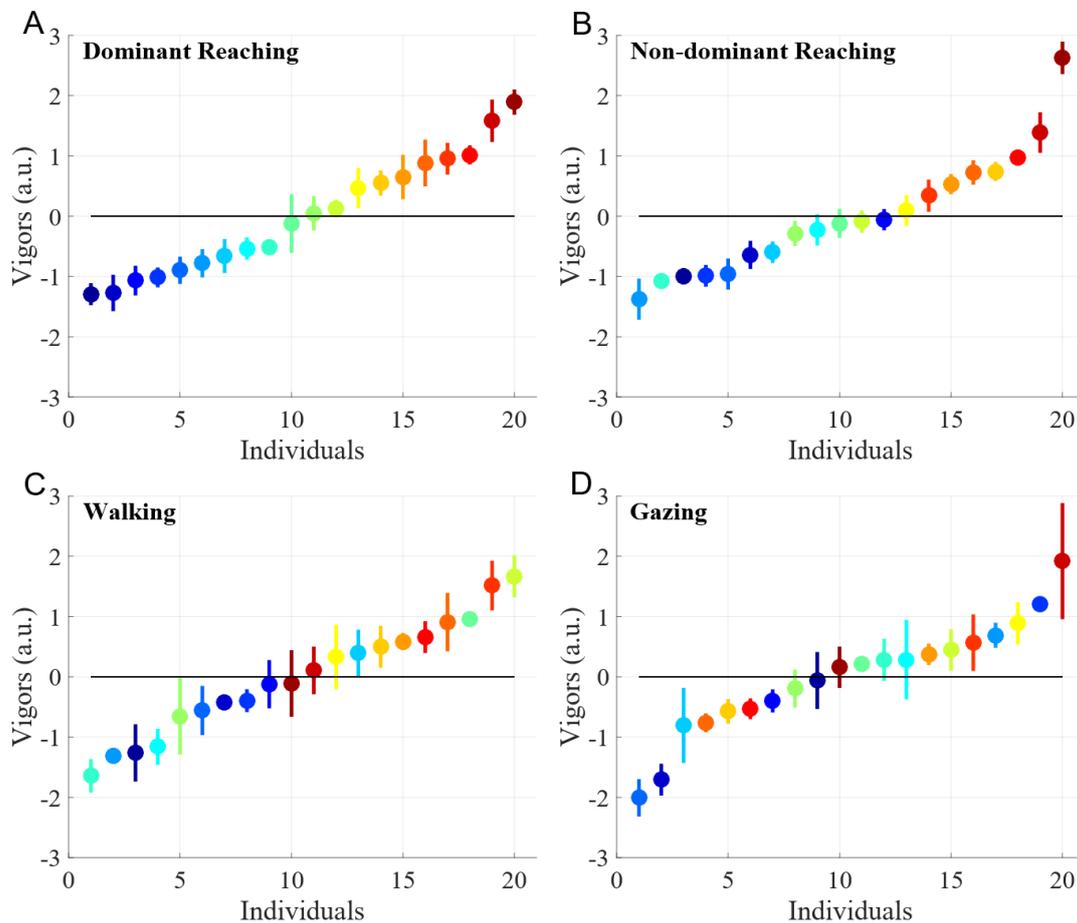
**Figure E1-1. Peak velocity as function of movement amplitude.** Each color stands for one participant (color code is kept fixed throughout the paper). A rational function (Eq. 1) was used to fit the data of each participant separately. A. Peak velocity as function of movement amplitude (dominant arm reaching). B. Peak velocity as function of movement amplitude (non-dominant arm reaching). C. Peak velocity as function of displacement amplitude (walking). D. Peak velocity as function of saccade amplitude (gazing).

### 3.2. Decomposition of variance of vigor scores

A statistical decomposition of variance was performed with empty hierarchical linear models (HLM) to determine which level of analysis could explain the greatest part of variance in vigor scores between amplitude, task and individual levels (see *Vigor scores in Materials and method*). Inter-amplitude differences represented 10.3% [6.6; 15.0], inter-task differences represented 51.1% [42.3; 57.8] and inter-individual differences represented 38.6% [27.2; 51.1] of the total variance of vigor scores. Confidence intervals are given between brackets. Those results indicated that the variance in movement vigor was mainly rooted at

the task and individual levels rather than the amplitude level. Indeed, vigor scores were much more consistent across amplitudes than across participants and modalities, suggesting that for a given modality participants who had relatively large vigor scores for one amplitude also had relatively large vigor scores for the other amplitudes.

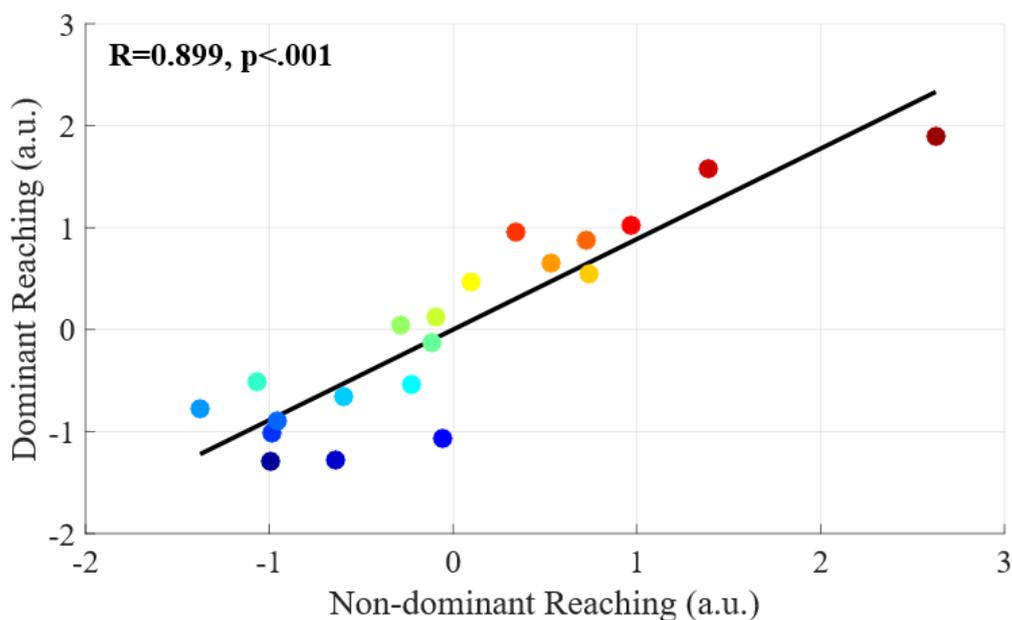
This HLM analysis showed that the variability of vigor scores between modalities of movement was about 5 times bigger than the variability of vigor scores of each participant between amplitudes, even if their peak velocity increases with it. It also showed that the variability of vigor scores between individuals was about 4 times bigger than the variability of vigor scores of each participant between amplitudes.



**Figure E1-2. Vigor scores computed for each task/effector.** Each color stands for a single participant according to the color code defined in Figure E1-1. Participants are ordered by ascending vigor scores. Bars show standard deviations arising from variability across amplitudes. The horizontal black line represents the mean vigor of the population (z-scores). A. Reaching vigor scores (dominant arm). B. Reaching vigor scores (non-dominant arm). C. Walking vigor scores. D. Gazing vigor scores.

From now on, we thus focus on mean vigor scores (4 vigor scores per participant corresponding to the DR, NDR, W and G tasks). Here, only the results obtained from the method of Choi et al. will be presented in details because similar results and the same conclusions were obtained using the alternative method of Berret et al. (2018) or Reppert et al. (2018).

### 3.3. Interindividual correlation analyses of vigor scores



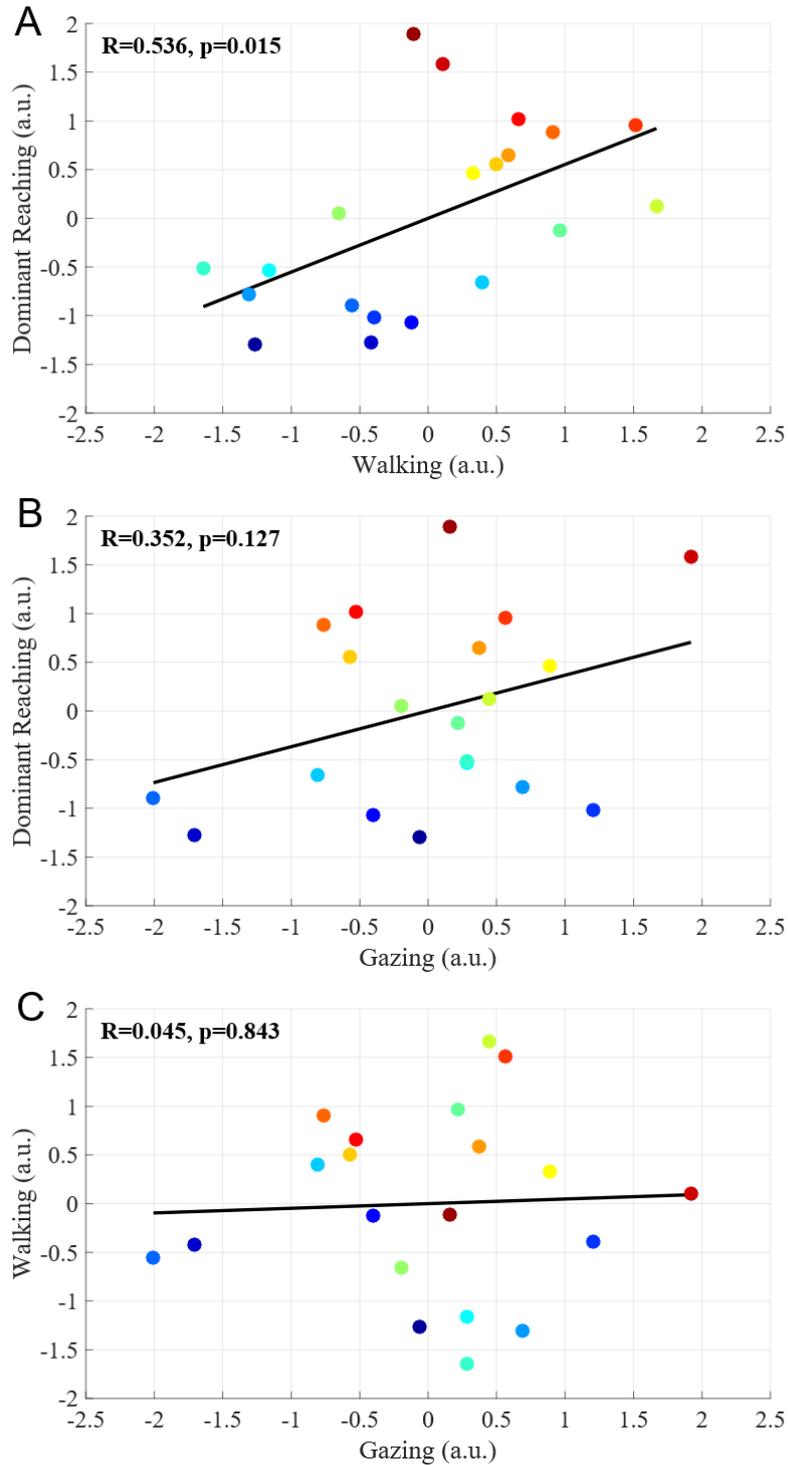
**Figure E1-3. Relationship between reaching vigor scores for the dominant and non-dominant arms.** Each color stands for a single participant according to the color code defined in Figure E1-1. A linear correlation analysis was used to quantify the relationship. For visualization purpose we also display the regression line.

A linear correlation analysis was performed to determine whether inter-individual differences of vigor scores were consistent between DR and NDR (same reaching task but with the dominant arm or non-dominant arm). The correlation coefficient was high,  $r = .899$  ( $p < .001$ ) (see Figure E1-3). The depicted regression line further suggests that the dominant and non-dominant means were also similar. Grand mean velocities (in deg/s) were computed for each participant in DR and NDR by averaging the mean peak velocities of each amplitude.

A paired t-test was performed to test the difference between DR and NDR grand mean velocities ( $t(19) = -.575$ ;  $p = .572$ ). We could not conclude about a difference of angular velocities between these two sets of data. These analyses revealed a high inter-limb consistency of vigor for reaching movements, and that the vigor of the dominant arm may be a good predictor of the vigor of the non-dominant arm across individuals. Based on these findings, we decided to use only the results of DR in the subsequent analyses for inter-task comparisons. Nevertheless, we also considered averaging data from both arms or using only NDR and it did not affect the main results and conclusions of the study.

Linear correlation analyses were finally performed to determine whether inter-individual differences of vigor were consistent across the three tasks under investigation, R, W and G. Vigor scores of DR and W tasks were significantly correlated ( $r = .536$ ,  $p = .015$ ; Figure E1-4A). We checked the robustness of this result to slight changes of data processing. Normalization according to square root of legs size was tested because it is relevant for mechanical reasons (related to step frequency in a compass-gait walking model, e.g. Usherwood 2005) to check whether it affected or not the main results and conclusions of the study. But even in this case vigor scores of DR and W tasks were significantly correlated ( $r = .570$ ,  $p = .009$ ). Correlation between vigor scores of NDR and W tasks were also significantly correlated ( $r = .482$ ,  $p = .031$ ). We further tested the correlation between vigor scores computed with Reppert's method for DR and W tasks, which was significant as well ( $r = .478$ ,  $p = .033$ ). Overall, this result seems to be robust. Otherwise, no significant correlation was found with the G task (see Figure E1-4B and Figure E1-4C). These results show that the inter-individual differences of vigor were relatively consistent between reaching and walking, but that the vigor of saccades was distinct and not related to the vigor of reaching and walking.

Although the vigor scores in the previous analyses were computed from velocities normalized in units of angular velocities to avoid simple morphological confounds related to segment lengths, we wanted to further check the potential impact of other biomechanical factors on the relationship between vigor scores in R and W. For the subsequent analyses, vigor scores were recomputed with the same method as previously described (see *Vigor scores* in *Materials and method*) but without any length-related normalization this time (i.e.



**Figure E1-4. Relationships between vigor scores across motor tasks.** Each color stands for a single participant according to the color code defined in Figure E1-1. Linear correlations were used to quantify the relationships. For visualization purpose we also display the regression line. A. Relationship between walking and reaching (dominant arm) vigor scores. B. Relationship between reaching (dominant arm) and gazing vigor scores. B. Relationship between walking and gazing vigor scores.

peak velocities were expressed in m/s before computing vigor scores in R and W tasks). The linear correlation analyses were then repeated on these data. First, the vigor scores of DR and W tasks were still significantly correlated ( $r = .528, p = .017$ ), and non-normalized vigor scores of DR and NDR tasks were also significantly correlated ( $r = .854, p < .001$ ), thereby reaffirming previous findings. To further investigate a potential link between segments' length and vigor, three additional linear correlation analyses were performed. Results showed that despite the significant correlation between legs' length and arms' length ( $r = .914, p < .001$ ), RD vigor scores were not significantly correlated with arms' length ( $r = .105, p = .661$ ) and W vigor scores were not significantly correlated with legs' length ( $r = .108, p = .649$ ). To consider other biomechanical co-variants, we switched to multiple regression analyses. As the R and W tasks were concerned, we considered global biomechanical parameters such as height, weight and BMI. Multiple linear regressions analyses were performed to verify whether the inclusion of basic biomechanical covariates could affect the significance of the relationship between R and W. First, we recovered the significant relationship between vigor scores in RD and W mentioned above ( $\beta_1 = .528, p = .017, r^2 = .279$ ). Second, we added different biomechanical covariates to test their potential effect over and above RD contribution ( $\beta_2$ , coefficient associated with the tested covariate, i.e. height, weight or BMI). Results showed that none of the covariates had a significant effect on the relationship, whether it was height ( $\beta_1 = .529, p = .021; \beta_2 = -.006, p = .975$ ), weight ( $\beta_1 = .527, p = .020; \beta_2 = -.092, p = .659$ ) or BMI ( $\beta_1 = .507, p = .023; \beta_2 = -.175, p = .401$ ). Overall, these analyses indicate that the inter-individual consistency of vigor scores in the R and W tasks is not strongly dependent on common biomechanical factors related to length and mass.

## 4. Discussion

In this study, we compared the vigor of elementary reaching (dominant versus non-dominant arms), walking (for different distances) and gazing (fixed-head eye saccades) movements within the same group of 20 participants. We assessed the consistency of inter-individual differences of vigor previously reported in separate studies to test the extent to which vigor may be a general trait-like feature of individuality. The dependence of vigor on

the task and movement effector was therefore investigated. Empirical vigor scores were calculated based on peak velocities, which were known to increase with amplitude for the type of self-paced discrete movements considered here. Decomposition of variance showed that defining a single vigor score per participant and per modality was pertinent. Correlation analyses then revealed a highly significant consistency of inter-individual differences of vigor during reaching with either limb, and a significant consistency between reaching and walking. In contrast, the inter-individual differences of vigor during eye saccades were unrelated to those of reaching and walking.

#### **4.1. Interlimb consistency of vigor for reaching movements**

Neuro-anatomical and behavioral arm asymmetries have been extensively documented in the literature (e.g. Goble and Brown 2008 for a review). In particular, existing studies have emphasized that neural control of movement is largely lateralized and relies on different control mechanisms between the two arms (Sainburg, 2005; Schaefer et al., 2007, 2012). Differences also exist regarding the muscle characteristics of both arms. For instance, the dominant arm seems to be composed with more slow-twitch fibers than the non-dominant arm, which are recruited for a lower threshold of stimulation and are less fatigable (Williams et al., 2002). Despite marked central and peripheral differences underlying the control of each arm, we found a strong inter-limb consistency of vigor between individuals. This may suggest a common control of vigor shared by both arms. This common root might be linked with the left motor cortex which was found to be substantially activated for movements of both left and right hands (Kim et al., 1993) and to cortico-BG-thalamocortical loops which are known to be involved in the control of vigor and its dependence on reward outcome/expectancy, i.e. the motivational aspect of movement (Desmurget & Turner, 2010; Dudman & Krakauer, 2016; Opris et al., 2011; Panigrahi et al., 2015; Turner & Desmurget, 2010). Interestingly, there is evidence that both ipsilateral and contralateral BG systems are involved in the control of unilateral movements (Scholz et al., 2000). This bilateral activation of BG could explain the high correlation ( $r$  about 0.9) between the vigors exhibited by both arms, which may actually constitute a useful feature for bimanual tasks where both upper limbs must function in synergy.

## 4.2. Relation between vigor of reaching and vigor of walking

We found consistent inter-individual differences of vigor between reaching and walking tasks. While the vigor of walking has not been thoroughly documented in the literature for this type of “discrete” task with a start and a stop, modulation of preferred walking speeds has been studied in many studies as reviewed by Shadmehr et al. (2019). Generally, the preferred walking speed seems to be related to a minimization of metabolic cost or temporal cost of the displacement (Seethapathi & Srinivasan, 2015; Summerside et al., 2018). As metabolic cost can depend on speed variations during walking (Seethapathi & Srinivasan, 2015), the preferred walking speed of people may vary with walking distance. In our study, walking speed increased with distance in an idiosyncratic way, which was found to be related to the vigor of reaching (significant  $r$  about 0.5).

This result is interesting because the control of walking differs a lot from the control of reaching. Besides obvious biomechanical differences, locomotor behaviors may imply the activation of central pattern generators (CPGs) rooted in the spinal cord (Grillner, 2006). One role of CPGs, suggested by animal studies, is their capacity to be activated from higher centers to modulate locomotor speed (Kiehn, 2006). The exact nature of CPGs remains elusive in humans (Minassian et al., 2017) but in any case there are major differences in the neuro-anatomical systems controlling walking and reaching movements. It may be hypothesized that certain common structures influence the control of vigor for both reaching and walking movements despite the well-defined somatotopy for “arm” and “leg” movement effectors at all stages of the cortico-BG-thalamocortical circuitry. According to Grillner (2006), BG may be responsible for the control and coordination between the different CPGs. At rest, locomotor CPGs are inhibited by the pallidum. To activate them, the striatal neurons need to inhibit the pallidum. Striatal neurons can themselves be stimulated by thalamic or dopaminergic inputs. In particular, striatal dopaminergic denervation is associated with a reduction of gait speed (Cham et al., 2008). Some of these elements are common with those modulating the speed of reaching movements (Berardelli, 2001). Recent studies have also highlighted the role of the BG in the control of exploratory, slow-paced locomotor behaviors in animals,

which resemble the goal-directed, self-paced movements considered here with human subjects (Gatto & Goulding, 2018). In contrast, fast escape movements were found to be mediated by another pathway involving the superior colliculus (SC).

### **4.3. Singularity of the vigor of saccades**

Inter-individual correlations of vigor scores between gazing and reaching or walking movements were not significant. This may be because the oculomotor system is fundamentally different from the other motor systems controlling self-paced limb movements, both anatomically and functionally. Nevertheless, like reaching and walking, control of saccade vigor seems to be rooted in cortico-BG pathways and modulated by analog reward-related mechanisms (Choi et al., 2014; Hikosaka et al., 2000; Shadmehr, 2010; Shadmehr et al., 2010; Xu-Wilson et al., 2009). However, the oculomotor territory in BG is well distinct from the skeletomotor territory (G. E. Alexander et al., 1991; Nambu, 2011; Wichmann & DeLong, 2006). In particular, BG receives inputs from the frontal eye field (FEF) and projects to SC, which plays a critical role in activating the brainstem saccade generating machinery (Shires et al., 2010). Recently, it was found that activity of SC but not of FEF varied with saccade peak velocity (Reppert, Servant, et al., 2018).

SC has also been shown to be involved in eye-hand coordination reaching tasks (Lünenburger et al., 2001) but mainly for hastened arm movements (Pruszynski et al., 2010). Given the involvement of SC in fast escape movements in locomotor behaviors, one may speculate that differences in vigor are related to a distinction between the voluntary self-paced movements for reaching/walking (not relying strongly on SC) and the “reflexive” saccades (relying more on SC) we considered here. Indeed, it was shown that voluntary saccades, such as anti-saccades and saccades to remembered target, have longer reaction times and smaller peak velocities than reflexive saccades (Smit et al., 1987; Walker et al., 2000). Thura et al. (2014) also showed a positive relationship between decision urgency and the vigor of saccades during a reaching task in which the oculomotor behavior of monkeys was not controlled (head and neck free). Yet, in Reppert et al. (2018), the subjects were instructed to “reach and touch the target as quickly and as accurately as possible” and eye and arm

movements were simultaneously recorded. Nevertheless, the authors did not find a link between the vigor of (reflexive) saccades and reaching neither. It is possible that this instruction did not induce enough “urgency” to involve SC and the rapid visuo-motor pathway pointed out by Pruszynski et al. for reaching (2010). It would be interesting in future studies to compare the inter-individual consistency of vigor between voluntary self-paced and “as fast as possible” movement responses, be it for gazing, reaching or walking movements.

In summary, the present study suggests that common neural processes may underlie in part movement invigoration of different limb movements. Yet, the specific neural circuits and biomechanical peculiarities of each effector clearly plays a non-negligible role on one’s movement invigoration. Indeed, while the vigor scores of the dominant and non-dominant arms shared a large part of variance (about 80%), reaching and walking shared much less variance (about 30%, although significant). It is likely that movement vigor is also influenced by mechanistic factors such as metabolic energy, effort, or accuracy (Berret et al., 2018; Summerside et al., 2018; Wang et al., 2016). This suggests that a modeling work is needed to disentangle the part of vigor that is due to mechanistic reasons from the part that is due to high-level traits such as one’s relationship with time (temporal discounting etc.). For a given task such as reaching, the strong consistency we found (e.g. inter-amplitude and inter-limb) at least highlights that there must exist a common root for arm movement control which is not too sensitive to neuromuscular peculiarities and rather reflects higher-level individual characteristics. It however seems illusory to find a high-level personality trait that could explain why some individuals are more vigorous than others since at least a part of the answer would be task dependent.

#### **4.4. Future work**

To go further, it would be interesting to test if inter-individual differences of vigor depend on whether movement is executed at a comfortable pace or with some urgency (e.g. a “move as fast as possible” instruction). One could predict that vigor scores from “Fitts’ like” protocols may not necessarily be consistent with those from “comfortable-pace” protocols.

However, dedicated studies are required to answer such questions, especially because movement accuracy may come into play as a moderator variable of vigor (e.g. findings may depend on other factors like the target width for instance). Note that Reppert et al. (2018) already demonstrated that the vigor of reaching movements performed “as quickly and accurately as possible” was not related to the terminal accuracy.

Future work could also investigate if certain personality traits such as boredom proneness or impulsivity could resist to the inter-task variability of vigor scores found for reaching and walking movements. Since the vigor of saccades was found to be uncorrelated with those of reaching and walking, it seems however unlikely that the same traits could account for the inter-individual differences of vigor during both saccade and limb movements. Nonetheless, the consistency of the vigor of saccades in various conditions (head free or fixed, reflexive or voluntary) would deserve to be tested to better understand the case of eye movement invigoration.

