

Thèse de Doctorat

Yannick DAVIAUX

*Mémoire présenté en vue de l'obtention du
grade de Docteur de l'Université de Nantes
sous le label de L'Université Nantes Angers Le Mans*

École doctorale : ED 504 « Cognition, Éducation, Interactions »

Discipline : CNU 74 « Sciences et techniques des activités physiques et sportives »

Spécialité : Neurosciences

Unité de recherche : EA 4334 « Motricité, Interactions, Performance »

UFR STAPS – Université de Nantes

25 bis, Boulevard Guy Mollet, BP 72206

44322 NANTES cedex 3

Soutenu le 18 Septembre 2015

Intégration sensorimotrice et contexte somatosensoriel

**Vers une meilleure compréhension des processus neuronaux
impliqués dans le couplage action-perception**

JURY

Rapporteurs :	Marion LUYAT , Maître de conférences HDR, EA 4072 PSITEC, Université de Lille Christian COLLET , Professeur des universités, EA 647 CRIS, Université de Lyon 1 Claude Bernard
Examineurs :	Jessica TALLET , Maître de conférences, EA 4651 PRISSMH-LAPMA, Université Toulouse III Paul Sabatier Yannick BLANDIN , Professeur des universités, UMR 7295 CeRCA, Université de Poitiers
Invité :	David AMARANTINI , Maître de conférences, UMRS 825 ICHN, Université Toulouse III Paul Sabatier
Directeur de Thèse :	Christophe CORNU , Professeur des universités, EA 4334 MIP, Université de Nantes
Co-Directeur de Thèse :	Thibault DESCHAMPS , Maître de conférences, EA 4334 MIP, Université de Nantes

Remerciements

Les années de thèse sont comparables à un gros concert de rock en plein mois d'Août. En prenant le billet, on sait à quoi s'attendre : de la chaleur, de la poussière et peu de répis entre les chansons. Mais ce sont aussi les rencontres et toute l'énergie dégagée qui en font une période unique !

Sur scène

Sur scène, mes directeurs de thèse : Thibault au chant et Christophe à la batterie, les deux éléments forts qui m'ont transporté lors du concert. Un duo de choc, de vrais punks de la science, la veste à clou en moins pour l'un et les cheveux en moins pour l'autre. Je souhaitais leur témoigner toute ma reconnaissance pour nos moments de réflexion et de partage, pour leur expertise, et pour leur patience. Thibault, merci pour les valeurs humaines dont tu fais preuve quotidiennement, valeurs que tu transmets à ton entourage et qui m'ont touché au cours de ces 3 années à travailler ensemble. Je garde en tête nos échanges dans ce pub à Amsterdam, affalés dans un canapé à refaire le monde devant un match de foot que nous n'avions même pas regardé pour des raisons obscures. Christophe, merci pour ta capacité à avoir rythmé cette thèse et ta complicité. Ton sens de l'humour a contribué à rendre la charge de travail plus agréable (cf. l'impression d'écran sur ton ordinateur). Une de tes fans, la petite mamie de la fête de la science avec son siège portable, m'a recontacté pour avoir un autographe de ta part. Je lui ai donc donné ton numéro de téléphone. Si jamais elle t'envoie un message, voici la démarche à suivre : bouton vert, flèche du bas, bouton ok.

Avec eux nos collaborateurs de Toulouse sur ce travail de thèse : Jessica à la guitare et David à la basse, éléments dont l'expertise et l'investissement ont caractérisé le style et l'ambiance survoltée(G) dégagés par le groupe. Jess, merci pour tes conseils et ta finesse dans nos échanges, qui m'ont permis de faire un point lorsque nécessaire. Avec un petit à la maison et un autre qui vient juste d'arriver, tu rock très fort sur scène ! Promis demain j'arrête d'écrire des romans en guise de mail. David, merci pour ta rigueur et ta franchise, qui m'ont permis d'avancer efficacement sur ce travail. Merci aussi pour ton groove, les murs du Shame Rock Pub sur le vieux port de Marseille en tremblent encore. On se retrouve sur les prochaines dates de la tournée prévue à Nantes, soutenance et ACAPS 2015.

Il y aussi ce copain que l'on rencontre en plein milieu d'un pogo et avec qui l'on partage un tas de points communs, qui grimpe sur scène, prend une guitare, joue avec le groupe et scotche tout le monde. Ce copain c'est Sylvain, qui m'a fait l'honneur de partager ses connaissances et de participer à ce travail sous de multiples casquettes : d'abord doctorant Toulousain sous la direction de Jess et David, puis ATER Nantais sous la direction de Thibault et Christophe, et enfin MCF Valenciennois. Sylvain, mon grand frère de thèse, merci pour tes précieux conseils sur ce travail et sur la manière d'aborder les années de thèse. Merci aussi pour nos débats sur la musique, les sciences, Cédric Villani, le meilleur moyen de faire un barbecue, ta défaite à la pétanque, la coupe de cheveux de Tim Mullen et j'en passe.

Merci également au Pr Yannick Blandin, pour ses conseils avisés en comité de suivi de thèse, ainsi qu'aux Pr Christian Collet et Dr Marion Luyat pour avoir accepté d'expertiser ce travail de thèse.

Dans le public

Un concert, ça se vit avec les copains.

Parmi les plus déchaînés, je voudrais remercier en premier lieu les copains de Nantes, toujours motivés quelque soit l'enjeu, au labo et sur un terrain de sport comme en centre-ville, et grâce à qui l'avancé de la thèse prenait un sacré coup derrière la tête le vendredi matin. Tout d'abord Hugo H., dit aussi « Hugo C. » : bientôt la fin de la thèse mon copain, accroches toi ! T'auras droit à un magnifique exemplaire dédicacé du livre « 123 repas avec Blandine » le jour de ta soutenance, si ça peut te motiver. Ensuite Medhi, mon jeune padawane : n'écoutes pas les autres, la 11^{ème} dimension existe en physique relativiste, mais plus à partir de 22h. Hugo V., le renard des greens de golf : il paraît que les enregistrements vidéo du parking de Tour de Bretagne sont disponibles en vente libre chez tous les meilleurs libraires. Val, le mix parfait entre Steven Seagal et Ben Harper (pour le côté velu-crêpu) : méfies-toi de Caresse, elle va te mettre aux arrêts. Mat « Peter McCalloway » Ploplo : je m'engage à organiser le rapatriement d'une machine à coups de poing de fête forraine pour ta soutenance de thèse. Lilian « assaaaaaaa / B2O » : alors là copain, je ne sais pas comment on va faire, mais vu le niveau de ta soirée de soutenance, va falloir assurer pour faire au moins aussi bien ! Robin « Poney / Pikachu » : tu préfères passer 3 ans dans un bureau à St Étienne ou 3 ans dans « la savanne » ? Ricardo, le seul portugais au monde sans moustache : on passera du Lynda de Souza à la prochaine soirée karaoké, promis. Thomas « Katana », la seule tortue ninja avec un caniche sur la tête : prépares toi à l'avance, on t'amènera à la scène Michelet pendant la semaine de l'ACAPS. Guillaume : je te lègue mon pistolet à fléchettes en mousse, pour pouvoir te défendre contre les énervés du bureau 111. Niels « flying deutschman » : va falloir que tu nous expliques comment tu fais pour tenir debout aussi longtemps.

À la buvette

Un passage obligé dans un concert, c'est celui de la buvette : pour se désaltérer, pour décompresser, pour reprendre des forces et repartir de plus belle ! Un gros merci à tous mes copains du LTDT pour leur soutien, à commencer par Lolo « Monsieur Saucisse » : shotgun une collocation avec un jardin. Justine « 25 DU in a raw » : t'es une machine Juju, cet hiver on fait les winter games sans faute ! Camille « Piboule » : cc. Hugo V. ? Sarah « croche » : tu chantes faux. Bubu et Marion : bientôt trois les copains, ça me tarde de voir à quoi elle va ressembler ! Micka et Clémentine : vous êtes déjà trois chez vous, mais vous, c'est un chat. Maxime et Marie : on a un peu piétiné vos tomates en voulant faire une surprise pour l'anniversaire de Marie ... Poilou et Anhaïs : vous en avez pas marre de manger du riz ? Revenez vite ! Kéwin et Cyroul, une grosse pensée pour vous, on se retrouve vite pour un surf et un barbecue.

Un grand merci aussi aux copains de la LMDB : mon Greg, ça y est tu es docteur, plus besoin de faire des salto devant la fac pour impressionner les étudiantes ! Mon Ro, ça y est tu as ton téléski nautique, plus besoin de gruger les sessions d'une heure au park de Bourg-en-Bresse pour faire une heure de plus ! Mon Dam's, ça y est tu bosses dans une entreprise de composite pas très loin des pistes de ski, plus besoin d'aller à Nelson pour profiter de la neige ! Mon Hugal, ça y est tu as ta maison, plus besoin de euh... Voilà.

Ce travail a fait l'objet des publications et communications suivantes :

Publications dans des revues scientifiques internationales à comité de lecture

Daviaux, Y., Mignardot, J.B., Cornu, C., & Deschamps, T. (2014). Effects of total sleep deprivation on the perception of action capabilities. *Experimental Brain Research*, 232, 2243-2253.

Daviaux, Y., Cremoux, S., Tallet, J., Amarantini, D., Cornu, C., & Deschamps, T. (2015). An enhanced experimental procedure to rationalize on the impairment of perception of action capabilities. *Psychological Research*, in press. doi:10.1007/s00426-015-0653-1.

Daviaux, Y., Cremoux, S., Tallet, J., Amarantini, D., Cornu, C., & Deschamps, T. (2015). I can't reach it! Body representation and theta sensorimotor rhythm: for a better understanding of impaired action-perception coupling. *The Journal of Neurosciences* (under review).

Publications en préparation

Cremoux, S., **Daviaux, Y.**, Tallet, J., Amarantini, D., Cornu, C., & Deschamps, T. (2015). (en préparation). Cortico-cortical coherence towards neurophysiological processes underlying impaired action-perception coupling.

Daviaux, Y., Deschamps, T., & Cornu, C. (en préparation). Altered musco-articular mechanical properties in the action-perception coupling.

Communications orales et posters en congrès internationaux

Cremoux, S., **Daviaux, Y.**, Amarantini, D., Deschamps, T., Cornu, C., & Tallet, J. (2015). *Cortico-cortical coherence elicits neurophysiological processes underlying impaired action-perception coupling*. Symposium "Time-frequency coherence analysis between electrophysiological signals provides new insights into the mechanisms underlying the control and perception of motor action", présenté au 16^{ème} Congrès International de l'Association des Chercheurs en Activités Physiques et Sportives, Nantes (France), 26-28 octobre 2015.

Daviaux, Y., Deschamps, T., & Cornu, C. (2015). *L'altération des caractéristiques mécaniques musculo-articulaires ne conduit pas à une détérioration du couplage action-perception*. Communication orale présentée au 16^{ème} Congrès International de l'Association des Chercheurs en Activités Physiques et Sportives, Nantes (France), 26-28 octobre 2015.

Daviaux, Y., Cremoux, S., Tallet, J., Amarantini, D., Cornu, C., & Deschamps, T. (2015). *Impaired perception of reaching capabilities involves an atypical sensorimotor activity over the contralateral premotor area*. Communication affichée présentée au 9^{ème} World Congress of the International Brain Research Organisation, Rio (Bresil), xxx-xxx July 2015.

Daviaux, Y., Cremoux, S., Tallet, J., Amarantini, D., Cornu, C., & Deschamps, T. (2014). *Effects of anxiety on the perception of action capabilities: towards a sensorimotor integration perspective*. Communication orale présentée au 19^{ème} congrès annuel de l'European Congress of Sport Science, Amsterdam, 2-5 July 2014.

Résumé de thèse

La réalisation d'actions motrices efficaces est essentielle aux interactions avec notre environnement. Une des clefs du succès de ces actions réside dans la potentialisation effective du couplage action-perception. La littérature abonde pourtant de circonstances de détérioration comportementale de ce couplage, i.e. lorsque l'état somatosensoriel des individus est altéré. Les travaux de cette thèse visent à appréhender les processus neuronaux impliqués dans cette détérioration.

Nous évoquerons comment les travaux menés dans la littérature ont guidé notre attention jusqu'aux transformations corticales relatives à la fonction sensorimotrice. Les contraintes expérimentales relatives aux études comportementales seront identifiées et justifieront la mise en place d'une nouvelle procédure, permettant d'appréhender les corrélats corticaux de la détérioration du couplage à partir de mesures de l'activité électroencéphalographique (EEG).

Les résultats, obtenus dans une tâche de pointage d'un objet placé à distances variables, seront discutés au regard de la construction de la représentation sensorimotrice du corps. La plasticité de cette représentation expliquera la détérioration du couplage action-perception, dans le cadre spécifique de ce paradigme. Les interprétations seront élargies aux concepts d'image du corps, de schéma du corps et d'espace péripersonnel.

Mots clés

Couplage action-perception, intégration sensorimotrice, contexte somatosensoriel, cortex prémoteur, cortex pariétal, représentation du corps, EEG, tâche de pointage

Actual- D_{\max} :	Performance maximale réelle
ANX :	Condition expérimentale de restriction respiratoire (ANXiété)
BIO system :	Box for Interaction with Objects system (Oliveira et al. 2012) (FR : système permettant d'étudier les activités corticales relatives à l'interactions avec des objets)
CoRea :	Réactivité Corticale
CRB :	Channel Reactivity Based method (FR : méthode basée sur la réactivité des canaux EEG)
CTL :	Condition expérimentale contrôle
EEG :	ElectroEncéphaloGraphie
EXC :	Condition expérimentale relative à l'exercice EXCentrique
EMG :	ElectroMyoGraphie
EOG :	Electro-OculoGraphie
ERD :	Event-Related Desynchronisation (FR : désynchronisation liée à un événement)
ERS :	Event-Related Synchronisation (FR : synchronisation liée à un événement)
ERSP :	Event-Related Spectrum Power (FR : puissance spectrale liée à un événement)
MVC :	Maximal Voluntary Contraction (FR : contraction maximale volontaire)
NON-REACH :	Condition pour laquelle le verre est perçu comme inatteignable
NormERD :	Normalized Event-Related Desynchronisation (FR : désynchronisation normalisée liée à un événement)
NormERS :	Normalized Event-Related Synchronisation (FR : synchronisation normalisée liée à un événement)
Perceived- D_{\max} :	performance maximale estimée
REACH :	condition pour laquelle le verre est perçu comme atteignable
ROIs :	Regions Of Interest (FR : régions d'intérêt)

CHAPITRE 1 - AVANT-PROPOS	14
CHAPITRE 2 - INTRODUCTION	18
2.1 LA MOTRICITÉ HUMAINE	19
2.2 L'ACTION, LA PERCEPTION ET L'INTEGRATION DES INFORMATIONS.....	20
2.3 L'APPROCHE DE LA THESE.....	21
CHAPITRE 3 - CADRE THEORIQUE	23
3.1 LE COUPLAGE ACTION-PERCEPTION EN VUE DE L'ACTION MOTRICE : CADRE THEORIQUE GENERAL.....	24
3.1.1 <i>Rôle central du corps et de l'expérience sensorimotrice dans le couplage action-perception.....</i>	24
3.1.2 <i>Rôle simulateur du réseau cortical de la motricité</i>	25
3.2 CADRE THEORIQUE DES PROCESSUS NEUROPHYSIOLOGIQUES	30
3.2.1 <i>Le couplage action-perception au cœur du réseau visuo-moteur.....</i>	30
3.2.2 <i>Régions corticales multimodales et représentation sensorimotrice du corps.</i>	34
3.2.3 <i>Transformations corticales du réseau visuo-moteur.....</i>	35
3.3 CADRE THEORIQUE DES ALTERATIONS COMPORTEMENTALES	43
3.3.1 <i>Paysage des études comportementales du couplage action-perception.....</i>	43
3.3.2 <i>Détérioration du couplage action-perception et altération somatosensorielle 45</i>	
3.3.3 <i>Détérioration du couplage action-perception et altération somatosensorielle: le cas de la fonction sensorimotrice.....</i>	49
3.4 DES ALTERATIONS COMPORTEMENTALES AUX PROCESSUS NEURONAUX SOUS-JACENTS : QUELLES CONTRAINTES, QUELLES PRECAUTIONS ?.....	53
3.4.1 <i>Tâche expérimentale: body-scaled ou action-scaled?</i>	53
3.4.2 <i>Evaluation de la précision du couplage action-perception.....</i>	56
3.4.3 <i>Quantification des altérations somatosensorielles.....</i>	64
3.4.4 <i>La technique d'électroencéphalographie comme moyen d'investigation.....</i>	66
3.5 PROCEDURE & DISPOSITIF OPTIMISES POUR L'ETUDE ET L'INTERPRETATION DE LA DETERIORATION DU COUPLAGE ACTION-PERCEPTION	75
3.5.1 <i>Procédure expérimentale comportementale.....</i>	75
3.5.2 <i>Dispositifs expérimentaux et enregistrements électrophysiologiques.....</i>	76
3.6 RESUME DU CADRE THEORIQUE ET PROBLEMATIQUES	81
CHAPITRE 4 - CONTRIBUTIONS EXPERIMENTALES	82
4.1 RESUME DES ETUDES	83
4.1.1 <i>Étude 1 - L'altération des caractéristiques mécaniques musculo-articulaires comme manipulation somatosensorielle: conséquence sur le couplage action- perception</i>	83
4.1.2 <i>Étude 2 - La restriction respiratoire comme manipulation somatosensorielle de l'état d'anxiété: conséquence sur le couplage action-perception</i>	84
4.1.3 <i>Étude 3 - Rythmes corticaux de la fonction sensorimotrice: vers une meilleure compréhension de la détérioration du couplage action-perception.....</i>	84
4.1.4 <i>Conclusion générale</i>	85
4.2 ÉTUDE 1 – L'ALTERATION DES CARACTERISTIQUES MECANIQUES MUSCULO-ARTICULAIRES COMME MANIPULATION SOMATOSENSORIALE : CONSEQUENCE SUR LE COUPLAGE ACTION- PERCEPTION.....	86
4.2.1 <i>Rappel des objectifs</i>	86
4.2.2 <i>Caractérisation de la manipulation somatosensorielle: l'exercice excentrique 86</i>	
4.2.3 <i>Hypothèses.....</i>	88
4.3 MATERIEL ET METHODE.....	89
4.3.1 <i>Participants.....</i>	89

4.3.2	<i>Dispositif expérimental</i>	89
4.3.3	<i>Procédure expérimentale</i>	90
4.3.4	<i>Analyse des données</i>	98
4.3.5	<i>Statistiques</i>	100
4.4	RESULTATS	101
4.4.1	<i>Vérification des conditions expérimentales</i>	101
4.4.2	<i>Résultats des analyses statiques</i>	102
4.5	DISCUSSION PARTIELLE	106
4.6	CONCLUSION PARTIELLE	109
4.7	ÉTUDE 2 – LA RESTRICTION RESPIRATOIRE COMME MANIPULATION SOMATOSENSORIELLE DE L'ÉTAT D'ANXIÉTÉ : CONSEQUENCE SUR LE COUPLAGE ACTION-PERCEPTION	111
4.7.1	<i>Rappel des objectifs</i>	111
4.7.2	<i>Caractérisation de la manipulation somatosensorielle: l'état d'anxiété</i>	111
4.7.3	<i>Hypothèses</i>	112
4.8	MATERIEL ET METHODE.....	112
4.8.1	<i>Participants</i>	112
4.8.2	<i>Dispositif expérimental</i>	113
4.8.3	<i>Procédure expérimentale</i>	113
4.8.4	<i>Analyse des données</i>	116
4.8.5	<i>Traitement statistique</i>	117
4.9	RESULTATS	118
4.9.1	<i>Score d'inconfort respiratoire</i>	118
4.9.2	<i>Performance maximale estimée</i>	119
4.9.3	<i>Performance de discrimination</i>	119
4.10	DISCUSSION PARTIELLE.....	120
4.10.1	<i>Anxiété, stratégies visuelles et charge cognitive</i>	121
4.10.2	<i>La sous-estimation pourrait-elle être une conséquence de l'altération de la fonction sensorimotrice?</i>	122
4.11	CONCLUSION PARTIELLE	124
4.12	ÉTUDE 3 - RYTHMES CORTICAUX DE LA FONCTION SENSORIMOTRICE: VERS UNE MEILLEURE COMPREHENSION DE LA DETERIORATION DU COUPLAGE ACTION-PERCEPTION.....	126
4.12.1	<i>Rappel des objectifs</i>	126
4.12.2	<i>Caractérisation de la manipulation somatosensorielle: l'état d'anxiété</i>	127
4.12.3	<i>Hypothèses de l'étude</i>	128
4.13	MATERIEL ET METHODE.....	128
4.13.1	<i>Participants</i>	128
4.13.2	<i>Dispositif expérimental et conditions expérimentales</i>	129
4.13.3	<i>Enregistrements</i>	129
4.13.4	<i>Analyses des données</i>	131
4.13.5	<i>Traitements statistiques</i>	138
4.14	RESULTATS	139
	<i>Données comportementales</i>	139
4.14.2	<i>Données électrophysiologiques</i>	141
4.15	DISCUSSION PARTIELLE.....	143
4.15.1	<i>Une manipulation effective de l'état d'anxiété évaluée à partir des activités corticales de l'attention</i>	143
4.15.2	<i>L'altération de l'activité theta comme corrélat cortical de la détérioration du couplage action-perception</i>	144
4.15.3	<i>Conclusion partielle</i>	146
CHAPITRE 5 - DISCUSSION GENERALE		147
5.1	DISCUSSION GENERALE.....	148
5.1.1	<i>Altération de la fonction sensorimotrice et cadre de référence de la représentation de l'environnement</i>	148

5.1.2 Schéma du corps, image du corps et détérioration du couplage action- perception	150
5.2 CONCLUSION GENERALE	152
5.3 PERSPECTIVES DES RESULTATS.....	154
5.3.1 Évaluation de l'altération de la représentation du corps.....	154
5.3.2 L'espace péripersonnel.....	154
5.3.3 Action réelle, imagerie motrice et couplage action-perception.....	156
CHAPITRE 6 - APPENDICES.....	158
6.1 APPENDICE A. INDIVIDUALISATION DES BANDES DE FREQUENCE.....	159
6.2 APPENDICE B. AJUSTEMENT DU NOMBRE OPTIMAL DE CYCLE DE L'ONDELETTE DE MORLET 160	160
6.3 APPENDICE C. NORMALISATION INTER-INDIVIDUELLE DE L'ERSP	161
6.4 APPENDICE D. DISTANCE MOYENNE DES POSITIONS DE VERRE ET NOMBRE D'ESSAIS COMPARES.....	162
6.4.1 Position moyenne.....	163
6.4.2 Nombre d'essais moyennés.....	163
CHAPITRE 7 - ANNEXE.....	164
7.1.1 Points clefs du projet.....	165
7.1.2 Contexte théorique.....	165
7.1.3 Résultats attendus.....	167
7.1.4 Contributions des résultats pour les patients atteints d'épisode de « freezing of gait » 168	168
CHAPITRE 8 - BIBLIOGRAPHIE.....	170

CHAPITRE 1 -

AVANT-PROPOS

" Un intellectuel assis va moins loin qu'un con qui marche. "

Avec un tel dialogue de film, voilà comment Michel Audiard (1961) aurait pu introduire le mouvement humain et sa manière de conditionner notre expérience de l'environnement. Il aurait rejoint avec humour un ensemble de points de vue concernant les interactions entre le mouvement (au sens large du terme) et l'environnement, relayés entre autres exemples par la physique relativiste (Green 2004) ou l'art cinétique (Figure 1) .

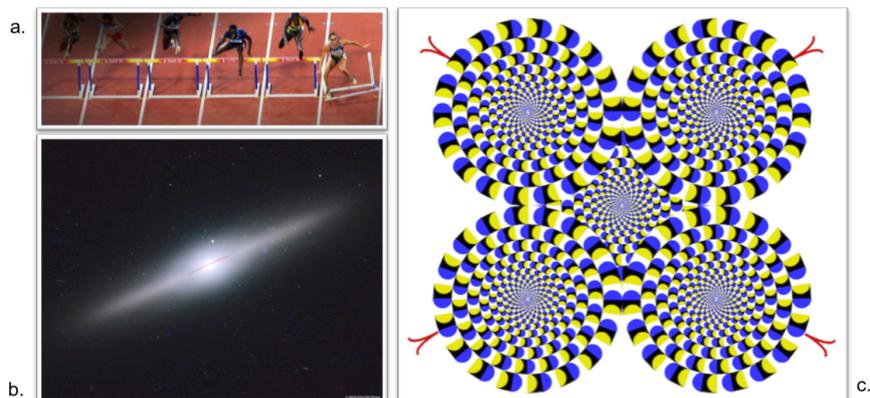


Figure 1 : Le point commun entre ces 3 figures ? Elles illustrent respectivement un point de vue concernant l'interaction entre le mouvement et l'environnement. (a) Les athlètes doivent franchir les haies pour se déplacer entre le départ et l'arrivée. Sans saut, la tâche motrice serait un échec et leur interaction avec les haies s'avèrerait douloureuse. (b) Les propriétés du trou noir de la galaxie ESO 243-49 sont décrites par la physique relativiste, dont le concept fondamental d'espace-temps rapporte que notre expérience quotidienne de l'environnement dépend de notre vitesse de déplacement (Green 2004). (c) L'œuvre « The Rotating Snake » de Akiyoshi Kitaoka (2003) utilise l'illusion du mouvement comme support d'expression : nous avons l'impression que la figure bouge, alors que l'environnement est bel et bien statique. (sources : <http://www.olympic.org>; <http://www.cieletespace.fr>; <http://www.ritsumei.ac.jp/~akitaoka/index-e.html>).

Ainsi, notre habileté motrice est mise quotidiennement à l'épreuve par l'environnement. Mais bien que nos actions soient un succès dans la majorité des situations, il est des exceptions que chacun de nous garde en mémoire. Qui n'a jamais raté la dernière marche de l'escalier, trop pressé d'arriver à un repas chez des amis ? Qui ne s'est jamais affalé dans le canapé de ces mêmes amis, surpris par la hauteur de ce dernier ? Et surtout, qui ne s'est jamais mordu les lèvres de douleur - déjà en retard pour aller au travail le lendemain matin - en se cognant l'orteil en sortant de la douche ? Bien que révélateurs de perturbations entre la perception de notre environnement et la réalisation d'un mouvement, ces échecs perceptivo-moteurs restent anecdotiques. Il est pourtant des situations dans lesquelles ces échecs ont des conséquences vitales. S'il n'était qu'un exemple parmi tant d'autres, ce pourrait être le cas d'un de nos grand-parents, trébuchant sur un trottoir et se cassant le bras à la suite de la chute. Il est évident que cette situation ne serait pas étrangère à une dégradation de la qualité de vie, pourtant essentielle à chacun (Figure 2). À ce titre, le travail présenté dans ce manuscrit espère contribuer modestement à la compréhension de telles altérations perceptivo-motrices.



Figure 2 : Préserver une qualité de vie est essentielle. Cette dernière est nécessairement conditionnée par notre santé et nos interactions sociales, dépendantes de nos capacités motrices d'interaction avec l'environnement.

(source : <http://www.deanbradshaw.com>, copyright Dean Bradshaw Photography).

CHAPITRE 2 - INTRODUCTION

**" Quand une science est à bout d'arguments, elle élargit son
vocabulaire. "**

Jacques Deval (1969, p.70)

2.1 LA MOTRICITÉ HUMAINE

La motricité humaine est une modalité d'ajustement comportemental essentielle aux interactions quotidiennes requises par notre environnement. Elle contribue à assurer notre intégrité physique et sociale tout en répondant à nos besoins vitaux.

Parmi les catégories d'actions motrices sont généralement distinguées les *actions réflexes* d'origine spinale, les *réponses motrices automatiques* impliquant des centres supra-spinaux additionnels tels que le tronc cérébral et le cervelet, et les *actions volontaires* générées par le cortex cérébral (Enoka 2002). Les actions volontaires incluent notamment les *actions morphocinétiques* dont la finalité est esthétique, mais aussi les *actions topocinétiques* dont la finalité est conditionnée par une cible dans l'espace (Gandolfo et al. 2006) (Figure 3). L'importance des actions *topocinétiques* - majoritairement *visuo-guidées* chez les individus sains - est illustrée par leur prévalence journalière : attraper un verre pour boire, serrer la main d'un ami ou enjamber un trottoir pour traverser la rue. **Ce travail de thèse concerne de telles actions visuo-guidées.**



Figure 3 : Exemples d'actions motrices morphocinétiques (la danse) et topocinétique (sauter par-dessus une corde). (source <http://www.manuelcafini.it/>, copyright Manuel Cafini Studio).

2.2 L'ACTION, LA PERCEPTION ET L'INTEGRATION DES INFORMATIONS

Les informations relatives à la représentation visuelle de l'environnement et à notre état **somatosensoriel** participent aux transformations corticales nécessaires à l'élaboration et au contrôle d'actions visuo-guidées, désirées et/ou requises (Enoka 2002 ; Thill et al. 2013).

*Le terme **somatosensoriel** réfère au sens relatif à la perception de notre corps, et à la perception de notre environnement par l'intermédiaire de notre corps. Cette modalité sensorielle est à considérer au même titre que les modalités sensorielles de la vision, du goût, de l'ouïe et de l'odorat. Elle mobilise des intéro- et extérorécepteurs sensibles aux variables mécaniques, thermiques, chimiques et nociceptives.*

Dans ce contexte, il est largement accepté que les processus neuronaux relatifs à l'action et à la perception interagissent, faisant du **couplage action-perception une composante cruciale dans la réalisation conforme des actions motrices visuo-guidées (Prinz & Hommel 2002)**. Les informations visuo-spatiales et somatosensorielles, notamment les informations **sensorimotrices**, sont encodées et couplées au cours de la phase d'*initiation* du mouvement puis actualisées lors de l'*exécution* motrice jusqu'à ce que le but de l'action soit atteint (Cruikshank et al. 2012).

*Le terme **sensorimoteur** réfère aux afférences somatosensorielles impliquées dans la fonction motrice, concernant par exemple la*

configuration géométrique d'une articulation, le niveau de tension intrinsèque d'un muscle, et l'orientation du corps dans l'espace.

Il est à souligner que les processus neuronaux du couplage action-perception débutent dès la phase de *préparation* du mouvement. Autrement dit, ils débutent antérieurement à la phase d'*initiation du mouvement*, alors que le but de l'action est visible mais qu'aucune intention d'agir n'est encore formulée (Cruikshank et al. 2012). Une telle étape est donc essentielle à la réalisation d'une action motrice efficace. **Mais une détérioration du couplage action-perception est rapportée par de nombreuses études comportementales, au cours desquelles l'état somatosensoriel des individus est altéré** (e.g., Bhalla & Proffitt 1999 ; Daviaux et al. 2014 ; Hackney & Cinelli 2013). Cette détérioration est illustrée par un décalage entre la performance perçue et la performance réelle d'une tâche motrice donnée. Il n'existe pourtant pas de travaux visant à comprendre les processus neuronaux impliqués dans cette détérioration, en dépit de son importance dans les domaines de la santé (e.g., Higuchi et al. 2009 ; Smith et al. 2011 ; Sakurai et al. 2013) et de la performance sportive (e.g., Pijpers et al. 2007).

2.3 L'APPROCHE DE LA THESE

Les travaux de cette thèse se proposent **d'identifier les corrélats corticaux associés à la détérioration du couplage action-perception, lorsque l'état somatosensoriel des individus est altéré**. Le couplage sera étudié au cours de la phase de préparation du mouvement, à savoir *lorsque les individus sont passifs et immobiles et n'ont pas l'intention d'agir*. Précisons ainsi que nous référerons au terme « couplage action-perception » pour désigner les processus se déroulant au cours de la phase de

préparation du mouvement, c'est-à-dire hors intention explicite d'agir, sauf lorsque mentionné.

Nous balaiersons dans un premier temps les cadres théoriques des deux principaux champs scientifiques sollicités par nos travaux. Le premier champ concerne les substrats neuroanatomiques et les processus corticaux dédiés au couplage action-perception, dans un large contexte d'intégration somatosensoriel. Le second est dédié aux études comportementales de la détérioration du couplage action-perception. Nous justifierons pourquoi nous nous sommes intéressés aux activités corticales relatives à la fonction sensorimotrice. Une procédure expérimentale, optimisée pour l'étude des corrélats corticaux du couplage action-perception grâce à la technique d'électroencéphalographie (EEG), sera proposée. Dans un second temps, une section sera dédiée aux travaux expérimentaux réalisés durant la thèse. Les résultats seront discutés dans un troisième temps, au regard de la littérature, des positionnements théoriques et des exigences pratiques des procédures expérimentales mobilisées.

CHAPITRE 3 - CADRE THEORIQUE

" Ah bon ? Tu travailles sur les affaires de danse ? "

Marion B., à propos des affordances

3.1 LE COUPLAGE ACTION-PERCEPTION EN VUE DE L'ACTION MOTRICE : CADRE THEORIQUE GENERAL

3.1.1 Rôle central du corps et de l'expérience sensorimotrice dans le couplage action-perception

La notion d'*affordance* est un concept incontournable du cadre théorique du couplage action-perception. Ce néologisme fut initialement introduit par Gibson au travers de la théorie de la saisie de l'information (Gibson 1979) pour refléter les ajustements perceptivo-moteurs entre les propriétés de l'environnement et les propriétés intrinsèques de l'individu. Ces dernières seraient développées « en fonction de l'espèce, du développement ontogénétique ou de caractéristiques plus idiosyncrasiques » (Regia-Corte et al. 2004). Telle qu'introduite par Gibson, la notion d'affordance rend compte d'une relation indissociable entre l'action et la perception, contrainte par le répertoire moteur de l'individu (Gibson 1979). Plusieurs actualisations théoriques du concept d'affordance - concernant notamment la dualité de la relation entre l'observateur-acteur et l'environnement (Shaw & Turvey 1981 ; Stoffregen 2003) et sa formalisation dans le cadre du contrôle prospectif de l'action motrice (Turvey et al. 1992) - se sont par la suite succédées, et sont encore débattues à ce jour (Fajen et al 2008 ; Luyat & Regia-Corte 2009).

Bien qu'un des arguments initiaux du concept d'affordance prévoit que la perception des possibilités d'actions offertes par l'environnement découle de son exploration dynamique par l'action, l'identification des populations de neurones visuo-moteurs dans le cortex prémoteur de primates (di Pellegrino et al. 1992) a rapidement conduit à une redéfinition contemporaine dans laquelle seule une image rétinienne statique permet d'évoquer les transformations corticales relatives au couplage action-

perception (e.g., Franca et al. 2012 ; Makris et al. 2012 ; Proverbio et al. 2011 ; Proverbio 2012). L'élargissement de la signification du concept d'affordance a permis de lisser sa connotation écologique pour tendre vers une approche unifiée du couplage action-perception (Norman 2002 ; Garbarini & Adenzate 2004). L'émergence du paradigme d'*embodied cognition*, (ou « cognition incarnée dans le corps », Lakoff & Johnson 1999), est une illustration du rapprochement des sciences cognitives et écologiques opéré à ce titre. Ce paradigme a permis entre autre de surpasser l'opposition concernant le couplage action-perception traditionnellement évoquée dans le cadre des théories cognitivistes - postulant un traitement de l'information prélevé directement dans l'environnement - et dans le cadre écologique - se basant sur l'importance des caractéristiques de l'information prélevée au lieu de l'utilisation qu'en fait l'individu (Feldman & Narayanan 2004 ; Norman 2002). En plus du contexte biologique, psychologique et culturel, le paradigme de *cognition incarnée* postule que les processus perceptifs du couplage action-perception sont appréhendés vis-à-vis de notre expérience sensorimotrice, au lieu de considérer ces processus cognitifs comme une succession d'étapes de raisonnement dissociées de l'expérience sensorimotrice (Varela et al. 1991 ; Feldman & Narayanan 2004).

Les rôles des représentations sensorimotrices du corps et du répertoire moteur sont ainsi considérés comme fondamentaux dans le processus de potentialisation du couplage action-perception, au titre de la réunification des deux positions théoriques majeures susmentionnées.

3.1.2 Rôle simulateur du réseau cortical de la motricité

Comme mentionné quelques lignes plus haut, l'étude des propriétés des neurones visuo-moteurs a recentré les débats théoriques sur les processus neurophysiologiques du couplage action-perception. De nombreuses expérimentations ont montré que de

tels neurones déchargent lors de la réalisation d'une action, mais également lorsque l'environnement évoque cette action (Murata 1997 ; Rizzolatti et al. 1996, 1998). Les *neurones miroirs* déchargent en particulier à la seule observation d'actions réalisées par autrui. Les *neurones canoniques*, quand à eux, déchargent à l'observation d'un objet admettant une interaction fonctionnelle. Les actions réalisées et évoquées par l'environnement seraient encodées de manière analogue (Prinz 1997, Rizzolatti & Craighero 2004) sous formes de composantes sensorimotrices (*affordances stables* et *affordances variables*, Borghi & Riggio 2009 ; voir aussi Ellis & Tucker 2000), positionnant le réseau cortical moteur comme support privilégié du couplage action-perception (Gallese 2000). Garbarini et Adenzato (2004) évoquent à ce titre le rôle simulateur du réseau cortical moteur pour insister sur son importance dans le contrôle prospectif de l'action, en précisant que l'environnement produit « comme une sorte de simulation neurale : à l'observation d'un objet, le système neural est activé comme si l'observateur interagissait avec lui » (p.102). Le modèle proposé par Frith et al. (2000) illustre l'importance de ces composantes sensorimotrices en qualité d'éléments nécessaires à la simulation motrice (Figure 4).

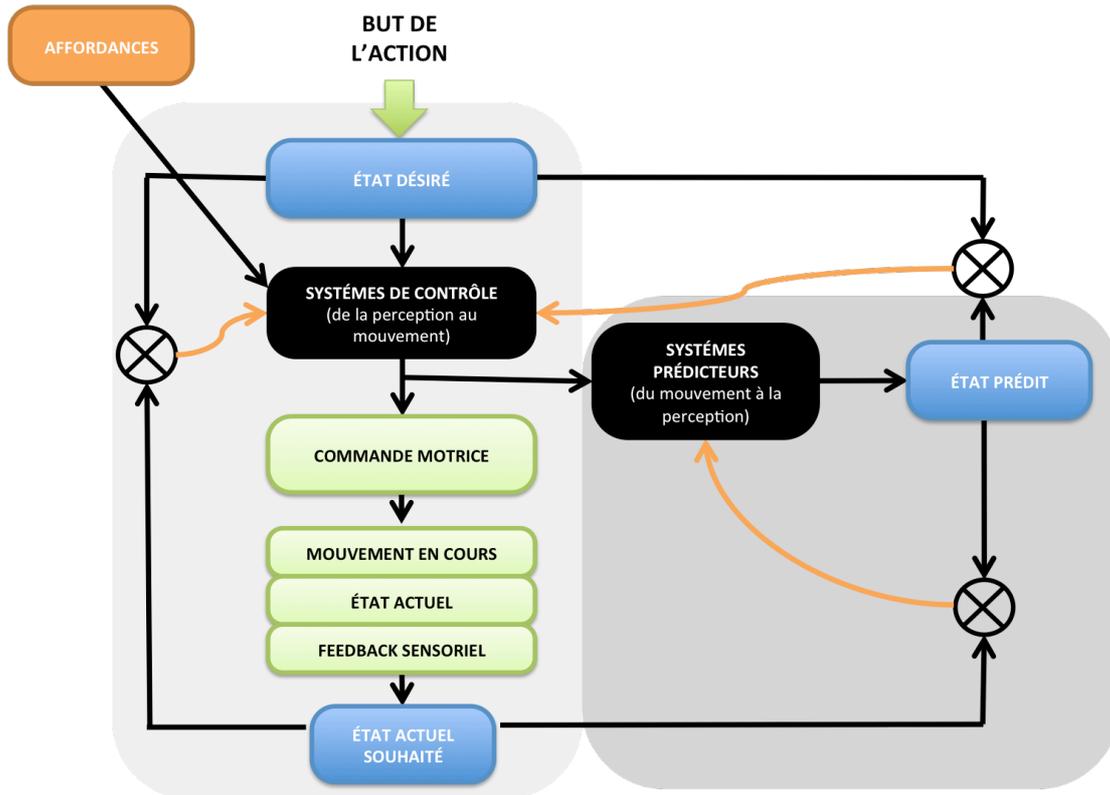


Figure 4 : Modèle du contrôle moteur proposé par Frith et al. (2000) (illustration tirée et adaptée de la publication originale). En accord avec ce modèle, les composantes sensorimotrices évoquées par l'environnement (*affordances*, rectangle orange) vont permettre l'émergence et la régulation de l'action adéquate. Pour cela, les systèmes de contrôle et les systèmes prédicteurs (rectangles noirs) vont simuler la commande motrice. La simulation et la commande motrice réelle seront régulées (flèches oranges) par la comparaison (ronds et croix) de l'état actuel, de l'état désiré et de l'état prédit (rectangles bleus) au regard des *affordances*. L'émergence de la commande motrice et le contrôle de l'action se feront au titre des modèles internes représentés par la surface gris clair (« modèle inverse ») et la surface gris foncé (« modèle forward ») (voir Figure 5).

Cette simulation motrice est essentielle à l'émergence du plan d'action et au contrôle du mouvement résultant au titre des modèles internes, desquels sont généralement distingués le modèle *inverse* - agissant comme modèle de contrôle de la commande motrice - et le modèle *forward* - agissant comme modèle des conséquences sensorielles de l'action (Schaal & Schweighofer 2005) (Figure 4 et 5).

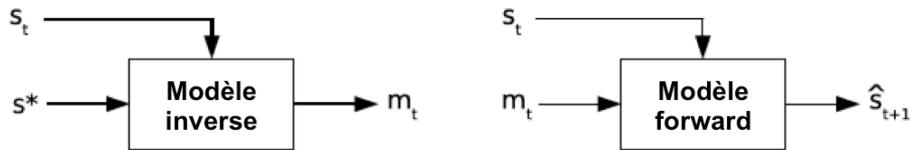


Figure 5 : Illustration du modèle inverse et du modèle forward impliqués dans la génération et le contrôle de l'action motrice (tirée et modifiée de Schaal et al. 2005). À gauche : le modèle inverse, dans lequel la commande motrice m_t est générée afin de minimiser la différence entre l'état actuel s_t et l'état désiré s^* . À droite: le modèle forward, qui établit l'état du système sensoriel s_{t+1} comme une conséquence du changement de l'état actuel s_t en fonction de la commande motrice m_t .

Point intermédiaire

- *Les courants théoriques majeurs s'accordent sur l'importance du corps et de l'expérience sensorimotrice dans l'émergence du couplage action-perception.*
- *Les transformations sensorimotrices du couplage action-perception sont des éléments clefs de la simulation motrice nécessaire à la programmation et au contrôle du mouvement.*

Afin d'éviter toute interprétation confuse, la notion d'affordance ne sera utilisée que pour décrire les transformations sensorimotrices évoquées par l'environnement dans les travaux centrés sur les processus neuronaux du couplage action-perception.