Finally, besides motor aspects, other aspects of behavior may be related to vigor (e.g. Carland et al. 2019 for a review). For instance, Reppert et al. (2018) showed that reaction time is linked with movement vigor, that is, participants moving with higher vigor than others also tend to have shorter reaction times. While our present data did not allow us to investigate reaction times, future work could attempt to establish a link between vigor and reaction time for movements performed at a comfortable pace. In this work, since participants were instructed to perform movement at a comfortable pace, they also reacted to stimuli accordingly. Hence, it is not clear whether a link between vigor and reaction time would have been found as in Reppert et al. (2018). Some of these questions left open by the present study will be part of upcoming investigations.

## **Acknowledgments**

We thank Jérémie Gaveau for his comments and suggestions on previous versions of the manuscript as well as Carole Castanier for discussions about statistical analyses.



## Etude 2 – On the perception of movement vigor

### 1. Introduction

The discovery of the mirror system three decades ago has anchored the interest in the action-perception coupling. This system aims at mapping an observed action onto a motoric representation of the same action in the observer, thus activating specific cortical networks and preparing to action (Buccino et al., 2001; Grafton et al., 1996; Iacoboni et al., 1999; Manthey et al., 2003; Rizzolatti et al., 1996b; Stevens et al., 2000; Viaro et al., 2021). In turn, as the same neural sub-system is used for representing motor acts and motor percepts (for review see, Rizzolatti & Craighero, 2004), mentalizing the actions of others might help the perceiver to understand and judge other's behavior or intention and enhance interactions (see Wilson & Knoblich, 2005 or Gentsch et al., 2016 for a review). The motor system is more strongly engaged during action observation when participants already have a specific motor representation of the action they observed (Calvo-Merino et al., 2005). Producing or learning an action might then prime perception in a way that observers are selectively sensitive to that action-related events in the environment and to similar actions produced by conspecifics (see the Theory of Event Coding by Hommel et al., 2001; Casile & Giese, 2006; Prinz, 1997; Schütz-Bosbach & Prinz, 2007). When action production is somewhat delayed or isolated from the current action observed, perceptual and cognitive abilities still seem to be primed by the procedural and implicit knowledge brought by the sensorimotor system (Noë, 2004; Viviani & Stucchi, 1992). Activation of motor-related areas of the brain is then restricted to movements that are biologically relevant or biomechanically plausible and does not occur for impossible body motions such as an arm passing through a leg (Stevens et al., 2000).

The visual perception of dynamic events being influenced by the intrinsic properties of the motor system, several studies have found a genuine interest to expand an interdisciplinary view claiming the systematic connection between cognition, perception, and motor control mechanisms (Gentsch et al., 2016 for a review). In this vein, the so-called direct-

matching hypothesis holds that the kinematics of an observed movement is directly mapped onto the observer's internal motor representation of this action during its observation, so that the 'motor knowledge' of the observer is used to understand the observed action (Iacoboni et al., 1999; Rizzolatti et al., 2001). This mechanism could be meaningful to enhance social and physical interaction with others. A classical approach to test the direct-matching hypothesis has been to check whether the kinematic laws and motor invariants that underlie human movement influence observers involved in a judgment task of other's action. For instance, Viviani and Stucchi (1992) have used the two-thirds power law to create a dynamic visual illusion for better elucidating the influence of motor system in perception. This law states that during curved drawing movements, the tangential hand speed is nonlinearly related to the radius of curvature of the trajectory. Observers were asked to judge whether a dot traveling along an elliptical path appeared to move at a uniform speed or not. When the speed of the dot was maintained constant, movements were perceived highly non uniform. Furthermore, movements perceived as uniform were those that followed the two-thirds power law as experienced by the participants when producing their own movements and observing movements of others. Complying with this law was also critical to enhance human-robot physical interaction (Maurice et al., 2018), and evidence for its neural representation was reported (Dayan et al., 2007).

In the same way, numerous studies have exploited the well-characterized Fitts' law (i.e., the speed-accuracy trade-off) during movement execution, perception, and imagination (Chandrasekharan et al., 2012; Wong et al., 2013; Young et al., 2009b). Decety and Jeannerod (1996) first showed that Fitts' law holds for motor imagery. They immersed participants in a virtual 3D environment and made them imagine that they walked through gates more or less distant and wide. The durations of the displacements reported by participants increased linearly with the index of difficulty of the task (ID, based on the distance/width ratio), thereby complying with Fitts' law. More recently, Grosjean et al. (2007) showed that Fitts' law also holds for perception of movement produced by human and non-human agents. Participants were shown two alternative pictures of an individual or of a robot pointing between two targets more or less distant and wide (different ID), with different time intervals (i.e. repre-

senting different movement speeds). They had to judge whether the movements were possible or not. Again, in agreement with Fitts' law, the movement time judged by observers as possible increased linearly with the ID of the task. Neural correlates of Fitts' law in action observation were also found (Eskenazi et al., 2012).

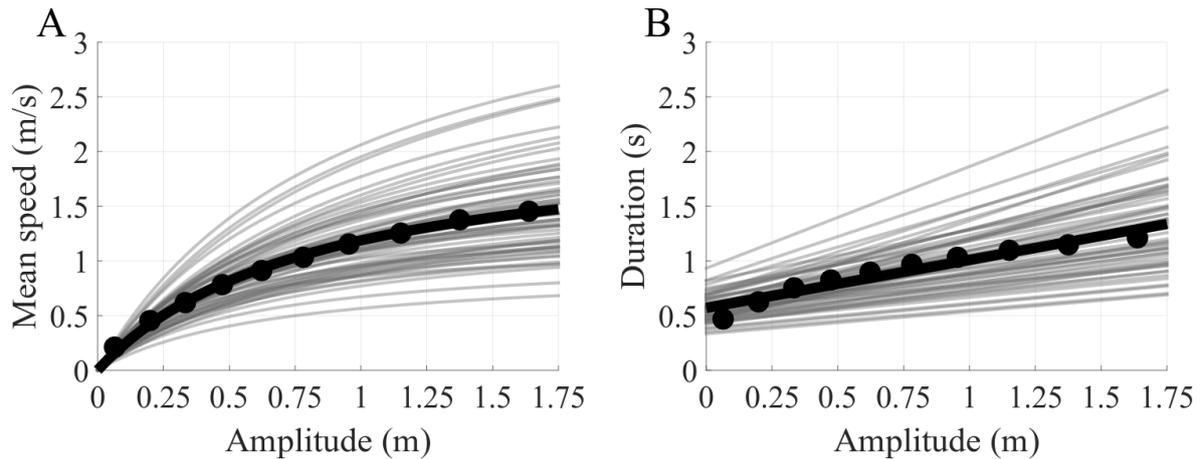
The present work builds on these previous studies and aims to extend our knowledge on the involvement of motor or kinematic laws in judging the movements of others. In contrast to Fitts' law that focuses on the maximal speed of movement, our work focuses on the preferred, self-chosen speed of movement. Importantly, Young and colleagues showed that Fitts' law does not hold for natural-pace movements given that, for a constant ID, duration of movements linearly increases with amplitude (Young et al., 2009b). The study of the natural pace of movements refers to the notion of *movement vigor* in the field of motor control (Shadmehr & Ahmed, 2020). Vigor broadly relates to the speed, duration, frequency or amplitude of movements that an individual spontaneously chooses in a given task (Dudman & Krakauer, 2016). Movement vigor has received a lot of attention recently (see Carland et al., 2019; Shadmehr et al., 2019 for reviews). In several works, movement vigor has been characterized empirically by the relationships between amplitude, speed, and duration of a set of goal-directed movements (Berret et al., 2018; Choi et al., 2014; Lobaune et al., 2020; Reppert, Rigas, et al., 2018). Remarkably, both the speed and duration of a self-paced movement tend to monotonically increase with its extent, which we here refer to as the *vigor law*. Indeed, this observation has been found to hold for all individuals and actions as varied as eye saccades, head movements, arm reaching or walking a distance (Lobaune et al., 2020; Reppert, Rigas, et al., 2018). For instance, for self-paced arm reaching, duration  $D$  approximately increases with amplitude  $A$  according to the equation:

$$D = \alpha A + \beta \quad (\text{Eq. 1})$$

with parameters  $\alpha > 0$ ,  $\beta > 0$  (Berret et al., 2018), and mean speed  $S$  correspondingly increases according to:

$$S = \frac{A}{\alpha A + \beta} \quad (\text{Eq. 2})$$

These specific equations implement the vigor law for reaching, the parameters of which typically vary across individuals (Figure E2-1). Indeed, large but robust inter-individual differences of vigor were found and documented in several studies which compared the vigor of movements across participants, days, or effectors (Berret et al., 2018; Choi et al., 2014; Labaune et al., 2020; Reppert, Rigas, et al., 2018; Shadmehr et al., 2019). This revealed that certain individuals tend to move systematically faster than others in the same task.



**Figure E2-1. The vigor law for reaching movements.** Data from two previous experiments were fitted to illustrate the vigor law for horizontal, single-joint arm movements (Berret et al., 2018; Labaune et al., 2020). (A) Mean speed and (B) duration of reaching movements as function of stimulus amplitude. Mean speed was fitted according to Eq. 2 and duration was fitted according to Eq. 1 for each participant separately (gray curves;  $N = 58$ ). (A) The best-fitting parameters for mean speed were as follows:  $\alpha = 0.509 \pm 0.176$ ;  $\beta = 0.395 \pm 0.094$ ;  $\text{mean } R^2 = .976 \pm .055$ ;  $R^2 \text{ range} = [.579; .998]$ . (B) The best-fitting parameters for duration were as follows:  $\alpha = 0.439 \pm 0.169$ ;  $\beta = 0.569 \pm 0.122$ ;  $\text{mean } R^2 = .904 \pm .042$ ;  $R^2 \text{ range} = [.764; .986]$ . The black points represent the mean speed (or duration) averaged across all participants for each amplitude, and the same fitting was applied respectively. Another fitting function could have been applied on duration, as suggested by Young et al. (2009b). Indeed, they found that a combination of Fitts' law and a linear function of amplitude best fitted their duration data ( $D = a + b \times \log_2 \left( \frac{A}{W} + 1 \right) + c \times A$ , with  $D$  the movement duration,  $A$  the amplitude and  $W$  the width of the targets). However, we chose the linear fit because the linear component is highly predominant for movements performed at natural speed.

One of the main explanatory theory of the vigor law is that movement vigor depends not only on biomechanical factors but also on the individual's implicit motivation and the general brain tendency to temporally discount the reward associated with task accomplishment (Shadmehr et al., 2010). According to this view, movement vigor would result from a

trade-off between a cost of movement (e.g., physical effort) and a cost of time implementing this subjective reward discounting. Vigor is therefore thought to be related to cognitive decision-making processes (Shadmehr et al., 2016) and to originate from cortico-basal ganglia circuits, as exemplified by the bradykinesia observed in Parkinson's patients (Mazzoni et al., 2007). Besides being a critical feature of one's everyday movement, vigor is also critical for interacting with others. Indeed, many social behaviors require adapting the vigor of our movement to that of the other person, for example when we shake someone's hand or walk next to an elderly person. In these cases, successful physical or social interaction is subjected to the compliance with the other's vigor, which points to the issue of the perception of movement vigor.

According to the direct-matching hypothesis, the vigor law should hold in perception in general. Furthermore, the inter-individual differences of vigor could be exploited to refine our understanding of the nature of the motor knowledge that could be activated in this context (Liepelt et al., 2008). Do people judge the vigor of others by comparing observed movements to their own vigor or do they use an average vigor law derived from the statistics of the population? To the best of our knowledge, the vigor law has not been tested in perception although the perception of time, speed or distance has been studied in previous works (Casasanto & Boroditsky, 2008; Gavazzi et al., 2013; Hayashi & Ivry, 2020; Lacquaniti et al., 2014; McKee, 1981; Robbe, 2021). Moreover, while the direct-matching hypothesis has received strong empirical support using other motor laws, most of the previously mentioned studies relied on data averaged across participants (Chandrasekharan et al., 2012; Grosjean et al., 2007), thereby limiting the possible conclusions about the nature of the direct matching (e.g., individual-based or population-based).

Therefore, the present article aims to determine (1) whether the vigor law described above holds in general when an observer judges the quickness of someone else's movement and (2) whether this judgment is related to the own observer's vigor in a similar action or to a more generic motor knowledge. We addressed those questions through a series of five experiments focusing on arm reaching movements. In the three first experiments (*Experi-*

*ments 1, 2 and 3*), we asked participants to judge whether biological point-to-point movements of a dot moving on a screen were considered as fast or not, while varying the dot's speed and amplitude on each trial. Points of subjective equality of the psychometric function were then used to estimate the motion speed that was considered as neither fast nor slow by the participants for each amplitude, which allowed us to test the analog of the vigor law in perception. Comparisons with the observers' own vigor in action were also performed to assess whether the vigor of performed and observed movements could be directly linked. In *Experiments 4 and 5*, we used a dynamic visual illusion as Viviani and Stucchi (1992) did to investigate the link between the vigor in action and perception from a complementary approach. There, the vigor law was directly implemented in some of the stimuli to check whether it were harder to judge a movement complying with the vigor law. To probe if this judgment is rather individual-based (referring to the participants' own sensorimotor system as a reference) or population-based (referring to the statistics of movements observed around them as a reference), we implemented in each stimulus either the mean vigor law of the population (based on reaching movements data of the participants of previous studies) or the participant's own vigor law as measured in the same action during a companion experiment.

## 2. General materials and method

*Transparency and openness.* We report how we determined all data inclusions and exclusions, all manipulations, and all measures in the study. Data are available upon request to the authors. The design of these studies and their analyses were not pre-registered. All the stimuli were produced with Matlab using Psychtoolbox (Kleiner et al., 2007), and all statistical analyses were performed with JASP software. Power analyses were conducted with G\*Power software when relevant to test the direct-matching hypothesis. The experimental protocols were approved by the local Ethics Committee of Paris-Saclay University (CER-Paris-Saclay-2018-36-R). Written informed consent was obtained from each participant in the studies as required by the Helsinki declaration.

### 3. Experiment 1

The goal of Experiment 1 was to determine whether the vigor law, identified in the motor control field, could also rule the perception of movement pace.

#### 3.1. Materials and method

##### 3.1.1. Participants

Nineteen young adults with no known neuromuscular disease and with normal or corrected-to-normal vision participated in this experiment (9 females,  $29.8 \pm 5.2$  years old; mean  $\pm$  SD values).

##### 3.1.2. Experimental design and materials

The participants stood 2-meters away from a large vertical screen, and a keyboard was placed on a table in front of them. A 3-cm wide dot was displayed on the screen by means of a projector located behind to represent hand's location of an individual performing horizontal pointing movements with a fully-extended arm. The dot could thus move horizontally from a starting point to a target point, following the biological features of point-to-point arm movement (acceleration from the still starting point to the maximum speed, then deceleration to the still target point as generated by the minimum jerk model; Flash & Hogan, 1985). The linear amplitudes of the projected movements on the screen were computed using trigonometry:

$$ampl = 2 \times 0.75 \times \tan\left(\frac{\theta}{2}\right) \quad (Eq. 3)$$

where  $\theta$  is the shoulder angular amplitude of the represented reaching movement of an individual having a 0.75 m long arm. Using *Eq. 3*, there were thus 4 amplitudes of movements (0.26 m, 0.55 m, 0.87 m and 1.26 m) corresponding respectively to 4 angular amplitudes (20°,

40°, 60° and 80°). Each amplitude was presented with 10 different mean speeds (ranging from 0.25 m/s to 1.45 m/s), resulting in 40 different types of stimuli. Each stimulus was displayed 10 times during the experiment. Hence, the participants saw 400 individual point-to-point movements in total. At the end of each movement, the participants had to evaluate the quickness of the movement by answering the question “*Was the movement fast or slow?*” by pressing “V” on the keyboard for “Slow” or “T” for “Fast” with the index finger of their dominant hand. There was no time pressure to answer. Once they had given their answer, the next movement was displayed. The first half of the movements was presented rightward and the other half leftward (or inversely, randomized across participants). Each half of the task began with an initial familiarization sequence of 40 movements to judge, then 5 blocks of 40 movements to judge were gathered. Each stimulus appeared once in each block, their order of appearance being randomized to prevent learning, habituation or fatigue effects from impacting the results. There were short breaks between each block, as long as the participants needed (about 1 min).

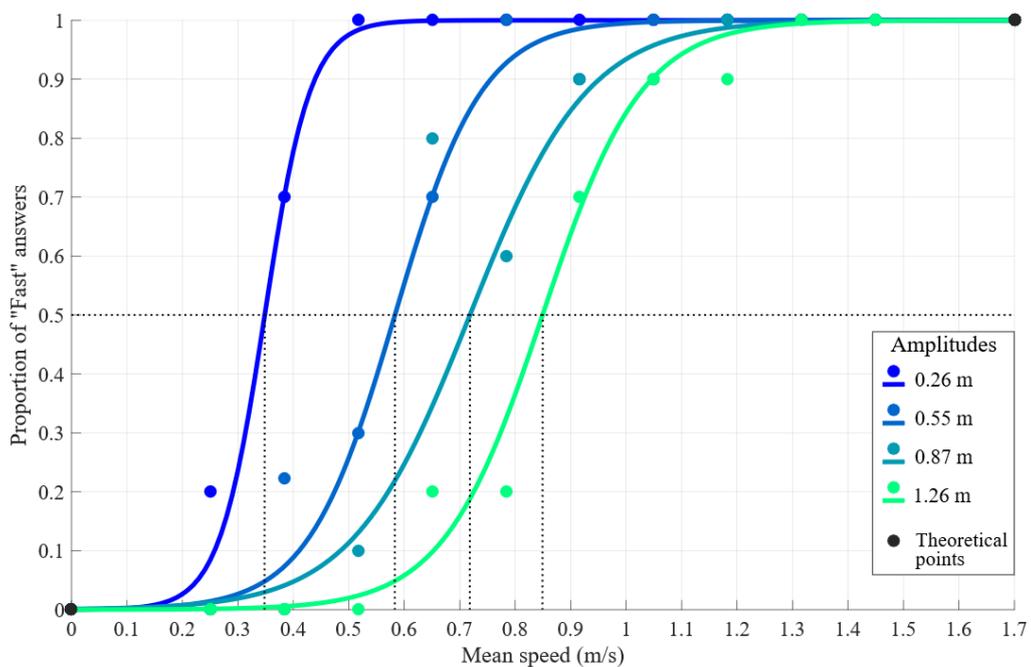
To investigate the link between the vigor in perception and the vigor in action, participants were also evaluated on real arm reaching movements similar to those observed as described above. We used the protocol and material of previous articles to do so (Berret et al., 2018; Labaune et al., 2020). The total duration of the task (i.e., action plus perception, in a randomized order) was about one hour.

### 3.1.3. *Data processing*

Data processing was performed with custom software written in Matlab, from the recorded answers of the participants (1 for “fast” answers and 0 for “slow” answers). Proportion of “Fast” answers for each stimulus were computed for each participant. Four sigmoid curves were then fitted, one for each stimulus amplitude. Theoretical points were added at 0 for 0 m/s and 1 for 1.7 m/s and the function was initialized (minimum and maximum values set to 0 and 1 respectively) to improve fitting quality (Figure E2-2). The fitted function was of the form:

$$f(x) = \frac{1}{1 + e^{\frac{PSE-x}{JND}}} \quad (Eq. 4a)$$

where *PSE* is the Point of Subjective Equality and *JND* is the Just Noticeable Difference. As exclusion criteria, it was checked that the two extreme stimuli (0.25 m/s for 1.26 m and 1.45 m/s for 0.26 m), obvious to judge, had been respectively judged as slow and fast. It would otherwise have denoted a participant that misunderstood the task. Participants were therefore excluded from the statistical analyses if at least one of the two sigmoids fitted on their extreme stimuli was more than 10% (i.e., error on more than 1 trial) away from 1 and 0 respectively. In this experiment, all the participants (N = 19) met the criteria so none was excluded from statistical analyses.



**Figure E2-2. Proportion of “fast” answers as function of mean speed and amplitude (for a representative participant).** Each curve stands for one amplitude of stimuli (0.26 m, 0.55 m, 0.87 m and 1.26 m, corresponding respectively to 4 angular amplitudes of 20°, 40°, 60° and 80°; see Eq. 3). A sigmoid function (Eq. 4a) was used to fit the data. For visualization purpose, the 0.5 proportion line and the four vertical lines indicating the corresponding PSE were displayed.

The PSE (50% of “fast” answers and 50% of “slow” answers) of each curve was gathered (four per participant). Here, PSE represents the speed at which a movement of a given amplitude

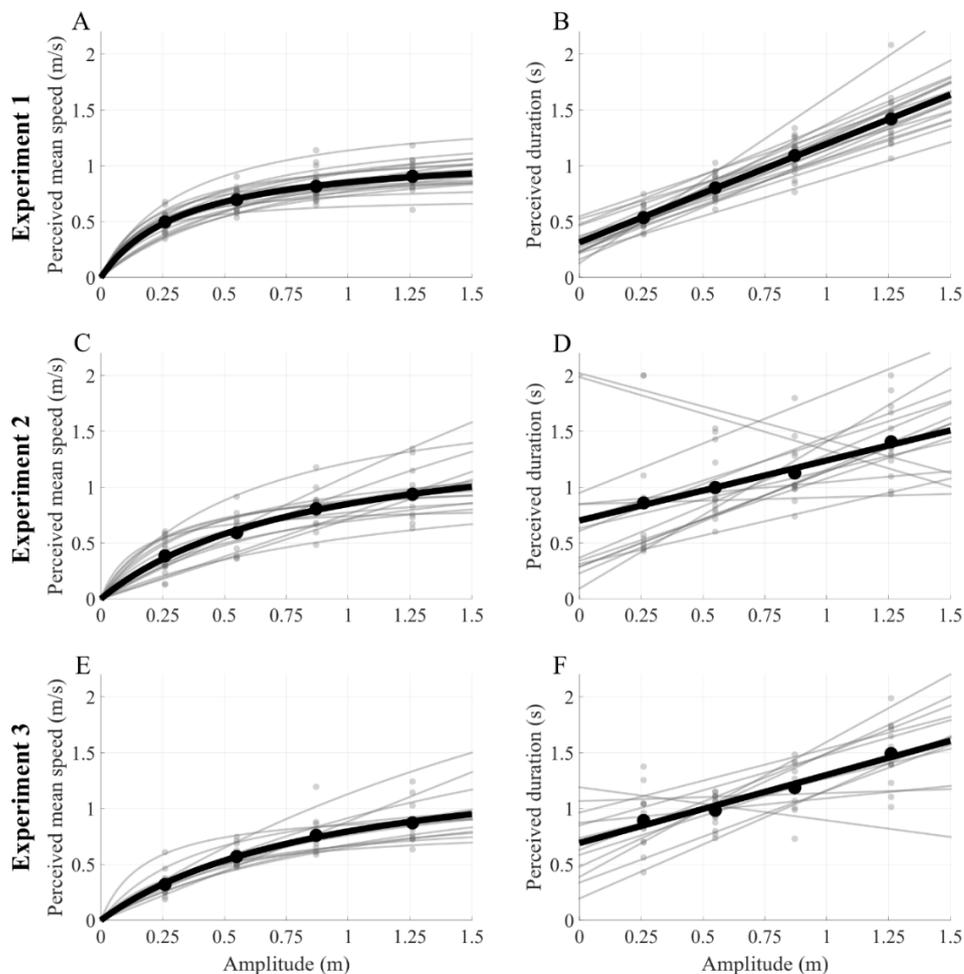
appears neither fast nor slow to the participant; or in other words, the speed from which a movement of a given amplitude started to appear as fast (called "Perceived mean speed"). Durations of movements corresponding to these perceived mean speeds were computed (duration = amplitude/PSE; called "Perceived duration"). Then, the four Perceived mean speeds were fitted according to Eq. 2 and the four Perceived durations were fitted according to Eq. 1 separately for each participant (with amplitude of regressor). Associated  $R^2$  values and fitting parameters were gathered and averaged across participants. Following an approach similar to Choi et al. (2014), scores representing the perceived vigor were computed. To do so, z-scores of the PSE for each amplitude were computed across participants, then the z-scores of the four amplitudes were averaged for each participant. Data processing of reaching movement and the computation of their scores representing the performed vigor followed the same approach, which was already described in previous articles (on the performed mean speeds to be comparable with the perceived vigor scores; Berret et al., 2018; Labaune et al., 2020). Therefore, we could obtain two vigor scores per participant (perceived and performed, normalized as z-scores and hence comparable). The mean speed of the performed movements was also fitted according to Eq. 2, and the duration of the performed movements was also fitted according to Eq. 1 separately for each participant. Data pairwise normality was verified (Shapiro-Wilk test, significance threshold set at  $< .05$ ). In this experiment, the bivariate normality was not met ( $p < .05$ ), therefore non-parametric analysis was chosen. Kendall's linear correlation analysis was conducted to investigate the relationship between scores of perceived and performed vigor.

### 3.2. Results and discussion

Results showed that the speed of movements perceived as neither fast nor slow (PSE) tended to increase with amplitude, not only when averaged over the sample but also for each individual. The wider the movement amplitude, the higher the speed perceived as neither fast nor slow (i.e., the higher the speed from which the movement appears fast). The best-fitting parameters were as follows:  $\alpha = 0.880 \pm 0.190$ ;  $\beta = 0.314 \pm 0.117$ ; *mean*  $R^2 = .866 \pm .178$ ;  $R^2$  *range* = [.342; .998] (Figure E2-3A). Results also showed that movements

perceived as neither fast nor slow have durations that tended to increase linearly with amplitude, both on average over the sample and for each individual. The wider the movement amplitude, the longer the duration of the movement that has been perceived as neither fast nor slow (i.e., the longer the duration from which the movement appears fast). The best-fitting parameters were as follows:  $\alpha = 0.882 \pm 0.199$ ;  $\beta = 0.315 \pm 0.118$ ;  $mean R^2 = .981 \pm .022$ ;  $R^2 range = [.906;.999]$  (Figure E2-3B). Taken together, the results on perceived speed and perceived duration suggest that the vigor law also seems to rule the perception of what is a natural movement pace. The same increase of duration and speed was observed during the execution of similar reaching movements (Figure E2-1; see Berret et al., 2018 for duration and Labaune et al., 2020 for the speed). These results are consistent with the direct-matching hypothesis. However, when going further in trying to relate the vigor measured in action to that measured in perception, there was no significant correlation between the computed scores of vigor ( $\tau_B = -.205$ ,  $p = .238$ ,  $power = .134$ ). The correlation was even negative while we would have predicted a positive correlation if participants did judge the vigor of others based on their own sensorimotor system. This lack of correlation could be due to a judgment based on a general vigor law derived from the population. To go further on this result, Bayesian analysis was performed. Here,  $BF_{10} = 0.593 < BF_{01} = 1.688$ .  $BF_{10}$  reports a Bayes Factor in favor of the alternative hypothesis – i.e., evidence for a correlation between the participants' action and perception – and  $BF_{01}$  in favor of the null hypothesis – i.e., evidence for no correlation between the participants' action and perception. In the present result,  $BF_{01}$  is 1.688, which means that, given the data, the null hypothesis appears 1.688 times more plausible than the alternative hypothesis. As  $BF < 3$ , this evidence of no correlation remains anecdotal. To better understand this finding, we also hypothesized that a lack of significant correlation could be explained by two critical factors: (i) the continuous vision of the stimulus could have induced a too weak mental simulation of the arm movement that would be used to perform the task; (ii) the perceived vigor could rather be linked with the vigor of saccades in action as the eye motor system plays a central role in this perception task (and the vigor of reaching and saccades do not correlate across individuals; see Labaune et al., 2020; Reppert et al., 2018). We thus tested in *Experiments 2* and *3* whether the vigor law observed in perception in *Experiment 1* could be due to the functioning of the visual system, which could have hindered potential correlations between movement vigor in

action and perception. The work of Goettker et al. (2018) showed that speed perception of a stimulus can be realized accurately from an eye pursuit strategy without reference to an associated arm reaching movement. Since in *Experiment 1* participants were likely to use an eye pursuit strategy, it is possible that they judge motion speed from this information without referring to the arm motor system. *Experiments 2* and *3* were designed to remove the potential bias of simply judging speed based on eye pursuit information.



**Figure E2-3. Perceived mean speed and perceived duration as function of stimulus amplitude.** In each subplot each gray curve stands for one participant. Gray points represent the four mean speeds (PSE) or associated durations (amplitude/PSE) perceived by each participant for each stimulus amplitude. Mean speed was fitted according to Eq. 2 and duration was fitted according to Eq. 1 for each participant separately (gray curves). The black points represent the mean speed (or duration) averaged across all participants for each amplitude, and the same fitting was applied respectively. A: Perceived mean speed, Experiment 1. B: Perceived duration, Experiment 1. C: Perceived mean speed, Experiment 2. D: Perceived duration, Experiment 2. E: Perceived mean speed, Experiment 3. F: Perceived duration, Experiment 3.

## 4. Experiment 2

*Experiment 2* was a control experiment that was carried out to in attempt to increase the level of simulation of the arm movement that would be performed in the task. To do so, we removed the possibility for the participant to perform a smooth eye pursuit in order to enhance simulation processes in the judgment task. The aim was to test the above-mentioned explanatory hypothesis (i). This also allows to test the robustness of our results and conclusions.

### 4.1. Materials and method

#### 4.1.1. Participants

Seventeen young adults with no known neuromuscular disease and with normal or corrected-to-normal vision participated in the experiment (7 females,  $25.4 \pm 4.0$  years old; mean  $\pm$  SD values).

#### 4.1.2. Experimental design and materials

The same protocol as in the *Experiment 1* was followed, except that the displacement of the dot was not visible. It means that the participants saw the starting point of the dot, nothing for a transient period corresponding to the motion, and then the dot reappeared at its target point. The participants were told to simulate the displacement of the dot, and had to evaluate the quickness of the movement by answering the same question as before " *Was the movement fast or slow?*" with the keyboard. It is important to note that this protocol was hard for participants (due to the invisible displacement and randomization), and required high concentration. Participants were also evaluated on corresponding reaching movements following the protocol described in previous articles (Berret et al., 2018; Labaune et al., 2020).

### 4.1.3. Data processing

Data processing and exclusion criteria were the same as in *Experiment 1*. In *Experiment 2*, two participants met the exclusion criteria so they were removed from subsequent analyses. Our effective sample size was therefore  $N = 15$ . The data followed a bivariate normality ( $p = .664$ ), therefore parametric Pearson linear correlation analysis was conducted.

## 4.2. Results and discussion

Results showed that the speed of movements perceived as neither fast nor slow again tended to increase with amplitude, once again not only when averaged over the sample but also for each individual. The best-fitting parameters were as follows:  $\alpha = 0.620 \pm 0.382$ ;  $\beta = 0.613 \pm 0.398$ ;  $mean R^2 = .875 \pm .198$ ;  $R^2 range = [.245;.998]$  (Figure E2-3C). Results also showed that the duration of the movements perceived as neither fast nor slow tended to increase linearly with amplitude, both on average over the sample and for 87% of the participants. The best-fitting parameters were as follows:  $\alpha = 0.538 \pm 0.563$ ;  $\beta = 0.701 \pm 0.588$ ;  $mean R^2 = .904 \pm .109$ ;  $R^2 range = [.657;.997]$  (Figure E2-3D). The few reverse patterns we can note are due to the very low speed perceived by these participants (at least) for the smallest amplitude, which results in a first high point for the perceived duration and poor  $R^2$  results. The inter-individual variability of results was increased in this experiment, which could be interpreted as mainly due to the increased simulation needed to complete the judgmental task, since the dot is not visible during its displacement. However, the increase of simulation needed does not seem to impact the results obtained in *Experiment 1*, and a vigor law is observed in the perception of movement in general. However, there was also no significant correlation between the scores of perceived and performed vigor ( $r = .197$ ,  $p = .482$ ,  $power = .107$ ). The results of the Bayesian analysis were  $BF_{10} = 0.399 < BF_{01} = 2.504$ , suggesting anecdotal evidence for no correlation. Hence, the replacement of eye pursuits by saccades does not seem to change the results that are consistent with the direct-matching hypothesis and suggest again that the judgment of vigor of others is not individual-based. Nevertheless, this lack of significant correlation between vigor in action and vigor in perception could have been explained by the second hypothesis (ii). Indeed, participants could have

based their judgment on the movement that they were actually performing during the task (i.e., an ocular saccade) rather than on the movement that they were supposed to simulate (i.e., a reaching movement). That is, it could be possible that the vigor law observed in perception was related to the vigor law of eye saccades rather than that of reaching. Note that in the oculomotor literature, the vigor law for eye saccades is known as the “main sequence” (duration and peak velocity increase with saccades amplitude; Bahill et al., 1975).

## 5. Experiment 3

*Experiment 3* was a second control protocol carried out to check whether the vigor scores of eye saccades could correlate with the vigor scores in perception.

### 5.1. Materials and method

#### 5.1.1. Participants

Sixteen young adults with no known neuromuscular disease and with normal or corrected-to-normal vision participated in the experiment (7 females,  $24.1 \pm 4.0$  years old; mean  $\pm$  SD values).

#### 5.1.2. Experimental design and materials

In the perception part, the same protocol as in the *Experiment 2* was followed, with the non-visible displacement of the dot. The participants had to simulate the displacement of the dot and had to evaluate the quickness of the movement by answering the same question “*Was the movement fast or slow?*” with the keyboard. For the action counterpart, participants were also evaluated on eye saccades (fixed head in front of a computer) following the protocol described in a previous article (Labaune et al., 2020).

### 5.1.3. Data processing

Data processing and exclusion criteria were the same as in *Experiment 1*. In *Experiment 3*, three participants did not meet the criteria so they were excluded from statistical analyses. Our sample size was therefore  $N = 13$ . Data processing of eye saccades used standard procedures as described in a previous article (Labaune et al., 2020). The data followed a bivariate normality ( $p = .073$ ), therefore parametric Pearson linear correlation analysis was conducted.

## 5.2. Results and discussion

Results confirmed that the speed of movements perceived as neither fast nor slow also tended to increase with amplitude, not only when averaged over the sample but also for each individual. The best-fitting parameters were as follows:  $\alpha = 0.674 \pm 0.329$ ;  $\beta = 0.624 \pm 0.244$ ;  $mean R^2 = .931 \pm .076$ ;  $R^2 range = [.735; .995]$  (Figure E2-3E). Results also showed that the duration of the movements perceived as neither fast nor slow tended to increase linearly with amplitude, both on average over the sample and for 92% of the participants. The best-fitting parameters were as follows:  $\alpha = 0.610 \pm 0.412$ ;  $\beta = 0.691 \pm 0.296$ ;  $mean R^2 = .786 \pm .309$ ;  $R^2 range = [.184; .996]$  (Figure E2-3F). However, there was also no significant correlation between the scores of perceived and performed vigor ( $r = .333$ ,  $p = .267$ ,  $power = .201$ ). The results of the Bayesian analysis were  $BF_{10} = 0.598 < BF_{01} = 1.673$ , suggesting anecdotal evidence for no correlation.

In summary, the main conclusions of *Experiment 1* were also valid for *Experiment 2* and *Experiment 3*, although there was more variability across individuals likely due to the absence of continuous visual feedback. This nevertheless confirms the robustness of the results of *Experiment 1*. The vigor law thus seems to rule the perception of movement pace in agreement with the direct-matching hypothesis. However the lack of relationship between the vigor scores of individuals in action and perception which suggests that the judgment of vigor of others is not individual-based, prompted us to verify that this was not a basic out-

come of the chosen experimental design. We therefore considered an alternative experimental design in which the vigor law was exploited to create a potential uncertainty when it comes to judge whether a movement is fast or slow. Indeed, movements complying with the vigor law correspond to the preferred pace in action; therefore, they should be considered as neither fast nor slow in perception if the same law holds. Depending on whether the implemented law is derived from the individual or from the population, one could refine the nature of the direct matching. For the subsequent experiments, we used the variant with a continuous stimulus as it does not seem to impact the results and as it is more comfortable and more natural for the participants.

## 6. Experiment 4

In the previous experiments, the issue of the perception of movement quickness has been addressed and the vigor law underlying action has been found to hold in perception. However, we were not able to establish a link between the participant's own vigor in action and in perception perhaps due to our specific experimental design or a lack of statistical power. The goal of *Experiment 4* was to test differently the existence of a link between the vigor in action and perception by designing an experiment in which stimuli were directly taken from the vigor law of real reaching movements. To do so, we modified the experimental paradigm by using a dynamic visual illusion in keeping with Viviani and Stucchi (1992). The participants were now provided with a first stimulus (still a dot moving horizontally for a given amplitude and with a certain speed), and they had to judge whether a second stimulus, of a different amplitude, was faster or slower than the first one they saw. The duration or speed of the second stimulus could change according to the vigor law or to alternative rules (e.g., fixed duration or fixed speed). Our premise here was that if the vigor law defines what is a neither too slow nor too fast movement as a function of amplitude, participants should be more uncertain when judging stimuli that follow the vigor law rather than when they do not. As a corollary, this experiment is also useful to test the individual- versus population-based alternatives depending on the specific vigor law that is implemented (taken from the individual or the average of the population).

## 6.1. Materials and method

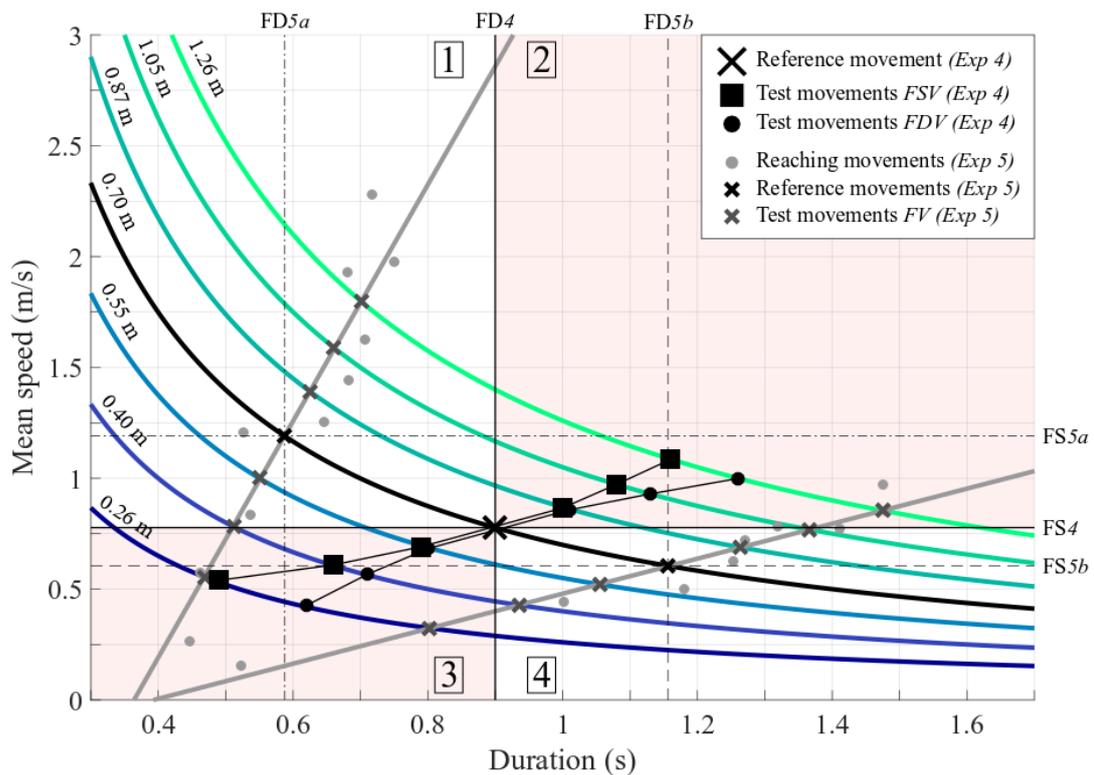
### 6.1.1. Participants

Thirty young adults with no known neuromuscular disease and with normal or corrected-to-normal vision participated in the experiment (15 females,  $22.3 \pm 3.1$  years old; mean  $\pm$  SD values).

### 6.1.2. Experimental design and materials

The participants sat at a table in front of the same setup as in the experiments described above. Each trial began with a reference movement being displayed, followed by a test movement to judge. Therefore, the participants always saw two displacements of the dot in a row, and they had to answer the question "*Compared to the reference, was the second movement faster or slower?*" by means of two buttons of the response box (one button for "faster" and another for "slower") on the table. Once they answered, the next trial was displayed. The reference movement was maintained constant throughout the experiment. Its characteristics were  $A = 0.7$  m,  $D = 0.9$  s and  $S = 0.78$  m/s, based on the mean duration of  $50^\circ$  wide reaching movements data of the population of previous studies (Berret et al., 2018; Labaune et al., 2020). As inclusion criteria, it was verified that four extreme stimuli arbitrarily chosen were correctly estimated compared to the reference movement (clearly faster for 0.26 m, 0.25 s, 1.06 m/s and for 1.26 m, 0.50 s, 2.52 m/s; clearly slower for 0.26 m, 1.50 s, 0.18 m/s and for 1.26 m, 3.50 s, 0.36 m/s). It would otherwise have denoted a participant that misunderstood the task. All participants ( $N = 30$ ) met the criteria so they were all included. In order to be as accurate as possible in the data analysis (linear fitting), we added two intermediary test amplitudes compared to the previous protocols (6 points instead of 4). Test movements thus varied across 6 amplitudes around the reference amplitude (0.26 m, 0.40 m, 0.55 m, 0.87 m, 1.05 and 1.26 m, corresponding to 6 angular amplitudes of  $20^\circ$ ,  $30^\circ$ ,  $40^\circ$ ,  $60^\circ$ ,  $70^\circ$  and  $80^\circ$ ; see Eq. 3) and four conditions: (i) test movements always had the

same mean speed as the reference movement (*Fixed Speed*, denoted by FS), therefore, durations of movement varied from 0.34 s for 0.26 m to 1.61 s for 1.26 m; (ii) test movements always had the same duration as the reference movement (*Fixed Duration*, denoted by FD), therefore, mean speeds of movement varied from 0.29 m/s to 1.40 m/s; (iii and iv) test movements had different durations and mean speeds from the reference movement but followed the vigor law (i.e., speed and duration both increase with amplitude according the relationships found in action for a population of participants; *Fixed Vigor*, denoted by FV). This condition was duplicated with *Fixed Duration Vigor* (denoted by FDV) and *Fixed Speed Vigor* (denoted by FSV) to cover as many possibilities of judgment as possible and have more data points to capture potential hesitations (duration-based or a speed-based; see explanations in Figure E2-4). In FDV, durations and speeds varied from 0.62 s and 0.43 m/s for the 0.26 m wide movement to 1.26 s and 1.00 m/s for the 1.26 m wide movement, and in FSV they varied from 0.49 s and 0.54 m/s to 1.16 s and 1.09 m/s. Therefore, there were 24 different stimuli (6 amplitudes tested in each of the 4 conditions, FS, FD, FDV and FSV). Each stimulus was displayed 10 times during the experiment. Hence, the participants had to judge 240 movements in total. The first half of the movements was presented rightward and the other half leftward (or inversely, randomized across participants). Participants were told that there was no right or wrong answer, but that only the general impression that the test movement had left them in relation to the movement of reference should be taken into account. They were given some examples of facilitating strategies that they were free to use to judge, such as imagining that someone actually performs reaching movements in front of them, imagining that they perform them themselves, or replaying in their head the dot displacements after the stimulus has ended. There was no time pressure to answer; participants were encouraged to take as much time as they needed to make their judgments. The task began with an initial familiarization sequence of 48 movements to judge (half rightward and half leftward), then 24 blocks of 10 pseudo-randomized movements were gathered. There were short breaks between each block (about 1 min). Total duration of *Experiment 4* was about 45 minutes.



**Figure E2-4. Mean speed as function of duration for each amplitude: theoretical determination of stimuli (Experiments 4 and 5).** Each colored curve stands for one amplitude of stimulus. For a given amplitude/duration pair, the associated mean speed is depicted (computed through the equation  $S = A/D$ , where  $S$ ,  $A$  and  $D$  are respectively mean speed in meters per second, amplitude in meters and duration in seconds). Experiment 4: Four quadrants are determined by speed and duration values of the reference movement, from which orthogonal lines indicate respectively stimuli of Fixed Speed (FS4) and Fixed Duration (FD4) conditions. The answers are theoretically certain in quadrants 1 (shorter duration/higher speed) and 4 (longer duration/lower speed), and they are theoretically uncertain in the 2 (longer duration/higher speed) and 3 (shorter duration/lower speed). It could lead to uncertainty if the participants use the concept of vigor to judge. In order to maximize the chances of testing the threshold of as many participants as possible and to take into account the possibilities of a duration-based or a speed-based judgment, center of the quadrants 2 and 3 for each amplitude curve was computed separately on the two axes ("Duration center" and "Mean speed center"), resulting in the Fixed Vigor conditions (respectively Fixed Duration Vigor (FDV) and Fixed Speed Vigor (FSV)). Here the vigor law averaged across participants was used. Experiment 5: two representative individuals with high and low vigor (a and b respectively) are taken as examples. Their reaching movements are depicted, from which their respective reference movement and test movements in the 3 conditions (FS5, FD5 and FV5) were computed.

### 6.1.3. *Data processing*

Data processing was performed with custom software written in Matlab, from the recorded answers of the thirty participants (1 for “faster” answers and 0 for “slower” answers) and their response times (seconds between the end of the stimulus and their answer). As the duplication of the FV condition in FDV and FSV conditions did not impact the main results nor conclusion of the experiment, statistical analyses were performed on the global FV condition (FDV and FSV data being averaged). Proportion of “Faster” answers for each stimulus were computed for each participant. Three affine fits were applied for each participant, one curve for each condition. Then, three affine fits were applied for the whole sample ( $N = 30$ ), one curve for each condition (on the 6 means of answers of the 30 participants, i.e., on 180 points). The associated  $R^2$ , value at 0.5 and slope of each curve were gathered. Here, the value at 0.5 (50% of “faster” answers and 50% of “slower” answers) represents the amplitude for which a movement with a given speed and duration appears neither faster nor slower than the reference; in other words, the amplitude for which a movement with a given speed and duration appears to be the same as the reference. The slope represents the uncertainty of the judgment – the smaller the slope the higher the uncertainty. We could make the following predictions. If participants were able to precisely identify the speed of an observed movement to judge its quickness, results in the FS condition would have been close to 50% of “faster” answers regardless of amplitude. Indeed, as in this condition test movements always have the same speed as the reference movement, participants should always hesitate and answer “faster” and “slower” about half of the time (because it was not possible to answer “the same”). Nonetheless, if participants based their judgment on the duration of an observed movement, results in the FD condition would have been close to 50% of “faster” answers regardless of amplitude (test movements always having the same duration as the reference movement). However, we hypothesized that this uncertainty (systematically close to 50% of “faster” answers) would be observed more strongly in the FV condition than in the two others because this condition implements the changes of speed and duration that are expected from action for changes of amplitudes.

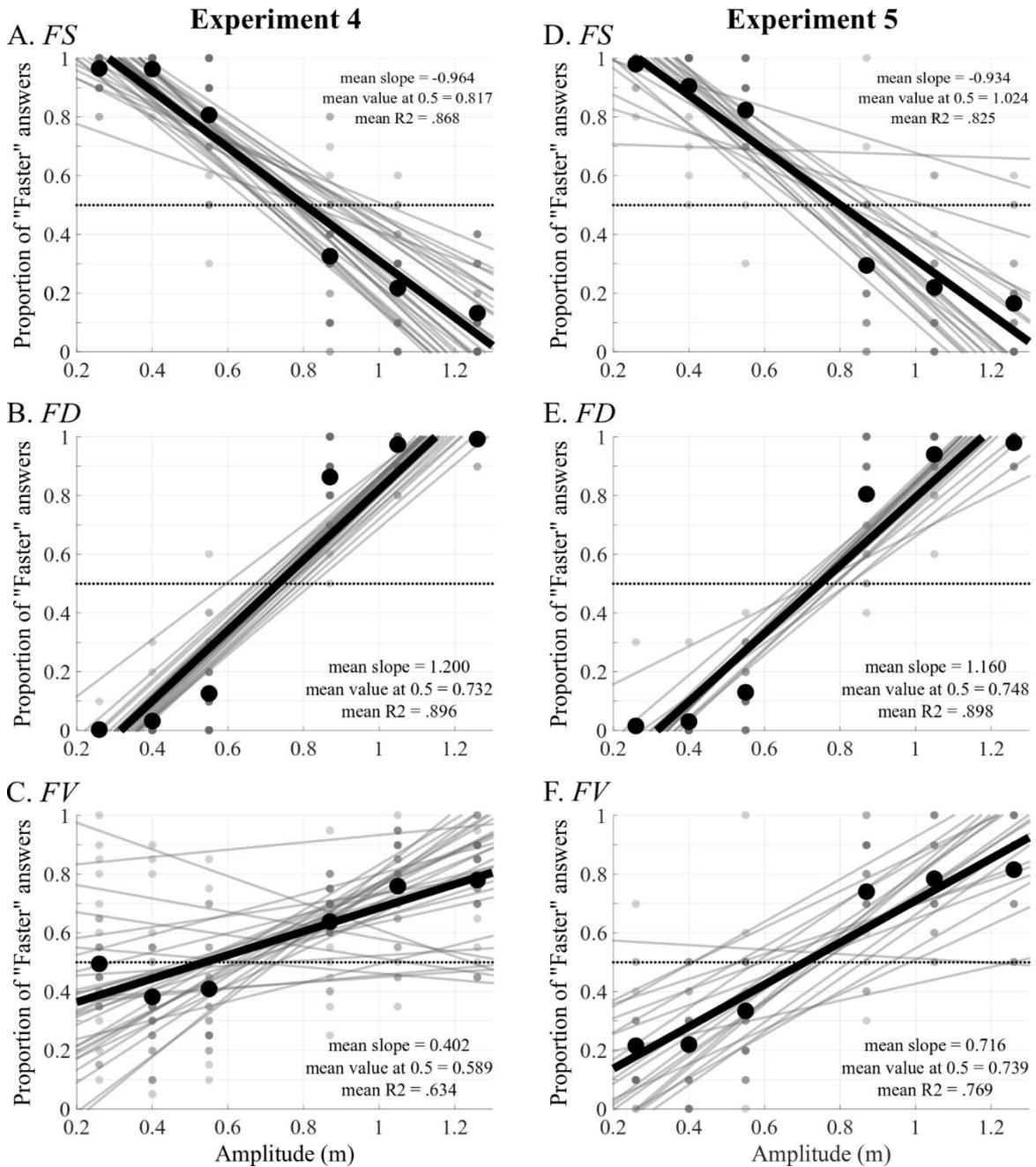
It should be noted that although a sigmoidal fit initially appeared to be appropriate (especially for the FS and FD conditions), the linear fit was finally chosen because of its superior robustness in the FV condition (sigmoidal fit of the FV condition:  $mean R^2 = .575 \pm .357$ ;  $R^2 range = [.982; .000]$ ; linear fit of the FV condition:  $mean R^2 = .634 \pm .294$ ;  $R^2 range = [.947; .042]$ ).