La section suivante sera dédiée aux substrats neuro-anatomiques participants à la potentialisation du couplage action-perception. Puis, la section subséquente sera consacrée aux évidences comportementales de la détérioration du couplage action-

perception tandis que le contexte somatosensoriel des individus est altéré. Nous justifierons notre choix d'examiner les processus neuronaux relatifs à la fonction sensorimotrice. Les contraintes des paradigmes comportementaux et des mesures de l'activité électroencéphalographique seront détaillés, pour proposer une procédure expérimentale dédiée à l'étude des corrélats corticaux de la détérioration du couplage action-perception.

3.2 CADRE THEORIQUE DES PROCESSUS NEUROPHYSIOLOGIQUES

3.2.1 Le couplage action-perception au cœur du réseau visuo-moteur

Une action globale évoquée par un objet ou par l'environnement est partitionnée dans le cerveau en sous-composantes sensorimotrices désignées comme *affordances stables* et *affordances temporaires* (Borghi & Riggio 2009; voir aussi Ellis & Tucker 2000 et le concept de *micro-affordance*). La composante perceptivo-motrice d'*affordance stable* renvoie à une constante de fonctionnalité évoquée par l'objet ou par l'environnement, dépendant de ses qualités intrinsèques telles que sa forme, et sous-tendant le mode de manipulation / d'interaction qui y est associé (*e.g.*, un outil). La composante perceptivo-motrice d'*affordance temporaire* représente quand à elle les caractéristiques extrinsèques, sporadiques d'un objet ou de l'environnement (*e.g.*, la distance d'un objet ou son orientation). Il a été montré que les tâches de perception impliquant une situation d'interaction de la main droite avec un objet manipulable - dont la taille, la distance ou l'orientation étaient manipulés - aboutissaient à des transformations corticales impliquant le système visuo-moteur (Fogassi 2007; Sakreida et al. 2013). Ces transformations concernent, en particulier, le réseau pariéto-frontal (gyrus frontal supérieur gauche, et lobules pariétaux supérieurs gauche et droit) et les régions relatives à la programmation motrice (aire supplémentaire droite, gyrus précentral gauche, et gyrus post-central gauche) (Binkofski & Buxbaum 2013 ; Caminiti et al. 1998 ; Sakreida et al. 2013 ; Thill et al. 2013). Dans ce contexte cortico-anatomique, il est généralement accepté que la distinction entre les composantes d'*affordance stables* et *temporaires* est portée par la dissociation respective des voies visuo-motrices pariéto-frontales ventro-dorsale et dorso-dorsale aboutissant aux aires motrices (Binkofski & Buxbaum 2013 ; Sakreida et al. 2013 ;

Thill et al. 2013) (Figure 6). Les lésions de la voie ventro-dorsale produisent en effet des altérations d'ordre cognitif de la représentation de l'action dès lors que l'action requiert une connaissance de la fonctionnalité d'un objet, ou *apraxie* (Buxbaum et al. 2000). La voie dorso-dorsale, quand à elle, est plus classiquement considérée comme la voie directe de l'action orientée car les lésions de cette voie sont associées à un déclin de performance dans l'atteinte de cibles visuellement disponibles, ou *ataxie optique* (Frith et al. 2001 ; Ratcliff 1990).

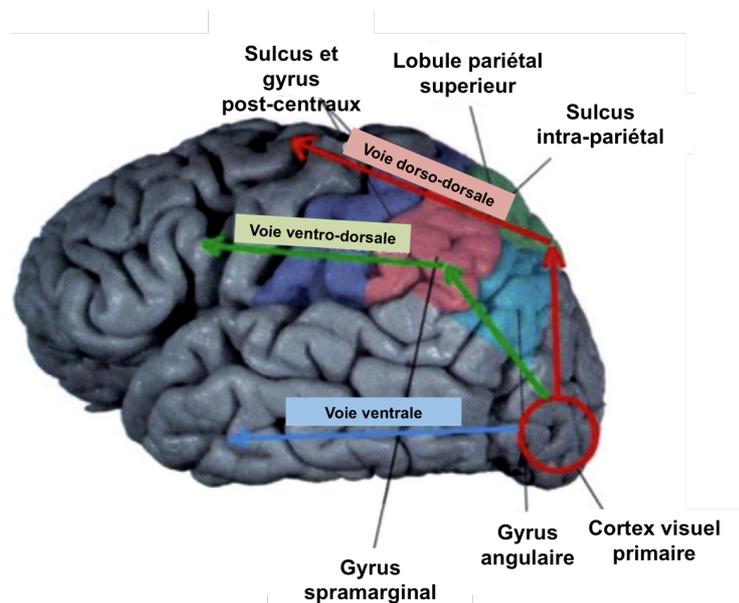


Figure 6 : Représentation schématique des voies visuo-motrices dorso-dorsale, ventro-dorsale et ventrale (illustration tirée et modifiée de Binkofski & Buxbaum 2013). Comme rapporté par les études lésionnelles et les études utilisant des méthodes d'imagerie de l'activité corticale, la voie dorso-dorsale seraient impliquées la potentialisation des *affordances variables* alors que la voie ventro-dorsale seraient impliquées la potentialisation des *affordances stables*.

Thill et al. (2013) ont récemment examiné un ensemble d'études traitant de l'implication de ces voies visuo-motrices et des voies sensibles parallèles dans la

sélection des affordances. Par "sélection", il faut comprendre que la convergence des afférences sensorielles et somatosensorielles aboutit à la potentialisation de multiples affordances vues comme un ensemble de solutions motrices potentielles. La solution motrice optimale sera sélectionnée parmi les solutions motrices potentielles au cœur de ce réseau cortical, sur la base d'aspects hiérarchiques clefs dans le processus de programmation motrice (Hamilton & Grafton 2007; Kilner et al. 2007) (Figure 7). De ces aspects clefs de la motricité, les auteurs distinguent hiérarchiquement les objectifs moteurs d'ordre supérieur, qui réfèrent à des actions motrices élaborées répondant aux besoins vitaux homéostatiques (*e.g.*, boire pour palier à la sensation de soif), les objectifs généraux qui réfèrent à des actions simples dictées par les désirs et les émotions (*e.g.*, attraper la bouteille), l'état sensorimoteur à un instant donné qui réfère à la configuration des membres et les compétences motrices impliquées dans leur guidage *online*, et enfin l'engagement cinématique et l'activité musculaire en cours (Thill et al. 2013).

3.2.2 Régions corticales multimodales et représentation sensorimotrice du corps

Parmi les régions corticales impliquées dans l'intégration des informations sensorielles / somatosensorielles et dans la sélection des affordances, certaines contiennent des populations de neurones sensibles à de multiples modalités d'afférences (neurones *multimodaux*). C'est le cas des régions prémotrices et de la région pariétale postérieure, contenant des populations de neurones sensibles à la fois aux afférences proprioceptives, aux afférences haptiques, et aux afférences visuelles (Fogassi 2007; Graziano & Botvinick 2002; Holmes & Spence 2004).

En plus d'un couplage fonctionnel avec les régions prémotrices, le cortex pariétal postérieur reçoit des projections du cortex visuel et du cortex somatosensoriel primaire (Vingerhoets 2014). Ce dernier présente une représentation somatotopique somatosensorielle. Le cortex pariétal postérieur participe, à ce titre, à la représentation sensorimotrice de la configuration géométrique du corps - établie à partir des afférences visuelles et proprioceptives - ainsi qu'à la représentation visuelle d'un environnement physique. Cependant, ces deux sources sensorielles ne sont pas directement couplées dans cette région (Holmes & Spence 2004). Les régions prémotrices possèdent quant à elles une forte connectivité avec l'aire postérieure pariétale, et également avec le cortex moteur primaire, les aires motrices supplémentaires et le cortex pré-frontal. Elles reçoivent directement des projections des structures sous-corticales impliquées dans la transmission et l'intégration des informations sensorimotrices (notamment de la moelle épinière et du thalamus moteur). Ces régions contiennent une représentation somatotopique des bras, de la main et du visage impliquée dans l'émergence de la *représentation somatotopique de l'espace* qui nous entoure. Autrement dit, elles contiennent une représentation spatiale

établie dans le cadre de référence de la représentation sensorimotrice du corps construite sur la base d'informations visuelles et somatosensorielles (*body-centred space representation*, Holmes & Spence 2004).

Au titre de leur fonction d'intégration multisensorielle, ces deux régions sont privilégiées dans l'étude de la fonction sensorimotrice des tâches de pointage, d'atteinte et de saisie d'une cible (Cruikshank et al. 2012 ; Curtis et al. 2004 ; Perfetti et al. 2011 ; Praamstra et al. 2009 ; Rawle et al. 2012; Tombini et al. 2009). Leurs projections réciproques participent aux échanges dynamiques d'informations nécessaires à la construction de la représentation sensorimotrice du corps des individus, construction essentielle au guidage de l'action (Graziano & Botvinick 2002 ; Holmes & Spence 2004 ; Murata & Ishida 2004). Cette représentation établit un cadre de références de la représentation visuo-spatiale de l'environnement, aboutissant à l'émergence du phénomène perceptif du couplage action-perception (Fogassi 2007 ; Holmes & Spence 2004 ; Paillard 1999 ; Rizzolatti & Sinigaglia 2006). À titre d'exemple, la combinaison de la représentation sensorimotrice du corps et de la représentation visuo-spatiale de la distance d'une tasse aboutit à la potentialisation du mode de saisie et de l'accessibilité de la tasse.

3.2.3 Transformations corticales du réseau visuo-moteur

Les populations de neurones de toutes les régions du cortex présentent une activité oscillatoire rythmique spontanée, quantifiable grâce aux mesures de l'activité électrique (via électroencéphalographie et électrocorticographie) ou magnétique (magnétoencéphalographie) du cortex à la surface du scalp. Les variations de la puissance spectrale des rythmes corticaux représentent des changements des activités neuronales sous-jacentes, en ce sens qu'ils dépendent du nombre de neurones déchargeant de manière synchrone (Niedermeyer & Lopes Da Silva 2005). Les

transformations corticales du couplage action-perception reçoivent une attention particulière au regard des activités corticales oscillatoires mesurées aux alentours de 6-Hz (rythme thêta θ) et aux alentours de 10-Hz (rythme mu μ). Le rythme θ est généralement étudié comme l'activité oscillatoire de la fonction sensorimotrice (Caplan et al. 2003 ; Hinterberger et al. 2008 ; Perfetti et al. 2011 ; Tombini et al. 2009), processus sur lesquels sont centrés les travaux de cette thèse. Le rythme μ est interprété comme un marqueur de l'activité du système des neurones visuo-moteurs (*e.g.*, Hari 2006 ; Marshall & Meltzoff 2011). Ce dernier rythme ne sera examiné que brièvement, pour discuter de la temporalité de la potentialisation du couplage action-perception.

3.2.3.1 Fonction sensorimotrice et rythme cortical associé

La fonction sensorimotrice englobe les étapes de transduction et de codage (récepteurs dédiés), de transmission (voies afférentes ascendantes) et d'intégration (centres corticaux dédiés) des caractéristiques des stimuli impliqués dans le sens proprioceptif nécessaire à la régulation de la motricité (Latash 2008). Outre la contribution du système vestibulaire, les afférences kinesthésiques contribuent majoritairement à cette fonction (Proske & Gandevia 2012). Ces afférences sont définies par Bastian dès 1888 pour référer aux informations impliquées dans la sensation de la position des membres et de leur mouvement. Quelles que soient les positions d'une articulation au repos et/ou le changement de position de l'articulation au cours d'un mouvement, l'ensemble des tissus situés autour de cette articulation présentent une déformation plus ou moins importante, que ce soit la peau, les muscles, les tendons, les fascias, les capsules articulaires et les ligaments (Grigg 1994 ; Windorst 2007). Ces déformations et les niveaux de tension associés sont détectés par les mécanorécepteurs dédiés. C'est le cas par exemple des fuseaux neuromusculaires

et des organes tendineux de Golgi, disposés en série avec les fibres musculaires et assignés respectivement au signalement de la longueur, des variations de longueur et de la vitesse de variation de longueur des fibres musculaires d'une part, et à la tension exercée sur ces fibres d'autre part (Proske & Gandevia 2012). Les afférences sensorimotrices sont alors transmises le long des axones des voies ascendantes de la moelle épinière jusqu'au thalamus somesthésique, dont les noyaux projettent à leur tour vers les centres corticaux concernés par l'intégration de ces afférences (Figure 8). Le cortex somatosensoriel primaire, les aires prémotrices et la région pariétale postérieure font notamment partis de ces centres corticaux.

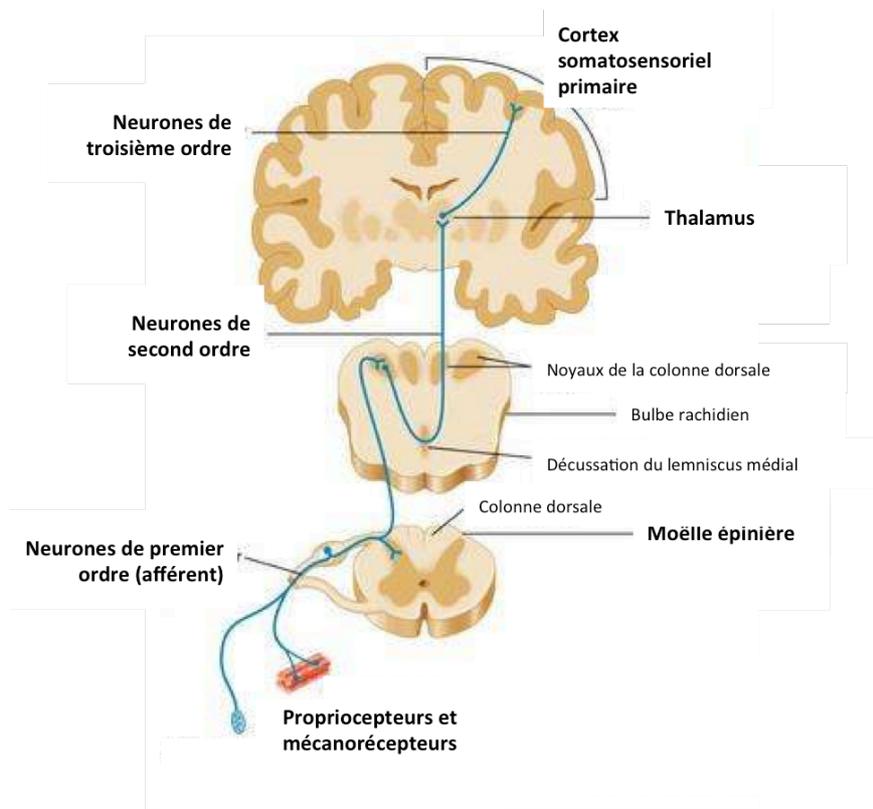


Figure 8 : Illustration des voies ascendantes sensorimotrices. Les stimuli périphériques, tel que la déformation des tissus autour d'une articulation, sont détectés par les mécanorécepteurs et véhiculé vers les centres spinaux puis

corticaux dédiés. Ces afférences sont alors intégrées par les centres corticaux dédiés : ici, le cortex somatosensoriel primaire. (source de la figure originale : <http://kin450-neurophysiology.wikispaces.com/Phantom+Limb>).

L'encodage des afférences sensorimotrices est spécifiquement associé aux rythmes oscillatoires aux alentours de 6-Hz dans les régions du cerveau essentielles au contrôle moteur volontaire et à l'apprentissage (Bland & Oddie 2001 ; Caplan et al. 2003 ; Cunha et al. 2009 ; Klimesch 1999 ; Mizelle et al. 2010). Basé sur des études de l'activité EEG chez le rongeur, le modèle de l'intégration sensorimotrice proposé par Bland et Oddie. (2001) suggère que les systèmes moteurs et sensoriels - ainsi que les substrats subcorticaux dédiés - interagiraient préférentiellement au moyen d'oscillations θ dans le but de s'informer mutuellement et coordonner leurs activités (Bland & Oddie 2001 ; Bland et al. 2007) (Figure 9).

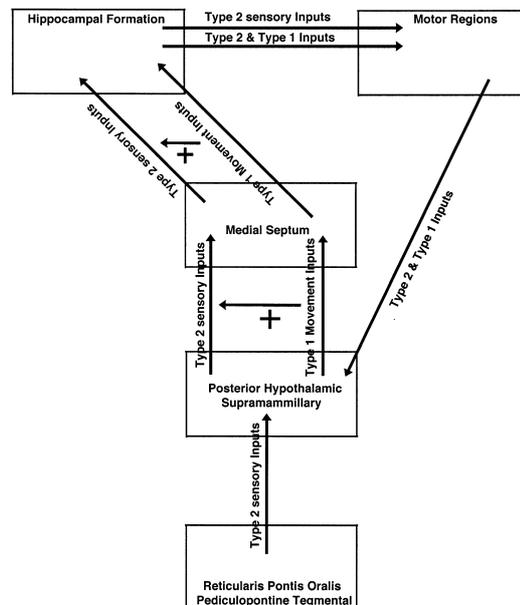


Figure 9: Modèle de Bland et Oddie (2001) illustrant les échanges entre les centres corticaux et les substrats neuro-anatomiques sous-corticaux impliqués dans la fonction et l'intégration sensorimotrice. L'activité θ type-2 sous-tend les échanges dynamiques concernant les afférences sensorimotrices au repos. Dès lors qu'un mouvement est initié, les activités θ type-1 et type-2 sont co-activées.

Un rôle similaire de l'activité rythmique θ a récemment été étendu à l'être humain (Cruikshank et al. 2012). Cruikshank et al. (2012) ont analysé les variations de puissance spectrale EEG de l'activité θ durant les différentes étapes d'une tâche de pointage de cible. Pendant la phase de *préparation*, il n'était pas demandé aux participants d'initier le mouvement de pointage avant qu'un signal sonore ne les y autorise, alors que la cible était visible (condition expérimentale 2 dans Cruikshank et al. 2012). Un accroissement de la puissance spectrale était enregistré au-dessus des régions motrices et de la région pariétale dès que la cible apparaissait, illustrant qu'une population neuronale de plus grande envergure a synchronisé son activité rythmique aux alentours de 6-Hz par rapport à l'activité qui précède la présentation du stimulus. Les auteurs ont conclu que la synchronisation des activités neuronales aux alentours de 6-Hz « *initi[ait] une série de transformation sensorielle et activ[ait] les réseaux sensorimoteurs corticaux* » (Cruikshank et al. 2012, p.69) en vue de la prochaine planification motrice. Cette interprétation corroborait les hypothèses précédemment proposées, concernant le rôle fonctionnel sensorimoteur du rythme θ dans le réseau moteur et sensoriel de l'être humain (Caplan et al. 2003 ; Hinterberger et al. 2008 ; Perfetti et al. 2011; Tombini et al. 2009).

3.2.3.2 *Temporalité des transformations corticales du couplage action-perception*

En ce qui concerne la temporalité des transformations corticales relatives au couplage action-perception, les études rapportent que l'*affordance effect* de la composante d'*affordances stables* – c'est-à-dire l'ensemble des transformations corticales consécutives à un stimulus visuel évoquant une action motrice liée à la fonctionnalité – apparaît de manière précoce dans les régions motrices et somatosensorielles (Franca et al. 2012; Makris et al. 2012; Proverbio et al. 2011; Proverbio 2012). Les évènements corticaux relevés par différentes techniques d'investigation marquent notamment l'accès neuronal à la distinction entre la perception d'objets manipulables ou non-manipulables, autrement dit, la perception des propriétés motrices intrinsèques de l'objet. Une analyse temps-fréquence de signaux EEG a montré une désynchronisation plus importante dans la bande de fréquence μ au-dessus du cortex somatosensoriel primaire dans une fenêtre de temps de 140 à 175-ms consécutive à la présentation d'objets manipulables (Proverbio 2012) (Figure 10_a). Cette désynchronisation est suivie par le déclenchement de potentiels évoqués de plus grande amplitude dans une fenêtre de temps post-stimuli allant de 210 à 270-ms (Proverbio et al. 2011) (Figure 10_b).

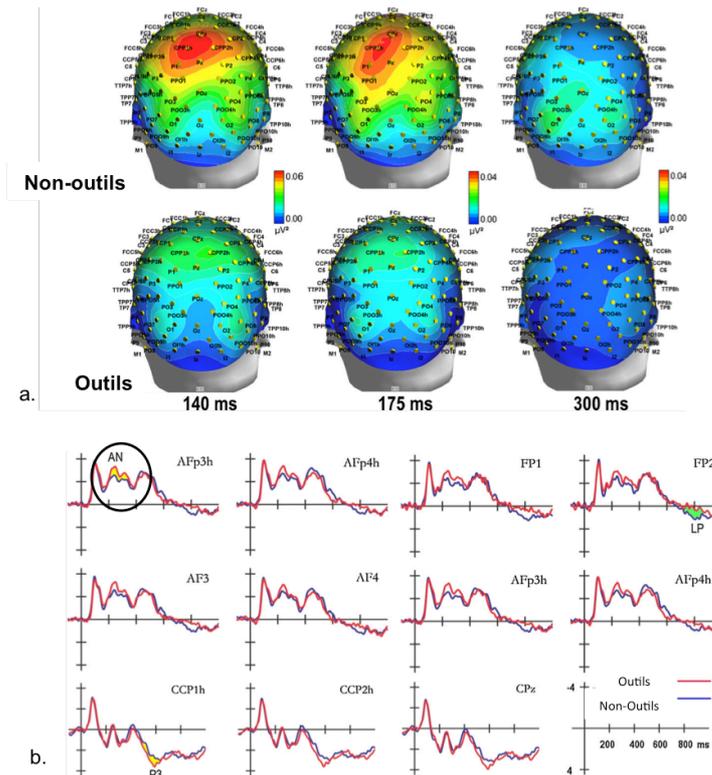


Figure 10 : Activités corticales enregistrées au-dessus du cortex somatosensoriel primaire à la vue d'un outil vs. un objet sans caractéristique motrice intrinsèque. Sur la figure a., le code couleur représente la puissance spectrale de l'activité oscillatoire dans la bande de fréquence mu à 140-ms, 175-ms et 300-ms après la présentation du stimulus. La désynchronisation des activités est plus importante aux temps 140-ms et 175-ms pour lors de la présentation d'un outil. Sur la figure b., l'axe des abscisses représente le potentiel électrique mesuré pour chacune des électrodes, en fonction du temps. Entre 210 et 270-ms après la présentation du stimulus, le potentiel évoqué est de plus grande amplitude lorsqu'il s'agit d'un outil plutôt que d'un objet sans caractéristiques motrices intrinsèques (entouré en rond). (Figures tirées et adaptées de Proverbio et al. 2011, et Proverbio 2012).

Aussi, et bien que l'évolution temporelle exacte soit encore débattue en raison de procédures expérimentales variables, une hausse de l'excitabilité cortico-spinale des muscles synergistes de la main a été révélée entre 120 et 300-ms suivant l'apparition

d'un objet de forme congruente avec une saisie manuelle, grâce à la technique de stimulation magnétique transcrânienne appliquée sur le cortex moteur contralatéral (Franca et al. 2012; Makris et al. 2011). Dans leur ensemble, ces résultats suggèrent que les *affordances stables* sont encodées dans le système visuo-moteur dès les premières 300-ms de l'apparition de stimuli aux propriétés motrices intrinsèques. Mais à notre connaissance, aucune étude ne s'est intéressée à l'évolution temporelle de l'*affordance effect* relatif à la composante d'*affordance temporaire*, bien que de nombreuses études se soient intéressées aux transformations corticales associées (pour revue, voir Sakreida et al. 2013; Thill et al. 2013).

Point intermédiaire

- *La potentialisation du couplage action-perception mobilise le réseau visuo-moteur pariéto-frontal aboutissant aux régions motrices.*
- *Les informations sensorielles et somatosensorielles transitant au cœur de ce réseau cortical guident la potentialisation des composantes sensorimotrices du couplage action-perception.*
- *Ces transformations corticales apparaissent de manière précoce, dès les premières 300-ms suivant la disponibilité visuelle du stimulus associé.*

3.3 CADRE THEORIQUE DES ALTERATIONS COMPORTEMENTALES

Une détérioration de ce couplage est illustrée par une différence entre la performance estimée et la performance réelle d'une tâche motrice. Cette détérioration est rapportée dans les études comportementales où le contexte somatosensoriel est manipulé expérimentalement (*e.g.*, Graydon et al. 2012), ou lorsque ce contexte est altéré en raison d'une pathologie (*e.g.*, Cohen et al. 2011). Pourtant, il n'existe pas d'étude dédiée à l'identification et à la compréhension des processus neuronaux sous-jacents à cette détérioration lors de la phase de préparation du mouvement.

Après avoir brièvement dépeint le paysage général des études comportementales centrées sur le couplage action-perception dans la première section, la section suivante parcourra les résultats qui illustrent une détérioration de ce couplage lorsque le contexte somatosensoriel est manipulé expérimentalement. La troisième section avancera une piste concernant le rôle clef de l'altération de la fonction sensorimotrice pour expliquer la détérioration du couplage action-perception.

3.3.1 Paysage des études comportementales du couplage action-perception

La manipulation des contextes sensoriels et somatosensoriels a fait l'objet d'une attention particulière dans la littérature, pour des tâches motrices variées. Les études manipulant la prise d'informations prélevées dans l'environnement étaient dédiées à la compréhension du rôle des modalités perceptives dans la potentialisation du couplage action-perception. Burton (1992) a montré que la modalité perceptive de prise d'information, qu'elle soit visuelle ou haptique, n'affectait pas le couplage action-perception d'une tâche de franchissement de fosse de longueur variable. Ce résultat a été confirmé par Fitzpatrick et al. (1994), Regia-Corte et al. (2004), Malek et Wagman (2008), et Luyat et al. (2008) lorsque les participants jugeaient de leur

capacité à maintenir une posture verticale sur un plan incliné, suggérant l'existence d'informations sensorielles *amodales* dans la potentialisation du couplage action-perception (Figure 11).

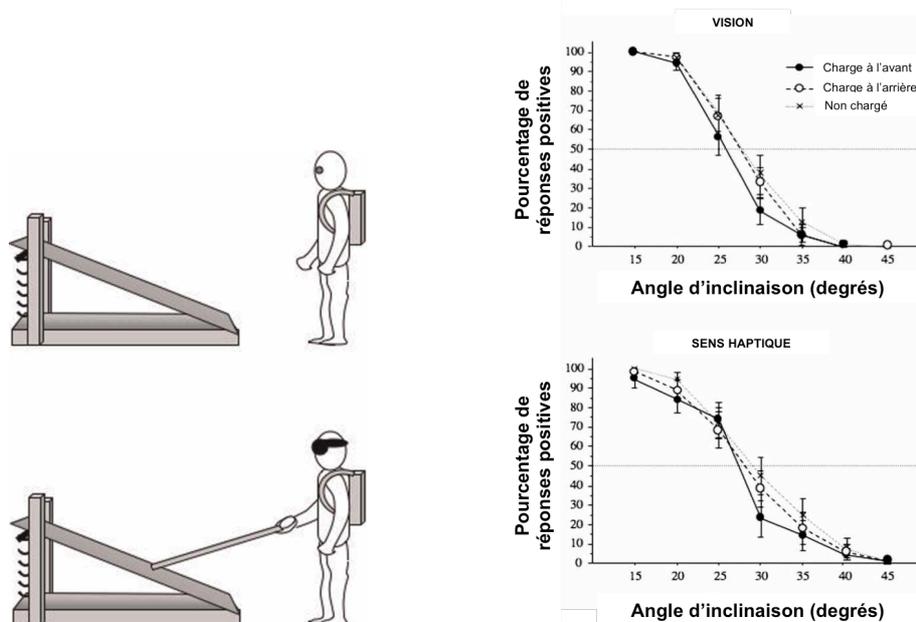


Figure 11 : Illustration de l'étude de Malek et Wagman (2008), dans laquelle les modalités perceptives (visuelle vs. haptique) et les contraintes dynamiques liées à la tâche (port d'une charge et localisation de cette charge) ont été manipulées. Le couplage action-perception n'est pas sensible à la modalité perceptive, suggérant la participation d'informations sensorielles amodales dans la potentialisation du couplage action-perception. L'effet du port d'une charge sur la performance réelle nécessite un temps d'habituacion pour aboutir à une mise à jour du couplage (non illustré sur ce graphique) (figures tirées et adaptées de Malek & Wagman 2008).

D'autres études ont altéré la performance réelle pour investiguer son ascendant sur le couplage action-perception. La performance estimée était sensible à la direction de l'effet sur la performance réelle, que ce soit pour une manipulation de la performance

liés à des variables statiques (Hirose & Nishio 2001 ; Higuchi et al. 2011 ; Mark 1987 ; Stoffregen et al. 2005) ou dynamiques (Malek & Wagman 2008 ; Pepping et Li 2000b ; Regia-Corte & Wagman 2008 ; Wagman 2012). Par exemple, les individus estimaient que les hauteurs de barre franchissables (Hirose & Nishio 2001) et les hauteurs de supports permettant de s'asseoir (Mark 1987) étaient supérieures lorsqu'ils étaient équipés de chaussures à semelles compensées, ou sous lesquelles étaient rajoutés des blocs de bois. La performance réelle et la performance perçue évoluant de manière concomitante, la précision du couplage action-perception ne s'en trouvait pas altéré, ce qui suggèrait une actualisation conforme du couplage. Cependant, cette actualisation peut nécessiter un temps d'habituation, comme lorsque le potentiel cinétique des individus est manipulé au moyen de charges additionnelles (Malek & Wagman 2008) (Figure 11). Mais il est particulièrement intéressant de constater que le couplage action-perception est perméable à la manipulation de l'état somatosensoriel des individus et, par conséquent, à la manipulation leur état physiologique / végétatif / homéostatique.

3.3.2 Détérioration du couplage action-perception et altération somatosensorielle

La privation d'une nuit de sommeil est une situation induisant une altération du seuil de sensibilité des individus aux stimuli thermiques et nociceptifs (Schuh-Hofer et al. 2013), ainsi qu'une baisse de l'excitabilité du cortex somatosensoriel (Gorgonio et al. 2014). Cette situation est aussi connue pour ses changements métaboliques et hormonaux aboutissant à une augmentation du niveau d'anxiété (Orzel-Gryglewska 2010 ; Schuh-Hofer et al. 2013), ainsi que pour son altération des fonctions exécutives, de la vigilance et de l'attention (Zhang & Liu 2008), alors même que les

performances physique réelles ne sont pas altérées (pic de force des muscles de la main, des jambes et du dos, Meney et al. 1998 ; réponses cardiovasculaires à l'exercice Oztürk et al. 2007 ; Souissi et al. 2003). Dans ce contexte, les individus privés de sommeil sous-estimaient leur capacité à pouvoir enjamber une barre (Figure 12), tandis que la performance réelle ainsi que les performances physiques rendant compte de leurs capacités de production de force, de synergies musculaires et de coordination inter-segmentaires restaient inchangées (Daviaux et al. 2014). Puisque la détérioration du couplage action-perception était concomitante à une altération des processus d'inhibition cognitive, cette altération était interprétée – entre autre – comme la conséquence d'une modification de l'intégration des afférences sensorimotrices (Nielson et al. 2010).

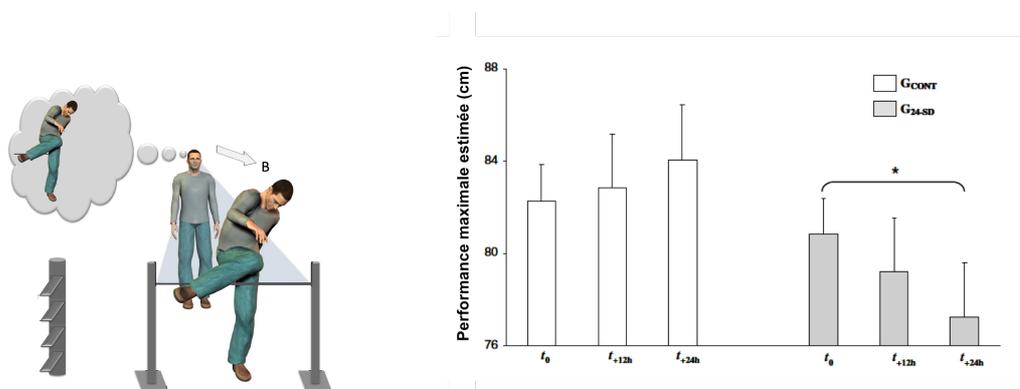


Figure 12 : Illustration de la tâche expérimentale mobilisée dans l'étude sur la privation de sommeil. Le diagramme représente les performances estimées des 2 groupes de l'étude : en blanc le groupe contrôle (G_{cont}), en gris le groupe privé de sommeil pendant 24-h (G_{24-SD}). Les mesures ont été réalisées à trois temps, soit à t_0 (mesure initiales), t_{+12h} (12h après la première mesure) et t_{+24h} (24h après la première mesure). Les individus privés de sommeil sous-estiment la hauteur de barre maximale qu'ils sont capables de franchir (t_{+24h}), alors que leurs performances physiques ne sont pas altérées. (emprunté et adapté de Daviaux et al. 2014).

Les changements somatosensoriels relatifs à la nociception et à l'état d'anxiété, détectés après une nuit de privation de sommeil (Schuh-Hofer et al. 2013), auraient pu être interprétés à leur tour comme des sources de détérioration du couplage action-perception dans cette étude sur la privation de sommeil. Deschamps et al. (2014) n'ont, cependant, pas révélé de perméabilité du couplage à une douleur aiguë provoquée par injection de solution saline hypertonique dans le vaste latéral de la jambe dominante, lorsque les participants estimaient leur performance maximale de saut en longueur avec cette jambe. Alors que la performance réelle était réduite, l'estimation de la performance des participants s'ajustait à la performance réelle de manière précise. Par contre, la littérature est riche de résultats montrant une relation forte entre l'état d'anxiété et le déclin des performances perceptivo-motrices. C'est particulièrement vrai en ce qui concerne la couplage action-perception (Cañal-Bruland et al. 2010 ; Graydon et al. 2012 ; Nieuwenhuys et al. 2008 ; Nieuwenhuys & Oudejans 2012; Pijpers et al. 2006). L'état d'anxiété est défini comme « une aversion de l'état émotionnel et motivationnel dans des circonstances menaçantes » (Eysenck et al. 2007, p. 336). Il entraîne des changements physiologiques grâce à la libération de plusieurs hormones telles que le cortisol, modifiant le fonctionnement du système nerveux autonome par la répression du fonctionnement des systèmes immunitaire et digestif, tout en provoquant la constriction des vaisseaux sanguins aboutissant à une hausse de la fréquence cardiaque et respiratoire (Levenson 1992 ; Romero & Butler 2007). En particulier, les niveaux d'anxiété sont corrélés avec les changements de flux sanguin mesurés par tomographie à émission de positons au-dessus du cortex somatosensoriel primaire, lors de l'anticipation de stimuli douloureux (Drevets et al.

1995). Il est également rapporté que l'état d'anxiété est associé à une amplification somatosensorielle chez des patients hypocondriaques ou enclins aux crises de panique (Martinez et al. 1999 ; Zincir et al. 2014). Dans ce contexte, les individus montrent principalement une estimation conservatrice de leur performance, à savoir une sous-estimation de leur performance réelle, lorsque l'état d'anxiété est directement en relation avec la tâche motrice (Nieuwenhuys et al. 2008 ; Pijpers et al. 2006 ; Pijpers et al. 2007) ou induite de manière expérimentale (Graydon et al. 2012) (Figure 13). La hauteur maximale d'une prise d'escalade estimée comme atteignable était inférieure lorsque les individus évoluaient en hauteur (état d'anxiété élevée) plutôt que proche du sol (état d'anxiété faible) (Nieuwenhuys et al. 2008 ; Pijpers et al. 2006). Graydon et al. (2012) ont avancé plus tard que ce comportement conservateur n'était pas lié à l'anticipation d'une éventuelle surestimation de la performance aux conséquences graves pour la santé, à savoir une chute dans le cadre des études de Nieuwenhuys et al. (2008) et Pijpers (2006). Leur proposition était établie sur la base de trois expérimentations dissociant la tâche expérimentale (*i.e.* estimer la distance maximale de pointage, la taille maximale de saisie, et l'ouverture minimale permettant de passer la main) de la procédure permettant de manipuler l'état d'anxiété (*i.e.*, retreindre le flux ventilatoire en obligeant les individus à respirer dans une paille). Les auteurs soulignaient que l'état physiologique des individus devait être plus généralement pris en compte pour comprendre la potentialisation du couplage action-perception, plutôt que de ne considérer seulement que l'implication de stratégies cognitives dans l'altération démontrée en situation d'anxiété (Graydon et al. 2012). Cette dernière position fait écho aux études centrées sur la personne âgée (Hackney et Cinelli 2013 ; Noël et al. 2011 ; Luyat et al. 2008 ; Sakurai et al. 2013), mais également aux études centrées sur les populations présentant une pathologie comme

l'anorexie mentale (Guardia et al. 2010) et la maladie de Parkinson (Lee et al. 2001 ; Smith et al. 2011), parmi lesquelles sont aussi relevées une détérioration du couplage action-perception. Le dénominateur commun de ces populations réside en une détérioration des fonctions sensorimotrices.

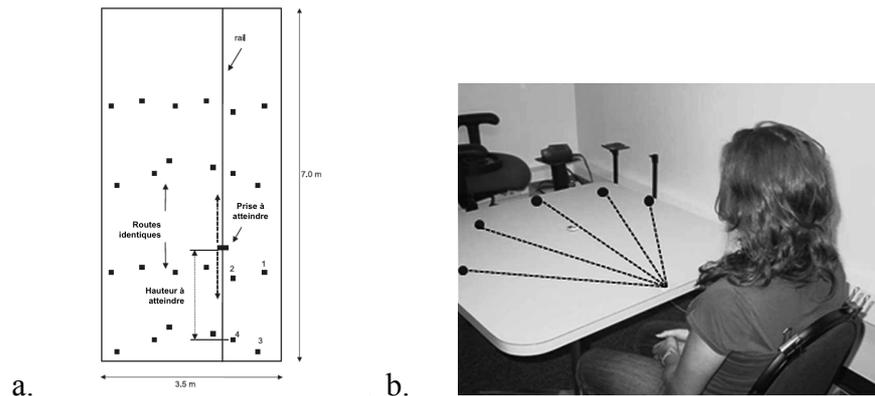


Figure 13 : Deux exemples de dispositifs expérimentaux mobilisés dans les tâches de pointage / saisie. Que la performance soit estimée dans une tâche pour laquelle l'état d'anxiété est directement (figure a, escalade et saisie d'une prise à hauteur maximale, illustration tirée de Pijpers et al. 2006) ou indirectement (b, pointage d'un jeton en fonction de la direction de l'axe, illustration tirée de Graydon et al. 2012) en relation avec la tâche, les participants sous-estiment leur performance maximale d'atteinte d'une cible. Ils adoptent ainsi un comportement dit *conservateur*.

3.3.3 Détérioration du couplage action-perception et altération somatosensorielle: le cas de la fonction sensorimotrice

Le vieillissement est caractérisé par la régression concomitante des fonctions cognitives et des fonctions sensorielles et somatosensorielles, et en particulier de la fonction sensorimotrice (Allison et al. 1984 ; Bronson-Lowe et al. 2013). Lorsqu'il est demandé à des individus de maintenir un niveau de force donné sur la base d'un feedback auditif et visuel, Bronson-Lowe et al. (2013) ont montré que la variabilité du

maintien de ce niveau de force était plus élevée que chez la personne âgée que chez le jeune adulte, quelle que soit la modalité sensitive du feedback. Pour clarifier ces résultats, les auteurs ont avancé que le déclin de l'intégration des feedbacks sensitifs et somatosensoriels - et en particulier des afférences sensorimotrices issues des mécanorécepteurs périphériques - expliquait le contrôle grossier de la régulation du niveau de force. L'impact d'un tel déclin de la fonction sensorimotrice sur le couplage action-perception a été testé chez la personne âgée par Luyat et al. (2008). Les auteurs s'attendaient à ce que ce déclin conduise à une altération du couplage dans une tâche d'estimation du maintien postural sur plateforme inclinée. Les auteurs ont montré que la personne âgée surestimait plus largement ses capacités posturales que le jeune adulte. L'étude de Hackney et Cinelli (2013) a complété ce constat quelques années plus tard, montrant que la personne âgée n'intégrerait pas - à l'arrêt - ses facultés de régulation posturale pour juger de son aptitude à pouvoir franchir une ouverture de porte, la conduisant à surestimer sa performance de franchissement. À ce titre, l'actualisation du répertoire moteur est mise en exergue comme une composante essentielle de la détérioration du couplage action-perception (Higuchi et al. 2011 ; Yu et al. 2011). Un tel couplage action-perception chez la personne âgée dans les études de Luyat et al. (2008) et Hackney et Cinelli (2013) fait écho aux résultats de Noël et al. (2011) et Sakurai et al. (2013), rapportant à leur tour une surestimation de la personne âgée dans sa capacité à enjamber une haie. Les auteurs insistent sur l'inaptitude de la personne âgée à actualiser avec précision la perception de l'amointrissement de ses performances physiques, bien qu'elle soit consciente du déclin de ses performances.

Cette veine de travaux s'inscrit également dans la lignée des résultats obtenus chez les patients présentant une altération du traitement des afférences proprioceptives, et plus

généralement sensorimotrices, lorsque ceux-ci doivent juger de leur capacité à pouvoir franchir une ouverture de porte de largeur donnée (Lee et al. 2001 ; Guardia et al. 2010 ; Smith et al. 2011). C'est le cas des patients atteints de la maladie de Parkinson, une pathologie neuronale dégénérative malheureusement connue pour les troubles sensorimoteurs qui constituent une partie de ses symptômes. Ceux-ci englobent notamment un ralentissement des mouvements (*bradykinésie*) et des tremblements, des épisodes au cours desquels les individus ont du mal à initier un mouvement (*akynésie*), ainsi que l'arrêt soudain de la locomotion pour certains d'entre eux (épisodes de « Freezing of Gait ») (Okuma 2006). Lorsque les atteintes dégénératives de la maladie sont localisées sur le lobe pariétal gauche, les individus présentent un trouble de la représentation de leur corps dans l'espace (Denes et al. 1999 ; Ogden 1985). Dans ce contexte pathologique, il a été montré que les patients sous-estimaient la largeur d'ouverture leur permettant de naviguer sans avoir à tourner les épaules (Lee et al. 2001 ; Smith et al. 2011). Les patients atteints d'anorexie mentale manifestaient également une détérioration du couplage action-perception dans cette tâche : ils surestimaient la largeur d'ouverture requise (Guardia et al. 2010, 2012). Ces patients présentent une surestimation pathologique des dimensions de leur corps, conséquence d'une altération de la représentation de leur corps qui serait liée à un déficit d'intégration multisensorielle - et en particulier sensorimotrice - (Grunwald et al. 2001 ; Keizer et al. 2011) bien que ce point soit encore débattu (Eshkevari et al. 2012). Guardia et al. (2010, 2012) ont suggéré dans une première hypothèse que cette surestimation serait la conséquence d'un déficit d'actualisation de la représentation du *schéma du corps* (ou *body schema*, défini comme une représentation physique, géométrique du corps, De Vignemont 2010) des patients après une rapide perte de poids. Une seconde hypothèse suggère que l'image du corps (*body image*, définie

comme une représentation esthétique, subjective du corps) influencerait la représentation du *schéma du corps* dans la construction finale de la représentation du corps. Les patients surestimeraient alors la largeur d'ouverture car la représentation des dimensions de leur corps, prises comme références dans la potentialisation du couplage action-perception, serait exagérée.