Data normality and sphericity were verified before each statistical analysis (respectively Shapiro-Wilk and Mauchly tests, significance thresholds set at  $< .05$ ). If the data distribution was not normal, non-parametric analyses were performed and if sphericity was violated, a correction was applied. Here, slopes did not follow a normal distribution. Friedman test and Conover's post-hoc comparisons (Bonferroni correction) were thus performed on the slopes of all participants for the three conditions. Absolute deviation of answers from 0.5 was also computed for each participant for each stimulus. Those deviation scores were averaged for each condition (10 deviation scores or 20 for FV), resulting in three deviation scores (between 0 and 0.5) per participant. Those data followed a normal distribution but their sphericity was violated. Repeated measures ANOVA with Greenhouse-Geisser correction and post-hoc analyses (Bonferroni correction) were then performed. Means of the ten response times for each stimulus were also computed for each participant. The grand mean was computed for each participant on all their response times, and percentage of deviation from this grand mean were computed for each stimulus. Those percentage of deviation from mean response time were averaged for each condition (10 percentages or 20 for FV), resulting in three percentages per participant. Those data followed a normal distribution and their sphericity was not violated, so repeated measures ANOVA and post-hoc analyses (Bonferroni correction) were performed.

## 6.2. Results and discussion

Results showed that when test movements had the same speed as the reference movement (FS condition), participants judged them faster for smaller amplitudes (corresponding to shorter durations) and slower for larger amplitudes (corresponding to longer

durations; Figure E2-5A). This suggests that participants could base their judgment on movement duration. However, the exact reverse trend was observed when test movements had the same duration as the reference movement (FD condition). Participants judged test movements slower for smaller amplitudes (corresponding to lower speeds) and faster for larger amplitudes (corresponding to higher speeds; Figure E2-5B). Taken together, those two conclusions suggest that participants do not always base their judgment only on movement speed nor only on movement duration, but are able to use the relevant cue depending on the condition. In contrast, when the vigor law was directly implemented in the stimuli (FV condition), results showed that participants were significantly more uncertain and tended to judge the test movements as neither faster nor slower than the reference regardless of amplitude. In this condition, test movements had always different speeds and durations than the reference (Figure E2-5C). This suggests that participants could base their judgment on the vigor law. As expected, results of the Friedman test showed a significant effect of condition on the slopes ( $\chi^2(2) = 60.000, p < .001, W = 1.000$ ). Conover's post-hoc comparisons showed that slopes in the FS and FD conditions are significantly different from slopes in the FV condition ( $p_{bonf} < .001$  for both). Surprisingly, they are also different from one another ( $p_{bonf} < .001$ ). Furthermore, the repeated measures ANOVA (with Greenhouse-Geisser correction) on the deviation scores from 0.5 was significant ( $F(1.269,36.808) = 62.966, p < .001, \eta^2 = .685$ ). The results of the post-hoc analysis showed that FS and FD conditions were significantly different from FV condition ( $p_{bonf} < .001$  for both). Surprisingly, FS and FD were also significantly different ( $p_{bonf} < .001$ ; Figure E2-6A). Response time is another indicator – the higher the response time the higher the uncertainty – that seems to corroborate these results. As expected, the repeated measures ANOVA on the percentage of deviation from mean response time was significant ( $F(2,58) = 39.079, p < .001, \eta^2 = .574$ ). The results of the post-hoc analysis showed that FS and FD conditions were significantly different from FV condition (respectively  $p_{bonf} < .05$  and  $p_{bonf} < .001$ ). Once again FS and FD were significantly different ( $p_{bonf} < .001$ ; Figure E2-6C). Participants took globally less time to answer in the FS and FD conditions than in the FV condition, which suggests a harder judgment when the test movements were closer to the reference movement. Overall, these findings suggest that the judgment of movement quickness is not simply based on global thresholds on physical quantities such as speed or duration but rather on an analog of the vigor law.



**Figure E2-5. Proportion of “Faster” answers as function of stimulus amplitude and condition (all participants of Experiments 4 and 5).** Each subplot stands for one condition of one experiment. For visualization purpose, the 0.5 proportion lines were displayed. Gray points represent the proportion of “faster” answers given by each participant for each stimulus amplitude. Affine fits were applied for each participant separately (gray curves). The black points represent the mean proportion of “faster” answers averaged across all participants for each amplitude. An affine fit was then applied in each subplot. Mean slope, mean value at 0.5 and mean R2 across the sample are depicted for each subplot. Experiment 4: A: Fixed Speed (FS). B: Fixed Duration (FD). C: Fixed Duration Vigor (FV). Experiment 5: D: Fixed Speed (FS). E: Fixed Duration (FD). F: Fixed Duration Vigor (FV).

While participants hesitated more in the FV condition, we wondered whether they would have hesitated even more if the stimuli were generated from their own vigor in similar movements. The goal was to test differently the nature of the direct matching and confirm whether the motor representations used in this judgment task appear to be more population-based than individual-based. Previous work indeed showed that perception of duration or speed of movement of others can be influenced by body states and by current or recent experience of motion (Chandrasekharan et al., 2012; Hamilton et al., 2004; Jacobs & Shiffrar, 2005). Furthermore, in the study of Knoblich and Prinz (2001) participants were able to recognize their own drawing movements among different movements patterns. We thus conducted *Experiment 5*.

## **7. Experiment 5**

The goal of this last experiment was to assess whether the judgment of movement quickness was more “individual-based” or “population-based”. Indeed, the perception of movement quickness could refer to the vigor law of the participant in action instead of a generic vigor law derived from the statistics of the population. In this experiment, and differently from the previous experiment, the stimuli (reference and test movements) were thus adapted to each participant, i.e., based on their measured vigor law in action.

### **7.1. Materials and method**

#### *7.1.1. Participants*

Twenty young adults with no known neuromuscular disease and with normal or corrected-to-normal vision participated in the experiment (10 females,  $24.4 \pm 4.7$  years old; mean  $\pm$  SD values).

### 7.1.2. Experimental design and materials

Inclusion criteria were the same as in *Experiment 4*. In this experiment, all participants (N = 20) met the criteria so they were all included. Reaching movements were assessed following the protocol described in previous articles (Berret et al., 2018; Labaune et al., 2020). Also following the same data processing than in Labaune et al. (2020), mean speed and duration of each reaching movement were gathered and then clustered and averaged by amplitudes. Affine fits were applied on the ten averaged mean speeds as function of the averaged durations of movement. Standard linear regressions were used because they performed well on the data. Associated linear equations were gathered, representing the vigor law of each participant (example of two representative participants Figure E2-4). The characteristics (mean speed and duration) of the reference movement (0.7 m) and of the six test movements of the *Fixed Vigor* condition (FV; 0.26 m, 0.40 m, 0.55 m, 0.87 m, 1.05 and 1.26 m) were computed directly from the vigor law of the participant. They were then implemented in the custom software written in Matlab used to run the "perception" part of the experiment. Mean speed and duration of the reference movement thus determined the characteristics of the stimuli in the *Fixed Speed* (FS) and the *Fixed Duration* (FD) conditions. The participants sat at a table in front of the same setup as described in *Experiment 4*. The experimental design was also similar, the participants had to answer the question "*Compared to the reference, was the second movement faster or slower?*" with the response box. There were 18 different stimuli (6 amplitudes tested in each of the 3 conditions), each one being displayed 10 times during the experiment. Hence, the participants had to judge 180 movements in total. The first half of the movements was presented rightward and the other half leftward (or inversely, randomized across participants). The task began with an initial familiarization sequence of 36 movements to judge (half rightward and half leftward), then 18 blocks of 10 pseudo-randomized movements were gathered. There were short breaks between each block. Total duration of *Experiment 5* was about 1h15. Participants were unaware that the stimuli were based on their own reaching movements. When asked after the entire protocol was completed, none of them had guessed.

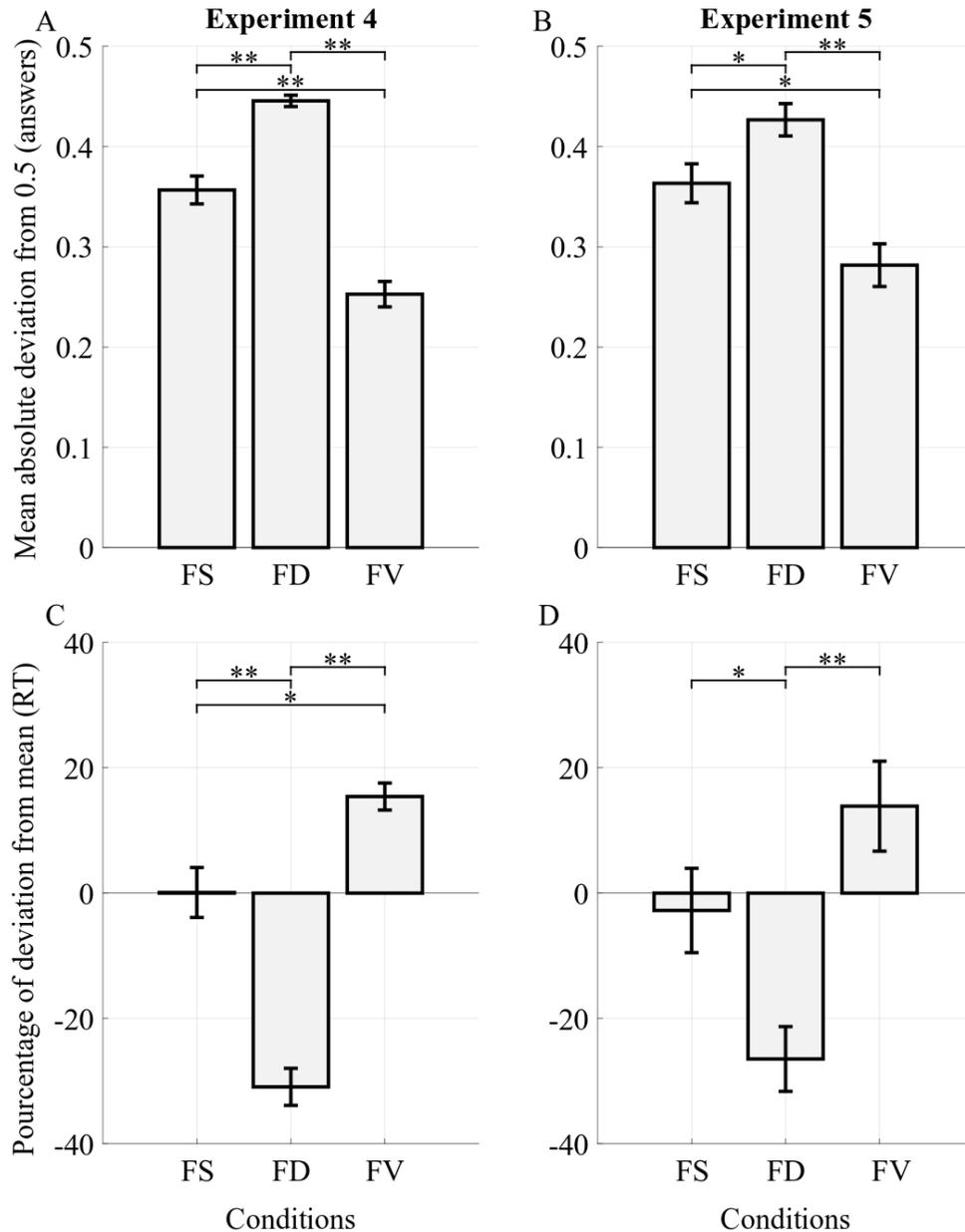
### 7.1.3. Data processing

Data processing was the same as in *Experiment 4*. Sphericity was never violated. None of the data followed a normal distribution, so non-parametric statistical analyses were performed.

Mann-Whitney tests were then performed on the slopes in the FS, FD and FV conditions of *Experiment 4* and *Experiment 5* (not normally distributed) to compare the uncertainty of the judgment in each condition across the two experiments (“population-based” versus “individual-based”).

## 7.2. Results and discussion

Results in the FS and FD conditions were the same as in *Experiment 4* (respectively Figure E2-5D and Figure E2-5E). Results in the FV condition were also similar, more uncertain than in the FS and FD conditions (Fig. 5F). Once again as expected, results of the Friedman test showed a significant main effect of condition on the slopes ( $\chi^2(2) = 40.000$ ,  $p < .001$ ,  $W = 1.000$ ). Conover’s post-hoc comparisons showed that slopes in the FS and FD conditions are significantly different from slopes in the FV condition ( $p_{bonf} < .01$ ), and surprisingly they are still different from one another ( $p_{bonf} < .001$ ). As expected, the Friedman test on the deviation scores from 0.5 was significant ( $\chi^2(2) = 29.641$ ,  $p < .001$ ,  $W = .741$ ). The Conover’s post-hoc comparisons showed that FS and FD conditions were significantly different from FV condition (respectively  $p_{bonf} < .05$  and  $p_{bonf} < .001$ ). FS and FD were again significantly different ( $p_{bonf} < .05$ ; Figure E2-6B). The Friedman test showed a significant main effect of condition on the percentage of deviation from mean response time ( $\chi^2(2) = 18.900$ ,  $p < .001$ ,  $W = .472$ ). Conover’s post-hoc comparisons showed that FD condition was significantly different from FV condition ( $p_{bonf} < .001$ ). No significant difference was found between FS and FV ( $p_{bonf} = .489$ ), but once again between FS and FD ( $p_{bonf} < .05$ ; Figure E2-6D).



**Figure E2-6. Deviation scores from 0.5 and percentage of deviation from mean response time (all participants of Experiments 4 and 5).** *The three conditions are represented in each subplot: Fixed Speed (FS), Fixed Duration (FD) and Fixed Vigor (FV). Bars show standard error arising from variability across participants. Significance thresholds: \*  $p < .05$ ; \*\*  $p < .001$ . Experiment 4: A: Mean absolute deviation of the answers from 0.5. B: Mean percentage of deviation from the mean responses time. Experiment 5: C: Mean absolute deviation of the answers from 0.5. D: Mean percentage of deviation from the mean responses time.*

Results of the Mann-Whitney tests between slopes in *Experiment 4* and *Experiment 5* in FS and FD conditions were not significant (respectively  $Mdn_{FS4} = -1.005$  and  $Mdn_{FS5} = -1.103$ ,  $W = 317$ ,  $p = .744$  and  $Mdn_{FD4} = 1.212$  and  $Mdn_{FD5} = 1.210$ ,  $W = 315$ ,  $p = .774$ ; Figure E2-5A/5D and 5B/5E). However, the Mann-Whitney test in the FV condition showed that slopes in *Experiment 4* were significantly smaller ( $Mdn_{FV4} = 0.403$ ) than in *Experiment 5* ( $Mdn_{FV5} = 0.774$ ),  $W = 142$ ,  $p < .01$ ,  $r_{rb} = -.527$ ,  $power = .850$  (Figure E2-5C and 5F). Given that a smaller slope denotes a greater uncertainty, the population-based protocol induced greater uncertainty in judgment than the individual-based protocol. The Bayesian analysis ( $BF_{10} = 7.763 > BF_{01} = 0.129$ ) confirm this result ( $3 > BF_{10} > 10$ ; i.e., moderate effect), which reaffirms that the nature of the motor representations used in the direct matching could be population-based.

## 8. General discussion

Overall, two main conclusions can be drawn from this series of five experiments on the perception of movement vigor. First, the vigor law underlying action also holds in perception in general. This means that a specific combination of mean speed, duration and/or amplitude is considered by people when judging the quickness of observed movements. Second, the vigor law in perception would be population-based rather than individual-based, meaning that people seem to use an average vigor law derived from the observation of others' actions. These results support the direct-matching hypothesis and suggest that this matching would mainly activate motor representations related to the population statistics for judging the vigor of someone else's movement. These contributions are discussed in more details below.

### 8.1. The vigor law underlies both action and perception of movement

*Experiments 1 to 5* consistently showed that judging the quickness of others' movements across amplitude is not based only on duration nor only on speed but on a specific increase of these quantities with respect to amplitude, according to the vigor law.

In *Experiments 1 to 3*, the vigor of performed movements of each participant and the vigor they judged while observing others' movements were recorded separately. Results showed the existence of an analog of the vigor law in the judgment task, as both the speed and duration of an observed movement perceived as naturally paced increased with amplitude. This result holds both for the average data of the samples studied and for nearly all participants individually. Importantly, if the participants had used a global duration threshold to judge if a movement is slow or fast regardless of its amplitude, then the duration of movements perceived as neither fast nor slow would have been stable experimentally (and the associated speed would have increased across amplitudes). Alternatively, if they had used a duration threshold for each amplitude (e.g., the average of stimuli durations for each amplitude, which is equivalent to a global speed threshold here), then the speed perceived as neither fast nor slow would have been stable (and the associated duration would have increased). The concurrent increase of perceived duration and of perceived speed across amplitudes rules out the hypothesis of a judgment based on a global threshold strategy for duration or speed. In other words, in *Experiments 1 to 3* how amplitude influenced the judgment reflected the vigor law in perception. To verify that this finding was not induced by the experimental design itself, we used a different paradigm in *Experiments 4 and 5*. The idea was that movements following the vigor law should be perceived as having equivalent quickness, regardless of the amplitude. We indeed found that participants were more uncertain in the fixed-vigor condition than in the other conditions (fixed duration and fixed speed). In other words, in *Experiments 4 and 5* the condition in which amplitude influenced judgment the less reflected the vigor law in perception. These results corroborate the fact that the judgment is not based on a simple threshold strategy on either duration or speed, and again corroborate the influence of the vigor law on such judgments. This supports the direct-matching hypothesis and extends the results of studies as Viviani and Stucchi (1992) and Grosjean et al. (2007), which showed that kinematic laws (respectively the two-thirds power law and Fitts' law) drive judgment, especially in an ambiguous situation.

In ambiguous situations, people may use heuristics – i.e., "*a strategy that ignores part of the information, with the goal of making decisions more quickly, frugally, and/or accurately than more complex methods*" (Gigerenzer & Gaissmaier, 2011) – or similar process to

judge or make a decision. The work of Bhatia (2017) suggests that in a situation where only one answer corresponding to a heuristic is available, the participants easily respond in accordance with that heuristic. Here, it could correspond to the two “obvious” conditions, *Fixed Speed* and *Fixed Duration*. For example, it seemed obvious to the participants that a movement larger and longer than the reference was slower – even if the average speed was the same (which corresponds to one heuristic, only one shortcut based on duration and amplitude available). However, when multiple answers corresponding to heuristics are available (shortcuts based on speed, duration, amplitude or combinations of these parameters), the conflict created generates less automatic, more thoughtful answers. This corresponds to the hard-to-judge condition, *Fixed Vigor*. This explanation is consistent with the longer response time in this condition.

Interestingly, this first result – existence of an analog of the vigor law in perception – add to the conclusions of researchers that already studied separately the perception of duration, speed or amplitude of movements. Casasanto and Boroditsky (2008) studied the perception of duration and amplitude, and how one affected the other. Participants were shown displacements of growing lines or of a dot varying through 9 amplitudes and 9 durations, and had to replicate either the perceived amplitude (by clicking at two locations accordingly distant) or the perceived duration (by clicking two times accordingly delayed) after each trial. Results showed that they were biased by the amplitude of a displacement to replicate their duration (under-estimation of duration of stimuli for small amplitudes and over-estimation for large amplitudes), but the converse was not found.

Beside this main result, two unexpected results were obtained. Results of *Experiments 4* and *5* showed an unexpected but robust significant difference between the *Fixed Speed* and the *Fixed Duration* conditions. Early, McKee (1981) studied the construction of a judgment framework separately for speed and duration. In her study, a short vertical line was displayed on an oscilloscope, moving with 7 different mean speeds. The amplitude of the oscilloscope screen displaying the line was increased proportionally with the increasing of mean speed so that mean duration remained constant. Participants were asked to judge

whether the speed of each trial was faster or slower than the mean speed of all stimuli (without any standard stimulus ever being displayed). The same protocol was used to study duration perception, with stationary lines being displayed with 7 different durations. Interestingly, results showed that it was easier to distinguish differences in speed (i.e., corresponding to the *Fixed Duration* condition here) than in duration (i.e., corresponding to the *Fixed Speed* condition here). Her results are thus consistent with the difference we observed between the *Fixed Speed* and the *Fixed Duration* conditions.

Results of *Experiments 5* also unexpectedly showed that there was no difference in response time between the *Fixed Speed* and the *Fixed Vigor* conditions. When participants are asked to judge the quickness of a movement, their response can be based on either the speed or the duration of the stimulus depending on their interpretation. It can thus be hypothesized that certain results of the present study may have been influenced by the instructions given to participants ("*Compared to the reference, was the second movement faster or slower?*"). It is important to note that in the French language there is some ambiguity in the words "fast" and "slow". Indeed, they could refer to the speed of the movement (it was fast if the speed was high, and slow if it was low) as well as they could refer to their duration (it was fast if the duration was short, and slow if it was long). It was decided to take advantage of this French polysemy to maintain this ambiguity and leave the participants free to choose to judge on whether the speed or the duration of the movement they were shown. However, despite the polysemy and even if the experimenter deliberately did not use the words "speed" or "duration" in order to avoid a response orientation, the words "fast" and "slow" remain more connoted with the notion of speed than with that of time. These elements could explain the absence of statistical difference between response time in the *Fixed Speed* and the *Fixed Vigor* conditions in *Experiments 5*. Other instructions could be considered for further studies.

More globally on the fact that vigor law underlies both action and perception of movement, other studies investigated similar relationships between duration and amplitude of movement through other practice modalities. Beaudoin et al. (2020) tested participants

performing a motor imagery task of walking in virtual reality. Results showed that the duration reported for the imagined movement increased with the amplitude, but no information was given about the mean speed nor on the lengths of the amplitudes, which makes impossible to study the vigor law per se. In the same vein, Decety et al. (1989) tested the same participants on actual walking and on a motor imagery task of walking. In both tasks, the duration (and respectively imagined duration) increased with amplitude (5m, 10m and 15m) but again no information was given about the speed. Results obtained in these tasks provide a perspective for studying vigor law during walking and in motor imagery.

## **8.2. The judgment of others' vigor seems "population-based"**

Comparing the results of the *Fixed Vigor* condition in *Experiments 4* and *5*, it appeared that the population-based reference (e.g., a statistical representation of the vigor of movements observed in the population) seemed to be privileged over an individual-based reference (from the participant's own sensorimotor system). Even if an analog of the vigor law in action was found in perception, the fact that the participants' perceived vigor was never linked with their performed vigor suggests that the expressions of the vigor law in action and perception could be different from each other for the same individual. In other words, how vigorous an individual is when performing movements could be unrelated to how vigorous he judges movements of others (or how vigorous he imagines himself moving), which suggests that direct matching does not specifically rely on the own motor repertoire of the individual but on a broader motor knowledge derived from social interactions. For the vigor law, the direct matching likely activates higher-level representations of the vigor law (and its associated kinematics) obtained from the observation of similar movements in the surrounding environment. Studies showed that human time perception is linked with some mechanisms used in motor control (Chandrasekharan et al., 2012; Grosjean et al., 2007; Wong et al., 2013; Young et al., 2009a), but they linked perception to one's representation of biological motion and not necessarily to one's own movements (Gavazzi et al., 2013; Lacquaniti et al., 2014).

A study of Beaudoin et al. (2020) may support this population-based reference result. They tested participants performing a motor imagery task in virtual reality. Participants were asked to imagine themselves walking down a hallway toward a chair placed at different distances from their starting point (which was always the same). Results showed that the duration reported for the imagined movement increased with the amplitude. Moreover, each participant successively embodied a “young” and an “elderly” avatar (both present in the scene anyway, and with a random order of embodiment). Results showed that for all amplitudes participants took longer to complete the motor imagery task when embodying the older avatar than when embodying the younger avatar. Thus, it appeared that the age of the embodied avatar had an impact on their reported vigor, reinforcing the hypothesis of a link between the perception and some representation of biological movement, but not necessarily one's own. Indeed, the movement duration of the same participants was modulated according to the stereotypical social characteristics of the avatar they embodied. This phenomenon is called the Proteus effect, and it indicates that an altered self-representation shapes an individual's behavior accordingly (Yee & Bailenson, 2007). Interestingly, the Proteus effect appears to persist briefly over time even after the embodiment stopped. Indeed, embodiment of elderly avatars slowed the actual walking speed of participants afterwards (Reinhard et al., 2020).

## 9. Conclusion and perspectives

One of the main contributions of this study was to show that the vigor law found in action systematically holds in perception, not only when averaged across the samples studied but also for nearly all participants individually. The study of vigor in action was motivated by a better understanding of human movement and pathological adaptation. The origin of the vigor law was explained in motor control by the existence of a cost of time and cognitive processes related to the temporal discounting of reward (Berret et al., 2018; Choi et al., 2014; Shadmehr, 2010; Shadmehr et al., 2010). The results of the present paper showed that for a set of movements to be perceived as of natural pace, the three fundamental parameters of mean speed, duration and amplitude must all evolve in the same direction. When one of the

three parameters is fixed while the other two are changing, the judgment can switch from fast to slow or conversely. In that case, the set of movements no longer follows the vigor law; if a given speed appears natural for a given amplitude/duration pair, this same speed will appear slow for a larger/longer pair, and fast for a smaller/shorter pair. Interestingly, the same phenomenon is observed when duration is the fixed parameter. Overall, it seems that the vigor law is robust in both action and perception, and that the judgment of the vigor of others is based on an external frame of reference, i.e., requiring a prior representation of the vigor of others' movements (e.g., population-based). In the light of these results, it would be interesting to further explore some of the research and application perspectives arising from each of the main contributions detailed above.

First, together with the previous evidence, all these elements seem to corroborate the presence of the vigor law in action, perception and possibly motor imagery, although through diverse expressions. Thus, the vigor law could not be limited to action and could be considered as a more general principle, valid across these multiple modalities (Gentsch et al., 2016). The vigor law could represent a fundamental concept for understanding human decisions in physical and social interactions. This knowledge could be usefully applied, for example, to human-robot interaction. In an industrial context, this interaction could be optimized by implementing the vigor of an individual to the robot with which he is working in a collaborative task. Thus, the robot would be perceived neither as too fast nor too slow by the user, which could enhance the interaction just like it was shown with the two thirds power law (Maurice et al., 2018).

Second, interesting in a clinical context, in Parkinson's disease (PD) patients' vigor in voluntary movements is impaired (harder to initiate, fewer, slower and smaller movements; Mazzoni et al., 2007). The basal ganglia are known to be the disrupted neural structure in PD. Since they are also the neural area considered to be a common center for regulating the vigor of various limb movements, it seems possible that they also regulate the perception of vigor. A study of Harrington et al. (1998) reinforces this idea. They studied motor timing tasks (paced finger-tapping task) and time perception tasks (judgment of the relative duration of two-tone pairs) performed by patients with PD and by age-matched healthy controls. Their

results showed that the PD group performances were altered in both the action and the perception tasks compared to the control group. This view is also supported by an fMRI study that showed the major involvement of the basal ganglia in formulating representations of time during tasks involving the perception of the time interval between two tones (Rao et al., 2001).

Third, besides these potential applications, it must be noted that experimental choices were made in the protocols presented in this paper. For example, it would be interesting to replace the dot used here as stimulus by virtual characters performing the movements to judge. In keeping with the results of Calvo-Merino et al. (2005), observing human characters rather than a moving dot could engage more strongly the motor system in the brain and then be a more ecological experimental design. Moreover, social attributes of virtual characters can easily be manipulated (e.g., age, gender, ethnic origin). This could be exploited to strengthen the result of this paper about the population-based judgment of vigor. If the reference of the judgment is indeed based on the population, then the activation of a social stereotype implying a vigor component should influence the judgment of the vigor of others (the same movement would be judged more or less vigorous depending on the associated stereotypical representation of vigor). For example, as the age-related stereotype carries the stereotypical view that elderly are slow, it would be interesting to test the influence of the age of an avatar on the perception participants have of their vigor.

Future work could also try to exploit these results in a clinical perspective, e.g., with Parkinson's patients. We can hypothesize that by being stimulated by an immersive virtual environment and by the embodiment of a young virtual character (activation of the stereotype of high vigor associated with youth via the Proteus effect), patients would be able to train and progress on the characteristics of the production of their voluntary movements, and that the benefits could be maintained outside the simulation at least temporarily (Reinhard et al., 2020).

# Discussion et perspectives générales

L'objectif général de ce travail de thèse était de déterminer dans quelle mesure la vigueur du mouvement humain était un trait cognitif caractéristique de l'individu, de l'action à la perception. Pour y répondre, nous avons d'abord étudié la loi motrice caractérisant la vigueur du mouvement humain, et nous avons ensuite cherché à identifier si cette loi motrice constituait également une loi cognitive régissant le jugement de la vigueur d'autrui. Dans ce cadre, nous avons étudié la généralité et la robustesse de la *loi de vigueur*, i.e., l'augmentation idiosyncrasique de la vitesse et de la durée spontanées des mouvements avec leur amplitude.

## 1. Synthèse des principaux résultats

La première étude visait à étudier la consistance des différences inter-individuelles de vigueur à travers différentes tâches motrices et différents effecteurs engagés pour sa réalisation afin de déterminer si la vigueur était une caractéristique stable de l'individu (semblable à un trait). Nous avons donc évalué la vigueur des mêmes participants à travers trois tâches motrices (saccades oculaires, pointage, locomotion) ; de plus, dans la tâche de pointage, la vigueur a été évaluée pour deux effecteurs (bras dominant et non dominant). Dans chaque tâche, les participants devaient produire des mouvements de différentes amplitudes à partir d'une position initiale et jusqu'à une cible donnée, avec la consigne d'agir à leur vitesse naturelle. Des scores de vigueur, calculés à partir des pics de vitesse, ont été utilisés pour comparer la vigueur des participants dans les différentes tâches motrices/effecteurs. Nous avons montré une forte corrélation entre les scores de vigueur de pointage des bras dominant et non-dominant, ainsi qu'une corrélation entre les scores de vigueur de pointage et de locomotion. Ces résultats suggèrent que la vigueur de ces mouvements pourrait être influencée et/ou contrôlée par des structures cérébrales communes, malgré la mise en jeu de systèmes neuro-musculosquelettiques différents. L'aspect « trait » de la vigueur semble

donc très robuste entre les deux bras, ainsi que valable dans une moindre mesure entre le pointage et la locomotion. Toutefois, les scores de vigueur des saccades oculaires n'étaient quant à eux jamais corrélés aux autres.

La seconde série d'expériences avait pour objectif principal de déterminer si la loi de vigueur caractérisait des processus cognitifs, et non plus seulement moteurs, qui seraient à l'œuvre notamment pour juger si le mouvement d'autrui paraissait rapide ou lent. Le second objectif était de déterminer si la référence de ce jugement était la vigueur propre de l'observateur ou plutôt une représentation motrice plus générique, i.e., la vigueur moyenne de la population. Deux méthodologies ont été utilisées à cette fin : (1) La mesure directe de la vigueur des mouvements de pointage avec le bras dominant des participants et sa comparaison avec leur jugement de la vigueur des mouvements d'autrui (autrui étant engagé dans une tâche similaire, et représenté par un point lumineux se déplaçant selon différentes amplitudes, vitesses et durées). (2) Le jugement de la vigueur d'autrui représenté par des mouvements construits en référence à une loi de vigueur réelle : dans un cas, la vigueur du participant lui-même dans une tâche similaire ; dans l'autre cas, la vigueur moyenne de la population (identifiée à partir de résultats expérimentaux préalables), indépendamment de la vigueur propre du participant. Les résultats ont montré que la vitesse et la durée des mouvements perçus comme allant à vitesse moyenne, naturelle (i.e., perçus comme ni rapides ni lents) augmentaient avec l'amplitude, indiquant ainsi que la loi de vigueur s'applique lorsqu'un observateur juge la vitesse naturelle des mouvements d'autrui. Les résultats ont également révélé qu'il ne semblait pas y avoir de corrélation entre la vigueur produite et la vigueur perçue par les participants, et que le jugement semblait basé sur une référence populationnelle plutôt qu'individuelle.

Globalement, il semble que la loi de la vigueur soit robuste dans l'action, quels que soient les tâches et les effecteurs, et qu'elle soit également à l'œuvre dans la perception d'autrui, basée sur une référence populationnelle. Après avoir discuté des principaux résultats dans chacun des articles qui constituent la contribution expérimentale de cette thèse, nous mettons ici en exergue leurs principales perspectives théoriques et appliquées.

## 2. Influence d'autrui sur la perception et la production de la vigueur

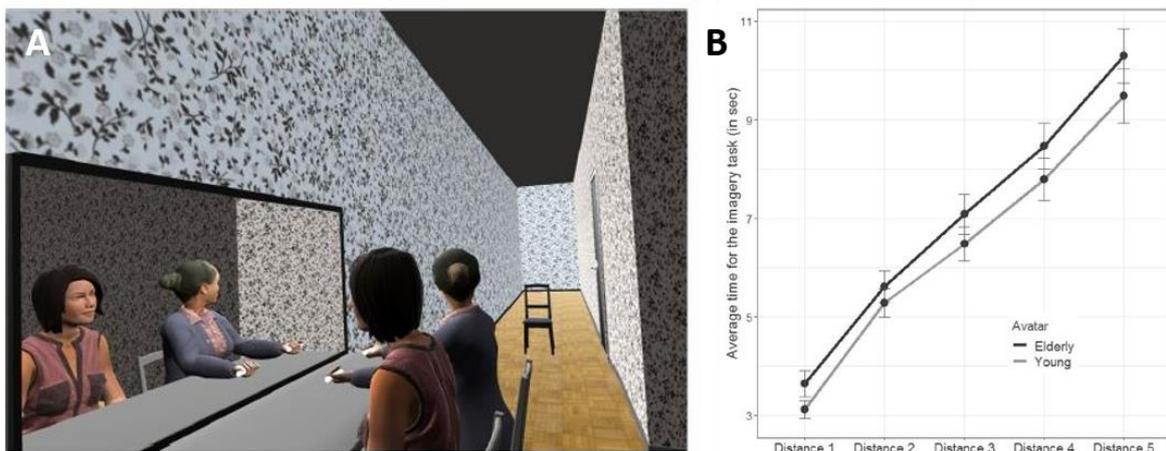
### 2.1. Stéréotypes sociaux et jugement de la vigueur

D'après nos résultats, le jugement de la vigueur des mouvements d'autrui dépend d'une référence davantage populationnelle qu'individuelle. En d'autres termes, un tel jugement semble s'appuyer sur ce que l'on a l'habitude d'observer chez autrui plutôt que sur notre propre vigueur. Or, ce que l'on a l'habitude d'observer chez autrui est modulé par des stéréotypes sociaux. Les stéréotypes sont des « représentations mentales au sein desquelles des catégories sociales sont associées à des traits (stéréo)typiques de cette catégorie » (van Knippenberg & Dijksterhuis, 2000). Ces stéréotypes sont à la base de « *l'Effet Proteus* », qui, en psychologie expérimentale, décrit la modulation des mouvements (réels ou imaginés) d'un individu en fonction des caractéristiques sociales stéréotypées de l'avatar qu'il incarne. Ainsi, une représentation modifiée de soi-même (e.g., via l'incarnation d'un personnage en réalité virtuelle) façonne le comportement d'un individu en conséquence (Yee & Bailenson, 2007). En ce sens, les stéréotypes sociaux pourraient influencer les jugements de la vigueur d'autrui. Plusieurs stéréotypes sociaux impliquent en effet une composante de vigueur, comme l'âge ou le genre.

On peut souligner que les études présentées dans la contribution expérimentale de cette thèse ne prennent pas en compte cette considération, puisque les mouvements à juger étaient systématiquement représentés par des points lumineux. Ils ne véhiculaient donc aucune information sociale. Si ce choix était motivé par de récentes études montrant que les réponses motrices ne dépendent pas de la nature du modèle observé (Bisio et al., 2010, 2014), cette question n'a à notre connaissance pas fait l'objet d'investigation dans le cadre spécifique de la perception de la vigueur. Etant donné que les aires motrices du cortex sont plus fortement activées pendant l'observation d'une action quand elle est réalisée par un modèle possédant des caractéristiques physiques et sociales proches des nôtres (Calvo-Merino et al., 2005), on peut supposer que la tâche de jugement de la vigueur présentée dans

l'Étude 2 pourrait être rendue plus écologique par l'utilisation d'un modèle représentant un bras complet ou encore des personnages virtuels<sup>3</sup> en corps entier.

Si plusieurs stéréotypes incluent une composante de vigueur, celui de l'âge, qui associe le vieillissement à un ralentissement des mouvements, nous intéresse particulièrement. Une étude de Beaudoin et al. (2020) étudie l'influence de ce stéréotype sur une tâche d'imagerie motrice réalisée en réalité virtuelle. L'environnement virtuel présentait deux individus d'âges différents, et chaque participant devait s'imaginer parcourir un couloir en marchant jusqu'à une chaise, en incarnant successivement l'individu jeune et l'individu âgé (Figure 32A). Pour les cinq distances testées (i.e., amplitudes), les résultats ont montré que les déplacements imaginés lors de l'incarnation du personnage âgé étaient systématiquement plus longs que les autres (Figure 32B), ce que les auteurs expliquent par l'effet Proteus.



**Figure 32. Environnement virtuel immersif et durée moyenne du déplacement imaginé en fonction de son amplitude et de l'avatar incarné (jeune vs. âgé).** (A) Incarnation du personnage virtuel âgé pour la tâche de marche en imagerie motrice. Quel que soit le personnage incarné (toujours placé à droite), les deux personnages sont présents dans la scène. (B) Les barres d'erreur représentent l'erreur standard pour les cinq amplitudes testées. D'après Beaudoin et al., *Experimental Brain Research*, 2020.

Une étude de Reinhard et al. (2020) s'est intéressée à la persistance de cet effet une fois l'incarnation du personnage virtuel terminée. Ils ont observé qu'après avoir incarné des

<sup>3</sup> Les termes « personnage virtuel » et « avatar » sont utilisés comme des synonymes.

avatars âgés, leurs participants marchaient brièvement mais significativement plus lentement que ceux qui avaient incarné des avatars jeunes. Le stéréotype social lié à l'âge semblerait donc influencer les mouvements imaginés mais aussi avoir une répercussion sur les mouvements réels réalisés. Ainsi, au cours d'une tâche de jugement, un même mouvement réalisé par des personnages associés à des représentations stéréotypées de vigueurs différentes pourrait être jugé plus ou moins vigoureux.

Pour tester cette hypothèse, nous souhaitons poursuivre nos travaux avec la mise en place d'une nouvelle étude visant à évaluer l'influence de l'utilisation de stimuli écologiques ainsi que celle du stéréotype lié à l'âge sur la perception de la vigueur. Pour mener à bien cet objectif, nous prévoyons de remettre en place notre première expérimentation de l'Étude 2, en utilisant les mêmes points lumineux ainsi que des stimuli plus écologiques. Ces stimuli écologiques seront des personnages virtuels<sup>4</sup> en corps entier, avec une condition où le personnage est jeune et une condition où il est âgé (situation sociale ; Figure 33). Cependant, l'utilisation de ces nouveaux stimuli soulève une autre question, celle de la quantité d'informations que l'on présente au participant. En effet, dans la condition du point lumineux, il y a un seul élément présent dans la scène qui s'offre au regard du participant. Or dans les conditions écologiques, c'est l'extrémité de l'index du personnage qui sera animée selon les mêmes caractéristiques que le point. Tout le bras sera donc également animé, jusqu'à l'épaule qui sera fixe. Ainsi, que le participant regarde l'index du personnage virtuel, son épaule, son visage, ou encore ses vêtements, l'ensemble du bras animé restera dans son champ de vision. La quantité d'informations cinématiques disponible sera donc plus importante dans ce nouveau type de stimuli que dans celui du point lumineux, en plus de véhiculer les informations sociales que le point ne possède pas et qui nous serviront à tester l'influence du stéréotype lié à l'âge. C'est pourquoi un troisième type de stimuli sera ajouté : un bras animé, dont les segments et les articulations seront modélisés par des bâtons et des sphères (Figure 33). Ce type de stimuli présentera en effet la même quantité d'informations cinématiques que les personnages, sans pour autant véhiculer d'information sociale. L'ensemble de

---

<sup>4</sup> La création et l'animation des personnages virtuels et des modèles de bras sont réalisées en collaboration avec Laurence BOLOT, Ingénieur en développement d'applications du LISN (Laboratoire Interdisciplinaire des Sciences du Numérique), Université Paris-Saclay.

ces stimuli nous permettra ainsi de distinguer les influences des quantités d'informations cinématiques et sociales dans le jugement de la vigueur d'autrui.



**Figure 33. Stimuli, modèle du bras (A) et personnages virtuels jeune (B) et âgé (C).** Exemples de mouvements de  $80^\circ$  de gauche à droite (pour l'observateur), représentés par la position de départ, une intermédiaire et celle d'arrivée, réalisés par le modèle du bras (A), par le personnage jeune (B) et par le personnage âgé (C).

## 2.2. L'influence d'autrui sur la vigueur en action

Si les études mentionnées ci-dessus se sont intéressées à l'influence de la perception d'autrui sur l'imagerie motrice, peu d'études à notre connaissance se sont intéressées à l'influence de cette perception sur la vigueur du mouvement humain. Dans cette thèse, nous

avons identifié des liens entre la loi de vigueur en action et en perception, mais nous n'avons pas directement testé l'influence que la perception d'autrui pourrait avoir sur les mouvements d'un individu. Or, nous avons une tendance automatique à imiter certaines caractéristiques des mouvements que nous observons chez autrui (Bisio et al., 2010, 2014). Ainsi, la présence d'autrui lorsque nous bougeons pourrait modifier la vigueur de nos mouvements, voire contraindre notre capacité à adopter notre vigueur propre. En effet, les résultats de Bisio et al. (2010) ont montré que la vitesse spontanée des participants s'adaptait involontairement à celle du modèle (humain ou point lumineux indépendamment) qui réalisait des mouvements de pointage en face d'eux, à trois vitesses différentes (lente, moyenne, rapide). Lorsque la consigne d'imiter le modèle leur était donnée, cette contagion motrice (i.e., imitation involontaire des caractéristiques du mouvement observé) augmentait, mais l'imitation restait imparfaite. Cependant, les mouvements réalisés par les modèles avaient les mêmes caractéristiques pour tous les participants, alors que de nombreuses études montrent que les différences inter-individuelles de vigueur sont importantes (Berret et al., 2018; Choi et al., 2014; Labaune et al., 2020; Reppert, et al., 2018). Ainsi, une question subsiste suite à l'étude de Bisio et al. (2010) : dans quelle mesure ce phénomène de contagion motrice est-il sensible à l'écart entre la vigueur propre de l'observateur et la vigueur du mouvement observé ?

Pour répondre à cette question, nous souhaiterions mettre en place un protocole similaire en intégrant cette fois la vigueur propre du participant dans les stimuli. La vigueur des mouvements du point lumineux ou du personnage virtuel serait manipulée pour être proportionnelle à la vigueur propre du participant (e.g., 20% plus lente, 60% plus rapide, etc.). De la même manière que dans le protocole de Bisio et al. (2010), le participant alternerait entre les phases d'observation et de production du mouvement. Nous faisons l'hypothèse qu'il serait plus facile pour les participants de conserver leur vigueur propre lorsque les mouvements du modèle en seraient très différents, puisque les informations issues d'un modèle à la vigueur plus proche seraient plus difficiles à inhiber.

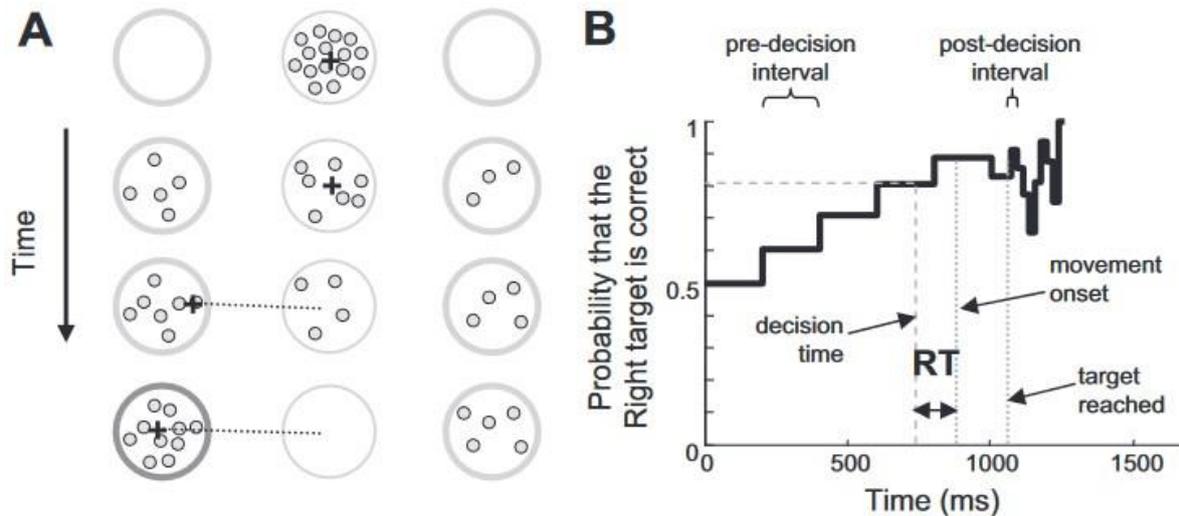
### **3. L'hypothèse d'un coût subjectif du temps pour expliquer le caractère idiosyncrasique de la vigueur**

Les différences inter-individuelles de vigueur, produite et perçue, observées à travers tous nos travaux pourraient s'expliquer par l'existence d'un coût cognitif idiosyncrasique du temps. D'autres paradigmes expérimentaux apportent déjà des arguments en faveur de cette hypothèse en montrant, d'une part, que moduler la valeur du temps a un effet sur les prises de décisions impliquant des mouvements, et d'autre part, qu'il existe une corrélation entre la valeur subjective du temps et la vigueur propre.

#### **3.1. Influence de la valeur du temps sur la prise de décision et la vigueur**

Il est possible de manipuler la valeur du temps pour en déterminer l'effet sur la prise de décision et la vigueur (Carland et al., 2019; Cisek et al., 2009; Derosiere et al., 2021; Reynaud et al., 2020; Thura, 2020; Thura & Cisek, 2017). Cisek et al. (2009) décrivent en effet l'existence d'un *signal d'urgence* qui augmente l'activité neurale au cours du temps jusqu'à ce qu'une décision soit prise. Ainsi, le temps de latence avant une prise de décision a un coût. Ils ont testé cette théorie à l'aide d'un paradigme expérimental de « tâche de jetons » (Figure 34).

Dans cette tâche, un nombre de jetons donné se répartissait régulièrement et aléatoirement entre deux cibles. Dès qu'ils le voulaient au cours de cette répartition, les participants devaient sélectionner la cible qui serait d'après eux la plus remplie des deux à la fin de l'essai, en réalisant un mouvement de pointage dans sa direction. Ainsi au cours de chaque essai, moins il restait de temps pour prendre sa décision et réaliser le mouvement, plus le signal d'urgence augmentait. Une fois la décision prise et le mouvement réalisé, la répartition des jetons accélérerait selon un rythme rapide ou lent en fonction du bloc expérimental. Chaque bloc prenait fin quand les participants avaient réalisé 70 mouvements vers la bonne cible, ce qui les encourageait à s'appliquer à la réussite de la tâche. Les résultats ont montré



**Figure 34. Protocole de la « tâche de jetons ».** (A) Schéma de la tâche de jetons. Rang 1, le participant commence chaque essai en plaçant le curseur dans le cercle central. Rang 2, les jetons commencent à se déplacer vers l'une des deux cibles à une vitesse lente (intervalle de pré-décision : 200 ms entre les mouvements des jetons). Rang 3, le participant fait un choix en déplaçant le curseur. Rang 4, les jetons restants se déplacent plus rapidement vers les cibles (intervalle post-décision : 20 ms dans les blocs rapides et 170 ms dans les blocs lents), et un feedback est donné au sujet. (B) Exemple d'un profil temporel de la probabilité de réussite. Le moment estimé de la décision est calculé en soustrayant le temps de réaction (RT) moyen du participant au moment du début du mouvement, ce qui permet de calculer la probabilité de succès à ce moment-là (ligne pointillée horizontale). D'après Cisek et al., *Journal of Neuroscience*, 2009.