La section suivante décrira les choix expérimentaux qui ont présidés la mise en place d'une procédure expérimentale permettant l'étude des activités corticales relatives à la fonction sensorimotrice au cours d'une tâche de perception, où l'état somatosensoriel des participants est manipulé.

Point intermédiaire

- *La précision du couplage action-perception est évaluée en comparant la performance estimée et la performance réelle d'une tâche motrice donnée.*
- *Une différence entre la performance estimée et la performance réelle est observée lorsque l'état somatosensoriel des individus est manipulé, illustrant une détérioration du couplage action-perception.*
- *Cette détérioration semble être la conséquence d'une altération de la fonction sensorimotrice.*
- *Il convient de centrer les investigations sur les mécanismes corticaux de la fonction sensorimotrice, pour expliquer la détérioration du couplage action-perception lorsque l'état somatosensoriel des individus est altéré.*

3.4 DES ALTERATIONS COMPORTEMENTALES AUX PROCESSUS NEURONAUX SOUS-JACENTS : QUELLES CONTRAINTES, QUELLES PRECAUTIONS ?

Comme rapporté dans la deuxième section de ce document, les tâches de pointages, d'atteinte et de saisie d'objet sont principalement dédiées à l'étude des processus neuronaux de l'encodage des informations sensorimotrices, impliqués dans la réalisation conforme de la tâche (Cruikshank et al. 2012 ; Curtis et al. 2004 ; Perfetti et al. 2011 ; Praamstra et al. 2009 ; Rawle et al. 2012 ; Tombini et al. 2009). Les études comportementales rapportées dans la section précédente s'appuient quant à elles sur des paradigmes expérimentaux plus variés, tels que des tâches d'estimation de largeurs d'ouverture permettant de naviguer sans tourner les épaules (Comalli et al. 2013 ; Guardia et al. 2010 ; Hackney & Cinelli 2013 ; Higuchi et al. 2004 ; Lee et al. 2001), de hauteurs de franchissement de haies (Hirose & Nishio 2001 ; Marcilly & Luyat 2008 ; Noël et al. 2011 ; Stoffregen et al. 2009 ; Yu et al. 2011) ou encore de maintien de la posture sur plateforme inclinée (Kinsella-Shaw et al. 1992 ; Luyat et al. 2008 ; Malek & Wagman 2008 ; Regia-Corte et al. 2004 ; Regia-Corte & Wagman 2008). La section suivante s'intéressera aux contraintes identifiées dans la littérature qui permettront de mettre en place une procédure expérimentale optimisée pour étudier les mécanismes corticaux de la fonction sensorimotrice au cours d'une tâche perceptive, au cours de laquelle l'état somatosensoriel des individus est manipulé. Les recommandations orienteront le choix de la tâche et des procédures d'évaluation des performances réelles et estimées.

3.4.1 Tâche expérimentale: "*body-scaled*" ou "*action-scaled*" ?

Les performances estimées et réelles des tâches expérimentales citées précédemment peuvent être catégorisées selon les termes *body-scaled* et *action-scaled* (Fajen et al.

2008). Comme proposé par Fajen et al. (2008), le couplage action-perception évoqué pour une performance *body-scaled* caractérise une relation réciproque entre les dimensions anthropométriques de l'individu et celle de l'environnement, soit une relation géométrique (*e.g.*, juger de la hauteur de marche permettant de monter dessus, Warren 1984). En accord avec ces mêmes auteurs, le couplage action-perception évoqué par une performance *action-scaled* évoque la relation réciproque entre les caractéristiques dynamiques de l'individu (capacité de production de force, synergie musculaire et coordination inter-segmentaire) et l'environnement (*e.g.*, courir après une balle lancée en l'air, Oudejans et al. 1996). Les tâches motrices peuvent alors être définies sur un continuum allant des tâches motrices évoquant un couplage à prédominance géométrique jusqu'aux tâches évoquant un couplage à prédominance dynamique. Les consignes expérimentales de l'étude de Lee et al. (2001), à titre d'exemple, prévoient que les participants se figurent être assis sur un siège se déplaçant le long d'un axe antéro-postérieur. De fait, dans ce contexte expérimental, l'estimation de la largeur minimum requise pour permettre de naviguer au travers d'un espace sans tourner les épaules n'engage qu'un couplage purement géométrique entre la largeur des épaules et celle de l'ouverture. En revanche, Hackney et Cinelli (2013) ont montré que cette tâche de navigation possédait une composante dynamique fondamentale lorsque la consigne donnée aux individus prévoyait qu'ils jugent de leur capacité à passer au travers de l'ouverture en marchant. Les auteurs ont en effet illustré que cette composante n'était pas intégrée à l'arrêt chez la personne âgée, aboutissant à une surestimation de ses performances alors même que cette estimation était régulée par la personne âgée en situation de marche.

Cette différence entre les paradigmes constitue un point fondamental, central vis-à-vis de l'interprétation des résultats comportementaux et des processus corticaux sous-

jacents et donc, du type de tâche à mobiliser préférentiellement lors de ce travail de thèse. Les tâches motrices dont la performance réelle maximale tend à être *action-scaled* nécessitent en effet de formuler des hypothèses fortes sur les processus corticaux impliqués dans l'anticipation des conséquences dynamiques de l'action (*e.g.*, estimation de la longueur de saut maximale, Deschamps et al. 2014 ; capter une balle envoyé en l'air en courant, Fajen et al. 2011). Il convenait de mobiliser une tâche pour laquelle la prédiction des conséquences de l'action était simplifiée, et ne mobilisait pas a priori de stratégies cognitives particulières. Les tâches dont la performance réelle maximale est *body-scaled* étaient plus appropriées à ce titre. Elles nécessitaient cependant de s'assurer que les degrés de libertés mobilisés étaient explicitement restreints par la consigne expérimentale (tâche de saisie d'une balle en hauteur avec et sans l'utilisation du degré de liberté de flexion / extension de cheville, Wagman et al. 2012).

La tâche d'atteinte et de saisie d'un objet – mobilisée dans l'ensemble des travaux expérimentaux présentés dans ce travail de thèse - nous a permis de restreindre les interprétations à 1) un système acteur-percepteur à 2 degrés de liberté majeurs (rotation autour des articulations de l'épaule et du coude sur le seul plan transversal, en accord avec les contraintes biomécaniques rapportées par Lacquaniti & Soechting 1981), 2) dans une tâche n'engageant le système musculaire qu'au moyen de forces sous-maximales d'amplitudes modérées (Louis & Gorce 2009), et 3) dont l'éventuelle réalisation infructueuse n'avait pas de conséquences sanitaires ou vitales sur les participants. Ceci limitait les interprétations concernant l'existence de marges de sécurité et de stratégies cognitives dans le couplage action-perception (chute en cas de surestimation des performances par exemple, Comalli et al. 2013 ; Pijpers et al. 2006).

3.4.2 Evaluation de la précision du couplage action-perception

Depuis les travaux princeps de Warren (1984), la méthode typiquement utilisée pour juger de la qualité du couplage action-perception prévoit de confronter l'estimation de la performance maximale perçue et la performance motrice réelle. Aussi, l'évaluation de la précision du couplage dépend des procédures expérimentales mises en place pour recueillir les performances maximales perçues et réelles. Les trois prochaines sections seront consacrées aux sources de variabilité des mesures recueillies. Ces sources de variabilité, identifiées dans la littérature, peuvent interférer avec la consistance des résultats et rendre les études difficilement comparables entre elles. Ces sources de variabilité nous ont inspiré et conduit à l'optimisation de la procédure expérimentale utilisée dans ce travail de thèse, nécessaire à l'étude des corrélats corticaux de la détérioration du couplage action-perception.

3.4.2.1 *Performance motrice perçue : quelle méthode optimale ?*

3.4.2.1.1 *Présentation des stimuli : méthode discrète vs. méthode continue*

Classiquement, la performance maximale perçue est évaluée grâce à l'ajustement d'un dispositif dédié à la tâche motrice. Par exemple, la hauteur d'une barre est ajustée dans une tâche où les participants doivent juger de leur capacité à pouvoir enjamber un obstacle (Noël et al. 2011; Sakurai et al. 2013; Wagman & Taylor 2005) ou passer en dessous (Marcilly & Luyat 2008; Stoffregen et al. 2009; Yu et al. 2011).

L'ajustement peut être fait de manière discrète, de sorte que plusieurs ajustements successifs sont présentés aux participants (*e.g.*, Hirose & Nishio 2001). Ces derniers déclarent explicitement si oui ou non ils s'estiment capable de réaliser la tâche avec succès dans la configuration actuelle du dispositif, pour chacun des ajustements. Les essais sont généralement réalisés 3 à 4 fois pour chacune des configurations du

dispositif, dans chacune des conditions expérimentales (*e.g.*, Hackney & Cinelli 2013 ; Luyat et al. 2008). La performance maximale perçue est alors estimée en moyennant les valeurs de réglage du dispositif qui correspondent à une transition des réponses « oui / non » dans chacune des séries d’essais (Cohen et al. 2011), ou en fixant une proportion de réponse positive comme marqueur de la transition (2 réponses positives sur 3, Hackney & Cinelli 2013). Cependant, ces méthodes de calcul supposent que la transition « oui / non » ne soit pas soumise à un phénomène d’*inversion* (Burton 1992), illustré par la Figure 14.

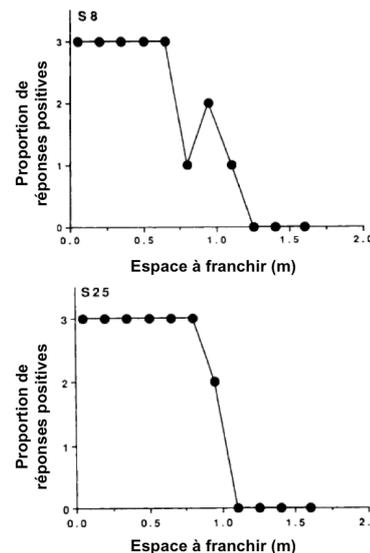


Figure 14 : Illustration du phénomène d’inversion (figure tirée et modifiée de Burton 1998). Les graphiques représentent le nombre de réponses positives en fonction des valeurs de réglage du dispositif (longueur d’un espace à franchir). Sur le graphique du bas, la valeur de transition fixée à 2 réponses positives sur 3 permet de déterminer facilement la performance maximale perçue. Ce n’est pas le cas sur le graphique du haut, qui illustre le phénomène d’inversion : puisque le transition n’est pas franche, le critère pour l’évaluation de valeur de transition (2 réponses sur 3) n’est pas optimal.

À ce titre, l'utilisation d'une régression logistique pour modéliser les proportions de réponses positives en fonction des valeurs de réglage du dispositif s'avère être une solution optimale (Kingdom & Prins 2009). La performance maximale perçue est déterminée par la valeur sur l'axe des abscisses à laquelle la fonction logistique atteint une proportion de 50% (Guardia et al. 2010, 2012 ; Higuchi et al. 2009) (Figure 15). Enfin, dans la version continue de cette procédure, les participants sont tenus de se manifester dès que l'ajustement du dispositif atteint une configuration correspondant à leur performance maximale perçue. Les valeurs sont moyennés entre les essais (e.g., Graydon et al. 2012).

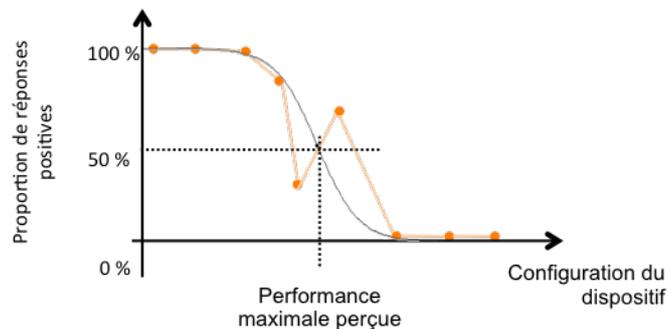


Figure 15 : Modélisation des proportions de réponses positives au moyen d'une fonction de régression logistique (courbe noire). Cette méthode s'avère particulièrement utile pour calculer la performance maximale perçue, dès lors que les estimations du participant présentent un phénomène d'inversion comme présenté par la courbe orange.

3.4.2.1.2 *Ordre et direction de présentation des stimuli*

En fonction des études, l'ajustement du dispositif est réalisé dans un ordre croissant et décroissant, pour des présentations continues (Graydon et al. 2012) ou discrètes (ou *méthode des limites*, Hirose & Nishio 2001). Il a cependant été montré que de telles

procédures font émerger des effets d'*hystérésis* (« *hysteresis* ») et de contraste accru (« *enhanced contrast* ») (Lopresti-Goodman et al. 2009 ; Lopresti-Goodman et al. 2013 ; Hirose & Nishio 2001). En accord avec Lopresti-Goodman et al. (2009), l'effet d'hystérésis est observé lorsque la transition de l'état stable d'un système se produit plus tardivement en série ascendante (de « je peux réaliser l'action » à « je ne peux pas réaliser l'action ») et plus précocement en série descendante (de « je ne peux pas réaliser l'action » à « je peux réaliser l'action »), illustrant de quelle manière l'historicité du système affecte le comportement de ce système à un moment donné. Inversement, l'effet de contraste accru est observé lorsque la transition de l'état stable d'un système se produit plus précocement en série ascendante et plus tardivement en série descendante, illustrant de quelle manière les futurs états du système affectent le comportement de ce système à un moment donné. La *méthode des stimuli constants*, dans laquelle l'ajustement du dispositif est aléatoire, se révèle être une alternative plus appropriée pour éviter ces effets (Kingdom & Prins 2009 ; Konczak et al. 1992).

Au final, la méthode des stimuli constants a été choisie car elle permettait (1) d'éviter l'implication d'effet confondant (hystérésis et contraste accru) tout en admettant (2) de calculer la performance maximale estimée grâce à une modélisation logistique, solution psychométrique optimale identifiée dans la littérature pour englober la variabilité des réponses autour du seuil de transition des réponses positives aux réponses négatives (phénomène d'inversion).

3.4.2.2 *Performance motrice réelle : quel marqueur objectif ?*

La performance réelle maximale est généralement évaluée en mesurant les dimensions anthropométriques des participants pour les tâches motrices évoquant un couplage action-perception à dominante *body-scaled* (Warren 1987 ; Lee et al. 2001 ; Guardia et al. 2010 ; Higuchi et al. 2004 ; Wagman & Taylor 2005). Mais considérant que la

performance motrice d'une action au couplage à dominante *body-scaled* possède nécessairement une composante dynamique - sauf contexte expérimentale particulier (voir section 3.4.1, l'exemple concernant l'étude de Lee et al. 2001) - certains auteurs favorisent une évaluation dynamique de la performance maximale (Noël et al. 2011 ; Higuchi et al. 2011 ; Hackney & Cinelli 2013a 2013b), au même titre que pour les tâches motrices évoquant un couplage à dominante *action-scaled* (Deschamps et al. 2014 ; Kinsella-Shaw et al 1992 ; Pepping & Li 2000a). Les auteurs adoptent alors des stratégies d'évaluation tenant compte de la variabilité des performances découlant de la variabilité motrice (Srinivasan & Mathiassen 2012), notamment en multipliant les essais de performance réelle (Jiang & Mark 1994; Pepping & Li 2000b; Deschamps et al 2014). Les critères permettant de discriminer si une performance motrice est valide ou non s'avèrent alors fondamentaux dans l'interprétation de la qualité du couplage action-perception. Kinsella-Shaw et al. (1992) ont par exemple fixé que l'angle d'une pente ne permettait plus de maintenir un pattern de marche classique lorsque la transition talon-orteil, classiquement observée au cours des interactions biomécaniques pied-sol en posture verticale et sur sol horizontal, n'était plus appréciable. Au même titre, Regia-Corte et Wagman (2008) ont choisi deux critères pour révéler deux seuils de performance différents. Les participants jugeaient l'inclinaison de pente leur permettant de maintenir leur équilibre. Leurs performances maximales réelles correspondaient à la pente maximale 1) pour laquelle aucun ajustement postural n'était visible, puis 2) pour laquelle les participants ne chutaient pas.

Au final, il convenait de choisir une méthode d'évaluation permettant d'optimiser l'objectivation de la performance maximale et sa variabilité, dans la mesure où cette dernière aurait un impact sur la performance maximale récoltée. À ces fins, les tâches

de pointage et d'atteinte de cible présentait une redondance motrice permettant de maintenir un niveau de performance stable lorsque la temporalité de l'action n'est pas restreinte, en accord avec les lois du mouvement de Fitts (Fitts 1954). Dans ce contexte, seule la modification des caractéristiques fonctionnelles musculo-articulaires des articulations du coude et de l'épaule pouvaient modifier la performance maximale finale. Il est aisé de considérer la distance directe entre l'épaule et l'espace entre le pouce et l'index comme hautement corrélée avec la distance réelle d'atteinte d'un objet, lorsque le tronc n'est pas mobilisé. Cette méthode d'évaluation de la performance maximale a donc été choisie.

3.4.2.3 Précautions pour l'interprétation des différences entre la performance estimée et la performance réelle

En accord avec les sections précédentes, et considérant que les erreurs de mesures expérimentales sont théoriquement réduites au minimum, une détérioration du couplage action-perception peut être identifiée dès lors qu'une différence entre la performance estimée et la performance réelle est observée. Autrement dit, si le ratio des valeurs de performance estimée par les valeurs de performance réelle est différent de 1, les participants surestimeront ou sous-estimeront leur performance réelle, en fonction du paradigme mobilisé. Il convient cependant de noter que la littérature regorge d'évidences illustrant l'existence d'erreurs systématiques d'estimation de la performance maximale chez des groupes de référence de participants sains (Fisher 2000 ; Graydon et al. 2012 ; Rochat & Wraga 1997). En accord avec ces travaux, les erreurs seraient dérivées de l'incapacité des individus à tenir compte des restrictions expérimentales lors de l'évaluation de leur performance. Il convient alors de considérer ces erreurs dans l'interprétation de la détérioration du couplage, comme illustré pour une tâche de distance maximale de pointage dans l'étude 1 de Graydon et

al. (2012). Dans cette étude, le groupe dont le flux respiratoire était manipulé présentait un ratio performance estimée / performance réelle plus proche de 1 que le groupe contrôle : les individus du groupe manipulé *surestimaient dans une moindre mesure* leurs performances que les individus du groupe contrôle. Au lieu de conclure que le groupe manipulé présentait un couplage plus précis que le groupe contrôle, Graydon et al. ont considéré que le groupe contrôle représentait le *gold standard* pour la tâche de perception. Ils ont ainsi avancé que le groupe manipulé *sous-estimait* sa performance vis-à-vis du groupe contrôle.

Les altérations du couplage action-perception peuvent aussi être révélées par la prévalence d'un effet dans une population (Noël et al. 2011 ; Sakurai et al. 2013), altérations qui pourraient être diluées par le moyennage des valeurs au sein de cette même population. En mettant ainsi l'accent sur les performances individuelles, Sakurai et al. (2013) ont constaté qu'une plus grande proportion de personnes âgées et de personnes très âgées *surestimaient* les performances en comparaison aux jeunes adultes, alors même que l'analyse des moyennes de performances perçues rapportait que les trois groupes *sous-estimaient* leur performance sans relever d'effet groupe (Figure 16). La pertinence de cette méthode d'analyse découle de sa signification clinique.

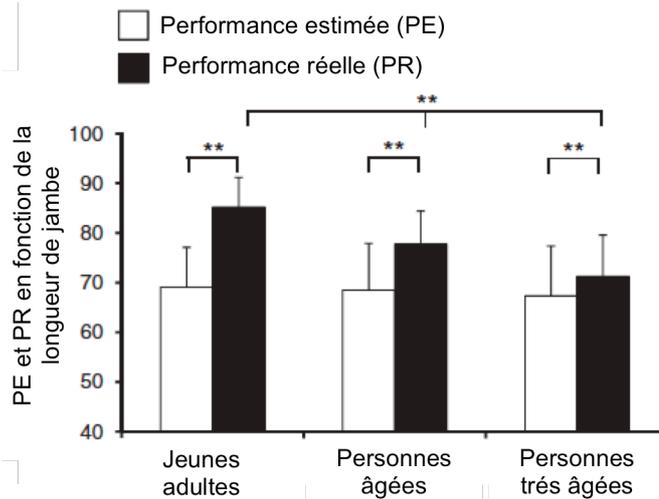


Figure 16 : Figure tirée et modifiée de l'étude de Sakurai et al. (2013), représentant les moyennes des valeurs obtenues dans les populations étudiées alors que l'intérêt de l'étude réside en l'analyse des valeurs individuelles. Lorsque les auteurs s'intéressent à la moyenne des performances estimées et réelles dans les trois groupes jeunes adultes ("young adults"), personnes âgées (« young-old adults ») et personnes très âgées (« old-old adults »), les résultats rapportent que les 3 groupes sous-estiment leur performance réelle, et aucun effet groupe n'est relevé. En s'intéressant aux données individuelles, les auteurs ont pourtant relevé que 11,4 % des individus du groupe des personnes âgées et 32,5% du groupe des personnes très âgées surestiment leur performance, ce qui n'est le cas chez aucun individu dans le groupe des jeunes adultes. Les auteurs interprètent cette prévalence comme un effet groupe, importante dans la compréhension du déclin des fonctions motrices chez la personne âgée.

Enfin, il est à noter que le couplage action-perception des individus peut-être altéré alors même que les individus sont conscients de la direction de cette altération (Malek & Wagman 2008 ; Regia-Corte & Wagman 2008). C'est le cas dans l'étude de Noël et al. (2011), dans laquelle des groupes d'adultes et de personnes âgées estimaient leur capacité à franchir une haie. Les personnes âgées ont rapporté des performances estimées plus modestes que les adultes : ce résultat illustre qu'ils intègrent l'amointrissement leurs capacités motrices. Cependant, lorsque les performances

perçues étaient rapportées aux performances réelles, il se trouve que les personnes âgées surestimaient plus largement leurs performances que les jeunes adultes.

Compte tenu des difficultés à comparer deux groupes expérimentaux, il convenait de préférer des comparaisons intra-participants lorsque cela était possible. Dans le cas contraire (contraintes théoriques fortes comme dans l'étude 1 de ce travail de thèse), il s'agissait de s'assurer que les performances perçues maximales des deux groupes étaient initialement comparables pour confirmer que les différences entre ces deux groupes sont belles et bien liées à la manipulation expérimentale, à l'instar de Graydon et al. (2012).

3.4.3 Quantification des altérations somatosensorielles

Dans les études citées précédemment, la caractérisation des altérations somatosensorielles a majoritairement fait l'objet de quantifications subjectives. Les auteurs ont par exemple évalué l'état d'anxiété, de somnolence et de douleur à partir d'échelles de scores (Daviaux et al. 2014 ; Deschamps et al. 2014 ; Graydon et al. 2012 ; Pijpers et al. 2006, 2007). Les études dédiées aux patients atteints de la maladie de Parkinson abordent la caractérisation des altérations à partir d'évaluations fonctionnelles de la symptomatologie (Lee et al. 2001 ; Smith et al. 2011). Guardia et al. (2010) ont évalué l'altération de la représentation du corps chez les patients atteints d'anorexie mentale en leur présentant une succession vingt-et-un dessins représentant les contours d'un corps. Ces dessins étaient respectivement corrélés avec des indices de masse corporelle. Les patients sélectionnaient le dessin qui leur paraissait apparenté à la représentation de leur corps. L'indice de masse corporel estimé et l'indice réel étaient alors comparés. Seule l'étude de Noël et al. (2011) a proposé de quantifier objectivement le déclin de la fonction sensorimotrice chez les personnes

âgées, en caractérisant les capacités posturales des participants grâce à une plateforme baro-podométrique.

Bien que ces méthodes soient appropriées pour leur caractère pratique, elles ne quantifient malheureusement qu'indirectement l'altération somatosensorielle. Il convenait de proposer un modèle expérimental qui, dans la mesure du possible, permettait de quantifier objectivement cette altération à partir de marqueurs physiologiques des altérations des structures anatomiques impliquées.

Point intermédiaire

- *La tâche d'atteinte d'une cible était choisie car elle permettait de restreindre les interprétations à une action motrice dont la complexité de mise en oeuvre et d'interprétation était limitée, en comparaison aux autres paradigmes mobilisés.*
- *L'optimisation des méthodes de mesure des performances estimée et réelle nécessitait des précautions facilement implémentables dans une nouvelle procédure expérimentale : présentation discrétisée des stimuli, méthode des stimuli constant (randomisée), mobilisation d'une tâche aux restrictions expérimentales connues, et possibilité de mesurer précisément la performance réelle en limitant sa variabilité.*

Rappelons que la composante stable du couplage action-perception est encodée dans le système visuo-moteur dès les premières 300-ms après l'apparition du stimulus aux propriétés intrinsèques motrices (voir section 3.2.3.2). Bien qu'à notre connaissance, aucune étude ne se soit intéressée à la temporalité de la potentialisation de la composante temporaire du couplage action-perception, les voies neuronales

visuomotrice ventro-dorsale dorso-dorsale qui sous-tendent la distinction entre ces deux composantes se chevauchent (Binkofski & Buxbaum 2013). L'étude des corrélats corticaux de la détérioration du couplage action-perception nécessitait donc de mobiliser un outil de mesure dont la résolution temporelle était suffisante, compte tenu du court délai des transformations corticales engagées dans le couplage action-perception. La mesure de l'activité électroencéphalographique (EEG) était appropriée à ce titre. Nous nous intéresserons dans la section suivante à l'intégration de cette mesure dans la procédure expérimentale.

3.4.4 La méthode d'électroencéphalographie comme moyen d'investigation

3.4.4.1 *Principe de la mesure EEG*

L'activité électrique cérébrale est présente en permanence et de manière spontanée. La mesure de cette activité corticale par la technique EEG a vu le jour dès 1920 avec les travaux de Hans Berger (Sanei & Chambers 2007). Depuis, son principe est resté le même : des électrodes placées à la surface du scalp mesurent les différences de potentiel électriques entre elles (soit entre deux électrodes actives, soit entre une électrode active et une électrode de référence). Ces électrodes sont généralement placées selon le système international 10-20 au moyen d'un bonnet dédié dont la mise en place est normalisée (Figure 17) (Jasper 1958), faisant de cette méthode une technique de mesure non-invasive.

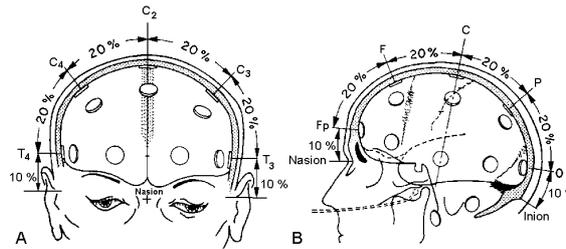


Figure 17 : Placement des électrodes en fonction de la mise en place du bonnet EEG (tiré de Jasper 1958). (A) Vue frontale, (B) Vue sagittale. Le bonnet est placé en fonction des repères anatomiques antéro-postérieurs médiés par l'inion et le nasion de l'individu, et par les repères médio-latéraux des rattachements de l'oreille sur le crâne. Les électrodes centrales Fpz, Fz, Cz, Pz et Oz (représentées sur le schéma par les lettres Fp, F, C, P et O) sont alors alignées sur le scissure inter-hémisphérique du cerveau.

Le signal électrique EEG relevé est le reflet de l'activité d'origine néocorticale, dont la source provient des potentiels d'action postsynaptiques excitateurs et inhibiteurs des grandes cellules pyramidales. Les variations enregistrées dans le signal EEG dépendent de dépolarisations simultanées de macrocolonnes de plusieurs milliers de ces neurones, orientés dans une direction commune (Buzsaki & Draguhn 2004).

3.4.4.2 Analyse des signaux EEG

L'analyse des signaux EEG peut donner lieu à l'interprétation de potentiels évoqués suite à un événement donné (*Event Related Potential ERP*). Une onde ERP est une différence de potentiel électrique qui représente une réponse électrique du cortex suite à une stimulation périphérique ou interne (Sanei & Chambers 2007). Cette différence de potentiel est due à la sommation des potentiels d'action des neurones sensibles au stimulus, temporellement synchronisés avec ce dernier. Traditionnellement, les pics d'ondes ERPs sont interprétés au regard de leur amplitude, de leur latence vis-à-vis du stimulus, et de leur localisation corticale (Johnson 1992). Il est à noter que toutes les

régions du cortex pour lesquelles sont mesurées les signaux EEG présentent une activité oscillatoire spontanée, signature de l'activité synchrone des populations de neurones de ces régions (Niedermeyer & Lopes Da Silva 2005) : le signal mesuré est donc composé de nombreuses fonctions sinusoïdales. Dans ce cadre, il a été montré que les pics d'ondes ERPs pouvaient être le résultat de la réorganisation des phases oscillatoires de l'activité EEG en cours (Tallon-Baudry et al. 1996 ; Delorme et al. 2002). La phase d'un pic ERP ne serait pas constante d'un essai à l'autre, car elle dépendrait du processus oscillatoire en cours (Makeig et al. 2004). Ces études ont ainsi révélé la superficialité de l'analyse des processus corticaux au moyen des ERPs, et la nécessité de compléter les analyses par de nouvelles approches analytiques.

À ce titre, et de par le caractère oscillatoire du signal EEG, il est possible d'accéder à son contenu fréquentiel et aux variations de ce contenu fréquentiel. Alors que les ERPs peuvent être compris comme la réponse d'un état stable à un événement extérieur, la variation de la puissance spectrale associée à un événement (*Event Related Power Spectrum* ERPS) peut ainsi être comprise comme un changement de l'activité corticale en cours, consécutive à un changement sous-jacent de la connectivité fonctionnelle des régions corticales (Vion-Dury & Blanquet 2008). Une hausse de l'ERPS par rapport aux valeurs pre-stimulus représente une synchronisation d'une plus grande population de neurones (*Event Related Synchronisation* ERS). À l'inverse, une baisse de l'ERPS par rapport aux valeurs pre-stimulus représente une désynchronisation d'une partie de la population de neurones (*Event Related Desynchronisation* ERD). L'analyse fréquentielle peut être réalisée au moyen d'une transformée rapide de Fourier (*Fast Fourier Transform*, FFT) (Figure 18). Grâce à la FFT, l'expression de l'amplitude du signal passe du domaine temporel au domaine fréquentiel. La puissance spectrale des oscillations est obtenue pour une fenêtre de

temps donnée sur laquelle la stationnarité du signal est assumée (Vion-Dury & Blanquet 2008).

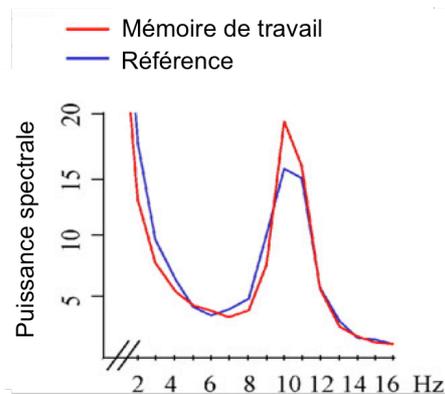


Figure 18 : Spectre de puissance des activités corticales enregistrées au dessus du cortex pariétal (électrode Pz) lors d'une situation de repos (ligne bleue) et lors de l'encodage d'une tâche mobilisant la mémoire de travail (ligne rouge). La figure montre une augmentation de la puissance spectrale de l'activité oscillatoire autour de 10-Hz en comparaison à la situation de référence (tirée de Klimesch et al. 2007b).

Or il convient de rappeler que le signal EEG reflète l'activité cérébrale dépendante de l'influence d'évènements externes et internes : ce signal est donc non-stationnaire. Consécutivement, la puissance spectrale des différentes bandes de fréquences peut varier au cours du temps, ce qui fait de la FFT une méthode de calcul inappropriée dès lorsque que l'on veut optimiser la résolution temporelle et fréquentielle de l'analyse des processus corticaux (Lachaux et al. 2002). À ce titre, la décomposition temps-fréquence du signal au moyen de la fonction d'ondelette de Morlet présente un meilleur compromis (Tallon-Baudry et al. 1996) (Figure 19).

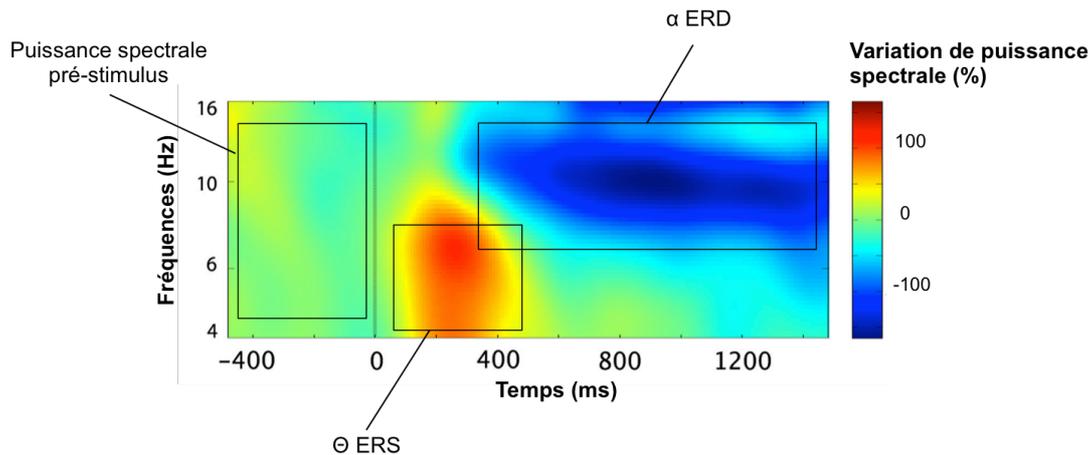


Figure 19 : Représentation de la décomposition temps-fréquence de l'activité EEG enregistrée au-dessus de l'électrode C3 (cortex moteur). Le point 0 sur l'axe des abscisses représente le moment d'apparition du stimulus, ici une image représentant une personne réalisant une action motrice. Les couleurs codent un pourcentage de variation de puissance spectrale par rapport à la puissance spectrale pré-stimulus. Une augmentation de la puissance spectrale dans la bande autour de 6-Hz est observée (ERS θ), suivie d'une désynchronisation dans la bande de fréquence autour de 12-Hz (ERD α). (tirée et adaptée de Urgan et al. 2013).

Succintement, l'ondelette mère générée est comparée aux portions du signal EEG tout au long du signal, par translation temporelle. À l'avantage de la FFT, la taille de la fenêtre de décomposition s'adapte dans le domaine temporel en fonction du contenu fréquentiel du signal, grâce à la dilatation de l'ondelette mère (Erol 2011). Une meilleure résolution temporelle est obtenue lorsque la décomposition est centrée sur des activités oscillatoires de haute fréquence, bien que la résolution fréquentielle diminue. À l'inverse, une meilleure résolution fréquentielle est obtenue lorsque la décomposition est centrée sur les activités oscillatoires de basse fréquence, alors que la résolution temporelle diminue (Figure 20).

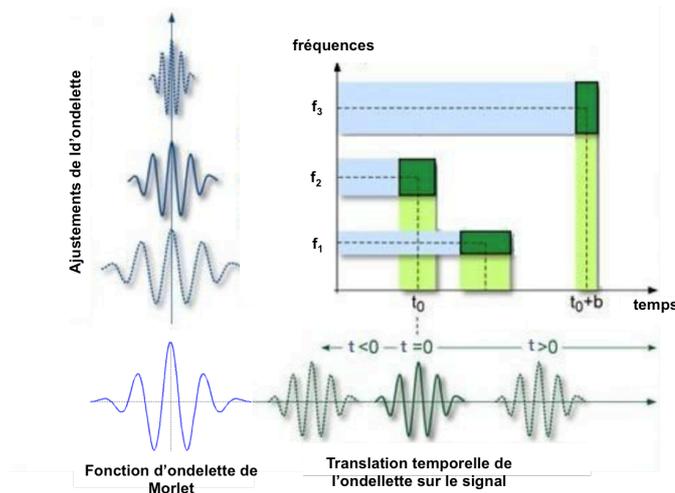


Figure 20 : Illustration de la dilatation des ondelettes de Morlet en fonction du domaine fréquentiel. La fonction d'ondelette (fonction mère) subit une translation temporelle le long du signal EEG pour lui être comparé. En fonction du domaine fréquentiel, l'onde va subir une dilatation qui optimisera sa résolution temps-fréquence. Pour les fréquences basses (f_1), la résolution fréquentielle sera importante bien que la résolution temporelle diminue. À l'inverse, pour les hautes fréquences (f_3), la résolution temporelle sera importante bien que la résolution fréquentielle diminue. Figure tirée et adaptée de Erol (2011).

Il convient de noter que le nombre de cycle de la fonction d'ondelette influence aussi la résolution de la fenêtre glissante d'analyse. Les auteurs adaptent généralement le nombre d'ondelettes aux fréquences étudiées, ces dernières étant en relation directe avec les objectifs intrinsèques aux études. Par exemple, Urgan et al. (2013) utilisent une fonction à 3 cycles pour s'intéresser à l'activité du cortex frontal dans la bande de fréquence aux alentours de 6-Hz dans l'étude la sensibilité sensotrimotrice relative à la perception d'un mouvement humanoïde ou robotisé. Tallon-Baudry et al. (1996) utilisent, quant à eux, une fonction à 7 cycles pour s'intéresser à l'activité corticale de la bande de fréquence autour de 40-Hz, dans l'étude de processus visuels.

Traditionnellement, les activités oscillatoires sont regroupées en cinq bandes de fréquences. Des basses aux hautes fréquences, les bandes sont respectivement nommées bande delta (δ), theta (θ), alpha (α) ou mu (μ) en fonction de la région corticale étudiée et de la signification physiologique associée, puis beta (β), et enfin gamma (γ). Ces bandes sont généralement introduites par des bornes aux valeurs fixes, respectivement 0,5 – 4 Hz (δ), 4 – 7,5 Hz (θ), 8 – 13 Hz (α ou μ), 14 – 26 Hz (β), et au-dessus de 30 Hz (γ) (Sanei & Chambers 2007) (Figure 21). Il est cependant rapporté dans la littérature que les bornes des bandes de fréquence, notamment les bandes θ et α - μ , sont sujettes à variabilité inter-individuelle et nécessitent d’être individualisées (Dopplemayr et al. 1998 ; Klimesch 1999 ; Klimesch et al. 2007a).

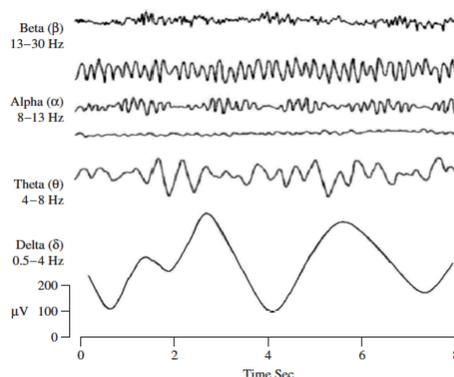


Figure 21 : Illustration des domaines fréquentiels traditionnellement considérés dans le signal EEG (tiré de Sanei & Chambers 2007).

3.4.4.3 Intégration des mesures EEG dans la procédure expérimentale

Comparée aux autres techniques telle que l’imagerie par résonance magnétique fonctionnelle, la mesure de la fonction cérébrale par EEG propose une excellente résolution temporelle - de l’ordre de la milliseconde (Vion-Dury & Blanquet 2008) – avec une chaîne d’acquisition relativement flexible. De ce fait, un nombre grandissant

d'études s'intéresse aux techniques de mesure de l'activité corticale dans un contexte intégré (*Mobile Brain Imaging MoBI*, Makeig et al. 2009 ; Gwin et al. 2010). Les enregistrements EEG sont couplés à des enregistrements cinétiques, cinématiques et/ou d'autres signaux électrophysiologiques afin d'identifier les composantes de l'activité électrocorticale liées à une tâche motrice par exemple, et de les isoler d'une tâche cognitive (*e.g.*, Gwin et al. 2010). À ce titre, la mise en place des procédures expérimentales nécessite de synchroniser un ensemble important de dispositifs de mesure, multipliant les contraintes expérimentales et allongeant considérablement les temps d'expérimentation alors même les techniques d'analyse des signaux sont encore débattues (Castermans et al. 2012, 2014). Ainsi, la tâche d'atteinte de cible nous permettait d'optimiser la mesure des signaux EEG relatifs à la tâche de perception : puisque cette tâche nécessitait seulement que les participants soient assis et immobiles, l'enregistrement d'activités corticales annexes conduisant à une augmentation du bruit de fond était limité, à l'instar d'une tâche impliquant des ajustements posturaux par exemple (*e.g.*, Sipp et al. 2013).

De plus, les contraintes liées aux mesures des variations de l'ERSP assumaient de synchroniser la présentation des stimuli avec la chaîne d'acquisition d'enregistrement EEG. En accord avec les points d'optimisation de la procédure comportementale rapportés précédemment, il était nécessaire de (1) de présenter des situations visuomotrices variables (manipulation de la position du verre dans le cas présent), (2) dans une configuration où la disponibilité visuelle du stimulus était discrétisée (3) pour des temps de présentation de 300-ms, congruent avec les processus neuronaux étudiés dans ce travail. Le développement d'un dispositif dédié – décrit dans la section suivante - a tressé le lien entre les exigences des études comportementales et des

études centrées sur l'activité corticale au cœur d'une procédure expérimentale optimisée.

Point intermédiaire

- *L'interprétation des évidences comportementales de la détérioration du couplage action-perception est dépendante de la tâche et de la procédure expérimentale mise en place.*
- *Il convenait d'optimiser cette procédure, de telle sorte que l'évaluation de la détérioration du couplage puisse donner lieu à des interprétations concernant les mécanismes neuronaux, en limitant (1) la variabilité des mesures de performances perceptives et réelles tout en (2) limitant la mobilisation de stratégies cognitives ainsi que (3) l'implication d'effets confondants (hystérésis et contraste renforcé par exemple).*
- *En accord, la tâche d'atteinte de cible a été choisie.*
- *L'intégration des contraintes des mesures de l'activité corticale par EEG nécessitait le développement d'un dispositif dédié.*

3.5 PROCEDURE & DISPOSITIF OPTIMISES POUR L'ETUDE ET L'INTERPRETATION DE LA DETERIORATION DU COUPLAGE ACTION-PERCEPTION

Une procédure optimisée visant à mesurer les activités corticales de la fonction sensorimotrice a été proposée, au regard des travaux présentés précédemment.

3.5.1 Procédure expérimentale comportementale

3.5.1.1 Réponse comportementale

Dans la littérature comportementale, les individus rapportent verbalement si la configuration de l'environnement leur permet d'effectuer une tâche requise avec succès. Bien que nous cherchions à améliorer la procédure expérimentale, il paraissait difficile de s'affranchir de cette réponse verbale. En effet, une actualisation des performances perçues est attendue dès lors que le réseau sensorimoteur tâche-dépendant est recruté pour fournir cette réponse comportementale, comme illustré par « l'apprentissage par la pratique » (*learning-by-doing effect*, Franchak et al. 2010), en cours de mouvement (Hackney & Cinelli 2013), ou comme ce pourrait-être le cas dans le cadre d'une stimulation magnétique transcrânienne (*e.g.*, Franca et al. 2012). Par conséquent, nous avons décidé d'utiliser la modalité comportementale de réponse verbale, en limitant néanmoins les facteurs confondants pouvant moduler les résultats comportementaux obtenus (section suivante).

3.5.1.2 Temps de présentation du stimulus et délais de la réponse verbale

Dans les diverses études citées dans le cadre théorique, la procédure de réponse verbale donnait l'opportunité aux individus d'effectuer des ajustements perceptifs alors que leur état somatosensoriel est altéré. La disponibilité des stimuli n'était en effet pas limitée, et le délai pour rapporter une réponse verbale n'était pas restreint. Les stratégies métacognitives impliquées dans la détection et la correction d'erreur de

jugement, la résolution de conflit et le contrôle émotionnel (Fernandez-Duque et al. 2000) auraient pu donner lieu à des ajustements inférentiels, d'autant plus que ces ajustements sont qualitatifs dès lors qu'ils bénéficient d'une période de temps importante pour être mobilisés (Mealor & Dienes 2013). Ainsi, la disponibilité visuelle des stimuli était restreinte à un temps de présentation congruant avec la temporalité des transformations corticales du couplage action-perception, soit 300-ms (Franca et al. 2012 ; Makris et al. 2011 ; Proverbio 2012 ; Proverbio et al. 2011). Le délai pour délivrer la réponse comportementale était fixé à une fenêtre de temps de [1200 2200-ms] après la disparition du stimulus, pour minimiser la durée de retention des informations visuo-motrices, et affranchir les participants d'une tâche de temps de réaction. La mobilisation d'une tâche de temps de réaction aurait ajouté un facteur confondant au regard des résultats comportementaux obtenus, compte tenu de l'interaction entre la charge cognitive et les performances perceptivo-motrices (*e.g.*, Temprado et al. 1999). Nous avons préféré standardiser ce délai, déterminé après une étude pilote. La procédure expérimentale proposée est illustrée par la Figure 22 dans la section suivante.

3.5.2 Dispositifs expérimentaux et enregistrements électrophysiologiques

3.5.2.1 Dispositif de présentation des stimuli : le *BIO system*

L'enregistrement des activités EEG pour le calcul des ERSP nécessite de synchroniser la présentation des stimuli avec la chaîne d'acquisition d'enregistrement EEG. Un dispositif expérimental dédié, inspiré de la « Box for Interactions with Object System » (*BIO system*) proposée par Oliveira et al. (2012) (Figure 22), a été développé pour répondre aux exigences des procédures expérimentales mobilisées dans la littérature comportementale. Ce dispositif devait (1) permettre de présenter des

situations visuomotrices variables (manipulation de la position du verre dans le cas présent), (2) dans une configuration où la disponibilité visuelle du stimuli est discrétisée, et (3) avec des temps de présentation de 300-ms, congruent avec les processus neuronaux étudiés dans ce travail. Une trappe à l'arrière du *BIO system* permettait à l'expérimentateur d'ajuster la position du verre avec une baguette fixée sur un chariot sur lequel reposait le verre. La position du verre était ajustée alors que l'intérieur du *BIO system* n'était pas illuminé et donc, que le verre n'était pas visible du participant. Le fond du *BIO system* était drapé d'un tissu duveteux, et le chariot était équipé de roues en plastiques lisses de sorte que les participants n'entendent pas le chariot se déplacer. Dès que l'expérimentateur illuminait les LEDs à l'intérieur du *BIO system* au moyen du circuit électronique de synchronisation, la position du verre était révélée pendant 300-ms. Le *BIO system* s'éteignait ensuite.

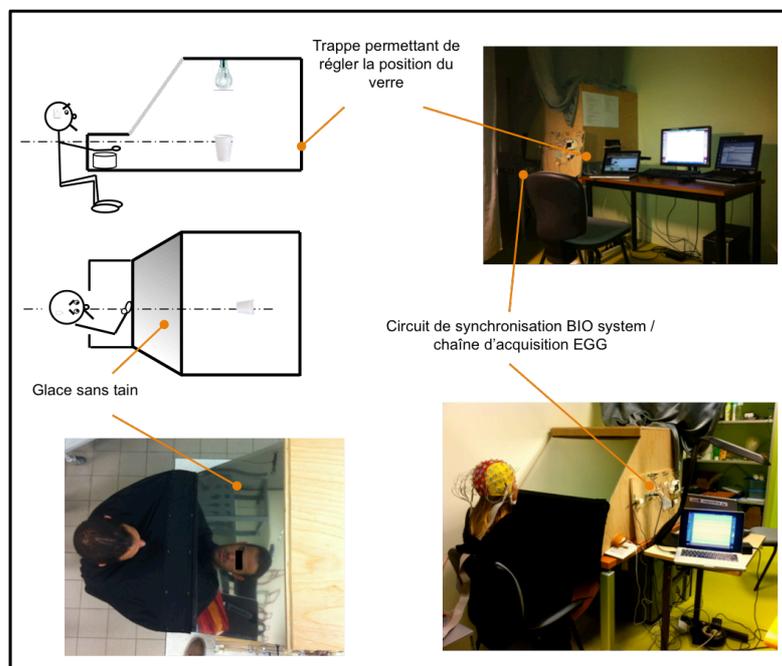


Figure 22 : Illustration du dispositif « BIO system » permettant de synchroniser la présentation des stimuli avec la chaîne d'acquisition EEG. Ce dispositif a été développé en tenant compte des exigences des procédures

expérimentales mobilisées dans les études comportementales. La trappe permet de régler les positions du verre dans une procédure de présentation discrète. Grâce à la glace sans tain, le participant reste naïf concernant la position du verre, jusqu'à ce qu'elle soit révélée au moyen du circuit de synchronisation BIO system / chaîne d'acquisition EEG.

3.5.2.2 *Synchronisation des évènements de la procédure expérimentale*

Le BIO system était synchronisé avec un ordinateur exécutant le logiciel Presentation (Presentation, Neurobehavioral Systems, Berkeley, Californie). La routine programmée sur ce logiciel permettait de délivrer un signal sonore informant le participant de donner sa réponse verbale, puis un second signal sonore indiquant la fin de la fenêtre de temps consacrée à la réponse comportementale (Figure 23).

Il est à noter que les objets potentialisant un couplage action-perception pour ses qualités motrices intrinsèques (*i.e., affordance stable*) attirent l'attention des individus seulement lorsque les régions corticales impliquées dans le guidage visuel et la planification de l'action sont activées (Handy et al. 2003). En d'autre terme, la potentialisation motrice de la manipulation de l'objet est facilitée par l'attrait attentionnel visuel conditionné par la localisation de l'objet (*i.e., affordance temporaire*). Ainsi, aucun indice prévenant de l'apparition du verre n'était délivré au sujet, dans le but d'amplifier les transformations visuo-motrices suscitées par la position du verre. Les participants étaient cependant informés que 5 à 10-sec séparaient la fin d'un essai au suivant.

Dans cette configuration, les événements déclenchés par le BIO system étaient synchronisés avec les enregistrements électrophysiologiques sur un deuxième ordinateur grâce à une carte d'acquisition National Instrument (NI USB-6216, l'Instrument National, Austin, Texas, USA).

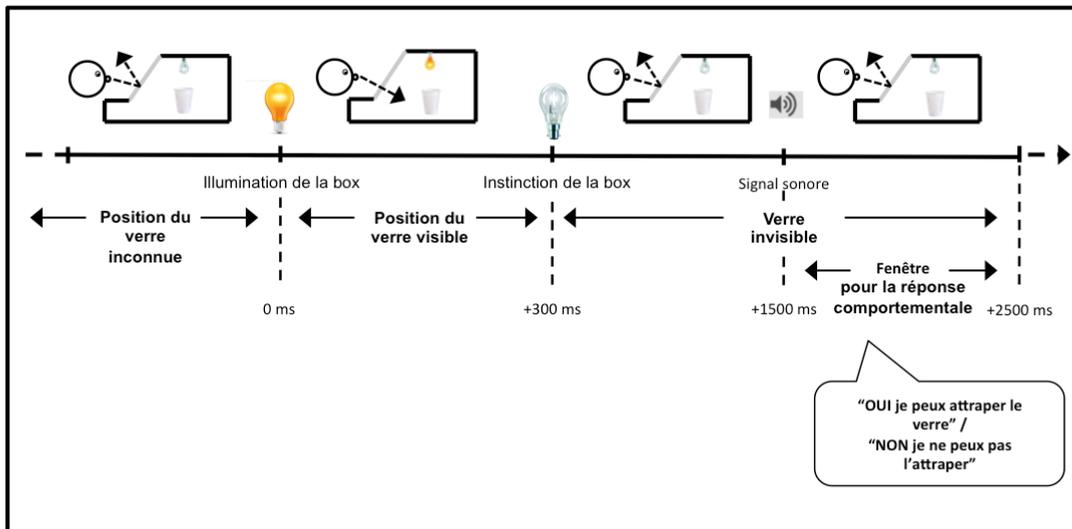


Figure 23 : Procédure expérimentale pour un essai. Avant l'essai, l'expérimentateur positionne le verre à une distance donnée du participant. Ce dernier ne prendra connaissance de la position du verre que lorsque la box sera illuminée, soit pendant 300-ms. Puis, la box s'éteint et le stimulus n'est plus visible. Une fenêtre de temps de 1200 à 2200-ms après la disparition du stimulus autorise le participant à donner sa réponse verbale.

3.5.2.3 *Persistance rétinienne*

Dans ce contexte expérimental, il était probable que la persistance visuelle du stimulus après sa disparition physique puisse conduire à une utilisation de ce substitut du stimulus, c'est-à-dire une utilisation de la mémoire iconique (Coltheart 1980). Ce type d'effet est généralement contrebalancé par la présentation d'un masque visuel dans les études utilisant un écran d'ordinateur. Le BIO system tel que développé ne permettait pas de présenter un masque pour palier à cette éventuelle utilisation de la mémoire iconique, bien que l'avantage considérable de ce dispositif était de pouvoir présenter un environnement 3D réel plutôt qu'une simulation en 2D. Il convient

cependant de noter (1) que la persistance des transformations visuelles a une durée maximale de 120-ms dans le cas de la localisation spatial d'un stimulus (Rensink 2014), (2) qu'aucune étude n'a rapporté que les transformations visuo-motrices impliquées dans le couplage action-perception pouvaient bénéficier de cette courte persistance des transformations visuelles, et (3) que la luminance mesurée au niveau des yeux des participants restait la même alors que le BIO system était allumé ou éteint. Nous avons ainsi considéré que la disponibilité des stimuli était effectivement restreinte à 300-ms et que, même si la persistance rétinienne augmentait le temps de présentation à 420-ms, cette restriction limitait autant que possible les ajustements métacognitifs.

Point intermédiaire

- *Dans une procédure de jugement de la performance maximale perçue, une réponse comportementale verbale était incontournable.*
- *Cette modalité de réponse comportementale induit nécessairement un temps de latence entre la présentation du stimulus et la réponse verbale. Dans la procédure optimisée, le temps de latence était standardisé afin de limiter les stratégies potentielles d'ajustements cognitifs ou, du moins, de rendre les conditions expérimentales comparables.*
- *Le développement d'un système dédié permettait de synchroniser l'ensemble des événements de la nouvelle procédure comportementale et les enregistrements corticaux, dans un contexte en trois dimensions.*

3.6 RESUME DU CADRE THEORIQUE ET PROBLEMATIQUES

1 : Les représentations sensorimotrices du corps et du répertoire moteur sont essentielles à la potentialisation du couplage action-perception comme étape prospective nécessaire à la réalisation d'une action visuo-guidée efficace.

2 : Ce couplage émerge dans un contexte neuronal visuo-moteur guidé par les afférences somatosensorielles. Dans certaines circonstances où l'état somatosensoriel des individus est altéré, une détérioration de ce couplage est relevée. La fonction sensorimotrice semble être au cœur de cette détérioration.

3 : La littérature fourmille d'études centrées sur les processus neurophysiologiques du couplage action-perception, et d'études rapportant des évidences comportementales de la détérioration de ce couplage. Pourtant, à notre connaissance, aucune étude n'a mesuré les activités corticales relatives à la fonction sensorimotrice lors d'une tâche de jugement de performance lorsque l'état somatosensoriel est altéré.

4 : Une procédure expérimentale optimisée a été proposée, pour mesurer les activités corticales de la fonction sensorimotrice et détecter ainsi les corrélats corticaux du détérioration du couplage action-perception.

Problématique Générale

**L'ALTÉRATION DE LA FONCTION SENSORIMOTRICE EST-ELLE EN
CAUSE DANS LA DÉTÉRIORATION DU COUPLAGE ACTION-
PERCEPTION OBSERVÉ LORSQUE L'ÉTAT SOMATOSENSORIEL EST
ALTÉRÉ ?**

CHAPITRE 4 -

CONTRIBUTIONS EXPERIMENTALES

"...two roads diverged in a wood, and I -
I took the one less traveled by,
And that has made all the difference."

Robert Frost (1916, p.7)

4.1 RESUME DES ETUDES

Les études mises en place dans ce travail de thèse ont cherché à répondre à la problématique générale. En résumé, les activités corticales étaient mesurées après avoir établi un modèle expérimental de la détérioration du couplage action-perception, pour lequel les interprétations des résultats comportementaux étaient restreintes.

Un paradigme d'estimation de performance maximale d'atteinte d'une cible (*i.e.*, un verre) était utilisé pour l'ensemble des études.

4.1.1 Étude 1 - L'altération des caractéristiques mécaniques musculo-articulaires comme manipulation somatosensorielle: conséquence sur le couplage action-perception

Dans un premier temps, l'état somatosensoriel des individus était manipulé au moyen de répétitions de contractions excentriques des fléchisseurs du coude. Cette manipulation était choisie en accord avec les études indiquant que l'altération de la fonction sensorimotrice était un point de départ cohérent pour comprendre la détérioration du couplage action-perception. L'objectif de cette étude pilote était de proposer un nouveau modèle de la détérioration du couplage pour lequel la caractérisation de l'altération des structures anatomiques impliquées dans la fonction sensorimotrice était objectivable par la mesure des propriétés mécaniques du système musculo-articulaire du coude.

Les résultats n'ont pas montré de détérioration du couplage action-perception, recentrant ainsi – de manière cohérente avec la littérature - notre attention sur la manipulation de variables affectives.

4.1.2 Étude 2 - La restriction respiratoire comme manipulation somatosensorielle de l'état d'anxiété: conséquence sur le couplage action-perception

Puisque la manipulation de l'état d'anxiété était classiquement utilisée dans les tâches de pointage / saisie comme condition expérimentale somatosensorielle, la seconde étude s'est focalisée sur la réplication des résultats de la littérature au travers de cette condition. Notamment, car les marqueurs de la manipulation de l'état d'anxiété pouvaient être relevés objectivement par les futures mesures EEG. À ce titre, le paradigme de restriction respiratoire utilisé par Graydon et al. (2012) a été adapté et intégré à la nouvelle procédure expérimentale. Les résultats ont montré une détérioration du couplage action-perception. Les patterns comportementaux semblaient indiquer cette détérioration n'était pas une conséquence de l'altération de processus attentionnels, visuels, ou de stratégies cognitives, laissant la place ouverte à une éventuelle altération de la fonction sensorimotrice. Ce paradigme et la procédure associée ont été répliqués dans la troisième étude alors que l'activité EEG des participants était enregistrée.

4.1.3 Étude 3 - Rythmes corticaux de la fonction sensorimotrice: vers une meilleure compréhension de la détérioration du couplage action-perception

La troisième étude concernait la mesure des activités corticales de la détérioration du couplage action-perception en condition d'anxiété. L'analyse des activités corticales était centrée sur le rythme oscillatoire θ -EEG au-dessus de la région prémotrice contralatérale et de la région pariétale postérieure. Le rythme oscillatoire α -EEG au-dessus de la région pariétale postérieure était analysé en sa qualité de marqueur

attentionnel de la manipulation somatosensorielle de l'état d'anxiété. Les résultats obtenus ont montré une altération du rythme corticale associé à la fonction sensorimotrice au-dessus de la région prémotrice contralatérale en condition d'anxiété, alors même que le rythme associé à l'état d'anxiété variait également au-dessus de la région pariétale postérieure.

4.1.4 Conclusion générale

Les résultats sont discutés au regard de la représentation de l'espace (la position du verre) dans le cadre de référence médié par la représentation sensorimotrice du corps. En état d'anxiété, il semblerait que ce cadre de référence soit plus *étroit*, amenant les individus à sous-estimer leur performance maximale d'atteinte.

4.2 ÉTUDE 1 – L’ALTERATION DES CARACTERISTIQUES MECANQUES MUSCULO-ARTICULAIRES COMME MANIPULATION SOMATOSENSORIELLE : CONSEQUENCE SUR LE COUPLAGE ACTION-PERCEPTION

4.2.1 Rappel des objectifs

La littérature suggère que l’altération de la fonction sensorimotrice est une composante essentielle de la détérioration du couplage action-perception (Hackney & Cinelli 2013 ; Luyat et al. 2008 ; Smith et al. 2011 ; Lee et al. 2001). Il convenait d’établir une situation expérimentale similaire, qui permettrait d’étudier les activités corticales associées à la détérioration du couplage action-perception, et pour laquelle la manipulation somatosensorielle serait quantifiable aux moyens de marqueurs objectifs de l’altération des structures impliquées. Au titre de manipulation somatosensorielle de cette première étude, les participants ont réalisé des répétitions de contractions excentriques des muscles fléchisseurs du coude.

4.2.2 Caractérisation de la manipulation somatosensorielle: l’exercice excentrique

Il a été montré que la répétition de contractions excentriques génère une altération de la fonction sensorimotrice dès l’arrêt de l’exercice et ce, jusqu’à quatre jours post-exercice (Walsh et al. 2004, 2006). Les importantes contraintes appliquées au système musculo-tendineux contribuent à l’apparition de dommages musculaires menant à des modifications des propriétés mécaniques musculo-articulaires (Proske & Morgan 2001). Ces modifications sont marquées par une élévation rapide du couple articulaire passif en fonction de l’angle articulaire (i.e. traduisant une augmentation de la raideur musculo-articulaire) dans les premiers instants consécutifs à l’arrêt de l’exercice, atteignant une valeur pic 24-h à 48-h post-exercice (Proske & Morgan 2001 ;

Whitehead et al. 2001). La peau, les muscles, les tendons, les fascias, les capsules articulaires et les ligaments sont autant de structures impliquées dans le couple passif mesuré (Riemann et al. 2001 ; Herbert et al. 2011) alors même que leurs niveaux de tension et leurs déformations contribuent aux fonctions sensorimotrices proprioceptives (Windorst 2007).

Il a récemment été montré que le module d'élasticité de cisaillement des tissus musculaires était corrélé avec son niveau de tension passive *in-vivo* (Maisetti et al. 2012). Succinctement, la technique d'élastographie permettant d'estimer le module d'élasticité repose sur la mesure de la vitesse interne de propagation d'ondes de cisaillement générées par une force de rayonnement acoustique, sur une zone localisée du tissu mou (Bercoff et al. 2004). Cette mesure permet une quantification de certaines caractéristiques mécaniques (*i.e.* raideur) des muscles mis en jeu autour de l'articulation. Il a par exemple été montré que le module d'élasticité de cisaillement des fléchisseurs du coude augmente 1-h après la répétition de contractions excentriques quel que soit l'angle du coude, et persiste 48-h à valeur élevée pour un angle de coude de 160° d'extension (180° extension complète du coude) (Lacourpaille et al. 2014). L'association de la mesure de la raideur articulaire (mesure globale) et du module d'élasticité musculaire (mesure locale) permettait d'identifier et de caractériser en condition passive la contribution des éléments musculaires et non-musculaires dans l'augmentation de la raideur globale post-exercice mesurée à l'articulation. Elle permet ainsi, *a priori*, d'inférer sur les structures anatomiques plus particulièrement impliquées dans l'éventuelle détérioration du couplage action-perception à l'issue de répétitions de contractions excentriques.

4.2.3 Hypothèses

Puisque l'altération de la fonction sensorimotrice et les modifications des propriétés mécaniques associées sont rapportées immédiatement après l'exercice excentrique, une détérioration du couplage action-perception était attendue après l'exercice excentrique réalisé. Dans la mesure où les valeurs maximales de ces modifications mécaniques sont rapportées aux alentours de 24-h à 48-h après l'arrêt de l'exercice excentrique, nous nous attendions également à une altération du couplage action-perception de plus grande amplitude sur cette période (24 à 48h post exercice).

Il convient de noter que les dommages musculaires contribuent également à une augmentation de la douleur perçue. Une hausse significative du niveau de douleur est détectée immédiatement après l'exercice, et atteint généralement son maximum aux alentours de 48-h à 72-h (Cleak & Eston 1992 ; Howell et al. 1993). La douleur induite de manière aiguë est un changement d'état somatosensoriel pour lequel la détérioration du couplage action-perception n'a pas été observée (Deschamps et al. 2014). Nous avons donc considéré que la hausse de la douleur ressentie n'apparaîtrait pas comme un facteur confondant.

Ainsi, l'objectif de cette étude pilote était 1) d'établir si l'exercice excentrique pouvait être proposé comme modèle de la détérioration du couplage action-perception, et 2) d'identifier la période expérimentale particulièrement propice à l'étude des mécanismes corticaux - le cas échéant - de la détérioration du couplage action-perception.

4.3 MATERIEL ET METHODE

4.3.1 Participants

Vingt-deux étudiants droitiers (12 hommes et 10 femmes) de l'Université de Nantes (France) ont volontairement participé à l'expérience. Les participants étaient répartis aléatoirement et équitablement en deux groupes : 1 groupe contrôle CTL (6 hommes et 5 femmes, âge moyen 18.3 ± 1.1 ans, score de latéralité pour l'Edinburgh Handedness test de 65.3 ± 12.8 , Oldfield 1971) et 1 groupe expérimental réalisant le protocole excentrique EXC (6 hommes, 5 femmes, âge moyen 19.6 ± 1.9 ans, score de latéralité pour l'Edinburgh Handedness test de 74.5 ± 20.3). Aucun des participants ne présentait de déficience visuelle non corrigée ou de déficience physique. Les participants n'étaient pas familiers de l'expérimentation. Ils étaient clairement informés des conséquences du protocole de contraction excentrique avant de fournir leur consentement écrit. Les participants n'étaient pas payés pour leur participation. L'expérience était menée selon la Déclaration d'Helsinki (1964).

4.3.2 Dispositif expérimental

Les participants étaient assis sur un ergomètre isocinétique (Con-Trex, CMV AG, Dübendorf, Switzerland) de telle sorte à ce que les hanches et les genoux soient fléchis à 90° . La position des participants était standardisée : leur bras était fermement attaché à l'accessoire dédié à la mobilisation de l'articulation du coude sur l'ergomètre isocinétique, et positionné dans le plan horizontal avec une abduction de l'épaule de 90° et une extension de coude de 120° au repos (180° correspondant à une extension complète du bras). La reproduction modifiée du *BIO system* (Oliveira et al. 2012) synchronisé avec un ordinateur exécutant le logiciel Presentation (Presentation, Neurobehavioral Systems, Berkeley, Californie) était installée face aux participants.

L'environnement noir et neutre composant l'intérieur du BIO system empêchait toute prise de repère visuel. La luminance de la pièce était mesurée aux alentours de 27-lx avec un luxmètre (Luxmètre MS-1300, Voltcraft, Lomme, France). Lorsque les LEDs présentes à l'intérieur du BIO system étaient allumées, la luminance à l'intérieur du système était de 52-lx alors que la luminance au niveau des yeux des participants restait constante aux alentours de 27-lx. Le bras gauche était positionné le long de l'arrête transversale du BIO system. L'acromion droit était aligné avec le verre le long de l'axe antéro-postérieur du BIO system (Figure 24).

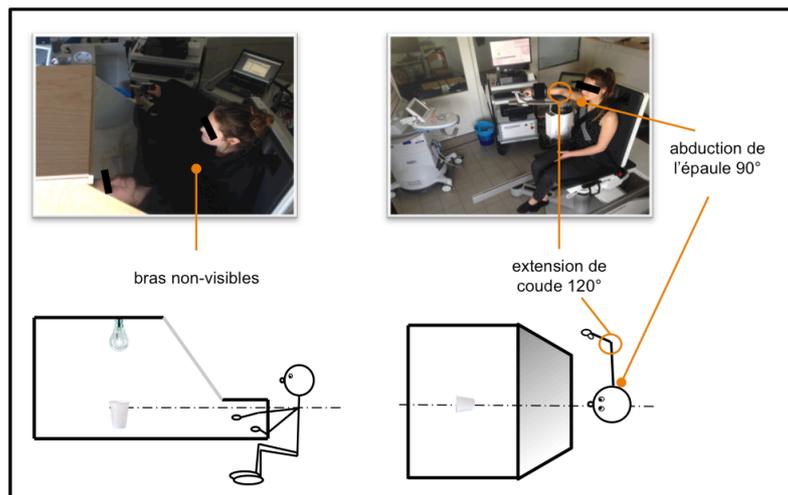


Figure 24 : Illustration du dispositif expérimental mobilisé. La position du participant sur l'ergomètre isocinétique était standardisée, de telle sorte que les flexions de hanche et de genoux soient de 90°, l'abduction du bras droit de 90° et l'extension de coude de 120° au repos alors que le bras était positionné dans le plan horizontal.

4.3.3 Procédure expérimentale

Quatre sessions expérimentales étaient réparties sur trois jours consécutifs. Les participants réalisaient un protocole de conditionnement le premier jour, en fonction

de leur appartenance au groupe CTL ou EXC. Les sessions de mesure réalisées avant (t_{0-Pre}), 20 minutes (t_{0-Post}), le 24 heures (*i.e.*, le deuxième jour, t_{+24h}) et 48 heures (*i.e.*, le troisième jour, t_{+48h}) après la session de conditionnement étaient identiques.

4.3.3.1 *Protocoles de conditionnement : exercice excentrique vs. exercice passif*

Le bras droit des participants était positionné sur le plan horizontal avec une abduction de l'épaule de 90°. Les participants du groupe EXC complétaient un protocole de 7 séries de 10 contractions excentriques maximales des muscles fléchisseurs du coude, aboutissant à une extension de l'articulation à une vitesse de 90°/s. Ces conditions d'exercice étaient adaptées d'après le protocole de Lacourpaille et al. (2014) afin d'induire des pertes de couple de force maximale volontaire de flexion du coude supérieures à 15% à t_{+24h} par rapport à t_{0-Pre} , nécessaire à l'établissement d'une altération franche de la fonction sensorimotrice suivant les recommandations de Walsh et al. (2004, 2006). Ce point constituait un critère d'inclusion des participants du groupe EXC dans l'analyse des données. Les participants du groupe CTL complétaient 7 séries de 10 extensions passives du coude à une vitesse de 90°/s. Dans les deux groupes, l'extension du coude était accomplie de 60° à 170° d'extension de coude, 180° correspondant à une extension complète du coude. Quel que soit le groupe, le bras des participants était repositionné 60° d'extension de manière passive à une vitesse de 90°/s. Entre chaque série, une période de repos de 1-min 30 était respectée. Dans le groupe EXC, les participants étaient encouragés verbalement afin de s'assurer d'une production d'effort maximal.

4.3.3.2 *Enregistrements*

Pour chaque session, l'ordre des mesures était respecté pour éviter d'éventuelles interférences entre les mesures en raison des propriétés thixotropiques des tissus

musculaires (Axelson 2005) (Figure 25). La mesure de la performance maximale perçue était réalisée en premier. Puis, les participants évaluaient le niveau de douleur ressentie sur le groupe musculaire des fléchisseurs du coude. Le module d'élasticité des tissus musculaires était alors mesuré pour les principaux muscles fléchisseurs du coude, suivi du couple passif développé à l'articulation du coude et du couple de force maximale en flexion et en extension. Enfin, la performance maximale des participants était évaluée. Toutes les mesures étaient reproduites à chacune des sessions $t_{0-PRÉ}$, t_{0-POST} , t_{+24h} et t_{+48h} , dans les conditions rapportées ci-dessous.

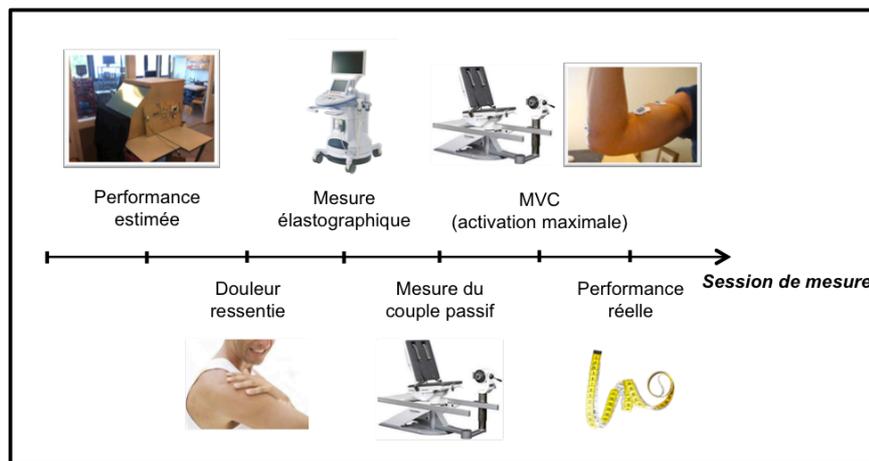


Figure 25 : Ordre des mesures pour les sessions expérimentales à $t_{0-PRÉ}$, t_{0-POST} , t_{+24h} et t_{+48h} . Cet ordre était respecté pour éviter d'éventuelles interférences entre les mesures en raison des propriétés thixotropiques des tissus musculaires (Axelson 2005).

4.3.3.2.1 Données comportementales

- *Performance maximale perçue*

Les participants estimaient s'ils étaient capables d'atteindre un verre afin de le saisir avec la main droite, en tendant le bras dans le plan transversal, sans flexion antéro-postérieure ou rotation sagittale du tronc. Il est à noter que la longueur du bras en

extension complète correspondait à la performance réelle maximale d'atteinte dans ces conditions de degrés de liberté restreints. Néanmoins, les participants n'étaient pas informés que la longueur de leur bras correspondait à la performance réelle maximale. Il était précisé aux participants de ne jamais tendre le bras à l'intérieur du *BIO system*, pour les empêcher de prendre des repères sur leur performance réelle. Le verre était en plastique blanc, sans poignée, de 8.5-cm de haut et de 7-cm de diamètre. Il était placé sur un chariot invisible, centré sur l'axe antéro-postérieur du *BIO system*, et déplacé le long de l'axe antéro-postérieur au moyen d'une baguette fixée au chariot.

Quatre séries de 15 essais randomisés étaient présentées, soit 60 essais au total. Les positions du verre étaient présentées suivant la méthode des stimuli constants (*constant stimuli method*, Kingdom & Prins 2009). Toutes les positions potentielles étaient randomisées au sein de chacune des quatre séries. Au regard de la variabilité interindividuelle des performances perceptives (Kanai & Rees 2011), les ensembles de distances proposées étaient individualisés pour renforcer la robustesse de la méthode des stimuli constants (Kingdom & Prins 2009). Un ensemble de 15 positions aléatoires (allant de 70-cm à 98-cm suivant un incrément de 2-cm) était présenté en amont de la première session de mesure. La valeur la plus basse (haute) de l'ensemble des positions pour un individu était déterminée en additionnant (soustrayant) 14-cm de la valeur la plus basse (haute) à laquelle le participant rapportait être (ne pas être) capable d'atteindre et saisir le verre. Les ensembles de positions individuelles testées durant l'expérimentation allaient de 76.6 ± 4.9 cm à 104.6 ± 4.9 cm.

L'expérimentateur était positionné à l'arrière du *BIO system* où une trappe lui permettait d'ajuster la position du verre avec la baguette fixée au chariot. La position du verre était ajustée alors que le *BIO system* n'était pas illuminé et donc, que le verre n'était pas visible par le participant. Avant chaque essai, le participant avait le regard

fixé sur un point lumineux rouge affiché au fond du *BIO system* à la hauteur des yeux. Dès que l'expérimentateur illuminait les LEDs à l'intérieur du *BIO system*, la position du verre était révélée pendant 300-ms. Le *BIO system* s'éteignait ensuite. L'ordinateur exploitant le logiciel Presentation délivrait alors un signal sonore 1200-ms après que le stimulus ne soit plus visible, pour indiquer aux participants de rapporter verbalement s'ils s'estimaient capable d'atteindre et saisir le verre. Les réponses données 2200-ms après la disparition du stimulus n'ont pas été incluses dans l'analyse des données. Aucun indice prévenant de l'apparition du verre n'était délivré au sujet, dans le but d'amplifier les transformations visuo-motrices suscitées par la position du verre (Handy et al. 2003). Les participants étaient cependant informés que 5 à 10-sec séparaient la fin d'un essai du début du suivant.

Lors de l'évaluation de la performance maximale perçue, les participants ne voyaient ni leurs bras ni leur mains, que ce soit à l'intérieur ou à l'extérieur du *BIO system*. Les participants devaient maintenir leur main droite dans une configuration anatomique congruente avec la saisie d'un verre fictif (Natraj et al. 2013).

- *Performance maximale réelle*

Le bras tendu, la distance entre l'acromion droit et la partie charnue entre le pouce droit et l'index était considérée comme la performance maximale réelle à laquelle le participant pouvaient atteindre et saisir un verre (*actual-D_{max}*).

- *Douleurs musculaires*

Les douleurs ressenties relatives aux courbatures musculaires (*DOMs*) étaient évaluées au moyen d'une échelle de Likert à 7 items (0 = aucune douleur ; 1 à 2 =

douleur légère / modérée à la palpation ; 3 = douleur ressentie lors du port d'une charge ; 4 à 6 = douleur de légère à intense hors utilisation du bras).

4.3.3.2.2 *Données mécaniques et électrophysiologiques*

Les signaux mécaniques (couple de force) et électrophysiologiques (activités électromyographiques) étaient récoltés à une fréquence d'échantillonnage de 1000-Hz, amplifiés et synchronisés par une chaîne d'acquisition Powerlab (Powerlab 16/35, ADInstruments, Oxford, Royaume Uni), et enregistrés sur un ordinateur dédié.

- *Couple passif*

Le couple passif développé à l'articulation du coude était mesuré au cours de 5 cycles passifs ($4^\circ \cdot s^{-1}$) de charge/décharge, pour une amplitude d'extension de coude allant de 60° à 170° (Lacourpaille et al. 2014).

- *Contraction maximale volontaire*

Les participants accomplissaient deux contractions isométriques volontaires (MVC) de 3 secondes en flexion et en extension, séparées par 1 minute de repos. Leur bras était positionné à 90° degrés d'extension de coude. Le début et la fin des essais étaient indiqués verbalement. Les participants étaient encouragés pour s'assurer d'une production d'effort maximal.

- *Activités électromyographiques*

Il a été montré que l'activité électromyographique (EMG) des muscles impliqués dans la flexion de l'articulation du coude augmente au cours d'un cycle passif de charge

lorsque les participants ressentent de la douleur (Jaberzadeh et al. 2001). Pour s'assurer que les données soient caractéristiques des propriétés mécaniques passives comparables entre les groupes expérimentaux de notre étude, les activités EMG étaient enregistrées au cours des cycles passifs et normalisées par l'activité EMG mesurée au cours de la MVC.

Le biceps brachii (BB) était choisi comme représentant des fléchisseurs du coude, alors que la portion latérale du triceps brachii (TB) était choisie pour représenter les extenseurs du coude (Buchanan et al. 1989). La peau était préparée selon les recommandations SENIAM pour les enregistrements EMG (Hermens et al. 2000). Les signaux EMG étaient collectés grâce à deux électrodes de surface bipolaires séparées par une distance inter-électrodes de 2-cm. L'électrode de référence était positionnée sur l'épicondyle latéral.

- *Mesures élastographiques*

Un échographe Aixplorer (version 5.0, Supersonic Imagine, Aix-en-Provence, France), couplé avec un transducteur linéaire (4-15 MHz, SuperLinear 15-4, Vermon, Tours, France) était utilisé en mode « élastographie à onde de cisaillement » (*shear wave elastography mode*) (Bercoff et al. 2004). Considérant le comportement élastique linéaire du muscle, son module d'élasticité (μ) était obtenu tel que :

$$\mu = \rho V^2 \quad \text{Equation 1.}$$

avec ρ représentant la densité des tissus mous (1000 kg.m^3) et V la vitesse de propagation des ondes de cisaillement. Les cartes d'évaluation du module d'élasticité μ étaient obtenues à 1-Hz avec une résolution spatiale de $1 \times 1 \text{ mm}$ (Figure 26). Le

module d'élasticité était quantifié sur une période de 10-sec pour les principaux muscles fléchisseurs du coude, à savoir les muscles biceps brachii (BB), brachialis (BA) et brachioradialis (BR). L'orientation des fibres musculaires de ces trois muscles était déterminée grâce au mode « B-mode » à t_{0-Pre} . La position distale et proximale de la sonde ainsi que son orientation étaient marquées sur la peau au feutre indélébile, dès lors que les fascias respectifs traversaient l'image sans interruption.

Le module d'élasticité était mesuré sur la partie médiale de chacun des muscles alors que le bras des participants était positionné à 120° d'extension, *i.e.* pour une configuration articulaire semblable à celle mobilisée lors de l'estimation de performance maximale d'atteinte de la cible. Il était demandé aux participants de rester le plus relâché possible pendant la mesure. Les mesures EMG servaient de feedback à l'expérimentateur pour s'assurer que les participants étaient détendus.

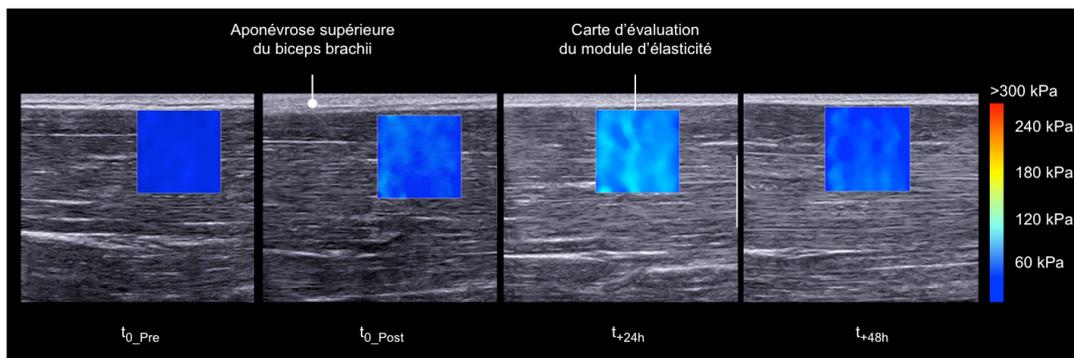


Figure 26 : Exemples de mesures du module d'élasticité du biceps brachii, réalisées au cours des 4 sessions à t_{0-Pre} , t_{0-Post} , t_{+24h} et t_{+48h} à une extension de coude de 120° . Les régions de couleurs représentent les cartes d'évaluation du module d'élasticité. Comme le montre la couleur des cartes, les modules d'élasticité sont supérieurs à immédiatement, 24h et 48 après l'exercice excentrique comparé à la valeur avant exercice (échelle de couleur à droite).

4.3.4 Analyse des données

4.3.4.1 Données comportementales

La performance maximale estimée à atteindre et saisir le verre (*perceived-D_{max}*) était calculée en modélisant la proportion de réponse positive (axe des ordonnées) en fonction des positions du verre (axe des abscisses) au moyen d'une régression logistique, grâce à méthode des moindres carrés. *Perceived-D_{max}* était défini comme la valeur sur l'axe des abscisses pour laquelle la fonction logistique atteignait une proportion de 50%. Cette valeur était calculée comme suit:

$$Answer = \frac{1}{1+e^{-b \times (a-position)}} \quad \text{Equation 2.}$$

avec b la pente de la courbe au point où $Answer = 50\%$, a le point critique de transition (*i.e.*, *perceived-D_{max}*), et "*position*" la position du verre.

Il est à noter que les valeurs de *perceived-D_{max}* à t_{0_Pre} étaient considérées comme la ligne de base de perception des participants. La littérature rapporte une erreur systématique de surestimation des performances d'atteintes consécutives à une incapacité des participants à prendre en compte les conditions expérimentales (Fisher 2000 ; Graydon et al. 2012 ; Rochat & Wraga 1997). La différence entre *actual-D_{max}* et *perceived-D_{max}* à t_{0_PRE} était donc retirée de *perceived-D_{max}* t_{0_Pre} , t_{0_Post} , t_{+24h} et t_{+48h} pour chacun des groupes.

Pour pouvoir réaliser les comparaisons inter-groupe, les valeurs *perceived-D_{max}* étaient normalisées par *actual-D_{max}*. Il est rapporté dans certains cas que l'exercice excentrique peut engendrer une réduction de l'amplitude articulaire active maximale (Rezai et al. 2014), engendrant une altération de la performance réelle maximale. Les

valeurs de *perceived-D*_{max} à t_{0-Pre} , t_{0-Post} , t_{+24h} , t_{+48h} étaient donc divisées par les valeurs *actual-D*_{max} à t_{0-Pre} , t_{0-Post} , t_{+24h} , t_{+48h} pour obtenir des valeurs *Ratio* à t_{0-Pre} , t_{0-Post} , t_{+24h} , t_{+48h} , respectivement.

4.3.4.2 *Données mécaniques et électrophysiologiques*

4.3.4.2.1 *Pré-traitements*

Les données EMG étaient filtrées avec un filtre band-pass 10-400 Hz et un filtre band-stop 45-55 Hz. Les données de couple enregistrées lors des MVC étaient filtrées avec un filtre band-pass 1-10 Hz. Compte tenu de la vitesse de mouvement ($4^{\circ}.s^{-1}$ sur une amplitude de 110°), les données de couple passif étaient filtrées avec un filtre low-pass avec une fréquence de coupure de 1-Hz. Tous les filtres étaient de type Butterworth d'ordre quatre sans décalage temporel des données.

4.3.4.2.2 *Couple de force maximale volontaire*

Le couple de force maximale volontaire développée par les fléchisseurs du coude était calculé sur une période de 500-ms centrée sur le plateau formé par le couple maximal développé.