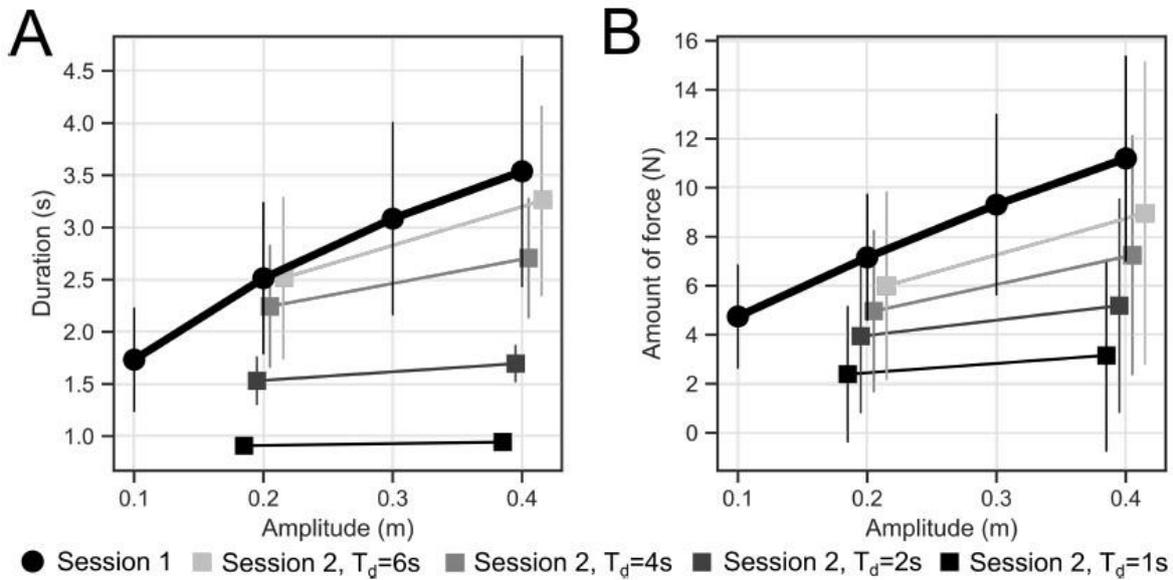
que dans les blocs rapides (quand répondre tôt faisait gagner beaucoup de temps par rapport au rythme de répartition des jetons avant la décision) les participants prenaient leur décision plus vite que dans les blocs lents (où l'intérêt à prendre le risque de répondre tôt était faible car l'accélération des jetons était faible aussi). Ces résultats indiquent que les participants favorisaient la vitesse de décision par rapport à la probabilité de succès de la tâche (avoir choisi la bonne cible), d'autant plus dans les blocs rapides. Dans cette étude, les caractéristiques des mouvements de pointage réalisés pour traduire la prise de décision n'ont pas été étudiées. Cependant, elles ont été étudiées dans une réplique de ce protocole avec des singes, de même que les saccades oculaires réalisées vers les différentes cibles avant la prise de décision (Thura et al., 2014). Les singes étaient récompensés par du jus de fruit à chaque fois qu'ils pointaient la bonne cible. Les résultats ont montré que plus le signal d'urgence augmentait, plus la durée des mouvements de pointage diminuait, et plus la vitesse et l'amplitude des saccades réalisées concomitamment augmentaient. La vitesse de

décision au cours des blocs rapides était aussi globalement plus grande qu'au cours des blocs lents. Ainsi, le signal d'urgence capté par un individu dans une situation semble moduler la vigueur de ses mouvements.

### **3.2. Tendances idiosyncrasiques à dépenser de l'énergie pour gagner du temps**

Pour expliquer la présence de différences inter-individuelles de vigueur importantes, nous faisons l'hypothèse que les modulations des prises de décision pourraient être idiosyncrasiques. En d'autres termes, la valeur du temps pourrait être subjective. Ainsi, un individu qui valoriserait fortement le temps, pour qui donc perdre du temps aurait un coût élevé, aurait intérêt à bouger plus vite même si cela s'accompagne d'un coût énergétique plus important. À l'inverse, un individu qui le valoriserait peu pourrait économiser de l'énergie en bougeant plus lentement. Dernièrement, Berret et Baud-Bovy ont mis en place un protocole de tâche de pointage isométrique (2022). Dans ce protocole, le participant était assis face à un écran et tenait un joystick de la main droite, coude fléchi à 90° et posé sur la table. La force appliquée sur le joystick permettait au participant de déplacer verticalement un curseur à l'écran. Dans une première session expérimentale, la vigueur propre du participant était estimée en mesurant pour 4 amplitudes données (0.1, 0.2, 0.3 et 0.4 m) la force qu'il appliquait sur le joystick et la durée du mouvement de pointage du curseur qui en résultait. Puis dans une seconde session, le mouvement du curseur était préprogrammé pour durer 1, 2, 4 ou 6 secondes pour les amplitudes 0.2 et 0.4 m. Le participant avait alors le choix de n'appliquer aucune force pour laisser le mouvement durer le temps préprogrammé, ou bien de fournir un effort pour accélérer le mouvement du curseur et ainsi gagner du temps. Selon l'hypothèse du coût du temps, les participants devraient dépenser de l'énergie pour gagner du temps même si la tâche aurait pu être réalisée passivement pour un coût énergétique négligeable. Les résultats ont montré que tous les participants choisissaient effectivement d'appliquer de la force sur le joystick pour accélérer les mouvements, d'autant plus pour les durées préprogrammées longues (Figure 35). De plus, le temps ainsi gagné par les partici-

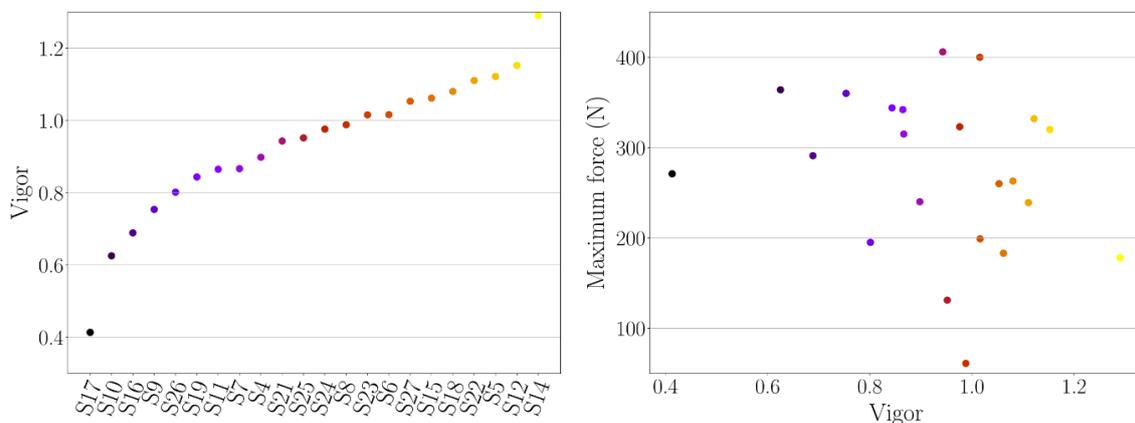
pants était significativement corrélé à leur vigueur propre initialement évaluée et correspondait à la prédiction faite par un modèle optimisant un compromis temps-effort. Ces résultats sont cohérents avec l'existence d'un coût du temps idiosyncrasique pour ces mouvements de pointage isométriques et confirment que le passage du temps est un élément cognitif clé du comportement moteur humain.



**Figure 35. Comportement moyen en fonction de l'amplitude.** (A) Relations amplitude-durée dans les sessions 1 et 2. Les cercles représentent les données de la session 1 pour les 4 amplitudes testées. Les carrés représentent les données de la session 2 pour les 4 durées préprogrammées pour les 2 amplitudes testées. Les barres verticales représentent les écarts types dans tous les cas. (B) Mêmes informations pour les relations amplitude-force. D'après Berret & Baud-Bovy, *Journal of Neurophysiology*, 2022.

Le même genre de protocole pourrait être généralisé pour des mouvements de pointage non isométriques. Par exemple, un exosquelette de membre supérieur pourrait être utilisé pour faire faire passivement des mouvements de pointage à des participants, sur différentes amplitudes et à différentes vitesses. Ces vitesses seraient échelonnées par rapport à la vigueur propre du participant, qui serait préalablement évaluée (e.g., conditions vigueur propre, 2 fois plus lente, 4 fois, 6 fois). Si les participants se laissaient faire, le coût énergé-

tique de l'action serait négligeable mais le mouvement pourrait durer longtemps. Les participants auraient à tout moment la possibilité de forcer contre l'action du robot pour accélérer le mouvement. La force qu'ils fourniraient pour gagner du temps serait alors un indicateur de leur fonction de coût du temps. On pourrait également investiguer les potentiels liens entre ce coût du temps et des traits de personnalité évalués par questionnaire, comme l'impulsivité ou la susceptibilité à l'ennui (Berret et al., 2018). Par ailleurs, puisque dans ce type de protocole la vigueur est calculée à partir de la force que le participant fournit, on peut faire l'hypothèse que la force maximale des participants serait liée à leur vigueur. Cependant, les résultats préliminaires d'une étude en cours montrent que ces deux caractéristiques ne sont pas corrélées (Figure 36).



**Figure 36. Scores de vigueur et leur corrélation avec la force maximale.** Chaque couleur représente un même participant dans les deux graphiques. A gauche, scores de vigueur calculés pour chaque participant pour les mouvements de pointage bras dominant vers le haut, classés dans l'ordre croissant. A droite, corrélation de Pearson non significative entre ces scores de vigueur et la force maximale isométrique du brachio-radial du bras dominant ( $r = -.24$ ,  $p = .27$ ). Expérimentation en cours au CIAMS, menée par Dorian Verdel.

Cette extension aux exosquelettes pourrait avoir des implications importantes en pratique car la vigueur du mouvement des exosquelettes d'assistance est rarement un paramètre pris en compte. Or, la théorie du compromis temps-effort suggère qu'un dispositif d'assistance trop lent pourrait donner lieu à des comportements non désirés, tels qu'une augmentation de l'ennui ou l'apparition de stratégies alternatives pour gagner du temps. Ces comportements risqueraient de nuire à l'utilisabilité et de l'acceptabilité de l'exosquelette.

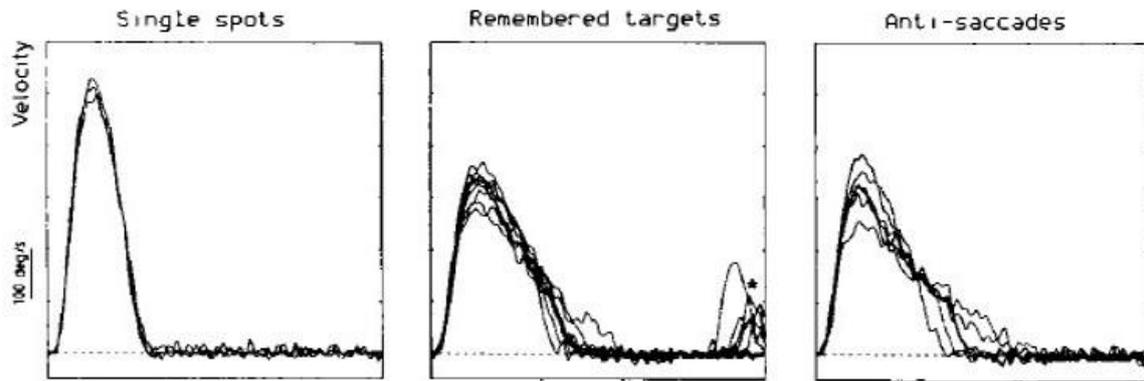
Par ailleurs, pour continuer d'étudier le lien entre mouvement et prise de décision, d'autres protocoles expérimentaux pourraient être testés, notamment dans le contexte du *optimal foraging* (Yoon et al., 2018) ou dans des expériences mesurant séparément le comportement de sujets dans des mouvements dirigés vers un but ou dans une tâche de prise de décision où l'impulsivité ou la susceptibilité à l'ennui pourrait jouer un rôle (e.g., simulation du comportement dans des files d'attente de grands magasins). Ainsi, cela permettra de mieux comprendre les processus communs de la vigueur de nos mouvements et de nos décisions.

#### **4. Consistance de la loi motrice de vigueur**

Les résultats de nos deux articles s'accordent sur le fait que la loi de vigueur est robuste dans toutes les conditions testées : en action et en perception, pour le pointage bras dominant et bras non-dominant, les saccades oculaires et la locomotion. Dans toutes ces conditions également, des différences inter-individuelles ont été montrées, bien qu'en moindre mesure pour la perception. Nous avons évalué la consistance de ces différences inter-individuelles entre les tâches motrices, entre la même tâche réalisée avec deux effecteurs différents, ou encore entre l'action et la perception. Les scores de vigueur dans certaines de ces tâches étaient corrélés (pointage dominant / non-dominant ; pointage / locomotion), alors qu'ils ne l'étaient pas dans d'autres cas (saccades / pointage ; saccades / locomotion ; pointage / perception ; saccades / perception). Le lien entre l'action et la perception a toutefois été établi par la suite dans l'Etude 2. Ces résultats ouvrent des perspectives pour chercher à comprendre pourquoi les scores de vigueurs sont plus corrélés dans certaines tâches que dans d'autres.

#### **4.1. La nature réflexe ou volontaire du mouvement pour expliquer cette consistance ?**

Les résultats de notre première étude ont montré que les scores de vigueur des saccades oculaires évaluées dans notre protocole n'étaient pas corrélés à ceux de la locomotion, ni à ceux du pointage bras dominant ou non-dominant. Ces résultats sont consistants avec ceux de Reppert et al. (2018), qui ne trouvaient pas non plus de lien entre la vigueur des saccades et celle dans les autres tâches motrices évaluées (i.e., les mouvements de tête réalisés concomitamment et des mouvements de pointage bras dominant réalisés concomitamment ou non). Notre deuxième étude a également montré que ces scores de vigueur de saccades n'étaient pas liés à la vigueur perçue chez autrui. Cette singularité pourrait être propre au système oculomoteur, mais elle pourrait également venir de la nature des saccades étudiées dans ces protocoles. En effet, les saccades oculaires se répartissent en deux grandes catégories, les saccades réflexes et les saccades volontaires (Gremmler & Lappe, 2017; Lueck et al., 1990; Munoz & Everling, 2004). Les saccades réflexes sont celles réalisées spontanément vers un stimulus qui apparaît dans notre champ de vision. Parmi les saccades volontaires, on trouve les saccades d'exploration (e.g., lors de la lecture ou de l'observation d'un paysage), les saccades vers un emplacement mémorisé (cible montrée puis retirée du champ de vision du participant, qui doit se souvenir de sa localisation), les saccades retardées (au signal, initiation de la saccade vers un élément qui se trouvait en vision périphérique), les saccades prédictives (anticipation de la trajectoire d'un objet en mouvement), ou encore les anti-saccades (inhibition de la saccade réflexe à l'apparition d'un stimulus pour réaliser une saccade dans le sens inverse). S'ils n'ont pas trouvé de corrélation entre les saccades et les mouvements produits par d'autres effecteurs, Reppert et al. (2018) ont observé une consistance des différences inter-individuelles entre les scores de vigueur des saccades réflexes verticales et horizontales. Cependant, des différences avaient déjà été mises en évidence entre les saccades réflexes et certaines saccades volontaires (Smit et al., 1987; Walker et al., 2000). En effet, ces auteurs avaient montré que les saccades réflexes avaient des pics de vitesse significativement plus élevés que les anti-saccades et les saccades vers un emplacement mémorisé, une durée et un temps de réaction plus courts, une moindre variabilité, et plus grande précision (Figure 37).



**Figure 37. Profils de vitesse de saccades réflexes, saccades vers un emplacement mémorisé et anti-saccades pour un sujet représentatif.** *Saccades horizontales de 19° vers la droite. D'après Smit et al., Eye Movements from Physiology to Cognition, 1987.*

La littérature ne fait donc pas consensus quant à l'existence d'une loi qui régirait l'ensemble du système oculomoteur. Toutefois, les disparités mises en évidence par Smit et al. (1987) pourraient s'expliquer par des différences de contrôle cortical et sous-cortical de ces saccades de natures opposées. En effet, les principales aires corticales oculomotrices sont le champ oculomoteur frontal (FEF, « frontal eye fields » en anglais) et le champ oculomoteur pariétal (PEF, « parietal eye fields » en anglais). Quelle que soit la nature de la saccade initiée, ces deux aires sont activées simultanément. Cependant, leur degré d'activation respectif semble suivre un gradient : l'activation du PEF est maximale pour les saccades réflexes, tandis que celle du FEF est maximale pour les saccades « les plus » volontaires – celles vers un emplacement mémorisé étant considérées comme telles car ce sont celles qui nécessitent le plus de traitement cognitif (Gaymard, 2012; Pierrot-Deseilligny et al., 1995). Braun et al. (1992) ont corroboré ces résultats en mesurant chez des patients ayant une lésion du PEF une altération des saccades réflexes sans incidence sur les saccades volontaires. Dans le cas des anti-saccades, l'activation du cortex préfrontal dorsolatéral (dlPFC, « dorsolateral prefrontal cortex » en anglais) est responsable de l'inhibition de la saccade réflexe (Ploner et al., 2005). Ces différentes structures corticales sont reliées directement ou indirectement à des structures sous-corticales, parmi lesquelles le colliculus supérieur (SC, « superior colliculus » en anglais), qui a une position centrale. En effet, le FEF et le PEF y sont reliés directement, cette voie étant la seule liant le PEF et le SC. Le FEF cependant est également lié au SC via deux autres voies, une passant par les BG et une par le tronc cérébral (Stanton et al., 1988).

Le dlPFC est également lié aux BG. Le fait que les BG soient liés aux structures corticales impliquées dans la production des saccades volontaires est cohérent avec l'hypothèse que les BG seraient centraux dans la régulation de la vigueur. Par ailleurs, Lueck et al. (1990) ont comparé les caractéristiques des saccades réflexes, saccades vers un emplacement mémorisé et anti-saccades pour un groupe de patients PD et un groupe contrôle d'âge correspondant. Leurs résultats ont montré qu'il y avait une différence entre les groupes (altération des mouvements pour le groupe de patients PD) uniquement pour les anti-saccades, pas pour les saccades vers un emplacement mémorisé. Ces résultats corroborent le fait que le contrôle sous-cortical soit différent au sein même des saccades volontaires, qui sont ainsi affectées ou non par la PD. Tous ces résultats sont cohérents avec notre hypothèse selon laquelle les différences de contrôle expliqueraient l'absence de corrélation entre les scores de vigueur des saccades réflexes et ceux des mouvements volontaires étudiés. En effet, puisqu'un même individu a des paramètres de vitesse différents pour des saccades réflexes et volontaires, on peut supposer que le caractère réflexe des saccades étudiées dans notre protocole est à l'origine de cette absence de corrélation.

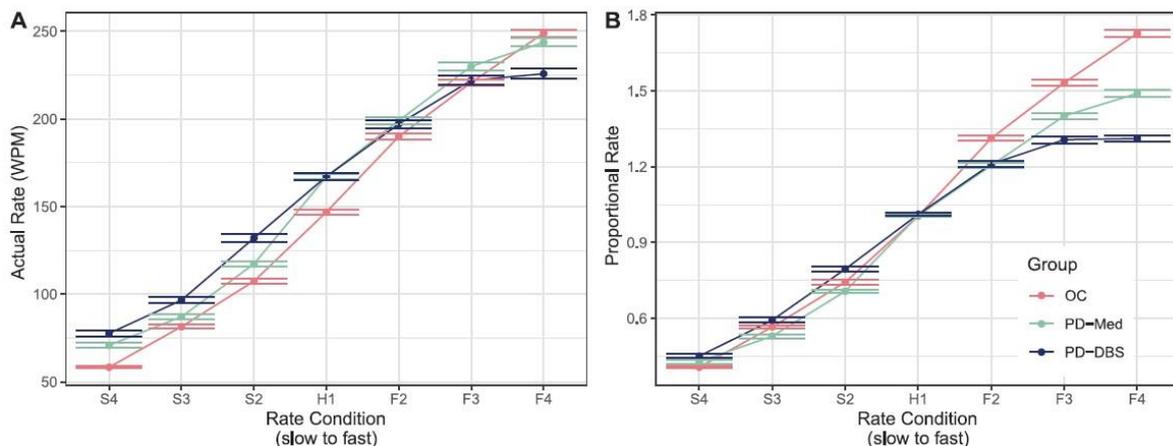
Ainsi, il serait intéressant dans un premier temps de tester la consistance inter-individuelle de tous ces différents types de saccades pour vérifier le caractère idiosyncrasique de la vigueur de mouvement des yeux. Si la consistance est faible, il sera alors intéressant de tester si la vigueur de saccades volontaires – en particulier celle des saccades vers un emplacement mémorisé – s'avère être plus liée à la vigueur d'autres mouvements que les saccades réflexes. De prochains travaux pourront donc viser à identifier dans quelle mesure les vigueurs évaluées chez un individu pour des saccades volontaires de différents types seraient consistantes entre elles, ainsi qu'avec d'autres mouvements volontaires, e.g., des mouvements de pointage, de tête (stabilisée ou libre) ou de locomotion. Il est à noter que le même type de questions s'appliquerait aux mouvements de pointage : par exemple, les personnes les plus rapides dans une tâche de Fitts, donc à vitesse et précision maximales, sont-elles aussi les plus rapides à vitesse spontanée ? Ceci soulève la question de la précision dans le pointage, qui pourrait aussi être une caractéristique individuelle en partie liée à la vigueur et qui mériterait d'être mieux étudiée.

## **4.2. Consistance des différences inter-individuelles de vigueur : communications non-verbale et verbale**

Si nous avons étudié plusieurs comportements au sein de ce travail de thèse (i.e., pointage, saccades, locomotion), ceux-ci ne représentent pas une liste exhaustive des comportements qui pourraient mettre en jeu la vigueur propre d'un individu. On peut souligner que le pointage et les saccades sont des moyens de communications non-verbaux. Or, de nombreuses études se sont intéressées à la communication verbale, et en particulier à la production et à la perception du « rythme naturel d'élocution », une notion assimilable à la vigueur et qui peut également être influencée par autrui. En ce sens, l'étude de la communication verbale et de ses liens avec la communication non-verbale pourrait être enrichissante, en particulier dans un contexte d'étude impliquant des interactions sociales.

Différentes méthodes ont été utilisées pour quantifier ce rythme : le nombre de mots ou de syllabes par minute, le nombre de phonèmes par seconde, la durée totale d'un énoncé donné, la durée totale des pauses silencieuses dans le discours, ou encore le temps total d'articulation (qui correspond à la durée résultant de la soustraction du temps de pause au temps total de l'énoncé ; Costa et al., 2016). Plusieurs arguments suggèrent que ce rythme naturel d'élocution pourrait lui aussi mettre en jeu la vigueur propre que nous avons mesurée dans des mouvements volontaires. Tout d'abord, des études ont montré des différences inter-individuelles dans les rythmes naturels d'élocution (Costa et al., 2016; Lammert et al., 2018). D'après les travaux de Costa et al. (2016), il n'y aurait pas d'effet de l'âge sur ce rythme entre 18 et 60 ans. Ce résultat est cohérent avec ceux obtenus sur la vitesse de marche (environ stable sur cette tranche d'âge puis décroissante à partir de 70-80 ans ; Bohannon, 1997; Figure 13; Schrack et al., 2012; Figure 12). De manière intéressante, les saccades réflexes ont quant à elles une vitesse qui diminue à partir de 30 ans (Irving et al., 2006; Figure 14), ce qui suggère là encore une différence de contrôle de la vigueur entre les mouvements réflexes et les mouvements volontaires. Par ailleurs, Knowles et al. (2021) ont observé une production altérée de la parole à des rythmes auto-sélectionnés chez des patients PD (Figure 38). En effet, après que le rythme naturel d'élocution du participant ait été évalué, celui-ci devait parler à 6 vitesses auto-sélectionnées allant de ce qu'il estimait quatre fois plus lent que son

rythme naturel à ce qu'il estimait quatre fois plus rapide (ordre des rythmes randomisé). Les résultats ont montré que les patients PD variaient moins leur rythme que les autres (i.e., débutaient à un rythme plus élevé que le groupe contrôle, et finissaient à un rythme plus lent), un phénomène qui avait déjà été observé dans le cadre de l'étude des mouvements de pointage chez cette même population (Mazzoni et al., 2007, 2012).



**Figure 38. Rythmes de parole auto-sélectionnés pour chaque groupe dans chaque condition de rythme.** OC : participants contrôles sains âgés ; PD-Med : participants PD sous traitement pharmaceutique standard ; PD-DBS : participants PD ayant subi une chirurgie bilatérale de stimulation cérébrale profonde du noyau sous-thalamique. H1 : rythme « habituel » (i.e., naturel) évalué en premier lieu ; S2/S3/S4 rythmes qu'ils estiment respectivement 2 fois/3 fois/4 fois plus lents (« slow » en anglais) que H1, et F2/F3/F4 idem mais plus rapides (« fast »). (A) Rythme d'élocution réel en mots par minute (WPM, « words per minute » en anglais). (B) Rythme d'élocution proportionnel à H1. D'après Knowles et al., *Journal of Speech, Language, and Hearing Research*, 2021.

Cette hypothèse selon laquelle le rythme d'élocution pourrait dépendre de processus de contrôle communs avec les mouvements volontaires se retrouve en perception de la parole d'autrui. Les travaux de Maslowski et al. (2019) se sont par exemple intéressés à la perception du rythme de parole (durées des voyelles à juger comme longues ou courtes). Leurs résultats ont montré que la perception du rythme de parole était influencée par le contexte de l'écoute (rythme du discours autour des éléments à juger) : les contextes lents entraînent moins de réponses « voyelles perçues comme longues » que les contextes plus rapides. Ainsi, la perception du langage suivrait les mêmes règles que la perception du temps : en effet, Heron et al. (2012) ont montré que la durée perçue d'un stimulus était dépendante de

l'expérience récente du participant (protocole d'adaptation à un stimulus court ou long, puis jugement d'un stimulus test par rapport à un stimulus de référence ; Figure 21).

La question de la perception de la parole d'autrui est incluse dans celle, plus large, de l'influence d'autrui sur le rythme d'élocution d'un individu. Une étude de Freud et al. (2018) a étudié l'influence de l'interaction avec autrui sur le rythme de parole spontané des participants. Ils devaient discuter pendant 4 sessions de 5 min avec deux expérimentatrices alternativement, la première (sessions 1 et 3) parlant à un rythme normal et la deuxième (sessions 2 et 4) à un rythme lent. Les résultats montrent qu'il n'y a pas de corrélation significative entre le rythme de parole des participants et celui de l'expérimentatrice 1 (rythme normal), mais que le rythme d'élocution des participants diminue significativement (bien que faiblement) quand ils discutent avec l'expérimentatrice 2 (rythme lent). Ces différentes études semblent obtenir des résultats similaires à ce que l'on peut observer dans la perception et l'influence d'autrui sur le mouvement.

En se basant sur nos résultats et sur ces études, plusieurs questions peuvent être formulées. Est-ce que la loi de vigueur se retrouverait dans la production du langage, i.e., est-ce que la vitesse de parole et la durée d'un mot, d'une phrase ou d'un discours augmentent spontanément en fonction de sa longueur ? Y aurait-il un lien entre les vigueurs des mouvements que nous avons étudiés et la vigueur de la parole ? Autrement dit, les gens qui ont tendance à marcher plus vite que les autres et pointer du doigt plus vite que les autres auraient-ils également tendance à parler plus vite que les autres ?

La langue des signes est également un modèle d'étude intéressant de la vigueur du mouvement puisqu'il s'agit de gestes pouvant être réalisés plus ou moins rapidement et devant être perçus et compris par autrui. Il s'agit donc d'un cas particulier de la communication, particulièrement intéressant dans notre contexte d'étude puisque les mouvements qui sont générés et perçus sont soumis à la fois aux lois du contrôle moteur et à des contraintes linguistiques. Par exemple, Huenerfauth (2009) a montré que la vitesse de mouvements était inversement liée à leur compréhension par autrui (vitesse évaluée en signes par minutes). Pour étudier la perception des mouvements de la langue des signes, les études

utilisent principalement des modèles faits de points lumineux ou des personnages virtuels animés. Ces études ont montré des différences inter-individuelles de vitesse spontanée des signeurs, ce qui, combiné à d'autres facteurs comme l'accélération ou l'amplitude des gestes, rend le signeur reconnaissable (Al-khazraji et al., 2018; Bigand et al., 2021; Cooper et al., 2011; Poizner et al., 1981). En se basant sur nos précédents résultats, on peut donc formuler l'hypothèse que la vigueur des signeurs lorsqu'ils signent serait liée à la vigueur de leurs autres mouvements ; e.g., les signeurs plus rapides que les autres marcheraient également plus vite que les autres.

## 5. Perspectives d'applications

Les résultats de cette thèse permettent ainsi d'envisager de nombreuses applications, tant industrielles que cliniques.

Dans le domaine industriel par exemple, humains et machines (e.g., bras robotiques) sont souvent engagés dans des tâches collaboratives. La perception du mouvement d'autrui a déjà été étudiée dans des situations sociales d'actions conjointes, ainsi que l'influence de cette perception sur la production du mouvement (Sebanz et al., 2003, 2006). A l'avenir, il pourrait être utile d'implémenter au robot la loi de vigueur basée sur la population, qui produit les mouvements jugés comme étant les plus naturels. L'utilisateur percevrait ainsi le robot comme bougeant le plus « humainement » possible, optimisant leurs chances d'interagir de manière efficiente.

Des applications cliniques peuvent également être envisagées. Sur le même principe de l'optimisation de l'interaction homme-machine en milieu industriel, implémenter la loi de vigueur à un robot d'aide opératoire pourrait être intéressant, ou encore à un exosquelette utilisé en rééducation (dans ce dernier cas, l'implémentation de la vigueur propre de l'utilisateur semblerait optimale). Plus spécifiquement chez une population de patients PD, dont l'avancée de la maladie diminue la vigueur des mouvements, il serait intéressant de les entraîner à produire des mouvements volontaires à une vigueur plus élevée. Par exemple, un

entraînement dans un environnement en réalité virtuelle pourrait être proposé, en faisant incarner aux patients des personnages présentés stéréotypiquement comme vigoureux (jeune, en bonne santé apparente, sportif, dynamique, etc.). Nous pouvons faire l'hypothèse que, grâce à l'effet Proteus provoqué par ce genre d'exercices immersifs, les patients pourraient ainsi être encouragés à produire des mouvements plus vigoureux qu'à leur habitude. Nous pouvons également faire l'hypothèse que les bénéfices pourraient être (du moins temporairement) maintenus en dehors de la simulation (Reinhard et al., 2020).

Pour conclure, cette thèse a apporté de nouvelles connaissances sur la vigueur du mouvement humain, en action et en perception, grâce aux approches combinées du contrôle moteur et de la psychologie expérimentale. S'il semble globalement que la vigueur puisse être une caractéristique individuelle, à l'œuvre dans la production d'un mouvement comme dans la perception et le jugement d'autrui, de nombreuses questions subsistent. Dans l'optique d'affiner notre compréhension de l'utilisation de représentations motrices populationnelles dans la perception de la vigueur d'autrui, le stéréotype lié à l'âge et la quantité d'informations cinématiques et sociales disponibles ont-ils une influence sur le jugement ? Au cours d'une interaction sociale, comment la vigueur d'autrui influence-t-elle celle d'un individu, notamment au regard de l'écart relatif entre leurs vigueurs ? Les vigueurs évaluées au cours de différents types de saccades oculaires volontaires sont-elles liées à celles des mouvements produits par d'autres effecteurs, renforçant l'aspect « trait » de la vigueur ? La vigueur en action est-elle liée au rythme naturel l'élocution ? Dans quelle mesure la vigueur est-elle régie par des processus communs à ceux régissant les prises de décision ? L'implémentation de la loi de vigueur à des robots d'assistance optimiserait-elle leur interaction avec un humain ? Nous avons présenté dans cette discussion des perspectives pour répondre à certaines de ces questions à court terme, et d'autres questions feront l'objet d'études à plus long terme.



# Références

- Accardo, A. P., Pensiero, S., Da Pozzo, S., & Perissutti, P. (1992). Some characteristics of saccadic eye movements in children of primary school age. *Documenta Ophthalmologica*, *80*(2), 189–199. <https://doi.org/10.1007/BF00161245>
- Alexander, G. E., Crutcher, M. D., & DeLong, M. R. (1991). Basal ganglia-thalamocortical circuits: Parallel substrates for motor, oculomotor, “prefrontal” and “limbic” functions. In *Progress in Brain Research* (Vol. 85, pp. 119–146). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(08\)62678-3](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(08)62678-3)
- Alexander, R. McN. (1997). A minimum energy cost hypothesis for human arm trajectories. *Biological Cybernetics*, *76*(2), 97–105. <https://doi.org/10.1007/s004220050324>
- Al-khazraji, S., Berke, L., Kafle, S., Yeung, P., & Huenerfauth, M. (2018). Modeling the Speed and Timing of American Sign Language to Generate Realistic Animations. *Proceedings of the 20th International ACM SIGACCESS Conference on Computers and Accessibility*, 259–270. <https://doi.org/10.1145/3234695.3236356>
- Allan, L. G. (1979). The perception of time. *Perception & Psychophysics*, *26*(5), 340–354.
- Anderson, F. C., & Pandy, M. G. (2001). Dynamic Optimization of Human Walking. *Journal of Biomechanical Engineering*, *123*(5), 381–390. <https://doi.org/10.1115/1.1392310>
- Badets, A., & Rensonnet, C. (2015). Une approche idéomotrice de la cognition. *L'Année psychologique*, *115*(04), 591–635. <https://doi.org/10.4074/S0003503315000238>
- Bahill, A. T., Clark, M. R., & Stark, L. (1975). The main sequence, a tool for studying human eye movements. *Mathematical Biosciences*, *24*(3–4), 191–204. [https://doi.org/10.1016/0025-5564\(75\)90075-9](https://doi.org/10.1016/0025-5564(75)90075-9)
- Bautista, L. M., Tinbergen, J., & Kacelnik, A. (2001). To walk or to fly? How birds choose among foraging modes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *98*(3), 1089–1094. <https://doi.org/10.1073/pnas.98.3.1089>
- 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>
- Beierholm, U., Guitart-Masip, M., Economides, M., Chowdhury, R., Düzel, E., Dolan, R., & Dayan, P. (2013). Dopamine modulates reward-related vigor. *Neuropsychopharmacology*, *38*(8), 1495–1503. <https://doi.org/10.1038/npp.2013.48>
- Berardelli, A. (2001). Pathophysiology of bradykinesia in Parkinson’s disease. *Brain*, *124*(11), 2131–2146. <https://doi.org/10.1093/brain/124.11.2131>

- Bergson, H. (1889). *Essai sur les données immédiates de la conscience*. Presses Universitaires de France.
- Berret, B., & Baud-Bovy, G. (2022). Evidence for a cost of time in the invigoration of isometric reaching movements. *Journal of Neurophysiology*, *127*(3), 689–701.
- Berret, B., Castanier, C., Bastide, S., & Deroche, T. (2018). Vigour of self-paced reaching movement: Cost of time and individual traits. *Scientific Reports*, *8*(1), 1–14. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28979-6>
- Berret, B., & Jean, F. (2016). Why Don't We Move Slower? The Value of Time in the Neural Control of Action. *Journal of Neuroscience*, *36*(4), 1056–1070. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1921-15.2016>
- Bhatia, S. (2017). Conflict and bias in heuristic judgment. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *43*(2), 319–325. <https://doi.org/10.1037/xlm0000307>
- Bigand, F., Prigent, E., Berret, B., & Braffort, A. (2021). How Fast Is Sign Language? A Reevaluation of the Kinematic Bandwidth Using Motion Capture. *2021 29th European Signal Processing Conference (EUSIPCO)*, 711–715. <https://doi.org/10.23919/EUSIPCO54536.2021.9616097>
- Bisio, A., Sciutti, A., Nori, F., Metta, G., Fadiga, L., Sandini, G., & Pozzo, T. (2014). Motor contagion during human-human and human-robot interaction. *PLoS ONE*, *9*(8), e106172. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106172>
- Bisio, A., Stucchi, N., Jacono, M., Fadiga, L., & Pozzo, T. (2010). Automatic versus Voluntary Motor Imitation: Effect of Visual Context and Stimulus Velocity. *PLoS ONE*, *5*(10), e13506. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013506>
- Blakemore, S.-J., & Decety, J. (2001). From the perception of action to the understanding of intention. *Nature Reviews Neuroscience*, *2*(8), 561–567. <https://doi.org/10.1038/35086023>
- Bohannon, R. W. (1997). Comfortable and maximum walking speed of adults aged 20–79 years: Reference values and determinants. *Age and Ageing*, *26*(1), 15–19. <https://doi.org/10.1093/ageing/26.1.15>
- Bornstein, M. H., & Bornstein, H. G. (1976). The pace of life. *Nature*, *259*(5544), 557–559.
- Braun, D., Weber, H., Mergner, Th., & Schulte-Mönting, J. (1992). Saccadic reaction times in patients with frontal and parietal lesions. *Brain*, *115*(5), 1359–1386. <https://doi.org/10.1093/brain/115.5.1359>
- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G. R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R. J., Zilles, K., Rizzolatti, G., & Freund, H.-J. (2001). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: An fMRI study: Cortical activation during action

- observation. *European Journal of Neuroscience*, *13*(2), 400–404. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2001.01385.x>
- Burdet, E., Osu, R., Franklin, D. W., Milner, T. E., & Kawato, M. (2001). The central nervous system stabilizes unstable dynamics by learning optimal impedance. *Nature*, *414*(6862), 446–449. <https://doi.org/10.1038/35106566>
- Calvo-Merino, B., Glaser, D. E., Grèzes, J., Passingham, R. E., & Haggard, P. (2005). Action Observation and Acquired Motor Skills: An fMRI Study with Expert Dancers. *Cerebral Cortex*, *15*(8), 1243–1249. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhi007>
- Carland, M. A., Thura, D., & Cisek, P. (2019). The Urge to Decide and Act: Implications for Brain Function and Dysfunction. *The Neuroscientist*, 1–21. <https://doi.org/10.1177/1073858419841553>
- Casasanto, D., & Boroditsky, L. (2008). Time in the mind: Using space to think about time. *Cognition*, *106*(2), 579–593. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2007.03.004>
- Casile, A., & Giese, M. A. (2006). Nonvisual Motor Training Influences Biological Motion Perception. *Current Biology*, *16*(1), 69–74. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.10.071>
- Cham, R., Studenski, S. A., Perera, S., & Bohnen, N. I. (2008). Striatal dopaminergic denervation and gait in healthy adults. *Experimental Brain Research*, *185*(3), 391–398. <https://doi.org/10.1007/s00221-007-1161-3>
- Champion, R. A., & Warren, P. A. (2017). Contrast effects on speed perception for linear and radial motion. *Vision Research*, *140*, 66–72. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2017.07.013>
- Chandrasekharan, S., Binsted, G., Ayres, F., Higgins, L., & Welsh, T. N. (2012). Factors that affect action possibility judgements: Recent experience with the action and the current body state. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *65*(5), 976–993. <https://doi.org/10.1080/17470218.2011.638720>
- Choi, J. E. S., Vaswani, P. A., & Shadmehr, R. (2014). Vigor of movements and the cost of time in decision making. *Journal of Neuroscience*, *34*(4), 1212–1223. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2798-13.2014>
- Churchland, M. M., Santhanam, G., & Shenoy, K. V. (2006). Preparatory Activity in Premotor and Motor Cortex Reflects the Speed of the Upcoming Reach. *Journal of Neurophysiology*, *96*(6), 3130–3146. <https://doi.org/10.1152/jn.00307.2006>
- Cisek, P., Puskas, G. A., & El-Murr, S. (2009). Decisions in Changing Conditions: The Urgency-Gating Model. *Journal of Neuroscience*, *29*(37), 11560–11571. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1844-09.2009>
- Cooper, H., Holt, B., & Bowden, R. (2011). Sign Language Recognition. *Visual Analysis of Humans*, 539–562.

- Costa, L. M. O., Martins-Reis, V. de O., & Celeste, L. C. (2016). Methods of analysis speech rate: A pilot study. *CoDAS*, *28*(1), 41–45. <https://doi.org/10.1590/2317-1782/20162015039>
- Dayan, E., Casile, A., Levit-Binnun, N., Giese, M. A., Hendler, T., & Flash, T. (2007). Neural representations of kinematic laws of motion: Evidence for action-perception coupling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(51), 20582–20587. <https://doi.org/10.1073/pnas.0710033104>
- Decety, J., & Jeannerod, M. (1996). Mentally simulated movements in virtual reality: Does Fitts's law hold in motor imagery? *Behavioural Brain Research*, *72*(1–2), 127–134.
- Decety, J., Jeannerod, M., & Prablanc, C. (1989). The timing of mentally represented actions. *Behavioural Brain Research*, *34*(1–2), 35–42. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(89\)80088-9](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(89)80088-9)
- Derosiere, G., Thura, D., Cisek, P., & Duque, J. (2021). Trading accuracy for speed over the course of a decision. *Journal of Neurophysiology*, *126*(2), 361–372.
- Desmurget, M., & Turner, R. S. (2010). Motor sequences and the basal ganglia: Kinematics, not habits. *Journal of Neuroscience*, *30*(22), 7685–7690. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0163-10.2010>
- Doya, K. (1999). What are the computations of the cerebellum, the basal ganglia and the cerebral cortex? *Neural Networks*, *12*(7–8), 961–974. [https://doi.org/10.1016/S0893-6080\(99\)00046-5](https://doi.org/10.1016/S0893-6080(99)00046-5)
- Dudman, J. T., & Krakauer, J. W. (2016). The basal ganglia: From motor commands to the control of vigor. *Current Opinion in Neurobiology*, *37*, 158–166. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2016.02.005>
- Eskenazi, T., Rotshtein, P., Grosjean, M., & Knoblich, G. (2012). The neural correlates of Fitts's law in action observation: An fMRI study. *Social Neuroscience*, *7*(1), 30–41. <https://doi.org/10.1080/17470919.2011.576871>
- Faisal, A. A., Selen, L. P. J., & Wolpert, D. M. (2008). Noise in the nervous system. *Nature Reviews Neuroscience*, *9*(4), 292–303. <https://doi.org/10.1038/nrn2258>
- Fitts, P. M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology*, *47*(6), 381–391.
- Flash, T., & Hogan, N. (1985). The coordination of arm movements: An experimentally confirmed mathematical model. *The Journal of Neuroscience*, *5*(7), 1688–1703. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.05-07-01688.1985>
- Freud, D., Ezrati-Vinacour, R., & Amir, O. (2018). Speech rate adjustment of adults during conversation. *Journal of Fluency Disorders*, *57*, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.jflu-dis.2018.06.002>

- Gatto, G., & Goulding, M. (2018). Locomotion Control: Brainstem Circuits Satisfy the Need for Speed. *Current Biology*, *28*(6), R256–R259.
- Gavazzi, G., Bisio, A., & Pozzo, T. (2013). Time perception of visual motion is tuned by the motor representation of human actions. *Scientific Reports*, *3*(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/srep01168>
- Gaymard, B. (2012). Cortical and sub-cortical control of saccades and clinical application. *Revue Neurologique*, *168*(10), 734–740. <https://doi.org/10.1016/j.neurol.2012.07.016>
- Gentsch, A., Weber, A., Synofzik, M., Vosgerau, G., & Schütz-Bosbach, S. (2016). Towards a common framework of grounded action cognition: Relating motor control, perception and cognition. *Cognition*, *146*, 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2015.09.010>
- Georgopoulos, A. P., Schwartz, A. B., & Kettner, R. E. (1986). Neuronal Population Coding of Movement Direction. *Science*, *233*(4771), 1416–1419. <https://doi.org/10.1126/science.3749885>
- Gibaldi, A., & Sabatini, S. P. (2021). The saccade main sequence revised: A fast and repeatable tool for oculomotor analysis. *Behavior Research Methods*, *53*(1), 167–187. <https://doi.org/10.3758/s13428-020-01388-2>
- Gigerenzer, G., & Gaissmaier, W. (2011). Heuristic Decision Making. *Annual Review of Psychology*, *62*(1), 451–482. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-120709-145346>
- Goble, D. J., & Brown, S. H. (2008). The biological and behavioral basis of upper limb asymmetries in sensorimotor performance. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *32*(3), 598–610. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2007.10.006>
- Goettker, A., Braun, D. I., Schütz, A. C., & Gegenfurtner, K. R. (2018). Execution of saccadic eye movements affects speed perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*(9), 2240–2245. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704799115>
- Grafton, S. T., Arbib, M. A., Fadiga, L., & Rizzolatti, G. (1996). Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography. *Experimental Brain Research*, *112*(1), 103–111. <https://doi.org/10.1007/BF00227183>
- Green, L., Fry, A. F., & Myerson, J. (1994). Discounting of Delayed Rewards: A Life-Span Comparison. *Psychological Science*, *5*(1), 33–36.
- Greenwald, A. G. (1970). A choice reaction time test of ideomotor theory. *Journal of Experimental Psychology*, *86*(1), 20–25. <https://doi.org/10.1037/h0029960>
- Gremmler, S., & Lappe, M. (2017). Saccadic suppression during voluntary versus reactive saccades. *Journal of Vision*, *17*(8), 1–10. <https://doi.org/10.1167/17.8.8>

- Grillner, S. (2006). Biological pattern generation: The cellular and computational logic of networks in motion. *Neuron*, *52*(5), 751–766. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2006.11.008>
- Grosjean, M., Shiffrar, M., & Knoblich, G. (2007). Fitts's Law Holds for Action Perception. *Psychological Science*, *18*(2), 95–99. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2007.01854.x>
- Gueugneau, N., & Papaxanthis, C. (2010). Time-of-day effects on the internal simulation of motor actions: Psychophysical evidence from pointing movements with the dominant and non-dominant arm. *Chronobiology International*, *27*(3), 620–639. <https://doi.org/10.3109/07420521003664205>
- Gueugneau, N., Pozzo, T., Darlot, C., & Papaxanthis, C. (2017). Daily modulation of the speed–accuracy trade-off. *Neuroscience*, *356*, 142–150. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2017.04.043>
- Hamilton, A., Wolpert, D., & Frith, U. (2004). Your Own Action Influences How You Perceive Another Person's Action. *Current Biology*, *14*(6), 493–498. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.03.007>
- Harrington, D. L., Haaland, K. Y., & Hermanowicz, N. (1998). Temporal Processing in the Basal Ganglia. *Neuropsychology*, *12*(1), 3–12.
- Harris, C. M., & Wolpert, D. M. (2006). The Main Sequence of Saccades Optimizes Speed-accuracy Trade-off. *Biological Cybernetics*, *95*(1), 21–29. <https://doi.org/10.1007/s00422-006-0064-x>
- Hayashi, M. J., & Ivry, R. B. (2020). Duration Selectivity in Right Parietal Cortex Reflects the Subjective Experience of Time. *The Journal of Neuroscience*, *40*(40), 7749–7758. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0078-20.2020>
- Heron, J., Aaen-Stockdale, C., Hotchkiss, J., Roach, N. W., McGraw, P. V., & Whitaker, D. (2012). Duration channels mediate human time perception. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*(1729), 690–698. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1131>
- Hickok, G. (2009). Eight Problems for the Mirror Neuron Theory of Action Understanding in Monkeys and Humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *21*(7), 1229–1243. <https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21189>
- Hikosaka, O., Takikawa, Y., & Kawagoe, R. (2000). Role of the Basal Ganglia in the Control of Purposive Saccadic Eye Movements. *Physiological Reviews*, *80*(3), 953–978. <https://doi.org/10.1152/physrev.2000.80.3.953>
- Hodges, W. F., & Spielberger, C. D. (1969). Digit span: An indicant of trait or state anxiety? *Journal of Consulting and Clinical Psychology*, *33*(430–434).