4.3.4.2.3 *Raideur musculo-articulaire passive du coude*

Le coefficient directeur (*Slope*) de l'asymptote à la courbe, représentant le couple passif en fonction de l'angle du coude, a permis de caractériser la raideur musculo-articulaire des fléchisseurs du coude (Salsich et al. 2000). L'analyse était effectuée sur une fenêtre temporelle de ± 500 -ms centrée sur une extension de coude de 120° . Cette restriction de l'analyse permettait de caractériser la raideur du complexe musculo-articulaire dans une configuration articulaire semblable à celle qui était mobilisée lorsque les participants estimaient leur performance maximale d'atteinte de la cible. Seul le premier cycle de charge était analysé, compte tenu des caractéristiques

thixotropiques du muscle (Nordez et al. 2006). Puisque les évaluations de performance perçue étaient réalisées avant la mesure de couple passif, le premier cycle était représentatif de l'état du système musculo-articulaire à cet instant.

4.3.4.2.4 Activités électromyographiques

La moyenne quadratique (RMS) du niveau d'activation était calculée pour BB et TB sur la même fenêtre temporelle que la raideur musculo-articulaire du coude, centrée \pm 500-ms autour de 120° d'extension de coude. Les valeurs étaient normalisées par leur RMS respective obtenues à partir des MVC, et calculées sur une période de 500-ms centrée sur le plateau formé par le couple maximal développé en flexion et en extension, respectivement.

4.3.4.2.5 Mesures élastographiques

Pour chaque mesure et pour chacun des muscles BB, BA et BR, le module d'élasticité musculaire était moyenné sur la plus large région possible pour la fenêtre d'acquisition de 10-sec à partir du logiciel de l'échographe (fonction Q-box). Ces régions correspondaient généralement en un cercle d'environ 10 à 12-mm de diamètre (Lacourpaille et al. 2014).

4.3.5 Statistiques

Un critère d'inclusion était établi pour les participants du groupe EXC, pour lesquels les chutes de MVC en flexion devaient être supérieures à 15% à t_{+24h} par rapport à t_{0-Pre} (Walsh et al. 2004, 2006).

Afin de vérifier que la répartition aléatoire des participants ait abouti à 2 groupes comparables, un t-test pour échantillons indépendants a été réalisé pour chacune

toutes les variables dépendantes suivantes mesurées à t_{0-Pre} : *Ratio*, *actual-D_{max}*, *DOMs*, μ_{BB} , μ_{BA} , μ_{BR} , *Slope*, *Act_{BB}*, *Act_{TB}*.

Puis, une analyse de variance (ANOVA) à mesure répétées avec 2 Groupes (EXC vs. CTL) \times 4 Sessions de mesures (t_{0-Pre} , t_{0-Post} , t_{+24h} , t_{+48h}) était appliquée sur chacune des variables dépendantes.

4.4 RESULTATS

Toutes les données suivaient une distribution normale (test de Shapiro et Wilk). Les valeurs sont rapportées telles que moyenne \pm écart-type tout au long du texte et des figures (barres d'erreur sur les graphiques). Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$. Un test de Bonferroni de comparaison par paire était utilisé comme test post-hoc lorsque nécessaire. Les valeurs Eta au carré partiel ($p\eta^2$) sont rapportés comme mesure d'estimation de la taille de l'effet, avec $p\eta^2 = 0.07$ et $p\eta^2 \geq 0.14$ considérés comme des effets modérés et larges, respectivement (Cohen 1988).

4.4.1 Vérification des conditions expérimentales

Tous les participants du groupe EXC montraient une perte de couple de force maximale volontaire supérieure à 15% à t_{+24h} par rapport à t_{0-Pre} (Table 1).

À t_{0-Pre} , aucune différence entre les deux groupes n'a été observée et ce, pour l'ensemble des variables dépendantes (*Ratio*, *actual-D_{max}*, *DOMs*, μ_{BB} , μ_{BA} , μ_{BR} , *Slope*, *Act_{BB}*, *Act_{TB}*).

Table 1 Couples de force maximales volontaires développés à t_{0-Pre} et t_{+24h} dans le groupe EXC. Puisque les baisses des couples de force étaient toutes supérieures à 15%, les données de tous les participants du groupe EXC ont été incluses dans les analyses statistiques.

Couple de force maximales des fléchisseurs du coude			
	t_{0-Pre} (N.m ⁻¹)	t_{+24h} (N.m ⁻¹)	Variation (%)
S01	36,4	29,1	-20,2
S02	62,1	38,8	-37,5
S03	69,7	48,3	-30,7
S04	77,8	43,5	-44,1
S05	44,4	28,0	-36,8
S06	97,2	77,0	-20,8
S07	42,8	25,7	-39,9
S08	62,1	33,1	-46,7
S09	91,8	60,5	-34,1
S10	78,9	62,2	-21,1
S11	53,1	23,0	-56,6

4.4.2 Résultats des analyses statiques

Les résultats des ANOVAs sont résumés dans la table 2.

Table 2 : Seuils de significativité p (et taille de l'effet $\rho\eta^2$) obtenus à l'issue des ANOVAs 2 Groupes (EXC vs. CTL) × 4 Sessions de mesures (t0-Pre, t0-Post, t+24h, t+48h) appliquées aux variables dépendantes de l'étude actuelle. À noter : bien que les ANOVAs aient révélé des effets significatifs Session pour la performance maximale perçue et la performance maximale réelle, et un effet d'interaction pour la performance réelle, les tests post-hoc de Bonferroni n'a identifié aucune différence pour les comparaisons par paire. * p < 0.5, ** p < 0.01, * p < 0.001.**

	Groupe	Session	Groupe × Session
Variable dépendante			
Performance maximale perçue	0.095 (0.133)	0.048 (0.122) *	0.930 (0.007)
Performance maximale réelle	0.433 (0.031)	0.033 (0.135) *	0.033 (0.135) *
Douleur (score)	0.001 (0.765) *	0.001 (0.607) ***	0.001 (0.704) ***
Raideur musculaire (coefficients directeurs)	0.030 (0.214) *	0.074 (0.108)	0.204 (0.273)
Module d'élasticité	BB	0.001 (0.430) ***	0.004 (0.197) **
	BA	0.001 (0.571) ***	0.001 (0.288) ***
	BR	0.001 (0.429) ***	0.012 (0.165) *
Niveaux d'activation	BB	0.203 (0.020)	0.913 (0.003)
	TB	0.499 (0.006)	0.248 (0.055)

Dans l'ensemble, ces résultats montrent que les répétitions de contractions excentriques des fléchisseurs du coude ont abouti à une altération des caractéristiques mécaniques musculo-articulaires. En effet, le coefficient directeur des pentes était significativement plus petit dans le groupe CTL que dans le groupe EXC (Figure 27).

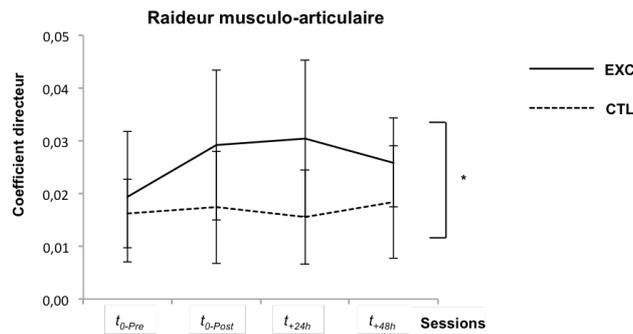


Figure 27 : Raideurs musculo-articulaires mesurées dans les groupes ayant réalisé des répétitions de contractions excentriques des fléchisseurs du coude (EXC) et des extensions de coude passives (CTL), pour les sessions t_{0-Pre} , t_{0-Post} , t_{+24h} et t_{+48h} . Le résultat principal de l'ANOVA Groupe \times Session est indiqué : * effet principal Groupe ($p < 0.05$).

De plus, les valeurs de module d'élasticité sont plus élevées dans le groupe EXC à t_{0-Post} , t_{+24h} et t_{+48h} qu'à t_{0-Pre} , et sont supérieures au groupe CTL (Figure 28). Ces résultats ont été obtenus pour des niveaux d'activation des groupes musculaires des muscles du coude comparables entre les groupes (en moyenne 5.8 % de l'activation maximale volontaire du biceps brachii et 2.9 % pour le triceps brachii à 120° d'extension de coude).

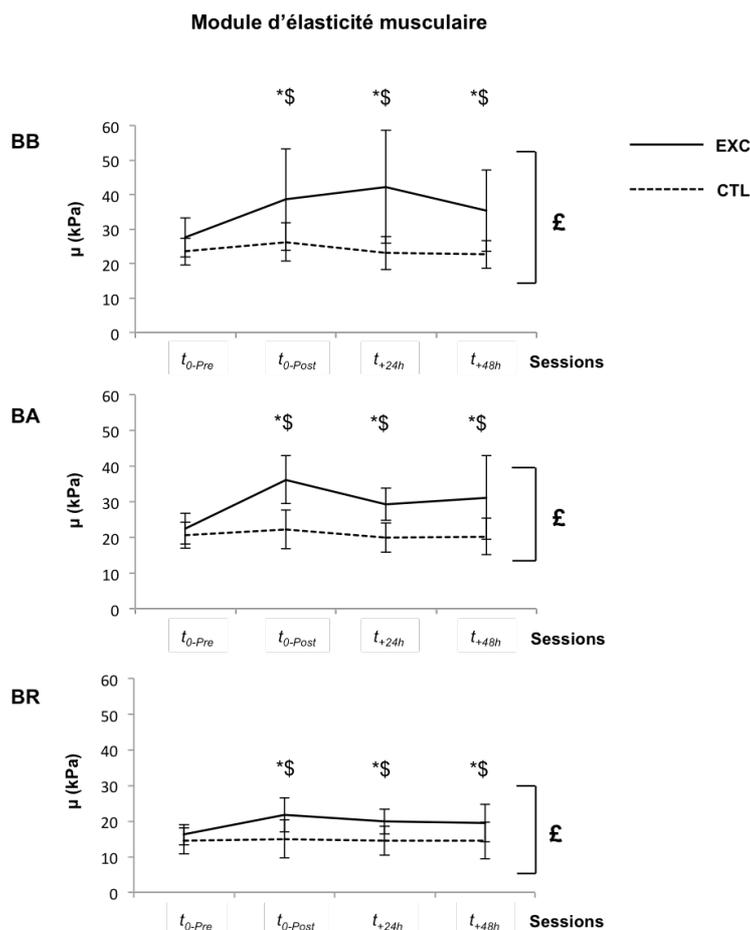


Figure 28 : Modules d'élasticité mesurés sur les muscles biceps brachii (BB), brachialis (BA) et brachoradialis (BR) dans les groupes ayant réalisé des répétitions de contractions excentriques des fléchisseurs du coude (EXC) et des extensions de coude passives (CTL), pour les sessions t_{0-Pre} , t_{0-Post} , t_{+24h} et t_{+48h} . Les résultats principaux de l'ANOVA Groupe \times Session sont indiqués : * valeurs significativement différentes entre le groupe EXC et CTL, \$ valeurs significativement différentes de la condition t_{0-Pre} dans le groupe EXC, £ effet principal Groupe ($p < 0.05$).

Dans ce contexte, et indépendamment de l'augmentation des niveaux de douleur dans le groupe EXC, les performances estimées et réelles des participants sont restées inchangées (Figure 29).

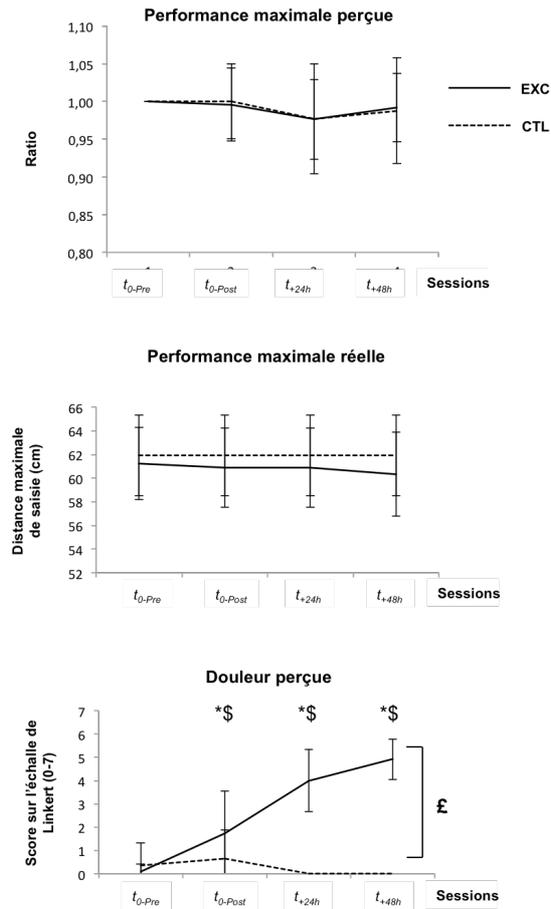


Figure 29 : Performances maximales perçues, performances maximales réelles et douleurs perçues mesurées dans les groupes ayant réalisé des répétitions de contractions excentriques des fléchisseurs du coude (EXC) et des extensions de coude passives (CTL), pour les sessions t_{0-Pre}, t_{0-Post}, t_{+24h} et t_{+48h}. Les résultats principaux de l'ANOVA Groupe × Session sont indiqués : * valeurs significativement différentes entre les groupes EXC et CTL, \$ valeurs significativement différentes de la condition t_{0-Pre} dans le groupe EXC, £ effet principal Groupe (p<0.05). À noter : la barre d'erreur est absente pour la valeur *Ratio* à t_{0-Pre}, puisque le retrait de l'erreur de base de perception aboutit nécessairement à un ratio égal à 1 et que cela entraîne une absence de variabilité. Il en est de même pour les valeurs de douleur perçue à t_{+24h} et t_{+48h}, pour lesquelles tous les participants du groupe CTL ont rapporté un score de 0.

4.5 DISCUSSION PARTIELLE

Cette étude avait pour ambition de proposer un nouveau modèle de la détérioration du couplage action-perception, en altérant les caractéristiques mécaniques musculo-articulaires associées à la fonction sensorimotrice au moyen de répétitions de contractions excentriques. Cette modalité expérimentale a été choisie (1) car les études comportementales suggèrent que l'altération de la fonction sensorimotrice est une composante essentielle de la détérioration du couplage, et (2) car les altérations des structures anatomiques contraintes par la condition expérimentale étaient quantifiables objectivement.

Comme résultats principaux, l'augmentation des valeurs de raideur du groupe EXC - comparées aux valeurs du groupe CTL - marque l'altération des caractéristiques mécaniques globales de l'articulation du coude. Ceci, alors même qu'il était vérifié grâce à l'activité électromyographique des muscles de l'articulation du coude que les participants des deux groupes étaient passifs. L'altération des propriétés mécaniques des éléments musculaires aurait participé à l'augmentation de la raideur articulaire, comme le suggère la hausse des modules d'élasticité des muscles fléchisseurs du groupe EXC. À ce titre, plusieurs études ont précédemment abordé la relation entre les caractéristiques mécaniques musculo-articulaires et les altérations sensorimotrices proprioceptives, particulièrement celles du *sens de la position* (e.g., Bressel et al. 2004 ; Gregory et al. 1988). Ce dernier est défini comme la « capacité à reproduire un angle articulaire » de référence (Fortier & Basset 2012, p. 796), dans une situation passive ou active. Il a été montré que la hausse du couple passif de relaxation de l'articulation de cheville était associée à une altération du positionnement de l'angle

de cheville après une rupture de tendon d'Achille, par rapport à la configuration articulaire de la cheville saine contralatérale (Bressel et al. 2004). Cette altération du *sens de la position* est rapportée également à l'articulation du coude lorsque la thixotropie musculaire est altérée (Gregory et al. 1988) (i.e., « la dépendance des propriétés mécaniques passives du muscle à son historicité de contraction et de changement de longueur », Proske & Gandevia 2012, p.1655). Pourquoi dans ce cas n'y a-t-il pas d'altération du couplage action-perception dans notre étude, bien que les caractéristiques mécaniques musculo-articulaire, associées à la fonction sensorimotrice, sont altérées ?

Les altérations sensorimotrices du *sens de la position* sont généralement discutées au regard des rôles respectifs assignés aux afférences périphériques et aux signaux d'origine centrale (pour revue, voir Fortier & Basset 2012 ; voir aussi Proske & Gandevia 2012). D'une part, les afférences périphériques du *sens de la position* sont relayées par les mécanorécepteurs sensibles à la longueur, aux changements et à la vitesse de changement de longueur des fibres musculaires (i.e., les fuseaux neuromusculaires), et à la tension des fibres musculaires (i.e., les organes tendineux de Golgi). D'autre part, les signaux centraux émergent des processus de comparaison de la copie d'efférence du plan d'action et de l'état actuel du système (« modèle forward » dans le cadre théorique, voir Proske & Gandevia 2012 pour une description détaillée). Ces signaux participent au *sens de l'effort*, impliqué dans le *sens de la position*, et défini comme « l'effort requis pour supporter le poids du membre contre la gravité » (Fortier & Basset 2012, p. 796). La commande motrice est par conséquent nécessaire au *sens de l'effort*, soit pour réaliser le mouvement de positionnement de l'articulation, soit *a minima* pour maintenir l'articulation dans la configuration désirée

contre l'effet de la gravité. Dans la situation expérimentale de l'étude actuelle, le bras était immobile et positionné dans le plan horizontal (*i.e.*, n'était pas soumis à la gravité autour de l'axe de rotation du coude) : aucune commande motrice n'était générée. La fonction sensorimotrice du *sens de la position* n'était donc sous la dépendance d'aucun signal central, en accord avec les travaux de Ansems et al. (2006). Autrement dit, les afférences périphériques seraient les acteurs majeurs de la fonction sensorimotrice dans la configuration anatomique adoptée dans l'étude actuelle. Seuls les fuseaux neuromusculaires présentent une activité de fond en condition passive, et sont considérés à ce titre comme les principaux récepteurs impliqués dans l'altération de la fonction sensorimotrice pour un contexte de positionnement dynamique passif du bras sur le plan horizontal (Ansems et al. 2006 ; Walsh et al. 2006). Or, notre étude actuelle se déroulait en condition passive statique. L'exercice excentrique n'altérant pas significativement le taux de décharge des fuseaux neuromusculaires quel que soit l'angle d'extension de coude (Gregory et al. 2004), et les faisceaux neuromusculaires n'étant pas particulièrement sensibles aux changements de tension des éléments musculaires, nous pouvons supposer que les altérations des propriétés mécaniques musculaires n'ont pas été relayées aux centres corticaux impliqués dans la fonction sensorimotrice. Il en est de même pour les afférences concernant l'augmentation de la raideur globale musculo-articulaire. Les récepteurs articulaires ne sont sensibles qu'à la configuration articulaire (l'angle formé par les deux membres adjacents) et, bien que cette sensibilité varie en fonction de la tension articulaire développée lors de contractions musculaires, les récepteurs ne sont actifs que pour des angles articulaires proches des limites articulaires physiologiques (Latash 2008). Or, les participants avaient le bras positionné à 120° d'extension, soit 60° de moins que l'extension maximale possible. Autrement dit, le contexte expérimental n'aurait pas été propice à

la manipulation de la fonction sensorimotrice. Ceci expliquerait pourquoi le couplage action-perception n'ait pas été altéré dans le groupe EXC.

4.6 CONCLUSION PARTIELLE

Il aurait été tentant de reproduire l'étude actuelle avec une condition dynamique passive, pour manipuler la fonction sensorimotrice de manière effective. Cependant, la mobilisation d'une condition dynamique aurait pu aboutir à une actualisation du réseau sensorimoteur tâche-dépendant (*e.g.*, Hackney & Cinelli 2013). De plus, la plus part des études comportementales citées dans le cadre théorique rapportent que les altérations du couplage action-perception sont relevées en condition *offline*. Il convenait alors de centrer nos efforts sur une manipulation somatosensorielle alternative, nous permettant de maintenir les participants dans une condition passive statique. Comme décrit dans le cadre théorique, les altérations affectives représentaient à leur tour des modèles judicieux de la détérioration du couplage action-perception. Particulièrement, Graydon et al. (2012) ont montré que la manipulation de l'état d'anxiété par restriction respiratoire conduisait à une sous-estimation de la performance maximale de distance de pointage. Il convenait alors de vérifier et confirmer que l'intégration de cette manipulation dans le protocole expérimental optimisé conduisait à des résultats comportementaux similaires à l'étude de Graydon et al. (2012) et, plus généralement, à ceux des études centrées sur les effets de l'anxiété rapportant un comportement conservateur des individus en condition d'anxiété (Pijpers et al. 2006, 2007). Telle était l'ambition de la seconde étude de ce travail de thèse.

Point intermédiaire

- *L'altération des propriétés mécaniques musculo-articulaires n'a pas induit de détérioration du couplage action-perception.*
- *Dans la configuration expérimentale de l'étude, il est possible que les modifications des propriétés mécaniques n'aient pas été relayées aux centres corticaux de la fonction sensorimotrice. Cette dernière n'aurait pas été altérée, expliquant l'absence de détérioration du couplage action-perception.*
- *Les efforts dédiés à la production d'un modèle expérimental permettant d'étudier les corélats corticaux de la détérioration du couplage action-perception sont recentrés sur une manipulation de l'état affectif de l'anxiété.*

4.7 ÉTUDE 2 – LA RESTRICTION RESPIRATOIRE COMME MANIPULATION SOMATOSENSORIELLE DE L'ÉTAT D'ANXIÉTÉ : CONSÉQUENCE SUR LE COUPLAGE ACTION-PERCEPTION

4.7.1 Rappel des objectifs

La restriction respiratoire est une manipulation somatosensorielle connue pour induire une hausse du niveau d'anxiété (Teachman et al. 2007; Teachman & Gordon 2009). Cet état interagit avec une variété d'aspects perceptivo-moteurs conduisant notamment à une détérioration du couplage action-perception (Canal-Bruland et al. 2010 ; Graydon et al. 2012; Nieuwenhuys et al. 2008 ; Nieuwenhuys & Oudejans 2012 ; Pijpers et al. 2006; Pijpers et al. 2007). Les auteurs montrent que les individus montrent une estimation conservatrice de leur performance réelle, c'est-à-dire une sous-estimation de leur performance. Graydon et al. (2012) ont avancé que ce comportement conservateur n'était pas le reflet de l'anticipation d'une éventuelle surestimation de la performance réelle, aux conséquences graves pour la santé.

Le paradigme de restriction respiratoire utilisé par Graydon et al. (2012) a été adapté et réutilisé dans l'étude actuelle. L'objectif était de vérifier que les résultats de sous-estimation des performances d'atteinte d'une cible étaient renouvelés dans ce nouveau contexte expérimental.

4.7.2 Caractérisation de la manipulation somatosensorielle: l'état d'anxiété

Comme rapporté dans le cadre théorique, l'état d'anxiété est défini comme « une aversion de l'état émotionnel et motivationnel dans des circonstances menaçantes » (Eysenck et al. 2007, p. 336). Les adaptations hormonales et cardiovasculaires relatives à cet état sont les conséquences physiologiques les plus connues (Levenson 1992 ; Romero & Butler 2007). Les solutions d'évaluation des marqueurs

physiologiques associées à cet état, telles que la mesure de la variabilité cardiaque (Pittig et al. 2013) et l'évaluation de l'activité électrodermale (Birket-Smith et al. 1993) présentent cependant un temps de latence et une inertie relative dépendante des processus physiologiques sous-jacents (Schäfer & Vagedes 2013). Il convient de noter que l'état anxiété affecte également le fonctionnement du système attentionnel (Eysenck et al. 2007; Eysenck & Derakshan 2011), pour lequel il est accepté que la quantité de neurones impliqués est reflété par l'amplitude de l'activité oscillatoire α -EEG (Niedermeyer & Lopes da Silva 2005). Considérant la faible résolution temporelle des mesures physiologiques citées précédemment et l'opportunité offerte par les mesures d'activités électro-corticales, nous avons choisi d'évaluer les niveaux d'état d'anxiété sur une échelle allant de 0 à 100 dans l'étude actuelle, pour ne centrer les analyses que sur les variables comportementales. Ces analyses comportementales seront complétées par les analyses des activités électro-corticales dans la prochaine étude.

4.7.3 Hypothèses

En accord avec la littérature, nous nous attendions à ce que les participants sous-estiment leur performance maximale d'atteinte d'une cible (i.e. le verre) comme marqueur de la détérioration du couplage action-perception (Pijpers et al. 2006 ; Pijpers et al. 2007 ; Canal-Bruland et al. 2010 ; Graydon et al. 2012).

4.8 MATERIEL ET METHODE

4.8.1 Participants

Quinze étudiants droitiers de l'Université de Toulouse (France) étaient volontaires pour participer à cette étude, sans compensation financière. Un des participants a signalé que l'inconfort provoqué par la restriction respiratoire en condition était trop

important. Il n'a donc pas réalisé la session de mesure, et ses données n'ont pas été incluses dans les analyses statistiques. Ainsi, quatorze participants ont été retenus pour les analyses (âge moyen 20.9 ± 3.4 ans, 60% de femmes, score au test de latéralité Edinburgh Handedness test 60.9 ± 21.3 , Oldfield 1971). Aucun des participants ne présentait de déficience visuelle non-correctée ni de déficience physique. L'expérience était menée à l'issue d'un accord écrit des participants, confirmant leur compréhension du déroulement de l'expérimentation conduite selon la déclaration d'Helsinki (dernière modification en 2004).

4.8.2 Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental était similaire à l'étude précédente. Brièvement, les participants étaient assis sur une chaise face à la reproduction du BIO *system* synchronisé avec l'ordinateur exécutant le logiciel Presentation. Leur bras droit était positionné sur un support à 120° d'extension du coude. À la différence de l'étude précédente, l'acromion droit était aligné avec la main droite sur le plan transverse, et chacun d'eux était aligné avec le verre le long de l'axe antéro-postérieur (Figure 30_a). Le bras gauche des participants était positionné le long de l'arrête transversale du système.

4.8.3 Procédure expérimentale

4.8.3.1 Conditions expérimentales : restriction respiratoire vs. respiration normale

Les participants estimaient s'ils étaient capables d'atteindre un verre pour le saisir avec la main droite, en tendant le bras dans le plan transversal, sans flexion antéro-postérieure ni de rotation sagittale du tronc.

Les estimations étaient réalisées en condition expérimentale contrôle (CTL) et en situation d'anxiété (ANX). Pour la condition ANX, la tâche de respiration utilisée

dans l'étude de Graydon et al. (2012) a été adaptée. Les participants respiraient à travers un dispositif dédié, alors qu'ils étaient équipés d'un pince-nez (Nabaiji Pince-nez, Oxylane, Villeneuve-d'Ascq, France) (Figure 30_b). Normalement utilisé comme mouche-bébé (ProRhinel, Novartis Pharma SAS, France), ce dispositif était composé d'un embout buccal, d'un tuyau de 2-mm de diamètre et d'une sortie d'air. Une expérimentation pilote nous a permis d'identifier la stratégie optimale permettant de maintenir les participants dans une détresse respiratoire élevée mais tolérable (plus de 50 points sur une échelle d'inconfort allant de 0 = "assez calme pour s'endormir" à 100 = "sensation de crise de panique »).

Avant la session expérimentale, la restriction optimale du débit ventilatoire de l'individu était déterminée à partir d'une procédure de temps limite. La sortie d'air était remplie avec du coton, dont la quantité était ajustée après plusieurs essais successifs jusqu'à ce que les participants atteignent un temps limite compris entre 2 et 3-min. Les consignes prévoyaient que les participants devaient être capables de maintenir les cycles respiratoires au travers du dispositif, et atteindre un score d'inconfort de 70 au minimum. Dans l'étude actuelle, les participants ont eu besoin d'une moyenne de 2.9 ± 0.6 essais pour atteindre un temps limite moyen de $2'34 \pm 0'23$ avec un score moyen d'inconfort de 77.1 ± 7.5 .

Pendant la session expérimentale, les participants étaient conditionnés par 1-min de restriction respiratoire avant chaque série d'essais en condition ANX. Les participants étaient autorisés verbalement à respirer pendant trois cycles inspiration-expiration à l'extérieur du dispositif chaque fois qu'ils atteignaient un score de 80 points sur l'échelle d'inconfort respiratoire. À noter que 3-min de repos étaient imposés entre chaque série d'essais (ANX et CTL). Les participants rapportaient leur niveau d'anxiété pour chaque essai, après leur estimation de performance d'atteinte de la

cible.

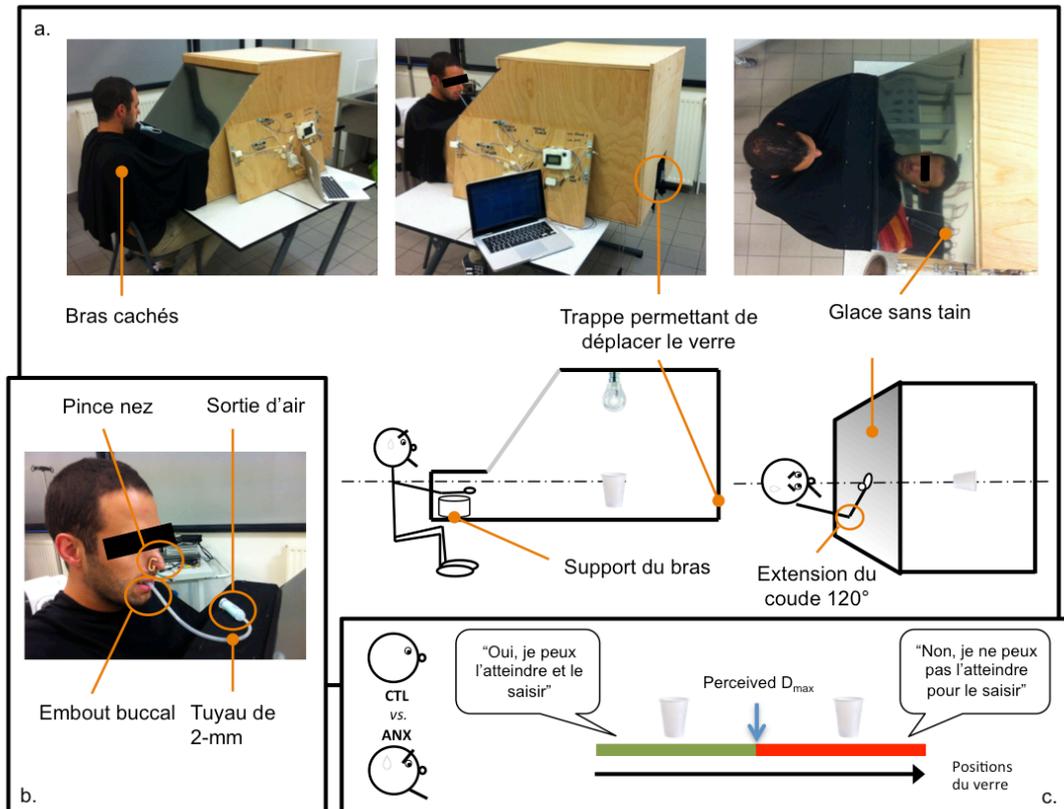


Figure 30 : Illustration du dispositif expérimental. (a) La position du participant était standardisée, alors qu'il était assis face au BIO system (Oliveira et al. 2012). Le bras droit était positionné sur un support, avec une extension de coude de 120°. Le bras gauche était aligné sur le rebord médio-latéral du BIO system. Les bras étaient cachés grâce à un drap noir. (b) Pour moduler le niveau d'anxiété, les participants devaient respirer avec le système composé d'un embout buccal, d'un tuyau de 2-mm et d'une sortie d'air alors qu'ils étaient équipés d'un pince-nez. (c) Perceived- D_{max} est prise comme la distance maximale à laquelle le participant juge être capable d'atteindre et saisir le verre (évaluée grâce à une régression logistique), et comparée entre la condition contrôle (CTL) et la condition de restriction respiratoire (ANX).

4.8.3.2 *Performance maximale estimée*

La procédure était similaire à l'étude précédente. Cinq séries de 30 positions de verre randomisées étaient présentées pour chaque condition (CTL and ANX), soit 150 essais par condition. La présentation de la position du verre durait 300-ms. Deux signaux sonores indiquaient aux participants de rapporter leurs estimations concernant leur performance d'atteinte de la cible et leur niveau d'anxiété, dans une fenêtre de temps de [+1200 ; 2200-ms] après la disparition du stimulus. Toutes les positions potentielles étaient randomisées parmi les 150 essais de chacune des conditions. Au regard de la variabilité interindividuelle des processus perceptifs (Kanai & Rees 2011) (voir section 4.3.3.2.1 page 89). La valeur la plus basse (haute) de l'ensemble des positions pour un individu était déterminée en additionnant (soustrayant) 12-cm de la valeur la plus basse (haute) à laquelle le participant rapportait être (ne pas être) capable d'atteindre et saisir le verre. Les ensembles de positions individuelles testées durant l'expérimentation allaient de 64.1 ± 6.3 cm à 99.8 ± 4.8 cm et chaque position étaient présentées 8 ± 0.8 fois.

4.8.3.3 *Performance maximale réelle*

Avec le bras tendu, la distance entre l'acromion droit et la partie charnue entre le pouce droit et l'index était représentative de la performance maximale réelle à laquelle le participants pouvaient atteindre et saisir le verre (*actual-D_{max}*).

4.8.4 Analyse des données

4.8.4.1 *Score d'inconfort respiratoire*

Les scores d'inconfort respiratoire étaient moyennés pour chacune des séries de 30 essais.

4.8.4.2 Performance maximale estimée

Les données de performance perçue étaient traitées de l'exacte manière décrite dans l'étude précédente. Brièvement, les proportions de réponses positives en fonction des distances étaient modélisées au moyen d'une régression logistique (Kingdom & Prins 2010). La performance maximale perçue *perceived-D_{max}* était déterminée lorsque la fonction logistique atteignait une proportion de 50% (Guardia et al. 2010, 2012 ; Higuchi et al. 2009).

Il est à noter que les valeurs CTL *perceived-D_{max}* des individus étaient considérées comme la ligne de base de perception des participants. Puisque la littérature rapporte une erreur systématique de surestimation des performances d'atteintes consécutives à une incapacité des participants à prendre en compte les conditions expérimentales (Fisher 2000 ; Graydon et al. 2012 ; Rochat & Wraga 1997), la différence entre CTL *actual-D_{max}* et CTL *perceived-D_{max}* était retirée de *perceived-D_{max}* pour les conditions CTL et ANX.

4.8.4.3 Performance de discrimination

La pente de la régression logistique (*i.e.*, le paramètre *b* de l'équation 2, p.97) en condition CTL et ANX était calculée pour fournir une information supplémentaire sur la performance de discrimination des positions (*e.g.*, Guardia et al. 2010). Plus la pente est faible, et plus la discrimination est pauvre.

4.8.5 Traitement statistique

Il était vérifié que toutes les données suivent une distribution normale (test de Shapiro et Wilk). Les valeurs sont rapportées telles que moyenne \pm écart-type tout au long du texte et des figures. Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$. Un test de Bonferroni de comparaison par paire était utilisé comme test post-hoc lorsque les

ANOVA ont révélé un effet significatif. Les valeurs Eta au carré partiel ($p\eta^2$) sont rapportées comme mesure d'estimation de la taille de l'effet, avec $p\eta^2 = 0.07$ et $p\eta^2 \geq 0.14$ considérés comme des effets modéré et large, respectivement (Cohen 1988).

4.8.5.1 Score d'inconfort respiratoire

Une ANOVA 2 Conditions (ANX vs. CTL) \times 5 Séries d'essais était appliquée aux moyennes de score d'inconfort comme variable dépendante.

4.8.5.2 Performance maximale estimée

Un t-test pour échantillons appariés était utilisé pour comparer les valeurs *perceived-D_{max}* en condition CTL et ANX. Le ratio *perceived-D_{max}* divisé par *actual-D_{max}* était calculé pour fournir une information supplémentaire concernant la précision du couplage action-perception relative à la condition CTL (puisque la procédure de normalisation des données comportementales de perception rapporte nécessairement un ratio de 1 en condition CTL).

4.8.5.3 Performance de discrimination

Un t-test pour échantillons appariés était utilisé pour comparer les pentes en condition CTL and ANX.

4.9 RESULTATS

4.9.1 Score d'inconfort respiratoire

L'ANOVA a révélé un effet principal significatif Condition, avec des scores d'inconfort plus élevés en condition ANX qu'en condition CTL (scores moyens 70.0 ± 1.68 vs. 10.7 ± 0.7) [$F(1, 13) = 526.33$, $p < 0.001$, $p\eta^2 = 0.976$]. Aucun effet Série d'essais [$F(4, 10) = 0.640$, $p = 0.646$, $p\eta^2 = 0.204$] ni d'interaction Condition \times Série d'essais [$F(4, 10) = 1.039$, $p = 0.434$, $p\eta^2 = 0.294$] n'a été révélé (Figure 31).

4.9.2 Performance maximale estimée

En valeur absolue, *perceived-D_{max}* s'est révélée significativement plus petite en condition ANX qu'en condition CTL (distances moyennes 82.4 ± 8.8 cm et 83.6 ± 9.1 cm, respectivement) [$t(1,13) = 2.29, p = 0.038$]. Le ratio moyen entre *perceived-D_{max}* et *actual-D_{max}* en condition ANX était de 0.98 ± 0.03 : les participants ont sous estimé leur performance d'atteinte du verre dans la condition ANX (Figure 31).

4.9.3 Performance de discrimination

La pente en condition ANX était significativement plus plate qu'en condition CTL (pentes moyennes -0.24 ± 0.11 vs. -0.29 ± 0.10) [$t(1,13) = 5.376, p = 0.037, p\eta^2 = 0.293$]. Cela suggèrait que la discrimination du jugement d'atteinte des stimuli est plus pauvre en condition ANX (Figure 31).

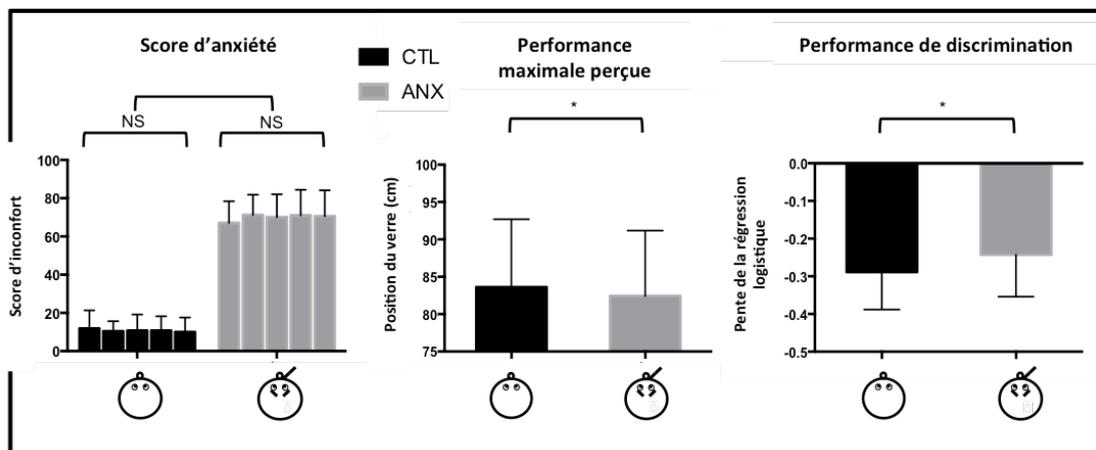


Figure 31 : Résultats des analyses statistiques pour les scores d'inconfort respiratoire (ANOVA Conditions × Séries d'essais), la performance maximale perçue *perceived-D_{max}* et la performance de discrimination (t-test Conditions). * $p < .05$.

4.10 DISCUSSION PARTIELLE

Cette étude avait pour but de vérifier la validité des résultats comportementaux de l'étude 1 de Graydon et al. (2012) dans un contexte expérimental optimisé pour l'étude des processus corticaux associés à la détérioration du couplage action-perception.

Les résultats de la littérature concernant l'effet de l'anxiété sur le couplage action-perception ont été répliqués : les participants ont sous-estimé leur performance maximale d'atteinte de la cible en condition de restriction respiratoire. En outre, cette confirmation des résultats de Graydon et al. (2012) a été observée dans une comparaison intra-groupe. Cette différence expérimentale garantit que les effets de l'anxiété sur le couplage sont bel et bien attribuables à la restriction respiratoire, plutôt qu'à une différence initiale du couplage action-perception entre les 2 groupes.

Rappelons aussi que les stratégies inférentielles étaient limitées dans cette nouvelle procédure : le temps de présentation des stimuli et le délai pour l'obtention de la réponse comportementale étaient imposés, afin de standardiser la durée d'encodage des propriétés du stimuli (1) entre les conditions CTL et ANX et (2) entre les essais. Cette durée de présentation des stimuli était fixée à 300-ms (Franca et al. 2012 ; Makris et al. 2011 ; Proverbio 2012 ; Proverbio et al. 2011). Il convient de noter que Lopresti-Goodman et al. (2009) ont évoqué qu' "[...] avec l'augmentation des contraintes sur le système perceuteur-acteur, moins il y a de chance que l'individu s'engage dans un processus analytique et plus il y a de chance qu'il soit contraint par la détection directe des affordances" (p. 81). Ainsi, la mise à jour analytique du couplage action-perception serait possible seulement lorsque les participants ont

l'opportunité de mobiliser des stratégies inférentielles. Compte tenu des contraintes temporelles de la nouvelle procédure expérimentale, les participants auraient eu peu (voir pas) de possibilité de mobiliser des stratégies perceptives, alors même que le temps de présentation du stimuli était suffisant pour potentialiser les transformations visuo-motrices conduisant à une détérioration du couplage action-perception.

4.10.1 Anxiété, stratégies visuelles et charge cognitive

Il est généralement rapporté que les comportements relatifs (1) à la direction du regard et (2) à l'attention portée sur la détection de stimuli sont altérés lorsque les participants sont anxieux. Dans ce contexte, des comportements visuels inefficaces peuvent être observés (Eysenck & Derakshan 2011 ; Eysenck et al. 2007 ; Janelle 2002). La charge d'informations traitées simultanément durant la tâche de perception peut également avoir altéré les performances de la mémoire de travail en raison d'une situation de double tâche (Sweller 2011), à savoir lorsque les participants s'efforçaient de respirer avec la paille pendant la phase d'intégration des informations du stimuli. Pourtant, de notre point de vue, il n'est pas satisfaisant de considérer l'inefficacité des mouvements oculaires et l'altération de la charge attentionnelle comme éléments explicatifs du comportement conservateur des individus. L'altération de ces variables aurait abouti un « floutage » perceptif à l'origine d'une augmentation de la variabilité des réponses comportementales. Les participants auraient rapporté un nombre d'estimations erronées plus élevé, quelle que soit la position du verre (les participants perçoivent le verre comme *non attrapable* / *attrapable* alors que le verre est *plus proche* / *plus loin* que *perceived-D_{max}* en condition CTL). Ce pattern comportemental d'augmentation des erreurs, classiquement rencontré en état d'anxiété (Janelle 2002), aurait abouti à un biais a-directionnel d'estimation. Or, le comportement conservateur relevé par l'étude actuelle est un biais d'estimation dirigé (*i.e.*, une sous-estimation).

À l'inverse des études où les tâches d'atteinte et de saisie d'objets est relative à une situation de danger (comme par exemple en escalade, Pijpers et al. 2006 ; Pijpers et al. 2007), les participants de l'étude actuelle n'avaient aucune raison de mobiliser un biais systématique d'erreur dans le cas où les stratégies visuelles et attentionnelles avaient été altérées. Quel pourrait-être l'origine de cette sous-estimation ?

4.10.2 La sous-estimation pourrait-elle être une conséquence de l'altération de la fonction sensorimotrice?

De par la procédure mobilisée, les participants réalisaient plusieurs estimations par position de verre. Ainsi, une régression logistique présentant une pente plus douce en condition ANX aurait traduit une augmentation de la variabilité des estimations autour du seuil de transition CTL pris comme *gold standard*.

Suite à une éventuelle altération du comportement visuel, de l'attention ou de la charge cognitive, les participants auraient commis des erreurs d'estimations indépendamment de la position du verre. Autrement dit, ils auraient commis autant d'estimations de type *faux négatifs* (percevoir le verre inatteignable alors qu'il l'est) que de type *faux positifs* (percevoir le verre atteignable alors qu'il ne l'est pas). Or, un tel pattern n'aurait pas abouti à la sous-estimation relevée dans les résultats de l'étude actuelle : une pente douce peut traverser le même point de transition qu'une pente abrupte (Figure 32, en bas à gauche). Puisque le point de transition en condition ANX était de valeur moins élevée qu'en condition CTL, cela laisse penser que les estimations en condition ANX étaient plus conservatrices, c'est-à-dire qu'un plus grand nombre d'estimation de type *faux négatifs* ont été produites comparées aux *faux positifs* (Figure 32, en bas à droite).

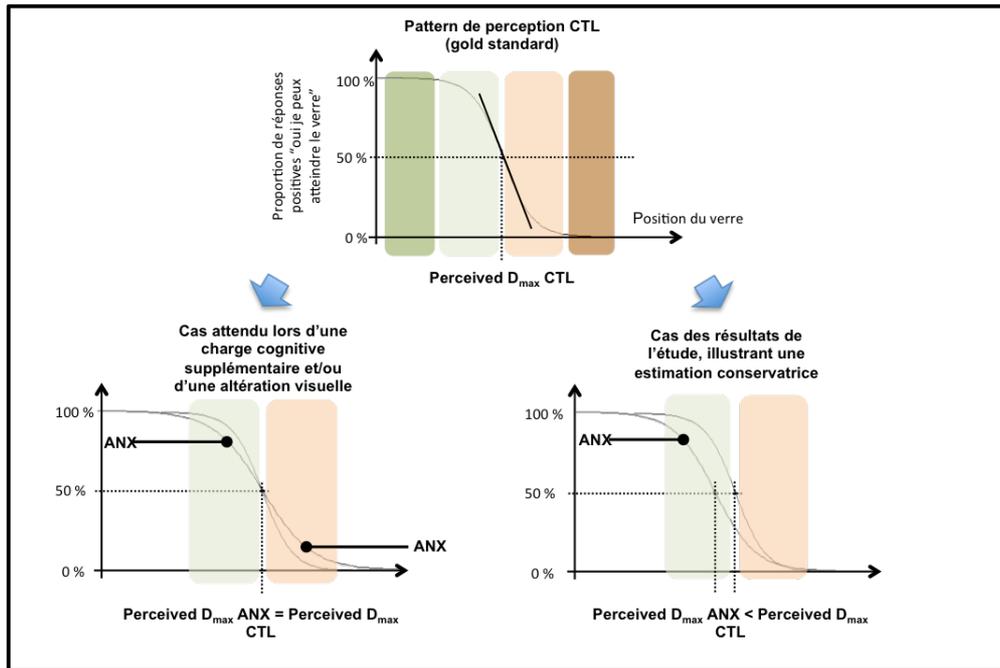


Figure 32 : Les performances maximales perçues perceived-D_{max} en condition CTL et ANX sont calculées grâce à une modélisation des proportions de réponses positives « je peux atteindre et saisir le verre » en fonction des distances du verre au moyen d'une régression logistique. Les aires vertes représentent les positions de verre perçues comme atteignables dans la condition CTL. Sur le graphique du haut, la proportion de jugement positif est de 100% dans l'aire verte foncée, et entre 50 et 100% dans l'aire vert clair. L'aire vert clair inclut des jugements dits « faux négatifs » (i.e., des positions de verre jugées comme non-atteignables alors qu'elles sont situées en amont de CTL perceived-D_{max}). La proportion de jugement positif est de 0% dans l'aire orange foncée, et entre 0 et 50% dans l'aire orange clair. L'aire orange clair inclut des jugements dits « faux positifs » (i.e., des positions de verre jugées comme atteignables alors qu'elles sont situées au-delà de CTL perceived-D_{max}).

Dans le cas où la situation expérimentale aurait induit une charge attentionnelle et/ou une altération du comportement visuel, le nombre de réponses « faux positifs » et de réponses « faux négatifs » aurait du être équivalent, ce qui aurait conduit à une pente de regression logistique moins abrupte en condition ANX, mais pas forcément à un changement de la valeur perceived-D_{max} (figure de gauche). Cependant, nos résultats montrent que perceived-D_{max} est plus petite en condition ANX qu'en condition CTL, avec une pente moins abrupte. Cela indique que les participants ont rapporté plus de faux négatifs que de faux positifs comme illustré sur la figure de gauche, indiquant ainsi un comportement conservateur.

4.11 CONCLUSION PARTIELLE

Dans cette nouvelle procédure pour laquelle la durée d'intégration des informations relatives aux stimuli était restreinte, l'hypothèse d'une altération des transformations visuo-motrices du couplage action-perception prend une place de choix au côté des stratégies conservatrices traditionnellement mises en avant pour expliquer les comportement conservateur des participants (Nieuwenhuys et al. 2008 ; Nieuwenhuys & Oudejans 2012 ; Pijpers et al. 2006 ; Pijpers et al. 2007). Les études présentées dans le cadre théorique, suggérant que l'altération de la fonction sensorimotrice est au cœur de la détérioration du action-perception, soutiennent cette dernière hypothèse (Guardia et al. 2010 ; Guardia et al. 2012 ; Lee et al. 2001 ; Smith et al. 2011).

Puisque les résultats comportementaux des travaux précédents ont été répliqués dans une procédure expérimentale permettant d'étudier les processus corticaux de la fonction sensorimotrice, l'étude actuelle a été reproduite en mesurant les activités électroencéphalographiques.

Point intermédiaire

- *L'optimisation de la procédure expérimentale concernait les temps de présentation du stimulus, la restriction du délai pour l'obtention de la réponse comportementale, et la procédure de restriction respiratoire.*
- *Les résultats comportementaux de la littérature ont été répliqués: les participants montraient un comportement conservateur en condition d'anxiété.*
- *Le comportement conservateur ne serait pas lié à une altération des processus attentionnels ni du comportement visuel. Il convenait de mesurer les activités corticales pour approfondir les conclusions, en mobilisant la même procédure*

expérimentale complétée par des mesures de l'activité électroencéphalographique inhérentes à la tâche de saisie.

4.12 ÉTUDE 3 - RYTHMES CORTICAUX DE LA FONCTION SENSORIMOTRICE: VERS UNE MEILLEURE COMPREHENSION DE LA DETERIORATION DU COUPLAGE ACTION-PERCEPTION

4.12.1 Rappel des objectifs

L'altération de la fonction sensorimotrice permettrait d'expliquer la détérioration du couplage action-perception relatif aux changements d'état somatosensoriel des individus. C'est du moins ce que suggèrent indirectement les études illustrant une détérioration du couplage chez les patients atteints de la maladie de Parkinson (Lee et al. 2001 ; Smith et al. 2011) ou d'anorexie mentale (Guardia et al. 2010, 2012), présentant des altérations de la représentation de leur corps. C'est également le cas des études sur la personne âgée, présentant un déclin de la fonction sensorimotrice (Hackney & Cinelli 2013 ; Luyat et al. 2008 ; Noël et al. 2011 ; Sakurai et al. 2013). Cette troisième étude avait pour but d'étayer ces suppositions, en appréhendant les activités corticales relatives à la fonction sensorimotrice dans une situation expérimentale reconnue pour induire une détérioration du couplage action-perception (*i.e.*, en situation d'anxiété, Graydon et al. 2012).

Un nombre important d'études ont envisagé les activités de l'intégration sensorimotrice au-dessus des régions prémotrices et pariétale postérieure dans les tâches de pointage, d'atteinte et de saisie d'objets, puisque la réalisation d'une action efficace dépend d'une fonction sensorimotrice intègre (Cruikshank et al. 2012 ; Curtis et al. 2004; Perfetti et al. 2011 ; Praamstra et al. 2009 ; Rawle et al. 2012 ; Tombini et al. 2009). Les échanges dynamiques entre ces régions participent à la construction de la représentation sensorimotrice et de la perception consciente du corps dans l'environnement, nécessaires au guidage de l'action (Graziano & Botvinick 2002 ; Holmes & Spence 2004 ; Thurm et al. 2011). C'est pourquoi, l'étude actuelle s'est

intéressée au rythme oscillatoire θ -EEG mesuré au dessus de ces deux régions corticales prémotrice et pariétale postérieure.

4.12.2 Caractérisation de la manipulation somatosensorielle: l'état d'anxiété

En plus de ses conséquences perceptivo-motrice, il est accepté que l'état anxiété affecte le fonctionnement du système attentionnel. Les ressources attentionnelles dédiées à la tâche peuvent être redirigées vers un éventuel stimulus menaçant ou, à l'inverse, les individus peuvent mobiliser des stratégies compensatoires en renforçant l'effort attentionnel dédié à la tâche pour maintenir leur niveau de performance (Eysenck et al. 2007 ; Eysenck & Derakshan 2011).

Il est admis que l'amplitude de l'activité oscillatoire α -EEG reflète la quantité de neurones impliqués dans les processus attentionnels (Niedermeyer & Lopes da Silva 2005). Le rythme α est classiquement divisé en deux sous-rythmes, appelés rythme *slow- α* (oscillations lentes du rythme alpha) et rythme *fast- α* (oscillations rapides du rythme alpha) (Klimesch 1999). Le rythme *slow- α* est considéré au titre d'une attention générale, non-spécifique à la tâche, et étendu à une large portion du cerveau. Le rythme *fast- α* est plus sensible aux modulations de l'attention directement liées à la tâche, notamment au-dessus de la région pariéto-occipitale (Baumeister et al. 2008 ; Gevins et al. 1997 ; Klimesch 1999 ; Smith et al. 1999 ; Stipacek et al. 2003). Une forte désynchronisation du rythme *fast- α* marque ainsi l'augmentation de la demande attentionnelle liée cette tâche (Stipacek et al. 2003). L'évaluation de l'activité *fast- α* -EEG au-dessus de la région pariétale postérieure était choisie marqueur objectif de la manipulation somatosensorielle de l'anxiété.

4.12.3 Hypothèses de l'étude

Les changements de l'activité fast- α -EEG marqueraient la manipulation de l'état d'anxiété par la restriction respiratoire. Une hausse de l'amplitude de la désynchronisation de l'activité fast- α -EEG au-dessus de la région pariétale postérieure illustrerait l'utilisation de stratégies compensatoires attentionnelles nécessaires pour répondre aux exigences de la tâche perceptive principale. À l'inverse, une baisse de l'amplitude de désynchronisation illustrerait un désengagement attentionnel relatif à la tâche.

Aussi, la sous-estimation des performances maximales d'atteinte de la cible en condition de restriction respiratoire était un pré-requis comportemental (voir étude précédente). Comme hypothèse principale, le comportement conservateur des participants serait la conséquence d'une altération de la fonction sensorimotrice, évaluée au travers des niveau de synchronisation de l'activité θ -EEG au-dessus de la région prémotrice contralatérale (Hluštík et al. 2002) et de la région pariétale postérieure (Cruikshank et al. 2012; Graziano & Botvinick 2002 ; Reilly & Sirigu 2011).

4.13 MATERIEL ET METHODE

4.13.1 Participants

Douze étudiants droitiers de l'Université Paul Sabatier de Toulouse (France) ont volontairement participé à l'expérience (5 hommes, 7 femmes, âge moyen 21.2 ± 3.8 ans, score de latéralité pour l'Edinburgh Handedness test de 64.0 ± 21.3 , Oldfield 1971). Aucun des participants ne présentait de déficience visuelle non corrigée ou de déficience physique. Les participants n'étaient pas familiers de l'expérimentation. Ils étaient clairement informés de la manipulation somatosensorielle (restriction

respiratoire) avant de fournir leur consentement écrit. Les participants n'étaient pas payés pour leur participation. L'expérience était menée selon la Déclaration d'Helsinki (1964).

4.13.2 Dispositif expérimental et conditions expérimentales

Le dispositif expérimental et les conditions expérimentales de l'étude précédente étaient reproduits (Figure 22, p.74). Brièvement, les participants jugeaient de leur capacité à atteindre un verre placé à distances variables, en condition expérimentale de restriction respiratoire (ANX) et en condition respiratoire normale (CTL).

4.13.3 Enregistrements

4.13.3.1 Données comportementales

Les données comportementales étaient recueillies de la même manière que l'étude précédente, en ce qui concerne la performance maximale perçue, la performance maximale réelle et les scores d'inconfort respiratoire. Brièvement, 5 séries de 30 essais par conditions (ANX et CTL) étaient mobilisées pour présenter le verre à distances variables et randomisées. La position du verre était révélée pendant 300-ms. Les participants rapportaient s'ils s'estimaient capable d'atteindre le verre 1200-ms après la fin de la présentation du stimulus. Les scores d'inconfort respiratoire étaient rapportés à leur tour.

4.13.3.2 Données électrophysiologiques

Les participants étaient équipés d'un bonnet EEG à 64 canaux disposés selon le système international 10-20 (ActiveII cap, Biosemi Inc., Amsterdam, The Netherlands). L'activité électrique était enregistrée au moyen d'électrodes Ag / AgCl. L'activité électromyographique (EMG) des muscles oculomoteurs (EOG) était

enregistrée à l'œil droit pour discerner les clignements d'œil et les mouvements oculaires des signaux corticaux, avec une électrode placée sous l'œil et une seconde électrode placée sur la partie médiale de l'œil. L'activité EMG des principaux muscles impliqués dans la rotation de l'articulation du coude était enregistrée pour (1) s'assurer que la tâche perceptive était réalisée en condition passive totale, et (2) pour écarter d'éventuelles interprétations de l'activité neuronale relatives à une activité musculaire (Holmes & Spence 2004). Le muscle biceps brachii était choisi pour représenter le groupe des muscles fléchisseurs, et la portion latérale du triceps brachii était choisie pour représenter les extenseurs du coude (Buchanan et al. 1989). Les activités EMG étaient recueillies au moyen d'électrodes de surface bipolaires séparées par un intervalle de 2-cm. L'électrode de référence pour les enregistrements EMG était placée sur le lobe de l'oreille gauche. La peau était préparée suivant les recommandations SENIAM pour les enregistrements EMG et EOG (Hermens et al. 2000).

L'impédance de tous les signaux était maintenue en dessous de 20-k Ω . Les signaux étaient amplifiés grâce à chaîne d'acquisition BioSemi Active-Two (ActiveII, Biosemi Inc., Amsterdam, The Netherlands), échantillonnés à 1024-Hz et enregistrés sur un ordinateur dédié. Les événements déclenchés par le *BIO system* et l'ordinateur exploitant le logiciel Presentation étaient synchronisés avec les enregistrements électrophysiologiques sur un deuxième ordinateur grâce à une carte d'acquisition National Instrument (NI USB-6216, l'Instrument National, Austin, Texas, USA).

Les participants effectuaient 30 essais supplémentaires préalablement à l'expérimentation, à des fins de normalisation des activités EEG. À ce moment de l'expérimentation, les participants n'étaient pas encore avertis du futur paradigme d'évaluation de performance maximale d'atteinte de cible. Le *BIO system* ne

contenait pas de verre à ce moment là.

Pour la normalisation des activités EMG, les participants effectuaient deux contractions isométriques maximales volontaires (MVC) de 3-sec en flexion et en extension de l'articulation du coude, séparées d'une 1-min de repos. Ils étaient assis, la portion supérieure du bras droit était placée le long du tronc et maintenue par l'expérimentateur. L'avant-bras était en supination, fléchi à 90°, et placé sous ou sur la table prise comme résistance pour réaliser la flexion ou extension de coude, respectivement. Le début et la fin de l'essai étaient indiqués verbalement. Des encouragements étaient promulgués verbalement pour s'assurer que les participants produisaient un effort maximal.

4.13.4 Analyses des données

4.13.4.1 Données comportementales

Les données comportementales étaient traitées à l'identique de l'étude précédente, en ce qui concerne la performance maximale perçue et les scores d'inconfort respiratoire. Brièvement, la proportion de réponse positive en fonction des distances du verre était modélisée au moyen d'une régression logistique (Kingdom & Prins 2010). La performance maximale perçue était déterminée lorsque la fonction logistique atteignait une proportion de 50% (Guardia et al. 2010, 2012; Higuchi et al. 2009).

Sur la base des performances maximales perçues, les essais étaient triés et moyennés tel que décrit sur la Figure 33. Un total de 58.8 ± 21.7 essais dans la condition CTL REACH, 52.0 ± 22.6 essais dans la condition CTL NON-REACH, 63.6 ± 20.9 essais dans la condition ANX REACH, et 47.3 ± 21.2 essais dans la condition ANX NON-REACH ont été moyennés. La distance moyenne et le nombre d'essais moyennés

pour les quatre conditions étaient confrontés à une analyse statistique, pour s'assurer que les conditions étaient comparables (voir Appendice Section 6.4, p.159).

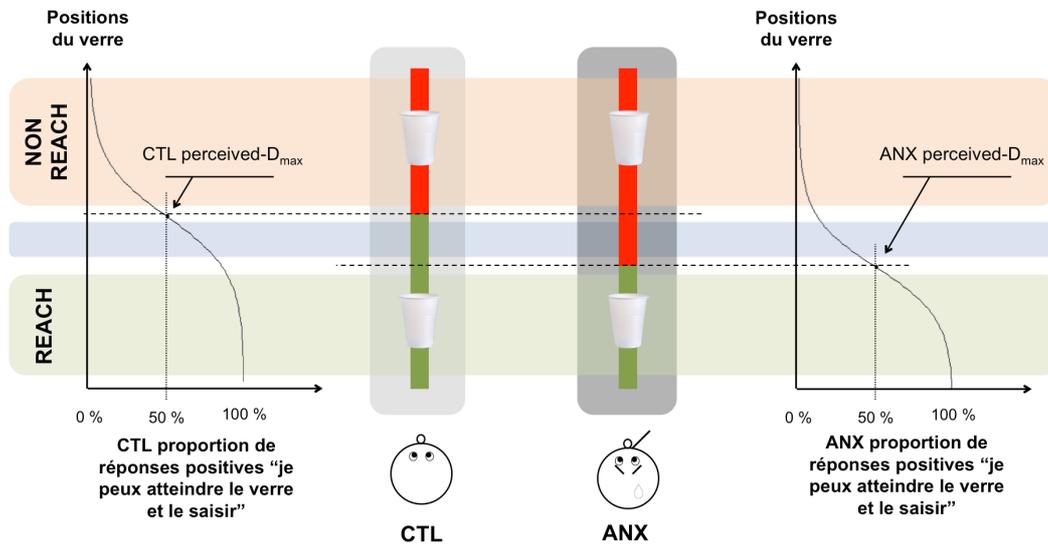


Figure 33 : Tri des essais pour l'analyse des activités EEG. La performance maximale perçue ($perceived-D_{max}$) en condition ANX et CTL est relevée lorsque la courbe de régression logistique atteint 50% de réponses positives. L'aire gris clair inclut les essais de la condition CTL, et l'aire gris foncé inclut les essais de la condition ANX. Les essais moyennés pour l'analyse des activités EEG ont été triés sur la base des résultats comportementaux. Pour chacune des conditions CTL et ANX, tous les essais pour lesquels la position du verre était perçue comme atteignable et pour lesquels cette position était plus proche du participant que la valeur ANX $perceived-D_{max}$ étaient inclus dans une condition « atteignable pour être saisi » (REACH) (i.e., tous les essais inclus dans l'aire verte). Tous les essais pour lesquels la position du verre était perçue comme non-atteignable et pour lesquels cette position était plus éloignée du participant que la valeur CTL $perceived-D_{max}$ étaient inclus dans une condition « non-atteignable » (NON-REACH) (i.e., tous les essais inclus dans l'aire rouge). Les essais dans l'aire bleue n'ont pas été inclus dans l'analyse.

4.13.4.2 Données électrophysiologiques

Tous les calculs ont été réalisés sous environnement de programmation MATLAB (The MathWorks, Natick, MA, USA). La toolbox EEGLAB (Delorme & Makeig 2004) a été utilisée pour le tri des données et le pré-traitement des données EEG filtrées, alors que l'analyse temps-fréquence des données EEG a été réalisée en utilisant les routines WavCrossSpec (Bigot et al. 2011) basées sur la routine d'ondelettes développées par Grinsted et al. (2004).

4.13.4.2.1 Pré-traitement des données EEG, EOG et EMG

Les données EMG ont été filtrées avec un filtre band-pass 10-400 Hz et un filtre band-stop 45-55 Hz. Les données EEG et EOG étaient ré-échantillonnées à 512 Hz, et filtrées avec un filtre band-pass 1-100 Hz et un filtre band-stop 45-55 Hz. Tous les filtres étaient de type Butterworth d'ordre quatre sans décalage temporel des données. Les données EEG étaient référencées par rapport à la moyenne des 64 électrodes, pour réaliser une inspection visuelle des électrodes défectueuses. À la suite, les données étaient référencées à nouveau par rapport à la moyenne des 64 électrodes *modulo* les électrodes défectueuses (0.7 ± 1.2 électrodes). Les signaux étaient segmentés en fenêtres de 1.3-sec de manière à ce que les données correspondent à une fenêtre temporelle de [-1 ; +0.3 sec] à partir du moment où la position du verre était visible. Une analyse en composante indépendante (ICA), incluant les signaux EOG, était appliquée aux données EEG segmentées pour corriger les artefacts liés aux clignements d'œil et à l'activité oculomotrice (Delorme et al. 2007). Une inspection visuelle de la représentation spatiale des composantes, de leur spectre de fréquence, et de leur activité brute était réalisée pour éliminer les composantes typiques des activités artéfactuelles. Enfin, les essais contenant des artefacts EEG résiduels visibles

ont été rejetés. Au final, 0.3 à 6 % des essais ont été rejetés parmi les participants.

4.13.4.2.2 Individualisation des bandes de fréquence theta et alpha

Les bandes de fréquence theta (θ) et alpha (α) de l'activité EEG sont traditionnellement présentées comme des intervalles fixes respectifs de [4-7.5 Hz] et [8-13 Hz] (Sanei & Chambers 2007). Les bandes de fréquences étaient cependant individualisées dans l'étude actuelle, puisqu'il a été rapporté que les limites de ces bandes de fréquence sont soumises à variabilité interindividuelle (Dopplemayr et al. 1998 ; Klimesch 1999 ; Klimesch et al. 2000). La procédure d'individualisation est décrite en Appendice Section 6.1 (p.158). Les bandes de fréquence étaient individualisées telles que $\theta_{low} = 4.4 \pm 0.3$ Hz, $\theta_{upp} = \alpha_{low} = 8.6 \pm 0.8$ Hz, $fast-\alpha_{low} = 10.9 \pm 0.7$, et $fast-\alpha_{upp} = 13.5 \pm 0.7$ Hz.

4.13.4.2.3 Puissance spectrale des activités corticales relatives à l'événement

Pour chaque condition expérimentale, l'ERSP (*event related spectrum power*) était calculé au moyen d'une normalisation appliquée à chacun des essais, sur la longueur complète de l'essai, par rapport aux valeurs de ligne de base de l'essai et suivant une procédure *gain model* («*full-epoch length single-trial baseline normalization and gain model procedure* », Granchamp & Delorme 2011). Tout d'abord, la puissance spectrale de chacun des essais était calculée dans le domaine temps-fréquence. Le nombre de cycle des ondelettes de Morlet à appliquer à un signal de fréquences comprises dans la bande [4.4-8.6 Hz] (la moyenne des bandes de fréquence θ individualisées) et à un signal de fréquences comprises dans la bande [10.9-13.5 Hz] (la moyenne des bandes de fréquence $fast-\alpha$ individualisées) était ajusté sur la base d'un traitement de données simulées, respectivement à $n_{\theta} = 3$ et $n_{\alpha} = 9$ (voir Appendice Section 6.2 p. 158). Puis, pour chacun des essais, chaque valeur

correspondant à un point du domaine temps-fréquence était divisée par la moyenne du spectre de puissance de même fréquence de l'ensemble de la fenêtre de temps de l'essai. Les essais étaient alors moyennés par condition expérimentale, et l'ERSP était calculé pour les bandes de fréquence θ et fast- α tel que :

$$ERSP = 10 \times \log_{10} \left(\frac{Pow_{freq}}{Pow_{BLfreq}} \right) \quad \text{Equation 3.}$$

avec Pow_{freq} la puissance spectrale pour un point de fréquence donnée, Pow_{BLfreq} la puissance spectrale moyenne pour tous les points de la ligne de base de cette même fréquence, et ERSP exprimé en dB. La fenêtre de temps de la ligne de base était définie entre [-600 ; -100 ms] à partir du moment où le verre était visible.

La hausse l'ERSP moyen dans les bandes de fréquence θ et fast- α durant la fenêtre de temps [0 ; +300ms] réfèrent à une synchronisation relative à l'événement (*event related synchronisation* ERS_{θ}) (Figure 34). La baisse de l'ERSP moyen réfère à une désynchronisation relative à l'événement (*event related desynchronisation* $ERD_{fast-\alpha}$). Ces ERD et ERS étaient divisées par les activités corticales non-relative à la tâche (CoRea) pour obtenir des ERS_{θ} et $ERD_{fast-\alpha}$ normalisées (Norm_ERS $_{\theta}$ and Norm_ERD $_{fast-\alpha}$) (voir Section 6.3 p.158). Les analyses concernaient alors Norm_ERS $_{\theta}$ au-dessus de la région prémotrice contralatérale, et Norm_ERS $_{\theta}$ ainsi que Norm_ERD $_{fast-\alpha}$ au-dessus de la région pariétale postérieure.

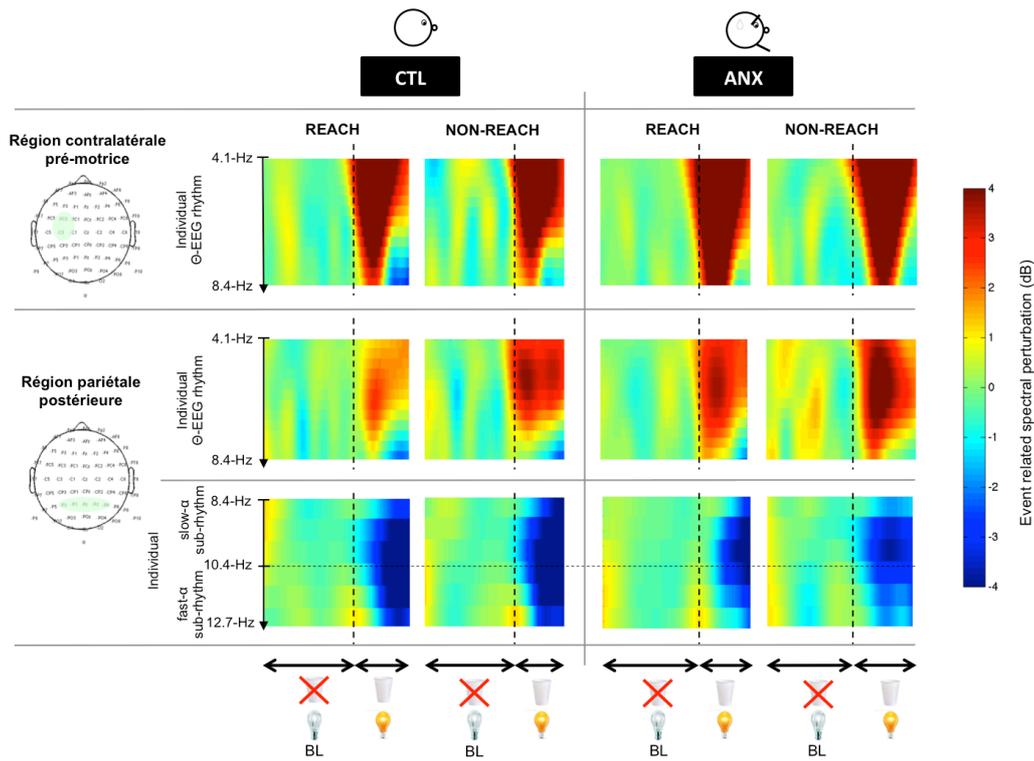


Figure 34 : Illustration des activités ERS_{θ} (bande de fréquence individuelle [4.1 - 8.4 Hz]) et $ERD_{fast-\alpha}$ (bande de fréquence individuelle [10.4 – 12.7 Hz]), pour le participant n°11, par région d'intérêt et pour chaque condition. Pour chaque carte temps-fréquence, le temps est représenté par l'axe des abscisses, pour une fenêtre de temps de [-600 +400 ms] à partir de l'apparition du stimulus (ligne verticale en pointillés). Les fréquences sont représentées sur l'axe des ordonnées. Le code couleur illustre les variations de puissance spectrale relative à la puissance spectrale de la ligne de base (BL). Les couleurs chaudes (valeurs positives) représentent les ERS, alors que les couleurs froides (valeurs négatives) représentant les ERD, exprimées en decibel (dB).

4.13.4.2.4 Régions d'intérêt

En fonction de nos hypothèses, de par les cartes topographiques des activités ERS_{θ} et $ERD_{fast-\alpha}$ (Figure 35) et accord avec Homan et al. (1987), les régions d'intérêt ont été définies au-dessus des régions contralatérales prémotrice (région corticale gauche) et pariétale postérieure telles que représentées par l'ensemble d'électrodes C3-FC3 et

l'ensemble d'électrodes P3-P1-Pz-P2-P4, respectivement. Dans chacune de ces régions d'intérêt (ROIs), les données étaient moyennées entre les canaux, et les variations de la puissance spectrale (ERSP) liées à l'événement (la présentation du verre) étaient calculées sur la base de ce signal moyenné.

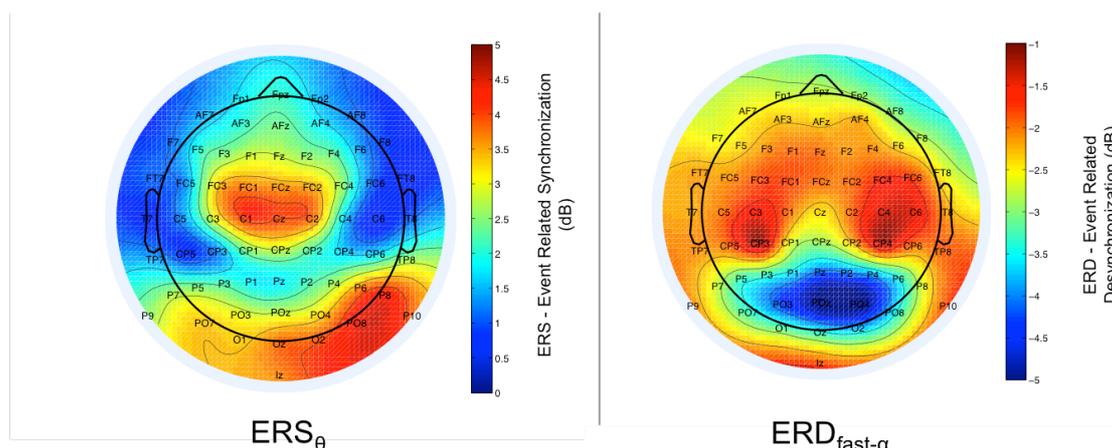


Figure 35 : Représentation topographique des activités corticales ERS_{θ} (bande de fréquence individuelle [4.1 - 8.4 Hz]) et $ERD_{fast-\alpha}$ (bande de fréquence individuelle [10.4 – 12.7 Hz]), pour le participant n°11. Le dessin est une vue plongeante du scalp du participant, avec le nez orienté vers le haut. Les activités sont reportées pour la fenêtre de temps de [0 ; +300 ms] à partir de l'apparition du stimulus. Le code couleur illustre les variations de puissance spectrale relatives à la puissance spectrale moyenne de la ligne de base [-600 ; -100 ms]. Pour l' ERS_{θ} , plus la couleur est chaude et plus la synchronisation est forte (valeurs positives, figure de gauche). Pour $ERD_{fast-\alpha}$, plus la couleur est froide et plus la désynchronisation est élevée (valeurs négatives, figure de droite).

4.13.4.2.5 Activation musculaire EMG

Le niveau d'activation était calculé pour le biceps brachii et la portion latérale du triceps brachii du bras droit. La moyenne quadratique (RMS) était calculée pour tous les essais sur les périodes de temps de [-600; 0 ms] (AVANT) et de [0; + 300 ms] (DURANT) relatives à la présentation du stimulus. Les valeurs étaient normalisées par leurs RMS respectives obtenues à partir des MVC, et calculées sur une période de

500-ms centrée sur la fenêtre d'activation musculaire.

4.13.5 Traitements statistiques

4.13.5.1 Données comportementales

4.13.5.1.1 Performance maximale perçue

Un t-test a été utilisé pour comparer les valeurs *perceived-D_{max}* en condition CTL et ANX. Le ratio *perceived-D_{max}* divisé par *actual-D_{max}* fournissait une information supplémentaire concernant la précision du couplage action-perception relative à la condition CTL (puisque la procédure de normalisation des données comportementales de perception rapportait nécessairement un ratio de 1 en condition CTL).

4.13.5.1.2 Score d'inconfort respiratoire

Une ANOVA 2 Condition (ANX vs. CTL) × 5 Séries d'essais était appliquée en utilisant la moyenne de score d'inconfort comme variable dépendante.

4.13.5.2 Données électrophysiologiques

4.13.5.2.1 Puissance spectrale des activités corticales relatives à l'événement

Une ANOVA à mesures répétées 2 Conditions (ANX vs. CTL) × 2 Positions du verre (REACH vs. NON-REACH, voir Figure 33 p. 130) était appliqué aux trois variables dépendantes de l'activité EEG : *i*) NormERS_θ au-dessus du cortex prémoteur controlatéral, *ii*) Norm_ERS_θ au-dessus du cortex pariétal postérieur, et *iii*) NormERD_{fast-α} au-dessus du cortex pariétal postérieur. NormERS_θ était supposé refléter la fonction sensorimotrice, alors que Norm_ERD_{fast-α} était supposé refléter les processus attentionnels.

4.13.5.2.2 Activation musculaire EMG

Une ANOVA à mesures répétées 2 Conditions (ANX vs. CTL) × 2 Positions du verre (REACH vs. NON-REACH) × 2 Périodes de temps (AVANT vs. DURANT la présentation des stimuli) était appliquée aux niveaux d'activation du biceps brachii et du triceps brachii.

4.14 RESULTATS

Il était vérifié que toutes les données suivent une distribution normale (test de Shapiro et Wilk). Les valeurs sont rapportées telles que moyenne ± écart-type tout au long du texte et des figures. Le seuil de significativité était fixé à $p < 0.05$. Un test de Bonferroni de comparaison par paire était utilisé comme test post-hoc lorsque les ANOVA ont révélé un effet significatif. Les valeurs Eta au carré partiel ($p\eta^2$) sont rapportés comme mesure d'estimation de la taille de l'effet, avec $p\eta^2 = 0.07$ et $p\eta^2 \geq 0.14$ considérés comme des effets modéré et large, respectivement (Cohen 1988).

Données comportementales

4.14.1.1 Score d'inconfort respiratoire

L'ANOVA a révélé un effet principal significatif Condition, avec des scores d'inconfort plus élevés en condition ANX qu'en condition CTL (scores moyens 71.9 ± 10.3 vs. 11.6 ± 7.8) [$F(1, 11) = 603.68, p < 0.001, p\eta^2 = 0.982$]. Aucun effet Série d'essais [$F(4, 8) = 0.453, p = 0.769, p\eta^2 = 0.185$] ni d'interaction Condition × Série d'essais [$F(4, 8) = 0.849, p = 0.532, p\eta^2 = 0.298$] n'a été révélé (Figure 36_a).

4.14.1.2 Performance maximale estimée

Un effet significatif principal Condition a été révélé par le t-test: *perceived-D_{max}* était plus petit en condition ANX qu'en condition CTL pour les valeurs absolues (distances

moyennes 84.3 ± 7.9 cm vs. 85.7 ± 7.8 cm) [$t(1,11) = 6.277, p = 0.029, p\eta^2 = 0.363$].

Le ratio moyen entre *perceived-D_{max}* et *actual-D_{max}* en condition ANX était de 0.97 ± 0.02 : les participants sous-estimaient leur performance d'atteinte du verre dans la condition ANX (Figure 36_a).

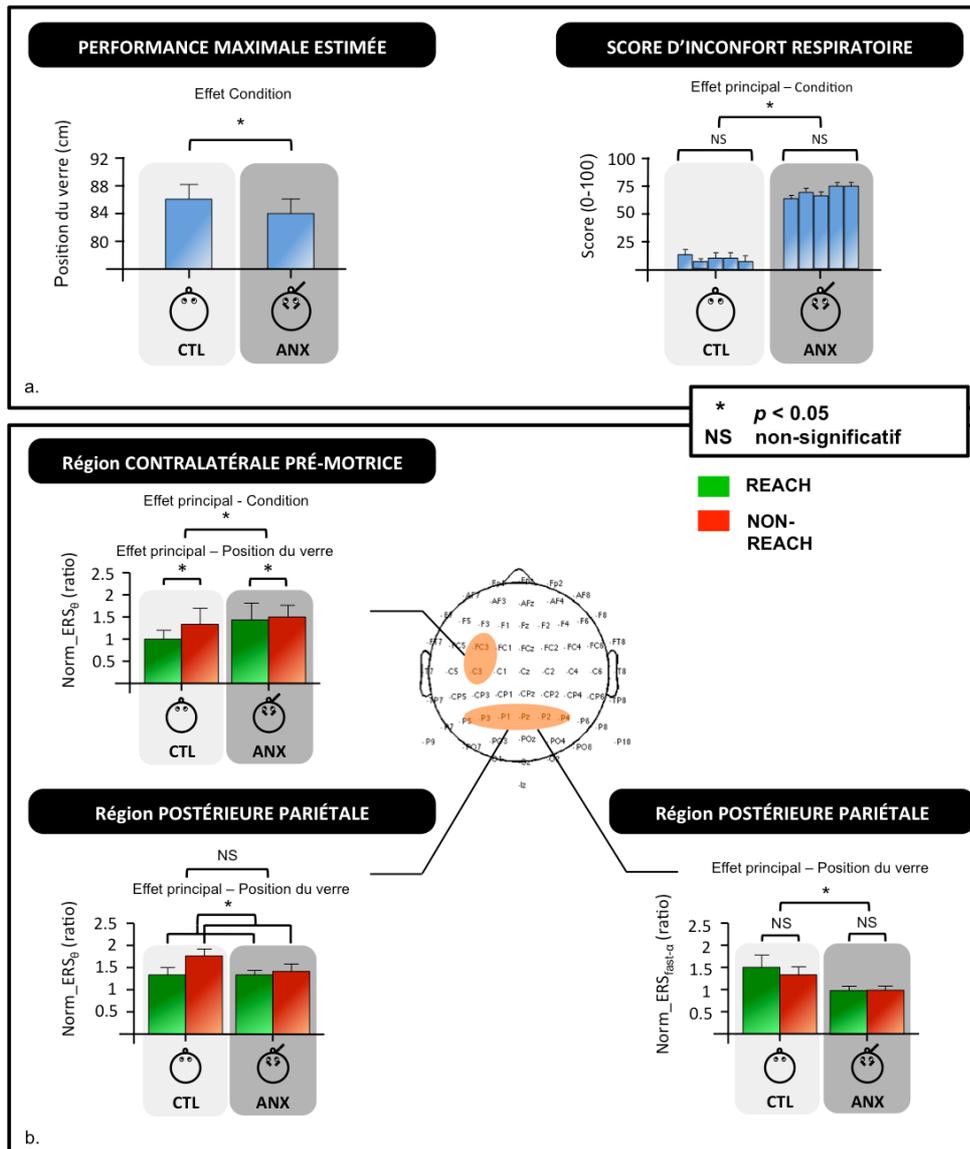


Figure 36 : Résultats principaux pour l'analyse (a) des données comportementales et (b) des données électrophysiologiques. Les résultats de la condition CTL sont représentés dans les régions corticales gris clair, ceux de la condition ANX sont représentés dans les aires gris foncé. Les barres d'erreurs

représentent l'erreur standard de la moyenne. (a) Le graphique de gauche illustre l'effet de la condition ANX sur $\text{perceived-D}_{\max}$. Le graphique de droite montre les résultats de l'analyse de variance à 2 Conditions (ANX vs. CTL) \times 5 Séries d'essais modalités conduite sur les scores d'inconfort respiratoire, et illustre aussi l'effet de la condition ANX sur ces scores d'inconfort. (b) Ces histogrammes illustrent les effets de la condition ANX et des positions du verre détectés grâce à l'analyse de variance à 2 Conditions (ANX vs. CTL) \times 2 Positions du verre (REACH vs. NON-REACH) conduit pour NormERS_{θ} au-dessus de la région prémotrice contralatérale et NormERS_{θ} , ainsi que $\text{NormERD}_{\text{fast-}\alpha}$ au-dessus de la région pariétale postérieure.

4.14.2 Données électrophysiologiques

4.14.2.1 Région prémotrice contralatérale

Une effet principal Position du verre a été mis en avant par l'ANOVA, montrant que l'amplitude de NormERS_{θ} était significativement plus petite dans la condition REACH que dans la condition NON-REACH (ratio 1.18 ± 1.19 vs. 1.41 ± 1.30) [$F(1, 11) = 6.94, p = 0.023, \rho\eta^2 = 0.387$]. Un effet principal Condition a aussi été révélé, indiquant que l'amplitude de NormERS_{θ} était plus petit en condition CTL qu'en condition ANX (ratio 1.18 ± 1.20 vs. 1.41 ± 1.29) [$F(1, 11) = 5.61, p = 0.037, \rho\eta^2 = 0.338$]. Aucune effet d'interaction Condition \times Position du Verre [$F(1, 11) = 1.265, p = 0.285, \rho\eta^2 = 0.103$] n'a été révélé (Figure 36_b).