- Hommel, B., Müsseler, J., Aschersleben, G., & Prinz, W. (2001). The Theory of Event Coding (TEC): A framework for perception and action planning. *Behavioral and Brain Sciences*, *24*(5), 849–878. <https://doi.org/10.1017/S0140525X01000103>
- Hoyt, D. F., & Taylor, C. R. (1981). Gait and the energetics of locomotion in horses. *Nature*, *292*(5820), 239–240. <https://doi.org/10.1038/292239a0>
- Huang, V. S., & Krakauer, J. W. (2009). Robotic neurorehabilitation: A computational motor learning perspective. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*, *6*(1), 5. <https://doi.org/10.1186/1743-0003-6-5>
- Huenerfauth, M. (2009). A Linguistically Motivated Model for Speed and Pausing in Animations of American Sign Language. *ACM Transactions on Accessible Computing*, *2*(2), 1–31. <https://doi.org/10.1145/1530064.1530067>
- Hwang, J., Kim, S., & Lee, D. (2009). Temporal discounting and inter-temporal choice in rhesus monkeys. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, *3*(9), 1–13. <https://doi.org/10.3389/neuro.08.009.2009>
- Jacoboni, M., Woods, R. P., Brass, M., Bekkering, H., Mazziotta, J. C., & Rizzolatti, G. (1999). Cortical Mechanisms of Human Imitation. *Science*, *286*(5449), 2526–2528. <https://doi.org/10.1126/science.286.5449.2526>
- Inchingolo, P., Spanio, M., & Bianchi, M. (1987). The characteristic peak velocity–mean velocity of saccadic eye movements in man. In *Eye Movements from Physiology to Cognition* (pp. 17–26). Elsevier.
- Irving, E. L., Steinbach, M. J., Lillakas, L., Babu, R. J., & Hutchings, N. (2006). Horizontal Saccade Dynamics across the Human Life Span. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*, *47*(6), 2478–2484. <https://doi.org/10.1167/iovs.05-1311>
- Jacobs, A., & Shiffrar, M. (2005). Walking Perception by Walking Observers. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *31*(1), 157–169. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.31.1.157>
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H., Jessel, T. M., Siegelbaum, S., Hudspeth, A. J., & Mack, S. (2000). *Principles of neural science* (Vol. 4). McGraw-hill.
- Kiehn, O. (2006). Locomotor circuits in the mammalian spinal cord. *Annual Review of Neuroscience*, *29*(1), 279–306. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.29.051605.112910>
- Kim, S., Ashe, J., Hendrich, K., Ellermann, J., Merkle, H., Ugurbil, K., & Georgopoulos, A. (1993). Functional magnetic resonance imaging of motor cortex: Hemispheric asymmetry and handedness. *Science*, *261*(5121), 615–617. <https://doi.org/10.1126/science.8342027>
- Kleiner, M., Brainard, D., Pelli, D., Ingling, A., Murray, R., Broussard, C., & Cornelissen, F. (2007). What's new in Psychtoolbox-3? *Perception*, *36*(14), 1–89.

- Knoblich, G., & Prinz, W. (2001). Recognition of self-generated actions from kinematic displays of drawing. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *27*(2), 456–465.
- Knowles, T., Adams, S. G., & Jog, M. (2021). Speech Rate Mediated Vowel and Stop Voicing Distinctiveness in Parkinson's Disease. *Journal of Speech, Language, and Hearing Research*, *64*(11), 4096–4123. [https://doi.org/10.1044/2021\\_JSLHR-21-00160](https://doi.org/10.1044/2021_JSLHR-21-00160)
- Kobayashi, S., & Schultz, W. (2008). Influence of Reward Delays on Responses of Dopamine Neurons. *Journal of Neuroscience*, *28*(31), 7837–7846. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1600-08.2008>
- Krakauer, J. W., & Mazzoni, P. (2011). Human sensorimotor learning: Adaptation, skill, and beyond. *Current Opinion in Neurobiology*, *21*(4), 636–644. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2011.06.012>
- Kuo, A. D. (2001). A Simple Model of Bipedal Walking Predicts the Preferred Speed–Step Length Relationship. *Journal of Biomechanical Engineering*, *123*(3), 264–269. <https://doi.org/10.1115/1.1372322>
- Labaune, O., Deroche, T., Teulier, C., & Berret, B. (2020). Vigor of reaching, walking, and gazing movements: On the consistency of interindividual differences. *Journal of Neurophysiology*, *123*(1), 234–242. <https://doi.org/10.1152/jn.00344.2019>
- Lacquaniti, F., Carrozzo, M., d'Avella, A., La Scaleia, B., Moscatelli, A., & Zago, M. (2014). How long did it last? You would better ask a human. *Frontiers in Neurobotics*, *8*(2), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fnbot.2014.00002>
- Lammert, A. C., Shadle, C. H., Narayanan, S. S., & Quatieri, T. F. (2018). Speed-accuracy tradeoffs in human speech production. *PLOS ONE*, *13*(9), 1–25. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202180>
- Liepelt, R., Cramon, D. Y. V., & Brass, M. (2008). What is matched in direct matching? Intention attribution modulates motor priming. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *34*(3), 578–591. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.34.3.578>
- Lueck, C. J., Tanyeri, S., Crawford, T. J., Henderson, L., & Kennard, C. (1990). Antisaccades and remembered saccades in Parkinson's disease. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, *53*(4), 284–288. <https://doi.org/10.1136/jnnp.53.4.284>
- Lünenburger, L., Kleiser, R., Stuphorn, V., Miller, L. E., & Hoffmann, K.-P. (2001). Chapter 8 A possible role of the superior colliculus in eye-hand coordination. In *Progress in Brain Research* (Vol. 134, pp. 109–125). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(01\)34009-8](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(01)34009-8)

- Manohar, S. G., Chong, T. T.-J., Apps, M. A. J., Batla, A., Stamelou, M., Jarman, P. R., Bhatia, K. P., & Husain, M. (2015). Reward Pays the Cost of Noise Reduction in Motor and Cognitive Control. *Current Biology*, *25*(13), 1707–1716. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.05.038>
- Manthey, S., Schubotz, R. I., & von Cramon, D. Y. (2003). Premotor cortex in observing erroneous action: An fMRI study. *Cognitive Brain Research*, *15*(3), 296–307. [https://doi.org/10.1016/S0926-6410\(02\)00201-X](https://doi.org/10.1016/S0926-6410(02)00201-X)
- Maslowski, M., Meyer, A. S., & Bosker, H. R. (2019). How the tracking of habitual rate influences speech perception. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *45*(1), 128–138. <https://doi.org/10.1037/xlm0000579>
- Maurice, P., Huber, M. E., Hogan, N., & Sternad, D. (2018). Velocity-Curvature Patterns Limit Human–Robot Physical Interaction. *IEEE Robotics and Automation Letters*, *3*(1), 249–256. <https://doi.org/10.1109/LRA.2017.2737048>
- Mazzoni, P., Hristova, A., & Krakauer, J. W. (2007). Why don't we move faster? Parkinson's disease, movement vigor, and implicit motivation. *Journal of Neuroscience*, *27*(27), 7105–7116. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0264-07.2007>
- Mazzoni, P., Shabbott, B., & Cortes, J. C. (2012). Motor control abnormalities in parkinson's disease. *Cold Spring Harbor Perspectives in Medicine*, *2*(6), a009282. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a009282>
- McKee, S. P. (1981). A local mechanism for differential velocity detection. *Vision Research*, *21*(4), 491–500. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(81\)90095-X](https://doi.org/10.1016/0042-6989(81)90095-X)
- Meck, W. H. (1996). Neuropharmacology of timing and time perception. *Cognitive Brain Research*, *3*(3–4), 227–242.
- Minassian, K., Hofstoetter, U. S., Dzeladini, F., Guertin, P. A., & Ijspeert, A. (2017). The Human Central Pattern Generator for Locomotion: Does It Exist and Contribute to Walking? *The Neuroscientist*, *23*(6), 649–663.
- Moscatelli, A., Scaleia, B. L., Zago, M., & Lacquaniti, F. (2019). Motion direction, luminance contrast, and speed perception: An unexpected meeting. *Journal of Vision*, *19*(6), 1–13. <https://doi.org/10.1167/19.6.16>
- Munoz, D. P., & Everling, S. (2004). Look away: The anti-saccade task and the voluntary control of eye movement. *Nature Reviews Neuroscience*, *5*(3), 218–228. <https://doi.org/10.1038/nrn1345>
- Myerson, J., & Green, L. (1995). Discounting of delayed rewards: Models of individual choice. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *64*(3), 263–276.
- Nambu, A. (2011). Somatotopic Organization of the Primate Basal Ganglia. *Frontiers in Neuroanatomy*, *5*(26), 1–9. <https://doi.org/10.3389/fnana.2011.00026>

- Niv, Y., Daw, N. D., Joel, D., & Dayan, P. (2007). Tonic dopamine: Opportunity costs and the control of response vigor. *Psychopharmacology*, *191*(3), 507–520. <https://doi.org/10.1007/s00213-006-0502-4>
- Noë, A. (2004). *Action in perception*. The MIT Press.
- Opris, I., Lebedev, M., & Nelson, R. J. (2011). Motor planning under unpredictable reward: Modulations of movement vigor and primate striatum activity. *Frontiers in Neuroscience*, *5*(61), 1–12. <https://doi.org/10.3389/fnins.2011.00061>
- Panigrahi, B., Martin, K. A., Li, Y., Graves, A. R., Vollmer, A., Olson, L., Mensh, B. D., Karpova, A. Y., & Dudman, J. T. (2015). Dopamine is required for the neural representation and control of movement vigor. *Cell*, *162*(6), 1418–1430. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2015.08.014>
- Pfister, R., Janczyk, M., Gressmann, M., Fournier, L. R., & Kunde, W. (2014). Good vibrations? Vibrotactile self-stimulation reveals anticipation of body-related action effects in motor control. *Experimental Brain Research*, *232*(3), 847–854. <https://doi.org/10.1007/s00221-013-3796-6>
- Pierrot-Deseilligny, C., Rivaud, S., Gaymard, B., Müri, R., & Vermersch, A.-I. (1995). Cortical control of saccades. *Annals of Neurology*, *37*(5), 557–567. <https://doi.org/10.1002/ana.410370504>
- Ploner, C. J., Gaymard, B. M., Rivaud-Péchéux, S., & Pierrot-Deseilligny, C. (2005). The Pre-frontal Substrate of Reflexive Saccade Inhibition in Humans. *Biological Psychiatry*, *57*(10), 1159–1165. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2005.02.017>
- Poeppel, D., Mangun, G. R., & Gazzaniga, M. S. (2020). *The cognitive neurosciences*. MIT Press.
- Poizner, H., Bellugi, U., & Lutes-Driscoll, V. (1981). Perception of American sign language in dynamic point-light displays. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *7*(2), 430–440.
- Prinz, W. (1997). Perception and Action Planning. *European Journal of Cognitive Psychology*, *9*(2), 129–154. <https://doi.org/10.1080/713752551>
- Pruszynski, J. A., King, G. L., Boisse, L., Scott, S. H., Flanagan, J. R., & Munoz, D. P. (2010). Stimulus-locked responses on human arm muscles reveal a rapid neural pathway linking visual input to arm motor output: Visual responses on human arm muscles. *European Journal of Neuroscience*, *32*(6), 1049–1057. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2010.07380.x>
- Pyke, G. H., Pulliam, H. R., & Charnov, E. L. (1977). Optimal Foraging: A Selective Review of Theory and Tests. *The Quarterly Review of Biology*, *52*(2), 137–154. <https://doi.org/10.1086/409852>

- Ralston, H. J. (1958). Energy-speed relation and optimal speed during level walking. *Internationale Zeitschrift Für Angewandte Physiologie Einschliesslich Arbeitsphysiologie*, *17*(4), 277–283.
- Rao, S. M., Mayer, A. R., & Harrington, D. L. (2001). The evolution of brain activation during temporal processing. *Nature Neuroscience*, *4*(3), 317–323. <https://doi.org/10.1038/85191>
- 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>
- Reppert, T. R., Rigas, I., Herzfeld, D. J., Sedaghat-Nejad, E., Komogortsev, O., & Shadmehr, R. (2018). Movement vigor as a traitlike attribute of individuality. *Journal of Neurophysiology*, *120*(2), 741–757. <https://doi.org/10.1152/jn.00033.2018>
- Reppert, T. R., Servant, M., Heitz, R. P., & Schall, J. D. (2018). Neural mechanisms of speed-accuracy tradeoff of visual search: Saccade vigor, the origin of targeting errors, and comparison of the superior colliculus and frontal eye field. *Journal of Neurophysiology*, *120*(1), 372–384. <https://doi.org/10.1152/jn.00887.2017>
- Reynaud, A. J., Saleri Lunazzi, C., & Thura, D. (2020). *Humans sacrifice decision-making for action execution when a demanding control of movement is required* [Preprint]. Neuroscience. <https://doi.org/10.1101/2020.04.08.028936>
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience*, *27*(1), 169–192. <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.27.070203.144230>
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996a). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research*, *3*(2), 131–141. [https://doi.org/10.1016/0926-6410\(95\)00038-0](https://doi.org/10.1016/0926-6410(95)00038-0)
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996b). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research*, *3*(2), 131–141. [https://doi.org/10.1016/0926-6410\(95\)00038-0](https://doi.org/10.1016/0926-6410(95)00038-0)
- Rizzolatti, G., Fogassi, L., & Gallese, V. (2001). Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature Reviews Neuroscience*, *2*(9), 661–670. <https://doi.org/10.1038/35090060>
- Robbe, D. (2021). *Lost in time: Rethinking duration estimation outside the brain*. [Preprint]. PsyArXiv. <https://doi.org/10.31234/osf.io/3bcfy>
- Robbe, D., & Dudman, J. T. (2020). The Basal Ganglia invigorate actions and decisions. In *The cognitive Neurosciences*.

- Sainburg, R. L. (2005). Handedness: Differential Specializations for Control of Trajectory and Position. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 33(4), 206–213. <https://doi.org/10.1097/00003677-200510000-00010>
- Sainburg, R. L., & Schaefer, S. Y. (2004). Interlimb differences in control of movement extent. *Journal of Neurophysiology*, 92(3), 1374–1383. <https://doi.org/10.1152/jn.00181.2004>
- Schaefer, S. Y., Haaland, K. Y., & Sainburg, R. L. (2007). Ipsilesional motor deficits following stroke reflect hemispheric specializations for movement control. *Brain*, 130(8), 2146–2158. <https://doi.org/10.1093/brain/awm145>
- Schaefer, S. Y., Mutha, P. K., Haaland, K. Y., & Sainburg, R. L. (2012). Hemispheric Specialization for Movement Control Produces Dissociable Differences in Online Corrections after Stroke. *Cerebral Cortex*, 22(6), 1407–1419. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhr237>
- Scholz, V. H., Flaherty, A. W., Kraft, E., Keltner, J. R., Kwong, K. K., Chen, Y. I., Rosen, B. R., & Jenkins, B. G. (2000). Laterality, somatotopy and reproducibility of the basal ganglia and motor cortex during motor tasks. *Brain Research*, 879(1–2), 204–215.
- Schrack, J. A., Simonsick, E. M., Chaves, P. H., & Ferrucci, L. (2012). The role of energetic cost in the age-related slowing of gait speed. *Journal of the American Geriatrics Society*, 60(10), 1811–1816.
- Schütz-Bosbach, S., & Prinz, W. (2007). Perceptual resonance: Action-induced modulation of perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(8), 349–355. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2007.06.005>
- Sebanz, N., Bekkering, H., & Knoblich, G. (2006). Joint action: Bodies and minds moving together. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(2), 70–76. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2005.12.009>
- Sebanz, N., Knoblich, G., & Prinz, W. (2003). Representing others' actions: Just like one's own? *Cognition*, 88(3), B11–B21. [https://doi.org/10.1016/S0010-0277\(03\)00043-X](https://doi.org/10.1016/S0010-0277(03)00043-X)
- Seethapathi, N., & Srinivasan, M. (2015). The metabolic cost of changing walking speeds is significant, implies lower optimal speeds for shorter distances, and increases daily energy estimates. *Biology Letters*, 11(9), 20150486. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0486>
- Selinger, J. C., O'Connor, S. M., Wong, J. D., & Donelan, J. M. (2015). Humans Can Continuously Optimize Energetic Cost during Walking. *Current Biology*, 25(18), 2452–2456. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.016>
- Shadmehr, R. (2010). Control of movements and temporal discounting of reward. *Current Opinion in Neurobiology*, 20(6), 726–730. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.08.017>

- Shadmehr, R., & Ahmed, A. A. (2020). *Vigor: Neuroeconomics of Movement Control*. The MIT Press. <https://doi.org/10.7551/mitpress/12940.001.0001>
- Shadmehr, R., Huang, H. J., & Ahmed, A. A. (2016). A Representation of Effort in Decision-Making and Motor Control. *Current Biology*, *26*(14), 1929–1934. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.05.065>
- Shadmehr, R., & Mussa-Ivaldi, F. A. (1994). Adaptive representation of dynamics during learning of a motor task. *Journal of Neuroscience*, *14*(5), 3208–3224.
- Shadmehr, R., Orban de Xivry, J. J., Xu-Wilson, M., & Shih, T.-Y. (2010). Temporal discounting of reward and the cost of time in motor control. *Journal of Neuroscience*, *30*(31), 10507–10516. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1343-10.2010>
- Shadmehr, R., Reppert, T. R., Summerside, E. M., Yoon, T., & Ahmed, A. A. (2019). Movement Vigor as a Reflection of Subjective Economic Utility. *Trends in Neurosciences*, *42*(5), 323–336. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2019.02.003>
- Shires, J., Joshi, S., & Basso, M. A. (2010). Shedding new light on the role of the basal ganglia-superior colliculus pathway in eye movements. *Current Opinion in Neurobiology*, *20*(6), 717–725. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.08.008>
- Smit, A. C., Cools, A. R., & van Gisbergen, J. A. M. (1987). Dynamics of saccadic tracking responses: Effects of task complexity. In *Eye Movements from Physiology to Cognition* (pp. 7–16). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-70113-8.50005-9>
- Stanton, G. B., Goldberg, M. E., & Bruce, C. J. (1988). Frontal eye field efferents in the macaque monkey: II. Topography of terminal fields in midbrain and pons. *The Journal of Comparative Neurology*, *271*(4), 493–506. <https://doi.org/10.1002/cne.902710403>
- Sternad, D. (2018). It's not (only) the mean that matters: Variability, noise and exploration in skill learning. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *20*, 183–195. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2018.01.004>
- Stevens, J. A., Fonlupt, P., Shiffrar, M., & Decety, J. (2000). New aspects of motion perception: Selective neural encoding of apparent human movements. *Neuroreport*, *11*(1), 109–115.
- Stocker, A. A., & Simoncelli, E. P. (2006). Noise characteristics and prior expectations in human visual speed perception. *Nature Neuroscience*, *9*(4), 578–585. <https://doi.org/10.1038/nn1669>
- Summerside, E. M., Kram, R., & Ahmed, A. A. (2018). Contributions of metabolic and temporal costs to human gait selection. *Journal of The Royal Society Interface*, *15*(143), 20180197. <https://doi.org/10.1098/rsif.2018.0197>

- Takikawa, Y., Kawagoe, R., Itoh, H., Nakahara, H., & Hikosaka, O. (2002). Modulation of saccadic eye movements by predicted reward outcome. *Experimental Brain Research*, *142*(2), 284–291. <https://doi.org/10.1007/s00221-001-0928-1>
- Thomas, E. A. C., & Weaver, W. B. (1975). Cognitive processing and time perception. *Perception & Psychophysics*, *17*(4), 363–367. <https://doi.org/10.3758/BF03199347>
- Thura, D. (2020). Decision urgency invigorates movement in humans. *Behavioural Brain Research*, *382*, 112477. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2020.112477>
- Thura, D., & Cisek, P. (2017). The Basal Ganglia Do Not Select Reach Targets but Control the Urgency of Commitment. *Neuron*, *95*(5), 1160–1170.e5. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2017.07.039>
- Thura, D., Cos, I., Trung, J., & Cisek, P. (2014). Context-dependent urgency influences speed–accuracy trade-offs in decision-making and movement execution. *Journal of Neuroscience*, *34*(49), 16442–16454. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0162-14.2014>
- Tomassini, A., Gori, M., Baud-Bovy, G., Sandini, G., & Morrone, M. C. (2014). Motor Commands Induce Time Compression for Tactile Stimuli. *Journal of Neuroscience*, *34*(27), 9164–9172. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2782-13.2014>
- Tomassini, A., Vercillo, T., Torricelli, F., & Morrone, M. C. (2018). Rhythmic motor behaviour influences perception of visual time. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *285*(1888), 20181597. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1597>
- Treisman, M., Faulkner, A., Naish, P. L. N., & Brogan, D. (1990). The Internal Clock: Evidence for a Temporal Oscillator Underlying Time Perception with Some Estimates of its Characteristic Frequency. *Perception*, *19*(6), 705–742. <https://doi.org/10.1068/p190705>
- Trommershäuser, J., Maloney, L. T., & Landy, M. S. (2003). Statistical decision theory and trade-offs in the control of motor response. *Spatial Vision*, *16*(3–4), 255–275. <https://doi.org/10.1163/156856803322467527>
- Turner, R. S., & Desmurget, M. (2010). Basal ganglia contributions to motor control: A vigorous tutor. *Current Opinion in Neurobiology*, *20*(6), 704–716. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.08.022>
- Usherwood, J. R. (2005). Why not walk faster? *Biology Letters*, *1*(3), 338–341. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0312>
- van Knippenberg, A., & Dijksterhuis, A. (2000). Social Categorization and Stereotyping: A Functional Perspective. *European Review of Social Psychology*, *11*(1), 105–144. <https://doi.org/10.1080/14792772043000013>

- Viaro, R., Maggiolini, E., Farina, E., Canto, R., Iriki, A., D'Ausilio, A., & Fadiga, L. (2021). Neurons of rat motor cortex become active during both grasping execution and grasping observation. *Current Biology*, *31*, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.07.054>
- Viviani, P., & Flash, T. (1995). Minimum-Jerk, Two-Thirds Power Law, and Isochrony: Converging Approaches to Movement Planning. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *21*(1), 32–53.
- Viviani, P., & Stucchi, N. (1992). Biological Movements Look Uniform: Evidence of Motor-Perceptual Interactions. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *18*(3), 603–623.
- Walker, R., Walker, D. G., Husain, M., & Kennard, C. (2000). Control of voluntary and reflexive saccades. *Experimental Brain Research*, *130*(4), 540–544. <https://doi.org/10.1007/s002219900285>
- Wang, C., Xiao, Y., Burdet, E., Gordon, J., & Schweighofer, N. (2016). The duration of reaching movement is longer than predicted by minimum variance. *Journal of Neurophysiology*, *116*(5), 2342–2345. <https://doi.org/10.1152/jn.00148.2016>
- Wichmann, T., & DeLong, M. R. (2006). Deep Brain Stimulation for Neurologic and Neuropsychiatric Disorders. *Neuron*, *52*(1), 197–204. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2006.09.022>
- Williams, D. M., Sharma, S., & Bilodeau, M. (2002). Neuromuscular fatigue of elbow flexor muscles of dominant and non-dominant arms in healthy humans. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, *12*(4), 287–294. [https://doi.org/10.1016/S1050-6411\(02\)00024-X](https://doi.org/10.1016/S1050-6411(02)00024-X)
- Wilson, M., & Knoblich, G. (2005). The Case for Motor Involvement in Perceiving Conspecifics. *Psychological Bulletin*, *131*(3), 460–473. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.131.3.460>
- Wong, L., Manson, G. A., Tremblay, L., & Welsh, T. N. (2013). On the relationship between the execution, perception, and imagination of action. *Behavioural Brain Research*, *257*, 242–252. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2013.09.045>
- Woodworth, R. S. (1899). Accuracy of voluntary movement. *The Psychological Review: Monograph Supplements*, *3*(3), i–114. <https://doi.org/10.1037/h0092992>
- Xu-Wilson, M., Zee, D. S., & Shadmehr, R. (2009). The intrinsic value of visual information affects saccade velocities. *Experimental Brain Research*, *196*(4), 475–481. <https://doi.org/10.1007/s00221-009-1879-1>
- Yandell, M. B., & Zelik, K. E. (2016). Preferred Barefoot Step Frequency is Influenced by Factors Beyond Minimizing Metabolic Rate. *Scientific Reports*, *6*(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/srep23243>

- 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>
- Yoon, T., Geary, R. B., Ahmed, A. A., & Shadmehr, R. (2018). Control of movement vigor and decision making during foraging. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 115*(44), E10476–E10485. <https://doi.org/10.1073/pnas.1812979115>
- Young, S. J., Pratt, J., & Chau, T. (2009a). Misperceiving the speed-accuracy tradeoff: Imagined movements and perceptual decisions. *Experimental Brain Research, 192*(1), 121–132. <https://doi.org/10.1007/s00221-008-1563-x>
- Young, S. J., Pratt, J., & Chau, T. (2009b). Target-directed movements at a comfortable pace: Movement duration and Fitts's law. *Journal of Motor Behavior, 41*(4), 339–346. <https://doi.org/10.3200/JMBR.41.4.339-346>
- Zauberman, G., Kim, B. K., Malkoc, S. A., & Bettman, J. R. (2009). Discounting time and time discounting: Subjective time perception and intertemporal preferences. *Journal of Marketing Research, 46*(4), 543–556.