4.14.2.2 Région pariétale postérieure

. ERS_{θ} normalisé

L'ANOVA a révélé un effet principal Position du Verre : NormERS_{θ} était significativement plus petite dans la condition REACH que dans la condition NON-REACH (ratio 1.36 ± 0.43 vs. 1.57 ± 0.58) [$F(1, 11) = 7.50, p = 0.019, \rho\eta^2 = 0.405$]. Aucun effet Condition [$F(1, 11) = 1.96, p = 0.189, \rho\eta^2 = 0.151$] ni interaction

Condition \times Position du Verre [$F(1, 11) = 2.80, p = 0.122, p\eta^2 = 0.203$] n'a été révélé (Figure 36_b).

- *ERD_{fast- α}* normalisé

Un effet principal Condition a été mis à jour par l'ANOVA : l'amplitude de NormERD_{fast- α} était significativement plus petite en condition ANX qu'en condition CTL (ratio 0.89 ± 0.41 vs. 1.43 ± 0.96) [$F(1, 11) = 6.55, p = 0.027, p\eta^2 = 0.373$]. Aucun effet Position du Verre [$F(1, 11) = 1.25, p = 0.287, p\eta^2 = 0.102$] ni d'interaction Condition \times Position du Verre [$F(1, 11) = 0.52, p = 0.486, p\eta^2 = 0.045$] n'a été révélé (Figure 36_b).

4.14.2.3 Activation musculaire EMG

Pour les muscles biceps brachii et triceps brachii, l'ANOVA n'a pas révélé d'effet Condition [$F(1, 11) = 3.93, p = 0.172, p\eta^2 = 0.197$, et $F(1, 11) = 1.449, p = 0.259, p\eta^2 = 0.139$, respectivement], ni effet de la Position du Verre [$F(1, 11) = 0.075, p = 0.790, p\eta^2 = 0.008$, et $F(1, 11) = 1.57, p = 0.241, p\eta^2 = 0.149$, respectivement], ni même d'effet Période [$F(1, 11) = 3.925, p = 0.079, p\eta^2 = 0.304$, et $F(1, 11) = 2.10, p = 0.181, p\eta^2 = 0.189$, respectivement].

De plus, aucune des interactions suivantes ne s'est révélée significative: Condition \times Position du Verre [$F(1, 11) = 0.17, p = 0.688, p\eta^2 = 0.019$, et $F(1, 11) = 2.84, p = 0.126, p\eta^2 = 0.240$, respectivement], Condition \times Période [$F(1, 11) = 2.90, p = 0.123, p\eta^2 = 0.183$, et $F(1, 11) = 1.79, p = 0.214, p\eta^2 = 0.166$, respectivement], Position du Verre \times Période [$F(1, 11) = 2.09, p = 0.182, p\eta^2 = 0.188$, et $F(1, 11) = 0.73, p = 0.414, p\eta^2 = 0.075$, respectivement], Condition \times Position du Verre \times Période [$F(1, 11) = 0.21, p = 0.662, p\eta^2 = 0.022$, et $F(1, 11) = 0.97, p = 0.350, p\eta^2 = 0.097$, respectivement].

Les niveaux d'activation moyens pour les muscles biceps brachii et triceps brachii étaient respectivement de $1.0 \pm 0.6\%$ et $0.9 \pm 0.6\%$ du niveau d'activation EMG maximal relevé en condition de MVC.

4.15 DISCUSSION PARTIELLE

4.15.1 Une manipulation effective de l'état d'anxiété évaluée à partir des activités corticales de l'attention

La hausse significative des scores d'inconfort a montré que la restriction respiratoire a induit une élévation de l'anxiété chez les participants. Considérant que la dynamique des ressources attentionnelles est un marqueur de l'état d'anxiété (Eysenck et al. 2007 ; Eysenck & Derakshan 2011), la désynchronisation des activités fast- α -EEG mesurée au-dessus de la région pariétale postérieure rendait rendre compte des ressources attentionnelles dédiées à la tâche de perception (Niedermeyer & Lopes da Silva 2005). Une baisse du niveau de désynchronisation fast- α -EEG a été relevée dans la condition de restriction respiratoire. Ce résultat illustre un transfert des ressources attentionnelles, redirigées vers un éventuel stimulus menaçant (Eysenck et al. 2007). Comme rapporté dans l'étude précédente, cette redirection de l'attention n'expliquerait pas la détérioration du couplage action-perception, considérant que l'altération des processus attentionnels conduirait à une hausse de la variabilité des réponses erronées (*i.e.*, « flou perceptif ») mais pas à un biais d'estimation dirigé (*i.e.*, une sous-estimation). En revanche, l'altération des activités corticales fast- α -EEG est interprétée comme un marqueur objectif de la manipulation effective de l'état somatosensoriel en condition de restriction respiratoire.

4.15.2 L'altération de l'activité theta comme corrélat cortical de la détérioration du couplage action-perception

Le résultat majeur de l'étude actuelle concerne les changements des niveaux de synchronisation de l'activité sensorimotrice θ -EEG au-dessus de la région prémotrice contralatérale. L'effet de l'anxiété confirme notre hypothèse principale, à savoir, que l'activité relative à la fonction sensorimotrice est altérée lorsque que l'état somatosensoriel des individus est manipulé. Un effet de la position du verre a également été détecté, en complément de nos attentes initiales. Les effets de ces deux facteurs expérimentaux concordent avec le rôle généralement assigné aux régions prémotrices chez le primate et l'être humain. Ce rôle concerne l'encodage de la position de la cible et du membre impliqué dans l'action, tous deux nécessaires à l'exécution du mouvement (Hoshi & Tanji 2000 ; Murata & Ishida 2004 ; Praamstra et al. 2009). Puisque le couplage fonctionnel des régions prémotrices et de la région pariétale postérieure contribue à la fonction sensorimotrice nécessaire aux tâches de pointage et de saisie (Graziano & Botvinick 2002 ; Holmes & Spence 2004 ; Thurm et al. 2011), l'effet de l'anxiété était également attendu au-dessus de la région pariétale postérieure pour l'activité θ -EEG. Pourtant, seul un effet de la position du verre a été observé dans cette région. Ce pattern de résultat n'est pas si suprenant, compte tenu du rôle généralement attribué à la région pariétale postérieure dans le codage de la localisation spatiale d'une cible pour le contrôle de l'action (Binkofski & Buxbaum 2013 ; Culham & Kanwisher 2001).

Lorsque nous nous intéressons à la direction de l'effet principal de la Condition (ANX vs. CTL) et de l'effet principal des Positions du verre (REACH vs. NON-REACH), le niveau de synchronisation était plus élevé en condition « REACH » (positions de verre perçues comme atteignables) qu'en condition « NON-REACH » (positions

perçues comme non-atteignables), et plus élevé en condition ANX (restriction respiratoire) qu'en condition CTL (condition contrôle). La correspondance entre ces deux effets suggère que toute position *absolue* du verre dans l'espace évoquerait des transformations visuomotrices représentatives d'une *moindre proximité relative* du verre en condition ANX. Il convient de noter que les faibles valeurs d'activation EMG des muscles de l'articulation du coude montrent que les participants étaient dans une situation passive complète, conventionnellement défini à 1% du niveau d'activation maximale EMG (e.g., Nordez et al. 2008). Ainsi, l'hypothèse concernant la modification de la représentation de la *proximité relative* du verre est cohérente avec le rôle assigné à la synchronisation des activités oscillatoires θ *hors-mouvement*, considérée comme représentative d'un *état préparatoire* du système moteur (*type-2 theta activity*, Bland & Oddie 2001). La synchronisation de l'activité θ -EEG sous-tendrait les processus de sélection du mouvement à réaliser en fonction de la position de la cible pendant la phase de planification des mouvements visuo-guidés, alors qu'aucune intention d'agir n'est encore formulée (Cruikshank et al. 2012 ; Rawle et al. 2012). En accord avec ce positionnement, nos résultats montrent que la synchronisation de l'activité θ -EEG au-dessus de la région prémotrice contralatérale détiendrait les informations visuo-motrices sous-tendant la pertinence avec laquelle un mouvement pourrait être initié. De fait, l'élévation de l'activité θ -EEG pour une position de verre donnée rendrait compte d'un contexte visuo-moteur moins congruent avec la possibilité d'atteinte de la cible. La région pariétale postérieure aurait participé à l'encodage de la représentation visuo-spatiale de la position du verre (Culham & Kanwisher 2001; Curtis et al. 2004), indépendamment de la complexité motrice de cette représentation (Rawle et al 2012).

En résumé, les changements observés au-dessus de la région prémotrice contralatérale

suggèrent que la position du verre évoquant à un état préparatoire θ -EEG de type « *verre trop lointain pour être atteint* » serait évoquée pour *un moindre éloignement absolu* du verre dans la condition ANX. Cette interprétation expliquerait le comportement conservateur des participants.

4.15.3 Conclusion partielle

Le changement de l'activité θ -EEG relevé au-dessus de la région prémotrice contralatérale est un corrélat cortical du comportement conservateur des participants. Il marque une altération de la fonction sensorimotrice, qui serait impliquée dans le changement de la représentation *relative* des positions du verre en fonction de l'état somatosensoriel.

Point intermédiaire

- *Les changements de l'activité fast- α -EEG au-dessus de la région pariétale postérieure marquent une manipulation effective de l'état somatosensoriel de l'anxiété.*
- *Les changements de l'activité θ -EEG au-dessus de la région prémotrice contralatérale marquent une altération de la fonction sensorimotrice comme corrélat cortical de la détérioration du couplage action-perception.*

CHAPITRE 5 - DISCUSSION GENERALE

« Quand on ne sait rien, on peut tout de même trouver des choses, avec
de l'imagination. »

Boris Vian (1947, p. 11)

5.1 DISCUSSION GENERALE

Les travaux de cette thèse avaient pour vocation de révéler les corrélats corticaux de la détérioration du couplage action-perception, lorsque l'état somatosensoriel des individus est manipulé. Trois études ont été réalisées. Dans la première étude, nous avons manipulé les caractéristiques mécaniques musculo-articulaires des participants. Bien que les résultats aient montré que ces caractéristiques ont été justement altérées, le contexte expérimental n'était pas favorable aux adaptations perceptives souhaitées : le couplage action-perception n'a pas été altéré. Nous avons alors manipulé l'état d'anxiété des individus. Alors que la procédure expérimentale était optimisée suivant les recommandations exposées dans le cadre théorique, ce modèle s'est montré propice à l'étude des corrélats corticaux de la détérioration du couplage action-perception. C'est pourquoi, des mesures de l'activité corticale ont été réalisées dans une troisième étude. Cette dernière nous a permis de mettre en évidence un changement des activités relatives à la fonction sensorimotrice au-dessus de la région prémotrice contralatérale.

5.1.1 Altération de la fonction sensorimotrice et cadre de référence de la représentation de l'environnement

Le couplage fonctionnel des régions prémotrices et pariétale postérieure aboutit à la construction de la représentation sensorimotrice du corps, considérée comme le cadre de référence de la représentation spatiale de l'environnement (Graziano & Botvinick 2002 ; Murata & Ishida 2004 ; Thurm et al. 2011 ; Fogassi 2007 ; Holmes & Spence 2004 ; Rizzolatti & Sinigaglia 2006). En particulier, la région pariétale postérieure est responsable de l'intégration d'afférences multimodales permettant de représenter la

position du bras dans l'espace (Graziano & Botvinick 2002) et la localisation spatiale d'une cible pour le contrôle de l'action (Binkofski & Buxbaum 2013; Culham & Kanwisher 2001). Il convient pourtant de noter que les neurones multimodaux de cette région ne façonnent pas l'espace dans le cadre de référence du corps (*body-centred representation of space*, Holmes & Spence 2004). Dans le contexte expérimental de l'étude 3, il semble alors que la région pariétale postérieure ont *collecté* des informations visuo-spatiales de la position des verres et des afférences multimodales sensorimotrices, tandis que l'aire prémotrice contralatérale a *mutualisé* les informations visuo-spatiales *avec* les afférences multimodales impliquées dans l'encodage du membre effecteur en charge de l'action. L'activité θ -EEG mesurée au-dessus de la région prémotrice contralatérale a été interprétée comme un reflet de la congruence du contexte visuo-moteur pour la réalisation de l'action. Les changements de cette activité seraient donc le témoin d'une plasticité du cadre de référence / représentation du corps, en raison d'une altération de la fonction sensorimotrice. Nous soutenons l'idée qu'une mise à jour plus *étroite* de ce cadre de référence expliquerait le comportement conservateur des individus.

Il est généralement accepté que la construction de la représentation sensorimotrice du corps dépend de deux composantes distinctes mais interdépendantes (De Vignemont 2010 ; Gallagher 2005 ; Paillard 1999 ; Thurm et al. 2011). Il s'agit pour la première du schéma du corps (*body schema*), soit une représentation géométrique, physique du corps associée au guidage de l'action. La seconde est l'image du corps (*body image*), soit une représentation subjective et émotionnelle du corps. Bien qu'il soit considéré que cette dernière composante ne soit pas directement utilisée pour le guidage de l'action (Gallagher 2005), il a récemment été montré que son influence jouait un rôle clef dans la potentialisation du couplage action-perception (Guardia et al. 2010). Dans

une extension osée des interprétations des activités corticales discutées précédemment (cf. [Discussion partielle p. 142-144](#)), il convient de débattre de l'altération de la représentation du corps au regard de ces deux composantes.

5.1.2 Schéma du corps, image du corps et détérioration du couplage action-perception

Les participants étaient assis, statiques, et leurs bras étaient couverts d'un drap dans les trois études réalisées. Aucune information visuelle concernant les propriétés géométriques du membre supérieur droit, ni aucun signal central provenant d'une éventuelle commande motrice n'étaient donc relayés aux centres corticaux. Dans ce contexte, il est vraisemblable que les afférences sensorimotrices kinesthétiques aient été les seules afférences périphériques participant à la fonction sensorimotrice. La région pariétale postérieure élabore la construction du *schéma du corps* à partir de ces afférences (Thurm et al. 2011). En effet, une partie de la population des neurones de la région pariétale est connue pour être responsable de l'intégration multimodale des afférences sensorimotrices permettant d'actualiser la représentation de la position des membres supérieurs (Graziano & Botvinick 2002). Or, l'activité θ -EEG mesurée au-dessus cette région n'était pas sensible à la condition de restriction respiratoire. Cela laisse à penser que l'altération de la représentation du corps aurait été guidée par une altération de l'*image du corps*, plutôt que par une altération du *schéma du corps*. Cette supposition – délicate car extrapolée de l'absence d'effet anxiété au-dessus de la région pariétale - est néanmoins étoffée par le rôle généralement assigné au système limbique comme dénominateur commun de la régulation de l'état homéostatique de l'anxiété (Gray 1983) et du guidage des activités corticales oscillatoires θ (Bland &

Oddie 2001 ; Cruikshank et al. 2012), et comme substrat neuro-anatomique participant à la construction de l'*image du corps* (Thurm et al. 2011). Les changements d'activités θ -EEG de l'étude 3 seraient la conséquence d'une représentation sensorimotrice *plus étroite* du corps, à la suite d'une altération de l'*image du corps* se répercutant sur le *schéma du corps*. Une position similaire a été défendue par Guardia et al. (2010) pour expliquer comment l'altération de l'*image du corps* aboutirait à une détérioration du couplage action-perception chez des patients atteints d'anorexie mentale, alors qu'il est généralement considéré que l'*image du corps* ne participe pas au guidage de l'action (Gallagher 2005).

Une réinterprétation de notre première étude compléterait cette position sur les rôles de l'*image du corps* et du *schéma du corps*. Rappelons qu'une répétition de contractions excentriques des fléchisseurs du coude a été réalisée dans cette étude, répétition généralement associée à une altération de la fonction sensorimotrice du *sens de la position* (capacité à reproduire un angle articulaire » de référence, Fortier & Basset 2012, p. 796). Basé sur une succession de résultats comportementaux, Proske et Gandevia (2012) ont suggéré que l'altération de ce sens était la conséquence d'une altération du *schéma du corps* due à la perte de force consécutive à l'exercice excentrique. Bien que cette altération n'ait pas, *a priori*, été relayée au système nerveux central dans le contexte expérimentale de l'étude 1 (*i.e.*, situation expérimentale dans laquelle le *sens de l'effort* n'est impliqué), il est vraisemblable que les individus en aient fait l'expérience dans la période séparant la session à $t_{0\text{-post}}$ (le premier jour) et les sessions à t_{+24h} et t_{+48h} (les deuxième et troisième jours). Dans ce contexte, le couplage action-perception est resté inchangé. Une lecture alternative des résultats prévoierait donc que le système nerveux central ait actualisé la représentation de la position du corps pour la formulation de la commande motrice à

venir, quelle que soit la déviation entre la position actuelle (ou évoquée) du corps et la position de référence (Feldman et al. 2013). Cette position de référence jouerait le rôle de l'origine spatiale à partir de laquelle les muscles sont contraints de travailler pour réaliser une action donnée, autrement dit, à partir de laquelle le plan d'action serait formulé (Feldman 2011).

5.2 CONCLUSION GENERALE

Les résultats de ces travaux de thèse confirment qu'une altération de la fonction sensorimotrice est sous-jacente à la détérioration du couplage action-perception lorsque l'état somatosensoriel des individus est altéré (contexte anxiogène). Ces résultats viennent compléter les témoignages précédents (Guardia et al. 2010 ; Guardia et al. 2012 ; Lee et al. 2001 ; Smith et al. 2011) grâce à la révélation de corrélats corticaux de la détérioration du couplage.

Dans le cadre d'une tâche d'atteinte de cible, cette détérioration serait la conséquence d'une plasticité de la représentation sensorimotrice du corps, dont la mise à jour aboutirait à un cadre de référence plus étroit. Elle émergerait en raison de l'influence de *l'image du corps* sur le *schéma du corps*, en condition d'anxiété. Une implémentation des résultats dans une version simplifiée du modèle de Thill et al. (2013, figure 9) est proposée, pour résumer nos interprétations (Figure 37).

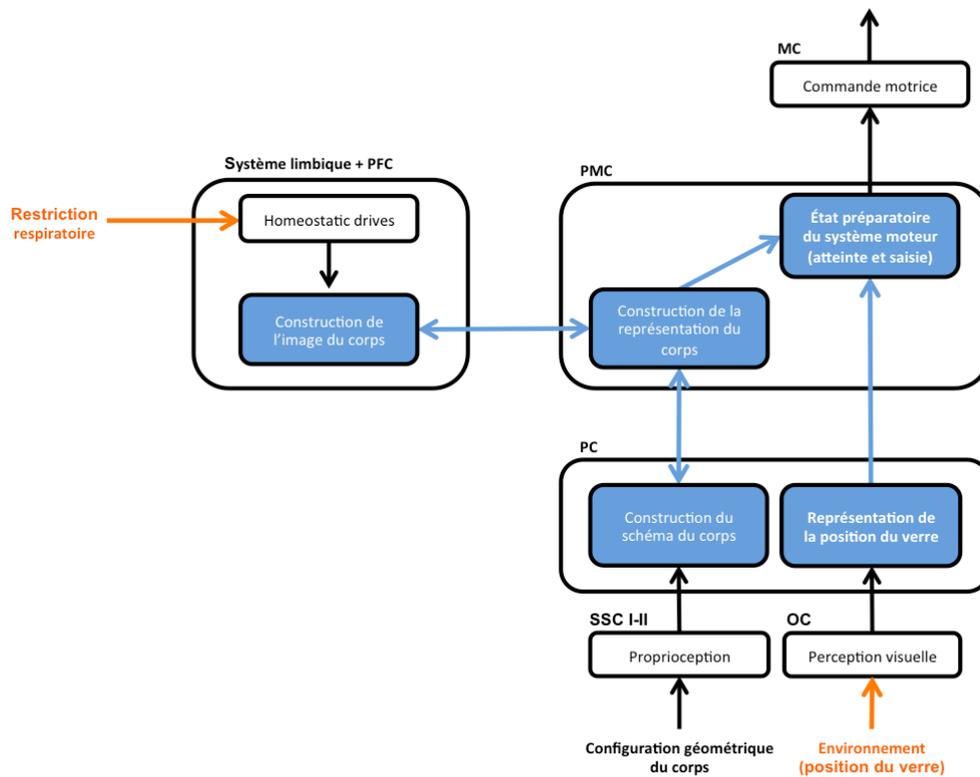


Figure 37 : Cette figure résume l'interprétation des résultats principaux des travaux de cette thèse, dans une version simplifiée du modèle de Thill et al. (2013). Les flèches noires et les carrés blancs représentent une simplification des processus corticaux déjà présentés dans la littérature. Les conditions expérimentales manipulées dans l'étude 3 sont représentées en orange. Les flèches bleues et les carrés bleus illustrent les résultats débattus dans cette thèse. MC = cortex moteur; PMC = cortex prémoteur; PC = cortex pariétal; SSC I-II = colliculus supérieur, aires somatosensorielle primaire et secondaire; OC = cortex occipital; PFC = cortex préfrontal. Le cortex temporal et les systèmes subcorticaux ne sont pas représentés pour des raisons de simplification. Comme suggéré dans la conclusion générale, l'altération de l'état préparatoire du système moteur serait la conséquence d'une altération de la représentation du corps, à la suite d'une altération de la construction de l'image du corps. La représentation des positions du verre serait restée intacte, mais la représentation des positions du verre *dans le cadre de référence fourni par la représentation du corps* aurait été altérée.

5.3 PERSPECTIVES DES RESULTATS

5.3.1 Évaluation de l'altération de la représentation du corps

Une première perspective de cette thèse concerne la quantification de l'altération de l'*image du corps* en condition d'anxiété. Celle-ci n'a pas été déterminée, mais les hypothèses concernant sa plasticité ont été extrapolées des patterns de résultat des activités θ -EEG identifiés au-dessus des régions pré-motrice contralatérale et pariétale postérieure.

L'évaluation de l'*image du corps* implique classiquement que les individus estiment la dimension de leur corps en comparaison à une représentation visuelle de celui-ci (*e.g.*, Guardia et al. 2010 ; Longo & Haggard 2012). Par exemple, Guardia et al. (2010) ont quantifié cette altération chez les patients atteints d'anorexie mentale en utilisant une échelle d'évaluation de vingt-et-un dessins de forme de corps, corrélés avec des index de masse corporelle. Les patients devaient évaluer si le schéma présenté était plus large, équivalent ou plus étroit que les dimensions de leur propre corps. L'index de masse corporelle réel des patients était alors comparé à l'index de masse corporelle relevé grâce au test perceptif. Cette méthode pourrait être réutilisée dans la condition de restriction respiratoire pour étoffer nos conclusions. Nous pourrions nous attendre à ce que les individus sous-estiment la taille de leur bras, ce qui expliquerait les résultats comportementaux de l'altération du couplage action-perception.

5.3.2 L'espace péripersonnel

Les résultats présentés ont été obtenus dans un paradigme d'atteinte de cible dont la performance maximale réelle est *body-scaled*. Autrement dit, la performance dépend principalement des caractéristiques anthropométriques de l'individu (Witt & Riley

2014). Les régions motrices jouent un rôle particulier dans ce type de tâche de pointage : en effet, il a été montré que les aires prémotrices chez le primate contiennent une *représentation somatotopique de l'espace* qui entoure leur corps (Graziano & Botvinick 2002). Cet espace dans lequel les objets peuvent être atteints et attrapés est qualifié d'espace *péripersonnel* (Rizzolatti et al. 1997). Il est opposé à l'espace *extrapersonnel*, dans lequel l'individu doit se mouvoir pour interagir avec l'objet. Il est clairement admis que la construction de l'espace *péripersonnel* est en interaction avec la représentation sensorimotrice du corps (Holmes & Spence 2004 ; Thurm et al. 2011). De ce fait, l'altération de la représentation des positions du verre relative au cadre de référence du corps pourrait illustrer une plasticité de l'espace *péripersonnel* en condition d'anxiété, comme généralement rapporté en situation anxiogène (pour revue, voir De Vignemont & Ianetti 2015). Les études futures pourraient s'intéresser à cette plasticité de l'espace *péripersonnel*.

Il conviendrait également d'étudier les corrélats corticaux de la détérioration du couplage d'une performance *body-scaled* dans un contexte d'espace *extrapersonnel*. Une estimation de performance dans un contexte d'espace *extrapersonnel* prévoirait par exemple que les individus jugent de leur performance de navigation à travers des ouvertures de porte de largeurs variables. Enfin, la compréhension de la détérioration du couplage action-perception d'une performance *action-scaled* serait le challenge le plus significatif, étant donné l'anticipation des conséquences spatio-temporelles de l'action impliqué dans le couplage action-perception (*e.g.*, Oudejans et al. 1996). Ce pourrait être le cas, par exemple, pour une tâche où les individus estiment leur capacité à saisir une balle projetée avant qu'elle ne tombe au sol (Fajen et al. 2011).

5.3.3 Action réelle, imagerie motrice et couplage action-perception

La position initiale de ces travaux de thèse prévoyait d'étudier les altérations du couplage action-perception dans un contexte *offline*, c'est-à-dire au titre de pré-requis perceptif de l'action motrice alors que les individus étaient passifs et immobiles. Cette position était adoptée conformément aux résultats de la littérature comportementale (cf. [Cadre théorique, p.40-49](#)) montrant une détérioration du couplage dans un contexte hors-mouvement. De fait, un élargissement majeur de l'interprétation de nos résultats concernerait la relation entre le couplage action-perception et l'exécution du mouvement.

Certaines études citées dans le cadre théorique diffèrent par la consigne imposée pour l'évaluation des performances. Cette consigne prévoit que les participants *imaginent* l'action pour estimer leur performance (Guardia et al. 2010, 2012 ; Lafargue et al. 2013 ; Luyat et al. 2008), alors que la plupart des autres études ne se prononcent pas sur un tel point méthodologique. Les mouvements imaginés obéissent aux mêmes règles spatio-temporelles et biomécaniques que les mouvements réels (Courtine et al. 2004 ; Jeannerod 2001), et il a été montré que l'estimation de la performance en cours d'exécution motrice pouvait aboutir à une actualisation du couplage action-perception (Hackney & Cinelli 2013). La mise en œuvre ou l'écartement d'une telle stratégie perceptive d'imagerie motrice semble donc cruciale pour situer les interprétations de la détérioration du couplage action-perception. C'est également le cas, puisque ces détériorations en situation *online* concernent des structures additionnelles sous-corticales tel que le cervelet, dédié à la synchronisation des gestes et à la précision des mouvements (Christensen et al. 2014).

Dans ce contexte, une circonstance particulièrement importante de la relation entre action motrice, imagerie motrice et détérioration du couplage action-perception

concerne les études chez les patients atteints de la maladie de Parkinson. Lorsque les individus s'*imaginent* naviguer à travers des largeurs d'ouverture de porte variées, les performances estimées par les patients sont détériorées par rapport à celles d'individus sains (Lee et al. 2001 ; Smith et al. 2011). Cette détérioration du couplage est similaire entre les patients présentant des épisodes d'arrêt soudain de la locomotion et ceux qui n'en présentent pas, alors même que ces deux populations de patients sont caractérisées par des variations distinctes des propriétés spatio-temporelle de l'action imaginée (Cohen et al. 2011). Les études dédiées à cette population de patients permettraient de dissocier les mécanismes corticaux impliqués dans le couplage action-perception *offline*, *pseudo-offline* (imagerie motrice) et *online*, tout en contribuant à la compréhension des épisodes de « freezing of gait ». De tels travaux pourraient aboutir à des méthodes de prise en charge des déficiences perceptivo-motrices des patients, permettant d'améliorer leur qualité de vie. Ce sujet a fait l'objet d'une proposition de projet post-doctoral (**Annexe 1**).

CHAPITRE 6 -

APPENDICES

6.1 APPENDICE A. INDIVIDUALISATION DES BANDES DE FREQUENCE

Les bandes de fréquence individuelles ont été calculées en utilisant la méthode de réactivité des canaux (*Channel Reactivity Based method* CRB), en utilisant les fonctions CRB dans l'environnement de programmation MatLab (Goljahani et al. 2012 ; Goljahani et al. 2014). Cette méthode a été appliquée sur les électrodes C3, FC3, P3, P1, Pz, P2, et P4 pour tous les essais. L'intervalle testé correspondait à la fenêtre de temps de [0 +300 ms] à partir de la présentation du stimulus, et l'intervalle de référence correspondait à la fenêtre de temps de [-600 -100 ms]. Pour évaluer la puissance spectrale, la longueur de la fenêtre de Hanning était respectivement égale à longueur totale de l'intervalle de temps testé et de l'intervalle de référence. En accord avec les lignes directrices concernant les paramètres d'analyse de la méthode CRB (Goljahani et al. 2012), les paramètres de taille et de décalage de la fenêtre de balayage sur la bande de fréquence [8-13 Hz] était respectivement égaux à $w_{\text{shift}} = 0.2$ Hz et $w_{\text{size}} = 2$ Hz, avec un facteur de régulation de $\lambda = 0.5$ et un seuil minimal local pré-aloué pour la différence entre les spectres de l'intervalle testé et de l'intervalle de référence égal à $\varepsilon = 0.5$. Le pic de fréquence individuel α (α_{IPF}) ainsi que les limites basse (α_{low}) et haute (α_{upp}) pour la bande de fréquence α ont été calculés en utilisant un indice de réactivité minimum de $\rho_{\text{min}} = 0.15 \mu\text{V}^2/\text{Hz}$, une valeur $p = 80$ pour le calcul du sous-seuil de reactivity ρ_{sub} , et une fraction minimale de réactivité des électrodes à $r = 0.5$. Compte tenu de tous les participants et des 7 électrodes d'intérêt, 5.5 ± 1.1 électrodes ont été incluses dans les analyses pour le calcul des fréquences individuelles.

La valeur basse de la bande de fréquence θ (θ_{low}) a été calculée tel que $\theta_{\text{low}} = 0.4 \times \alpha_{\text{IPF}}$ (Doppelmayr et al. 1998). La valeur haute de la bande de fréquence θ (θ_{upp}) était

égale à la valeur basse de la bande de fréquence alpha, i.e. $\theta_{\text{upp}} = \alpha_{\text{low}}$. La valeur basse de la bande de fréquence fast- α ($\text{fast-}\alpha_{\text{low}}$) a été choisie comme une valeur égale à la valeur du pic de fréquence individuel (α_{IPF}), i.e. $\text{fast-}\alpha_{\text{low}} = \alpha_{\text{IPF}}$ (Doppelmayr et al. 1998). La valeur haute de la bande de fréquence fast- α ($\text{fast-}\alpha_{\text{upp}}$) a été choisie comme la valeur haute de la bande de de fréquence individuelle α (α_{upp}), i.e. $\text{fast-}\alpha_{\text{upp}} = \alpha_{\text{upp}}$.

6.2 APPENDICE B. AJUSTEMENT DU NOMBRE OPTIMAL DE CYCLE DE L'ONDELETTE DE MORLET

Une analyse qualitative basée sur la simulation et le moyennage de 30 signaux a montré qu'un nombre de cycle de l'ondelette de Morlet, respectivement $n = 3$ et $n = 9$, optimisait la détection des activités oscillatoires pour les bandes de fréquences individuelles compris dans les bandes de fréquence [4.4-8.6 Hz] et [10.1-13.5 Hz].

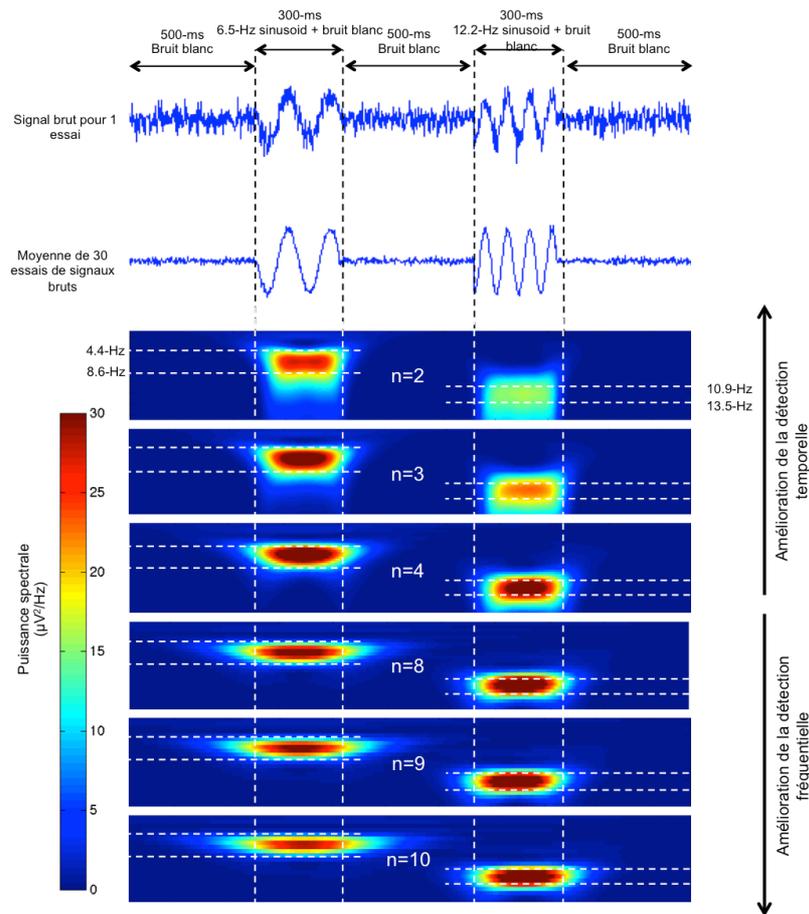


Figure 38 : Décomposition temps-fréquence des signaux simulés, pour un nombre d'ondelettes de $n = 2$ à $n = 3$ et $n = 8$ à $n = 10$. Les signaux simulés incluait du bruit blanc et 2 portions de signal sinusoïdal simulés, l'un à 6.5-Hz (fréquence médiane de la bande de fréquence [4.4-8.6 Hz]) et 12.2-Hz (fréquence médiane de la bande de fréquence [10.9-13.5 Hz]). Les couleurs codent la puissance spectrale à un moment donné.

6.3 APPENDICE C. NORMALISATION INTER-INDIVIDUELLE DE L'ERSP

Dans la tâche expérimentale, il est supposé que l'apparition du verre évoque une série de transformations corticales liées à la tâche d'atteinte de la cible, mais aussi une série

de transformations liées à l'illumination du *BIO system*. Les activités corticales liées à la tâche expérimentale (ERD et ERS) ont donc été divisées par les réactivités corticales non-liées à la tâche expérimentale (CoRea), afin de prendre en compte les activités liées à l'illumination du *BIO system* tout en réduisant la variabilité individuelle.

CoRea a été évaluée pour les bandes θ et fast- α grâce à 30 essais réalisés en amont de la session expérimentale. Les données EEG, EOG et EMG ont été pré-traitées de la même manière que pour les essais expérimentaux. $CoRea_ERS_{\theta}$ et $CoRea_ERD_{fast-\alpha}$ ont été calculés de la même manière que l'étaient ERS_{θ} et $ERD_{fast-\alpha}$ pour ces 30 essais, respectivement. Pour les 2 régions corticales d'intérêt, les valeurs normalisées de ERS_{θ} ($Norm_ERS_{\theta}$) et de $ERD_{fast-\alpha}$ ($Norm_ERD_{fast-\alpha}$) ont été calculées telles que :

$$Norm_ERS_{\theta} = \frac{ERS_{\theta}}{CoRea_ERS_{\theta}}$$

et

$$Norm_ERD_{fast-\alpha} = \frac{ERD_{fast-\alpha}}{CoRea_ERD_{fast-\alpha}}$$

avec $Norm_ERS_{\theta}$ et $Norm_ERD_{fast-\alpha}$ comme ratio (valeurs sans unités).

6.4 APPENDICE D. DISTANCE MOYENNE DES POSITIONS DE VERRE ET NOMBRE D'ESSAIS COMPARES

Pour s'assurer que les conditions soient comparables, une ANOVA à 2 Conditions (ANX vs. CTL) \times 2 Positions du verre (REACH vs. NON-REACH) a été appliquée sur les valeurs des moyenne de position du verre et du nombre d'essais moyennés par condition.

6.4.1 Position moyenne

L'ANOVA a révélé un effet principal de la position du verre, à savoir que la position moyenne du verre était plus proche du participant en condition REACH qu'en condition NON-REACH (74.1 ± 6.0 cm vs. 94.3 ± 5.9 cm) [$F(1, 11) = 819.06, p < 0.001, \eta^2 = 0.987$]. L'ANOVA n'a pas relevé d'effet principal CONDITION [$F(1, 11) = 3.54, p = 0.087, \eta^2 = 0.243$] ni d'effet d'interaction Condition \times Position du verre [$F(1, 11) = 2.84, p = 0.120, \eta^2 = 0.206$].

6.4.2 Nombre d'essais moyennés

L'ANOVA n'a pas révélé d'effet principal Condition [$F(1, 11) = 0.002, p = 0.968, \eta^2 < 0.001$] ni Position de verre [$F(1, 11) = 0.946, p = 0.352, \eta^2 = 0.079$]. Une interaction Condition \times Position du verre a été détectée par l'ANOVA [$F(1, 11) = 7.212, p = 0.021, \eta^2 = 0.396$]. Cependant, le test post-hoc de Bonferroni n'a pas révélé de différence significative pour les comparaisons par paire entre les conditions.

**CHAPITRE 8 -
BIBLIOGRAPHIE**

- Allison, T., Hume, A.L., Wood, C.C., & Goff, W.R. (1984). Developmental and aging changes in somatosensory, auditory and visual evoked potentials. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 58, 14-24.
- Almeida, Q.J., & Lebold, C.A. (2010). Freezing of gait in Parkinson's disease: a perceptual cause for a motor impairment? *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 81:513e518. doi:10.1136/jnnp.2008.160580
- Ansems, G.E., Allen, T.J., & Proske, U. (2006). Position sense at the human forearm in the horizontal plane during loading and vibration of elbow muscles. *Journal of Physiology*, 576, 445-455.
- Audiard, M. (1961). Dialogue issu du film « Un taxi pour Tobrouk ». Sociétés de production : Continental, Franco London Film, SNE Gaumont, Procusa.
- Axelsson, H. (2005). Muscle Thixotropy: Implications for Human Motor Control. *Acta Universitatis Upsaliensis*, <http://publications.uu.se/theses/abstract.xsql?dbid=5791>.
- Baumeister, J., Reinecke, K., Liesen, H., & Weiss, M. (2008). Cortical activity of skilled performance in a complex sports related motor task. *European Journal of Applied Physiology*, 104, 625–631. doi: 10.1007/s00421-008-0811-x.
- Bastian, H. (1888). The “muscular sense”; its nature and localization. *Brain* 10: 1–36.
- Bhalla, M., & Proffitt, D.R. (1999). Visual-motor recalibration in geographical slant perception. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 25, 1076–1096.
- Bercoff, J., Tanter, M., & Fink, M. (2004). Supersonic shear imaging: a new technique for soft tissue elasticity mapping. *IEEE Transactions on Ultrasonic, Ferroelectric and Frequency Control*, 51, 396-409.
- Bigot, J., Longcamp, M., DalMaso, F., & Amantini, D. (2011). A new statistical test based on the wavelet cross-spectrum to detect time–frequency dependence between non-stationary signals: application to the analysis of cortico-muscular interactions. *NeuroImage*, 55,1504–1518.
- Binkofski, F., & Buxbaum, L. J. (2013). Two action systems in the human brain. *Brain & Language*, 127, 222-229. doi:10.1016/j.bandl.2012.07.007.
- Birket-Smith, M., Hasle, N., & Jensen, H.H. (1993). Electrodermal activity in anxiety disorders. *Acta Psychiatrica Scandinavia*, 88, 350-355.
- Bland, B.H., & Oddie, S.D. (2001). Theta band oscillation and synchrony in the hippocampal formation and associated structures: the case for its role in sensorimotor integration. *Behavioral Brain Research*, 127, 119–136.
- Bland, B.H., Declerck, S., Jackson, J., Glasgow, S., & Oddie, S. (2007). Septohippocampal properties of N-methyl-D-aspartate-induced theta-band oscillation and synchrony. *Synapse*, 61, 185–197, 2007.

- Borghì, A.M., & Riggio, L. (2009). Sentence comprehension and simulation of object temporary, canonical and stable affordances. *Brain Research*, 1253, 117–128. doi:10.1016/j.brainres.2008.11.064.
- Bressel, E., Larsen, B.T., McNair, P.J., & Cronin, J. (2004). Ankle joint proprioception and passive mechanical properties of the calf muscles after an Achilles tendon rupture: a comparison with matched controls. *Clinical Biomechanics*, 19, 284-291.
- Bronson-Lowe, C.R., Loucks, M.T., Ofori, E., & Sosnoff, J.J. (2013). Aging effects on sensorimotor integration: A comparison of effector systems and feedback modalities. *Journal of Motor Behavior*, 45, 217-230.
- Buchanan T.S., Roval G.P., & Zev Rymer, W. (1989). Strategies for muscle activation during isometric torque generation at the human elbow. *Journal of Neurophysiology*, 62,1201–1212.
- Burton, G. (1992). Nonvisual judgment of the crossability of path gaps. *Journal of Experimental Psychology*, 18, 698–713.
- Buxbaum, L.J., Veramontil, T., & Schwartz, M.F. (2000). Function and manipulation tool knowledge in apraxia: knowing ‘whatfor’ but not ‘how’. *Neurocase*, 6, 83–96. doi:10.1093/neucas/6.2.83.
- Buzsaki, G., & Draguhn, A. (2004). Neuronal oscillations in cortical networks. *Science*, 304, 1926-1929.
- Caminiti, R., Ferraina, S., & Battaglia Mayer, A. (1998). Visuomotor transformations: early mechanisms of reaching. *Current Opinion in Neurobiology*, 8, 753-761.
- Canal-Bruland, R., Pijpers, J.R., & Oudejans, R.R.D. (2010). The influence of anxiety on action-specific perception. *Anxiety, Stress, & Coping*, 23, 353-361.
- Caplan, J.B., Madsen, J.R., Schulze-Bonhage, A., Aschenbrenner-Scheibe, R., Newman, E.L., & Kahana, M.J. (2003). Human theta oscillations related to sensorimotor integration and spatial learning. *The Journal of Neuroscience*, 23, 4726–4736.
- Castermans, T., Duvinage, M., Cheron, G., & Dutoit, T. (2014). Towards effective non-invasive brain-computer interfaces dedicated to gait rehabilitation systems. *Brain Sciences*,4, 1-48. doi:10.3390/brainsci4010001
- Castermans, T., Duvinage, M., Cheron, G., & Dutoit, T. (2012), EEG and human locomotion : Descending commands and sensory feedback should be disentangled from artifacts thanks to new experimental protocols. In « BIOSIGNALS », eds. Van Huffel, S., Correia, C.M.B.A, Fred, A.L.N & Gamboa, H., SciTePress (pp. 309-314).
- Christensen, A., Giese, M.A., Sultan, F., Mueller, O.M., Goericke, S.L., Ilg, W., & Timmann, D. (2014). An intact action-perception coupling depends on the integrity of the cerebellum. *The Journal of Neuroscience*, 34, 6707-6716.

doi:10.1523/JNEUROSCI.3276-13.2014.

- Cleak, M.J., & Eston, R.G. (1992). Muscle soreness, swelling, stiffness and strength loss after intense eccentric exercise. *British Journal of Sports Medicine*, 26, 267-272.
- Cohen, J. (1988). Statistical power analysis for the behavioural sciences. New-York: Academic press.
- Cohen, R.G., Chao, A., Nutt, J.G., & Horak, F.B. (2011). Freezing of gait is associated with a mismatch between motor imagery and motor execution in narrow doorways, not with failure to judge doorway passability. *Neuropsychologia*, 49, 3981–3988.
- Coltheart, M. (1980). Iconic persistence and visual persistence. *Perception and psychophysics*, 27, 183-228.
- Comalli, D., Franchak, J., Char, A., & Adolph, K. (2013). Ledge and wedge : younger and older adults' perception of action possibilities. *Experimental Brain Research*, 228, 183-192. doi:10.1007/s00221-013-3550-0.
- Courtine, G., Papaxathis, C., Gentili, R., & Pozzo, T. (2004). Gait-dependent motor memory facilitation in covert movement execution. *Cognitive Brain Research*, 22, 67-75.
- Cruikshank, L.C., Singhal, A., Hueppelsheuser, M., & Caplan, J.B., (2012). Theta oscillations reflect a putative neural mechanism for human sensorimotor integration. *Journal of Neurophysiology*, 107, 65–77. doi:10.1152/jn.00893.2010.
- Cunha, M., Machado, S., Miana, L.C., Machado, D., Bastos, V.H., Velasques, B., Cagy, M., Basile, L.F., Piedade, R., & Ribeiro, P. (2009). Effects of a cognitive modulator in the theta and alpha asymmetry during a typewriting task: a sensorimotor integration perspective. *Arquivos de Neuro-Psiquiatria*, 67, 214–218.
- Culham, J.C., & Kanwisher, N.G. (2001). Neuroimaging of cognitive functions in human parietal cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, 11, 157–163
- Curtis, C.E., Rao, V.Y., & D'Esposito, M. (2004). Maintenance of spatial and motor codes during oculomotor delayed response tasks. *The Journal of Neuroscience*, 24, 3944–3952.
- Daviaux, Y., Mignardot, J.B., Cornu, C., & Deschamps, T. (2014). Effects of total sleep deprivation on the perception of action capabilities. *Experimental Brain Research*, 232, 2243-2253. doi:10.1007/s00221-014-3915-z.
- Daviaux, Y., Cremoux, S., Tallet, J., Amarantini, D., Cornu, C., & Deschamps, T. (2015). An enhanced experimental procedure to rationalize on the impairment of perception of action capabilities. *Psychological Research*, in press. doi:10.1007/s00426-015-0653-1.

- Delorme, A., Makeig, S., Fabre-Thorpe, M., & Sejnowski, T. (2002). From single-trial EEG to brain area dynamics. *Neurocomputing*, 44, 1057–1064.
- Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, 134, 9–21. doi:10.1016/j.jneumeth.2003.10.009.
- Delorme, A., Westerfield, M., & Makeig, S. (2007). Medial prefrontal theta bursts precede rapid motor responses during visual selective attention. *The Journal of Neuroscience*, 27, 11949–11959. doi:10.1523/JNEUROSCI.3477-07.2007.
- del Olmo, M.F., & Cudeiro, J. (2005). Temporal variability of gait in Parkinson disease: effects of a rehabilitation program based on rhythmic sound cues. *Parkinsonism & Related Disorders*, 11, 25–33.
- Denes, G. (1999). Disorders of body awareness and body knowledge. In: Denes, G., & Pizzamiglio, L. (Ed.). *Handbook of clinical and experimental neuropsychology* (pp. 497–506). Hove: Psychology Press.
- Deschamps, T., Hug, F., Hodges, P. W., & Tucker, K. (2014). Influence of experimental pain on the perception of action capabilities and performance of a maximal single leg hop. *The Journal of Pain: Official Journal of the American Pain Society*, 15, 271.e1-271.e7. doi:10.1016/j.jpain.2013.10.016.
- Deval, J. (1969). *Afin de vivre bel et bien*. Albin Michel (Ed.), Paris.
- De Vignemont, F. (2010). Body schema and body image--pros and cons. *Neuropsychologia*, 48, 669-680. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2009.09.022.
- De Vignemont, F., & Ianetti, G.D. (2015). How many peripersonal spaces? *Neuropsychologia*, 70, 327-334.
- di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., & Rizzolatti, G., (1992). Understanding motor events: a neurophysiological study. *Experimental Brain Research*, 91, 176–180.
- Doppelmayr, M., Klimesch, W., Pachinger, T., & Ripper, B. (1998). Individual differences in brain dynamics: important implications for the calculation of event-related band power. *Biological cybernetics*, 79, 49–57.
- Drevets, W.C., Burton, H., Videen, T.O., Snyder, A.Z., Simpson, J.R.Jr, & Raichle, M.E. (1995). Blood flow changes in human somatosensory cortex during anticipated stimulation. *Nature*, 373, 249-252.
- Ellis, R., & Tucker, M. (2000). Micro-affordance: the potentiation of components of action by seen objects. *British Journal of Psychology*, 91, 451–471.
- Enoka, R.M. (2002). *Neuromechanics of human movement*. Champaign, IL: Human Kinetics.

- Erol, S. (2011). Time-frequency analysis of tide-gauge sensor-data. *Sensors*, 11, 3939-3961. doi:10.3390/s110403939.
- Eysenck, M.W., Derakshan, N., Santos, R., & Galvo, M.G. (2007). Anxiety and cognitive performance: attentional control theory. *Emotion*, 7, 336-353. doi:10.1037/1528-3542.7.2.336.
- Eysenck, M.W., & Derakshan, N. (2011). New perspectives in attentional control theory. *Personality and Individual Differences*, 50, 955-960. doi:10.1016/j.paid.2010.08.019.
- Fajen, B., & Riley, M. (2008). Information, affordances, and the control of action in sport. *International Journal of Sport Psychology*, 40, 79-107.
- Fajen, B.R., Diaz, G., & Cramer, C. (2011). Reconsidering the role of movement in perceiving action-scaled affordances. *Human Movement Science*, 37, 1442-1457. doi:10.1037/a0023510.
- Feldman, A.G., Ilmane, N., Sangani, S., Raptis, H., & Esmailzadeh, N. (2013). Action-perception coupling in kinesthesia: A new approach. *Neuropsychologia*, 51, 2590-2599.
- Feldman, A.G. (2011). Space and time in the context of equilibrium-point theory. *Wiley Interdisciplinary Reviews, Cognitive Sciences*, 2, 287-304.
- Feldman, J., & Narayanan, S. (2004). Embodied meaning in a neural theory of language. *Brain and Language*, 89, 385-392.
- Fernandez-Duque, D., Baird, J.A., & Posner, M.I. (2000). Executive attention and metacognitive regulation. *Consciousness and Cognition*, 9, 288-307. doi:10.1006/ccog.2000.0447.Fern.
- Fisher, M.H. (2000). Estimating reachability: Whole body engagement or postural stability? *Human Movement Science*, 19, 297-318.
- Fitts, P.M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology*, 47, 381-391.
- Fitzpatrick, P., Carello, C., Schmidt, R.C., & Corey, D. (1994). Haptic and visual perception of an affordance for upright posture. *Ecological Psychology*, 6, 265-287.
- Fogassi, L. (2007). Action representation in the cerebral cortex and the cognitive functions of the motor system. In Representation and Brain, Funahashi S. (Ed.), (pp.123-151). Tokyo : Springer.
- Fortier, S., & Basset, F.A. (2011). The effects of exercise on limb proprioceptive signals. *Journal of Electromyographie and Kinesiologie*. 22, 795-802. doi: 10.1016/j.jelekin.2012.04.001.
- Franca, M., Turella, L., Canto, R., Brunelli, N., Allione, L., Andreasi, N.G., & Fadiga,

- L. (2012). Corticospinal facilitation during observation of graspable objects: a transcranial magnetic stimulation study. *PLoS ONE*, 7, e49025.
- Franchak, J.M., van der Zalm, D.J., & Adolph, K.E. (2010). Learning by doing: Action performance facilitates affordance perception. *Vision Research*, 50, 2758–2765.
- Frazzitta G., Maestri, R., Uccellini, D., Bertotti, G., & Abelli, P. (2009). Rehabilitation treatment of gait in patients with Parkinson's disease with freezing: A comparison between two physical therapy protocols using visual and auditory cues with or without treadmill training. *Movement Disorders*, 24, 1139-1143. doi: 10.1002/mds.22491.
- Frost, R. (1920). The road Not Taken. In « Mountain Interval » (pp.9), New York: Henry Holt and Company.
- Gallagher, S. (2005). How the Body Shapes the Mind. New York: Oxford Univ. Press.
- Gallese, V. (2000). The inner sense of action: Agency and motor representations. *Journal of Consciousness Studies*, 7, 23–40.
- Gandolfo, G., Legrand, D., Taland, F., Mourard, P., et Grammont F. (2006). L'intelligence du geste. *Biologie Géologie*, 1, 136-162.
- Gevins, A., Smith, M.E., McEvoy, L., & Yu, D. (1997). High-resolution EEG mapping of cortical activation related to working memory: effects of task difficulty, type of processing, and practice. *Cerebral Cortex*, 7, 374–385. doi:10.1093/cercor/7.4.374.
- Gibson, J.J. (1979) The ecological approach to visual perception. Boston:Houghton Mifflin.
- Goljahani, A., D'Avanzo, C., Schiff, S., Amodio, P., Bisiacchi, P., & Sparacino, G. (2012). A novel method for the determination of the EEG individual alpha frequency. *NeuroImage*, 60, 774–786. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.12.001.
- Goljahani, A., Bisiacchi, P., & Sparacino, G. (2014). An EEGLAB plugin to analyze individual EEG alpha rhythms using the "channel reactivity-based method. *Computer Methods and Programs in Biomedicine*, 113, 853-861. doi:10.1016/j.cmpb.2013.12.010.
- Gorgoni, M., Ferlazzo, F., Moroni, F., D'Atri, A., Donarelli, S., Fanelli, S., et al. (2014). Sleep deprivation affects somatosensory cortex excitability as tested through median nerve stimulation. *Brain Stimulation*, 7, 732-739. doi: http://dx.doi.org/10.1016/j.brs.2014.04.006
- Grandchamp, R., & Delorme, A. (2011). Single-trial normalization for event-related spectral decomposition reduces sensitivity to noisy trials. *Frontiers in Psychology*, 1–14. doi:10.3389/fpsyg.2011.00236/abstract

- Gray, J.A. (1983). A theory of anxiety: the role of the limbic system. *Encephale*, 9, 161B-166B.
- Graydon, M.M., Linkenauger, S.A., Teachman, B.A., & Proffitt, D.R. (2012). Scared stiff: The influence of anxiety on the perception of action capabilities. *Cognition & Emotion*, 26, 1301-1315 1–16. doi:10.1080/02699931.2012.667391.
- Graziano, M.S.A, & Botvinick, M.M. (2002). How the brain represents the body: insights from neurophysiology and psychology. In *Common Mechanisms in Perception and Action: Attention and Performance*, Prinz, W., & Hommel, B. (Eds.), Vol. 19, pp. 136-157. Oxford: Oxford University Press.
- Gregory, J.E., Morgan, D.L., & Proske, U. (1988). Aftereffects in the responses of cat muscle spindles and errors of limb position sense in man. *Journal of Neurophysiology*, 59, 1220–1230.
- Gregory, J.E., Morgan, D.L., & Proske, U. (2004). Responses of muscle spindles following a series of eccentric contractions. *Experimental Brain Research*, 157, 234–240.
- Green, B. (2004). *The fabric of the cosmos*. (Knopf, A.A. Ed.) New-York, New-York.
- Grigg, P. (1994). Peripheral neural mechanisms in proprioception. *Journal of Sport Rehabilitation*, 3, 2–17.
- Grinsted, A., Moore, J.C., & Jevrejeva, S. (2004). Application of the cross wavelet transform and wavelet coherence to geophysical time series. *Nonlinear Processes in Geophysics*, 11, 561–566.
- Grunwald, M., Ettrich, C., Assmann, B., Dähne, A., Krause, W., Busse, F., & Gertz, H.J. (2001). Deficits in haptic perception and right parietal theta power changes in patients with anorexia nervosa before and after weight gain. *International Journal of Eating Disorders*, 29, 417–428.
- Guardia, D., Lafargue, G., Thomas, P., Dodin, V., Cottencin, O., & Luyat, M. (2010). Anticipation of body-scaled action is modified in anorexia nervosa. *Neuropsychologia*, 48, 3961–3966. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2010.09.004
- Guardia, D., Conversy, L., Jardri, R., Lafargue, G., Thomas, P., Dodin, V., Cottencin, O., & Luyat, M. (2012). Imagining one's own and someone else's body actions: dissociation in anorexia nervosa. *PLoS ONE*, e43241. doi:10.1371/journal.pone.0043241.
- Gwin, J.T., Gramann, K., Makeig, S., & Ferris, D.P. (2010). Removal of movement artifact from high-density EEG recorded during walking and running. *Journal of Neurophysiology*, 103, 3526-3534. doi: 10.1152/jn.00105.2010.
- Haas, C.T., Turbanski, S., Kessler, K., & Schmidtbleicher, D. (2006). The effects of random whole-body-vibration on motor symptoms in Parkinson's disease. *NeuroRehabilitation*, 21, 29–36. doi: 10.1007/3-540-36741-1_8.

- Hackney, A.L., & Cinelli, M.E. (2013). Young and older adults use body-scaled information during a non-confined aperture crossing task. *Experimental Brain Research*, 225, 419–429. doi:10.1007/s00221-012-3382-3.
- Han, J.T., Lee, M.H., & Lee, K.H. (2013). Effects of local muscle vibration on the displacement of center of pressure during quiet standing. *Journal of Physical Therapy Sciences*. 25, 1643-1645. doi: 10.1589/jpts.25.1643.
- Handy, T.C., Grafton, S.T., Shroff, N.M., Ketay, S., & Gazzaniga, M.S. (2003). Graspable objects grab attention when the potential for action is recognized. *Nature Neuroscience*, 6, 421-427.
- Hari, R. (2006). Action-perception connection and the cortical mu rhythm. *Progress in Brain Research*, 159, 253-260. doi:10.1016/S0079-6123(06)59017-X.
- Herbert, R.D., Clarke, J., Kwah, L.K., Diong, J., Martin, J., Clarke, E.C., Bilston, L.E. & Gandevia, S.C. (2011). In vivo passive mechanical behaviour of muscle fascicles and tendons in human gastrocnemius muscle-tendon units. *Journal of Physiology*, 589, 5257–5267.
- Hermens, H.J., Freriks, B., Disselhorst-Klug, C., & Rau, G. (2000). Development of recommendations for SEMG sensors and sensor placement procedures. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 10, 361–374.
- Higuchi, T., Hatano, N., Soma, K., & Imanaka, K. (2009). Perception of spatial requirements for wheelchair locomotion in experienced users with Tetraplegia. *Journal of Physiological Anthropology*, 28, 15–21. doi:10.2114/jpa2.28.15.
- Higuchi, T., Murai, G., Kijima, A., Seya, Y., Wagmane, J.B., & Imanaka, K. (2011). Athletic experience influences shoulder rotations when running through apertures. *Human Movement Sciences*, 30, 534–549.
- Hinterberger, T., Widman, G., Lal, T.N., Hill, J., Tangermann, M., Rosenstiel, W., Schölkopf, B., Elger, C., & Birbaumer, N. (2008). Voluntary brain regulation and communication with electrocorticogram signals. *Epilepsy Behavior*, 13, 300–306. doi: 10.1016/j.yebeh.2008.03.014.
- Hirose, N., & Nishio, A. (2001). The process of adaptation to perceiving new action capabilities. *Ecological Psychology*, 13, 49–69.
- Hluštík, P., Solodkin, A., Gullapalli, R.P, Noll, D.C., & Small, S.L. (2002). Functional lateralization of the human premotor cortex during sequential movements. *Brain & Cognition*, 49, 54-62.
- Holmes, N.P., & Spence, C. (2004). The body schema and the multisensory representation(s) of peripersonal space. *Cognitive Processing*, 5, 94–105. doi:10.1007/s10339-004-0013-3.
- Homan, R.W., Herman, J., & Purdy, P. (1987). Cerebral location of international 10-20 system electrode placement. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 66, 376-382.

- Howell, J.N., Chleboun, G., & Conatser, R. (1993). Muscle stiffness, strength loss, swelling and soreness following exercise-induced injury in humans. *The Journal of Physiology*, 464, 183-196.
- Hoshi, E., & Tanji, J. (2000). Integration of target and body-part information in the premotor cortex when planning action. *Nature*, 408, 466–470.
- Jaberzadeh, S., Nazeran, H., Scutter, S., & Warden-Flood, A., (2001). Mechanically evoked torque and EMG responses during passive elbow extension component of upper limb tension test. 23rd Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society, Istanbul, Turkey, Oct.
- Janelle, C. M. (2002). Anxiety, arousal and visual attention: A mechanistic account of performance variability. *Journal of Sport Sciences*, 20, 237-251.
- Jasper, H.H (1958). The ten-twenty electrode system of the International Federation. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*. 10, 371–375. doi:10.1016/0013-4694(58)90053-1
- Jeannerod M. (2001). Neural simulation of action : a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage*, 14, 103-109.
- Johnson, R. (1992). Event-related brain potentials. In *Progressive Supranuclear Palsy: Clinical and Research Approaches*. Eds I. Litvan and Y. Agid, Oxford University Press, New York (pp. 122–154).
- Kanai, R., & Rees, G. (2011). The structural basis of interindividual differences in human behaviour and cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, 12, 231–242.
- Keizer, A., Aldegonda, M., Smeets, M., Dijkerman, H.C., Van den Hout, M., Klugkist, I., van Elburg, A., & Postma, A. (2011). Tactile body image disturbance in anorexia nervosa. *Psychiatry Research*, 190, 115–120. doi:10.1016/j.psychres.2011.04.031.
- Kingdom, F.A.A., & Prins, N. (2009). *Psychophysics : a practical introduction*. San Diego : Elsevier.
- Kinsella-Shaw, J.M., Shaw, B., & Turvey, M.T. (1992). Perceiving « walk-on-able » slopes. *Ecological Psychology*, 4, 223-239.
- Klimesch, W. (1999). EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis. *Brain Research Reviews*, 29, 169–195. doi:10.1016/S0165-0173(98)00056-3.
- Klimesch, W., Sauseng, P., & Hanslmayr, S. (2007a). EEG alpha oscillations: The inhibition–timing hypothesis. *Brain Research Reviews*, 27, 63–88.
- Klimesch, W., Vogt, F., & Doppelmayr, M. (2007b). Interindividual differences in alpha and theta power reflect memory performance. *Intelligence*, 27, 347–362.
- Konczak, J., Meeuwse, H.J., & Cress, M.E. (1992). Changing affordances in stair

- climbing: the perception of maximum climbability in young and older adults. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 18, 691-697.
- Lacquaniti, F., & Soechting, J.F. (1981). Coordination of arm and wrist motion during a reaching task. *The Journal of Neurosciences*, 2, 499-408.
- Lacourpaille, L., Nordez, A., Hug, F., Couturier, A., Dibia, C., & Guilhem, G. (2014). Time-course effect of exercise-induced muscle damage on localized muscle mechanical properties assessed using elastography. *Acta Physiologica*, 211, 135-146.
- Lafargue, G., Noël, M., & Luyat, M. (2013). In the elderly, failure to update internal models leads to over-optimistic predictions about upcoming actions. *PLoS ONE*, e51218. doi:10.1371/journal.pone.0051218.
- Lachaux, J.P., Lutz, A., Rudrauf, D., Cosmelli, D., Le Van Quyen, M., Martinerie, J., & Varela, F. (2002). Estimating the time-course of coherence between single-trial brain signals: an introduction to wavelet coherence. *Clinical Neurophysiology*, 32, 157-74.
- Lakoff, G., & Johnson, M. (1999). *Philosophy in the flesh. The embodied mind and its challenge to western thought*. New York: Basic Books.
- Latash, M.L. (2008). *Neurophysiological Basis of Movement. Second Edition*. Human Kinetics: Urbana, IL.
- Lee, A. C., Harris, J. P., Atkinson, E. A., & Fowler, M. S. (2001). Disruption of estimation of body-scaled aperture width in Hemiparkinson's disease. *Neuropsychologia*, 39, 1097–1104.
- Levenson, R. (1992). Autonomic nervous system differences among emotions. *Psychological Science*, 3, 23-27.
- Longo, M.R., & Haggard, P. (2012). Implicit body representations and the conscious body image. *Acta Psychologica*, 141, 164-168.
- Lopresti-Goodman, S.M., Richardson, M.J., Baron, R.M., Carello, C., & Marsh, K.L. (2009). Task constraints on affordance boundaries. *Motor Control*, 13, 69–83.
- Lopresti-Goodman, S.M., Turvey, M.T., & Frank, T.D. (2013). Negative hysteresis in the behavioral dynamics of the affordance "graspable". *Attention, Perception, & Psychophysics*, 75, 1075–1091. doi:10.3758/s13414-013-0437-x.
- Louis, N. & Gorce, P. (2009). Upper limb muscle forces during a simple reach-to-grasp movement: a comparative study. *Medical & Biological Engineering & Computing*, 47, 1173–1179. doi :10.1007/s11517-009-0530-4.
- Lourenco, S., Longo, M.R., & Pathman, T. (2011) Near space and its relation to claustrophobic fear. *Cognition*, 119, 448-453. doi:10.1016/j.cognition.2011.02.009.

- Luyat, M., & Regia-Corte, T. (2009). Les affordances : de James Jerome Gibson aux formalisations récentes du concept. *L'Année psychologique*, 109, 297–332. doi:10.4074/S000350330900205X
- Luyat, M., Domino, D., & Noël, M., (2008). [Can overestimating one's own capacities of action lead to fall? A study on the perception of affordance in the elderly]. *Gériatrie, Psychologie et Neuropsychiatrie du Vieillissement*, 6, 287–297. doi: 10.1684/pnv.2008.0149.
- Maisetti, O., Hug, F., Bouillard, K., & Nordez, A. (2012). Characterization of passive elastic properties of the human medial gastrocnemius muscle belly using supersonic shear imaging. *Journal of Biomechanics*, 45, 978–984.
- Malek, E.A., & Wagman, J.B. (2008). Kinetic potential influences visual and remote haptic perception of affordances for standing on an inclined surface. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 61,1813-1826. doi : 10.1080/17470210701712978
- Makeig, S., Debener, S., Onton, J., & Delorme, A. (2004). Mining event related brain dynamics. *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 204–210.
- Makeig, S., Gramann, K., Jung, T.-P., Sejnowski, T.J., and Poizner, H. (2009). Linking brain, mind and behavior. *International Journal of Psychophysiology*. 73, 95–100. doi:10.1016/j.ijpsycho.2008.11.008.
- Makris, S., Hadar, A.A., & Yarrow, K. (2011). Viewing objects and planning actions: On the potentiation of grasping behaviours by visual objects. *Brain and Cognition*, 257-264. doi:10.1016/j.bandc.2011.08.002.
- Marcilly, R., & Luyat, M. (2008). The role of eye height in judgment of an affordance of passage under a barrier. *Current Psychology Letters*, 24, 12-24.
- Mark, L.S. (1987). Eyeheight-scaled information about affordances: a study of sitting and stair climbing. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 13, 361–370.
- Martinez, M.P., Belloch, A., & Botella, C. (1999). Somatosensory amplification in hypochondriasis and panic disorder. *Clinical Psychology and Psychotherapy*, 6, 46-53.
- Marshall, J.P., & Meltzoff, A.N. (2011). Neural mirroring systems: Exploring the EEG Mu rhythm in human infancy. *Developmental Cognitive Neurosciences*, 1, 110–123. doi:10.1016/j.dcn.2010.09.001.
- McCormick, K., Zalucki, N., Hudson, M.L., Moseley, G.L. (2007). Faulty proprioceptive information disrupts motor imagery: an experimental study. *Australian Journal of Physiotherapy*, 53, 41-45.
- Meney, I., Waterhouse, J., Atkinson, G., Reilly, T., & Davenne, D. (1998). The effect of one night's sleep deprivation on temperature mood and physical performance in subjects with different amounts of habitual physical activity. *Chronobiology*

- International*, 15:349–363. doi:103109/07420529808998695
- Mizelle, J.C., Forrester, L., Hallett, M., Wheaton, L.A., (2010). Theta frequency band activity and attentional mechanisms in visual and proprioceptive demand. *Experimental Brain Research*, 204, 189–197. doi:10.1007/s00221-010-2297-0.
- Murata, A., & Ishida, H. (2004). Representation of bodily self in the multimodal parieto-premotor network. In Representation and Brain, Funahashi S. (Ed.), (pp.151-176). Tokyo : Springer.
- Natraj, N., Poole, V., Mizelle, J.C., Flumini, A., Borghi, A.M., & Wheaton, L.A. (2013). Context and hand posture modulate the neural dynamics of tool-object perception. *Neuropsychologia*, 51, 506-519.
- Niedermeyer, E., & Lopes da Silva, F. (2005). Electroencephalography: basic principles, clinical applications, and related fields. Lippincott, Williams and Wilkins, Philadelphia.
- Nielson, C.A., Deegan, E.G., Hung, A.S.L., & Nunes, A.J. (2010). Potential effects of sleep deprivation on sensorimotor integration during quiet stance in young adults. *WURJ: Health and Natural Sciences*. doi:10.5206/wurjhns.2010.1.
- Nieuwenhuys, A., Pijpers, J.R., Oudejans, R.R.D., & Bakker, F.C. (2008). The influence of anxiety on visual attention in climbing. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, 30, 171-185.
- Nieuwenhuys, A., & Oudejans, R.R.D. (2012). Anxiety and perceptual-motor performance: toward an integrated model of concepts, mechanisms, and process. *Psychological Research*, 76, 747-759.
- Noël, M., Bernard, A., & Luyat, M. (2011). [The overestimation of performance: a specific bias of aging?]. *Gériatrie, Psychologie et Neuropsychiatrie du Vieillissement*, 9, 287–294. doi:101684/pnv20110290.
- Nordez, A., McNair, P., Casari, P., & Cornu, C. (2006). Acute changes in hamstrings musculo-articular dissipative properties induced by cyclic and static stretching. *International Journal of Sports Medicine*, 29, 414-418. doi 10.1055/s-2007-964980.
- Nordez, A., Gennisson, J.L., Casari, P., Catheline, S., & Cornu, C. (2008). Characterization of muscle belly elastic properties during passive stretching using transient elastography. *Journal of Biomechanics*, 41, 2305–2311. doi: 10.1016/j.jbiomech.2008.03.033.
- Norman, J. (2002). Two visual systems and two theories of perception: An attempt to reconcile the constructivist and ecological approaches. *Behavioral and Brain Sciences*, 25, 73–144.
- Ogden, J.A. (1985). Autotopagnosia. Occurrence in a patient without nominal aphasia and with an intact ability to point to parts of animals and objects. *Brain*, 108, 1009-1022.

- Okuma, Y. (2006). Freezing of gait in Parkinson's disease. *Journal of Neurology*, 253, 27–32. doi:10.1007/s00415-006-7007-2.
- Oldfield, R.C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9, 97-113.
- Oliveira, J.M., Volchan, E., Vargas, C.D., Gleiser, S., & David, I.A. (2012). Box for interaction with objects (BIO): a new device to synchronize the presentation of objects with electrophysiological recordings. *Behavior Research Methods*, 44, 1115–1120. doi:10.3758/s13428-012-0197-x.
- Oudejans, R.R.D., Michaels, C.F., Bakker, F.C., & Dolné, M.A. (1996). The relevance of action in perceiving affordances: Perception of catchableness of fly balls. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 22, 879–891.
- Orzel-Gryglewska, J. (2010) Consequences of sleep deprivation. *International Journal of Occupational Medicine and Environmental Health*, 23, 95–114. doi:10.2478/v10001-010-0004-9
- Oztürk, L., Bulut, E., Vardar, S.A., & Uzun, C. (2007). Effects of sleep deprivation on anaerobic exercise-induced changes in auditory brainstem evoked potentials. *Clinical Physiology & Functional Imaging*, 27, 263–267. doi:10.1111/j1475-097X200700746x
- Paillard, J. (1999). Body schema and body image. A double dissociation in deafferented patients. In *Motor Control, Today and Tomorrow*, Eds. G. N. Gantchev, S. Mori, J. Massion.
- Pepping, G.J., & Li, F.X. (2000a). Sex differences and action scaling in overhead reaching. *Perceptual and Motor Skills*, 90, 1123–1129.
- Pepping, G.J., & Li, F.X. (2000b). Changing action capabilities and the perception of affordances. *Journal of Human Movement Studies*, 39, 115-140.
- Perfetti, B., Moisello, C., Landsness, E.C., Kvint, S., Pruski, A., Onofrij, M., Tononi, G., & Ghilardi, M.F. (2011). Temporal evolution of oscillatory activity predicts performance in a choice-reaction time reaching task. *Journal of Neurophysiology*, 105, 18–27.
- Pijpers, J.R., Oudejans, R., Bakker, F.C., & Beek, P.J. (2006). The role of anxiety in perceiving and realizing affordances. *Ecological Psychology*, 18, 131–161. doi:10.1207/s15326969eco1803_1.
- Pijpers, J.R., Oudejans, R., & Bakker, F.C. (2007). Changes in the perception of action possibilities while climbing to fatigue on a climbing wall. *Journal of Sports Sciences*, 25, 97-110.
- Pittig, A., Arch, J.J., Lam, C.W., & Craske, M.G. (2012). Heart rate and heart rate variability in panic, social anxiety, obsessive–compulsive, and generalized anxiety disorders at baseline and in response to relaxation and hyperventilation. *International Journal of Psychophysiology*, 87, 19-27. doi:

10.1016/j.ijpsycho.2012.10.012.

- Praamstra, P., Kourtis, D., & Nazarpour, K. (2009). Simultaneous preparation of multiple potential movements: opposing effects of spatial proximity mediated by premotor and parietal cortex. *Journal of Neurophysiology*, 102, 2084-2095. doi:10.1152/jn.00413.2009.
- Prinz, W. (1997). Perception and action planning. *European Journal of Cognitive Psychology*, 9, 129–154.
- Prinz, W., & Hommel, B. (2002). Common mechanisms in perception and action : Introductory remarks. In *Attention and Performance XIX : Common mechanisms in perception and action* (p. 1-3), Prinz, W., & Homme, B. (Eds.), NY : Oxford University Press.
- Proske, U., & Gandevia, S. (2012). The proprioceptive senses : their roles in signaling body shape, body position and movement, and muscle force. *Physiological Reviews*, 92, 1651-1697.
- Proske, U., & Morgan, D.L. (2001). Muscle damage from eccentric exercise: mechanism, mechanical signs, adaptation and clinical applications. *Journal of Physiology*, 537, 333-345.
- Proverbio, A.M., Adorni, R., & D’Aniello, G.E. (2011). 250ms to code for action affordance during observation of manipulable objects. *Neuropsychologia*, 49, 2711–2717.
- Proverbio, A.M. (2012). Tool perception suppresses 10–12Hz μ rhythm of EEG over the somatosensory area. *Biological Psychology*, 91, 1–7.
- Ratcliff, G. (1990). Brain and space. Some deductions from the clinical evidence. In J. Paillard (Ed.), *Brain and space* (pp. 237–250). Oxford University Press.
- Rawle, C.J, Miall, R.C, & Praamstra, P. (2012). Frontoparietal theta activity supports behavioral decisions in movement-target selection. *Frontiers in Human Neuroscience*. doi:10.3389/fnhum.2012.00138/abstract
- Reilly, K.T., & Sirigu, A. (2011). Motor cortex representation of the upper-limb in individuals born without a hand. *PLoS ONE*, e18100. doi: 10.1371/journal.pone.0018100.
- Regia-Corte, T., Luyat, M., Darcheville, J.C., & Miossec, Y. (2004). La perception d'une affordance pour la posture verticale par les systèmes perceptivo-moteurs visuel et haptique. *L'Année Psychologique*, 104, 169–201. doi: 10.3406/psy.2004.29663.
- Regia-Corte, T., & Wagman, J.B. (2008). Perception of affordances for standing on an inclined surface depends on height of center of mass. *Experimental Brain Research*, 191, 25-35.
- Rezaei, M., Ebrahimi-Takamjani, I., Jamshidi, A.A., Vassaghi-Gharamaleki, B.,

- Hedayatpour, N., & Havaei, N. (2014). Effect of eccentric exercise-induced muscle damage on electromyographic activity of quadriceps in untrained healthy females. *Medical Journal of the Islam Republic of Iran*, 24.
- Riemann, B.L., DeMont, R.G., Ryu, K., & Lephart, S.M. (2001). The effects of sex, joint angle, and the gastrocnemius muscle on passive ankle joint complex stiffness. *Journal of Athletic Training*, 36, 369–375.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Fogassi, L., & Gallese, V. (1997). The space around us. *Science*, 277, 190–191.
- Rizzolatti, G., & Sinigaglia, C. (2006). [Les Neurones Miroirs]. Paris : Odile Jacob.
- Rochat, P., & Wraga, M. (1997). An account of the systematic error in judging what is reachable. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 23, 199-212.
- Romaiguère, P., Anton, J.-C, Roth, M., Casinia, L., & Roll, J.-P (2003). Motor and parietal cortical areas both underlie kinaesthesia. *Cognitive Brain Research*, 16, 74-82.
- Romero, M.L., & Butler, L.K. (2007). Endocrinology of stress. *International Journal of Comparative Psychology*, 20, 89_95.
- Rubinstein, T.C., Giladi, N., & Hausdorff, J.M. (2002). The power of cueing to circumvent dopamine deficits: A review of physical therapy treatment of gait disturbances in Parkinson’s disease. *Movement Disorders*, 17, 1148–1160.
- Sakreida, K., Menz, M.M., Thill, S., Rottschy, C., Eichkoff, S.B., Borghi, A.M., Ziemke, T., & Binkofski, F. (2013). Neural pathways of stable and variable affordances: a coordinate-based meta-analysis. Referenced at <http://his.diva-portal.org/smash/record.jsf?pid=diva2:714891>, retrieved from <http://f1000.com/posters/browse/summary/1093846>.
- Sakurai, R., Fujiwara, Y., Ishihara, M., Higuchi, T., Uchida, H., & Imanaka, K. (2013). Age-related self-overestimation of step-over ability in healthy older adults and its relationship to fall risk. *BMC Geriatrics*, 13-44. doi:10.1186/1471-2318-13-44.
- Salsich, G.B., Mueller, M.J., & Sahrmann, S.A. (2000). Passive ankle stiffness in subjects with diabetes and peripheral neuropathy versus an age-matched comparison group. *Physical Therapy*, 80, 352-362.
- Sanei, S., & Chambers, J.A. (2007). EEG Signal Processing. JohnWiley & Sons, Ltd., Chichester, England.
- Schaal, S., & Schweighofer, N. (2005). Computational motor control in humans and robots. *Current Opinion in Neurobiology* 15, 675–682.
- Schäfer, A., & Vagedes, J. (2013). How accurate is pulse rate variability as an estimate of heart rate variability? A review on studies comparing

- photoplethysmographic technology with an electrocardiogram. *International Journal of Cardiology*, 166, 15-29.
- Shine, J.M., Matar, E., Ward, P.B., Bolitho, S.J.G., Ilat, M., Pearson, M., et al. (2013). Exploring the cortical and subcortical functional magnetic resonance imaging changes associated with freezing in Parkinson's disease. *Brain*, 136, 1204–1215. doi:10.1093/brain/awt049.
- Schuh-Hofer, S., Wodarski, R., Pfau, D.B., Caspani, O., Magerl, W., Kennedy, J.D., & Treede, R.D. (2013). One night of total sleep deprivation promotes a state of generalized hyperalgesia: a surrogate pain model to study the relationship of insomnia and pain. *Pain*, 154,1613-1621. doi: 10.1016/j.pain.2013.04.046.
- Sipp, A.R., Gwin, J.T., Makeig, S., & Ferris, D.P. (2013). Loss of balance during balance beam walking elicits a multifocal theta band electrocortical response. *Journal of Neurophysiology*. 110, 2050-2060. doi: 10.1152/jn.00744.2012.
- Shaw, R., & Turvey, M. T. (1981). Coalitions as models for ecosystems: A realist perspective on perceptual organization. In M. Kubovy & J. R. Pomerantz (Eds.), *Perceptual organization* (pp. 343-415). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates, Inc.
- Smith, M.E., McEvoy, L.K., & Gevins, A. (1999). Neurophysiological indices of strategy development and skill acquisition. *Cognitive Brain Research*, 7, 389–404. doi:10.1016/S0926-6410(98)00043-3.
- Smith, J.G., Harris, J.P., Khan, S., Atkinson, E.A., Fowler, M.S., Ewins, D., D'Souza, S., Gregory, R.P., & Kean, R.J. (2011). Motor asymmetry and estimation of body-scaled aperture width in Parkinson's disease. *Neuropsychologia*, 49, 3002–3010. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2011.06.025.
- Souissi, N., Sesboué, B., Gauthier, A., Larue, J., & Davenne, D. (2003). Effects of one night's sleep deprivation on anaerobic performance the following day. *European Journal of Applied Physiology*, 89:359–366. doi:101007/s00421-003-0793-7.
- Stipacek, A., Grabner, R.H., Neuper, C., Fink, A., & Neubauer, A.C., (2003). Sensitivity of human EEG alpha band desynchronization to different working memory components and increasing levels of memory load. *Neuroscience Letters*, 353, 193–196.
- Stoffregen, T.A. (2003). Affordances as properties of the animal-environment system. *Ecological Psychology*, 15, 115-134.
- Stoffregen, T.A., Yang, C.M., & Bardy, B. (2005). Affordance judgments and non-locomotor body movement. *Ecological Psychology*, 17, 75–104
- Srinivasan, D., & Mathiassen, S.E. (2012). Motor variability in occupational health and performance. *Clinical Biomechanics*, 27, 979-93. doi: 10.1016/j.clinbiomech.2012.08.007.

- Sweller, J. (2011). Cognitive Load Theory. In J. P. Mestre & B.H. Ross (Eds.), *The psychology of learning and motivation* (pp.37–76). San Diego: Elsevier.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Delpuech, C., & Pernier, J. (1996). Stimulus specificity of phase-locked and non-phase-locked 40 Hz visual responses in human. *The Journal of Neurosciences*, 16, 4240-4249.
- Taylor, S., & Rachman, S. (1994). Klein’s suffocation theory of panic. *Archives of General Psychiatry*, 51, 505–506.
- Teachman, B.A., & Gordon, T.L. (2009). Age differences in anxious responding: Older and calmer, unless the trigger is physical. *Psychology and Aging*, 24, 703-714.
- Teachman, B.A., Smith-Janik, S.B., & Saporito, J. (2007). Information processing biases and panic disorder: Relationships among cognitive and symptom measures. *Behaviour Research and Therapy*, 45, 1791-1811.
- Temprado, J-J., Zanone, P.G., Monno, A. & Laurent, M. (1999). Attentional load associated with performing and stabilizing preferred bimanual patterns. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 25, 1579-1594.
- Turvey, M.T. (1992). Affordances and prospective control : An outline of theontology. *Ecological Psychology*, 4, 173-187.
- Thill, S., Caligiore, D., Borghi, A.M., Ziemke, T., & Baldassarre, G. (2013). Theories and computational models of affordance and mirror systems: an integrative review. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 37, 491–421. doi:10.1016/j.neubiorev.2013.01.012.
- Tombini, M., Zappasodi, F., Zollo, L., di Pellegrino, G., Cavallo, G., Tecchio, F., Guglielmelli, E., & Rossini, P.M. (2009). Brain activity preceding a 2D manual catching task. *NeuroImage*, 47, 1735–1746. doi:10.1016/j.neuroimage.2009.04.046.
- Thurm, B.E., Pereira, E.S., Fonseca, C.C., Cagno, M.J.S., & Gama, E.F. (2011). Neuroanatomical aspects of the body awareness. *Journal of Morphological Sciences*, 28, 296-299.
- Urgen, B.A., Plank, M., Ishiguro, H., Poizner, H., & Saygin A.P. (2013). EEG theta and Mu oscillations during perception of human and robot actions. *Frontier in Neurorobotique*. 13, 7-19. doi: 10.3389/fnbot.2013.00019.
- Varela, F.J., Thompson, E., & Rosch, E. (1991). *The embodied mind: Cognitive science and human experience*. Cambridge, MA: MIT.
- Velu, P.D., Mullen, T., Noh. E., Valdivia, M.C., Poizner, H., Baram, Y., & de Sa, V.R. (2014). Effect of visual feedback on the occipital-parietal-motor network in Parkinson’s disease with freezing of gait. *Frontiers in Neurology*, 4, 209. doi: 10.3389/fneur.2013.00209.

- Vion-Dury, J., & Blanquet, F. (2008). *Pratique de l'EEG : Bases neurophysiologiques, principes d'interprétation et de prescription*. San Diego: Elsevier.
- Wagman, J.B. (2012). Perception of maximum reaching height reflects impending changes in reaching ability and improvements transfer to unpracticed reaching tasks. *Experimental Brain Research*, 219, 467–476. doi:10.1007/s00221-012-3104-x.
- Walsh, L.D., Hesse, C.W., Morgan, D.L., & Proske, U. (2004). Human forearm position sense after fatigue of elbow flexor muscles. *Journal of Physiology*, 558, 705-715.
- Walsh, L.D., Allen, T.J., Gandevia, S.C., & Proske, U. (2006). Effect of eccentric exercise on position sense at the human forearm in different postures. *Journal of Applied Physiology*, 100, 1109-1116.
- Warren, W.H. (1984). Perceiving affordances: visual guidance of stair climbing. *Journal of Experimental Psychology in Human*, 10,683–703.
- Whitehead, N.P., Weerakkody, N.S., Gregory, J.E., Morgan, D.L. & Proske, U. (2001). Changes in passive tension of muscle in humans and animals after eccentric exercise. *The Journal of Physiology*, 533, 593-604.
- Windhorst, U. (2007). Muscle proprioceptive feedback and spinal networks. *Brain Research Bulletin*, 73, 155–202.
- Winfree, K.N., Pretzer-Aboff, I., Hilgart, D., Aggarwal, R., Behari, M., Agrawal, S.K. (2013). The effect of step-synchronized vibration on patients with Parkinson's disease: Case studies on subjects with freezing of gait or an implanted deep brain stimulator. *IEEE Transactions on Neural Systems and Rehabilitation Engineering*, 21, 806-811. doi: 10.1109/TNSRE.2013
- Witt, J., & Riley, M.A. (2014). Discovering your inner Gibson: Reconciling action-specific and ecological approaches to perception–action. *Psychonomic Bulletin and Review*, 21, 1353-1357. doi:10.3758/s13423-014-0623-4.
- Yu, Y., Bardy, B., & Stoffregen, T.A. (2011). Influences of head and torso movement before and during affordance perception. *Journal of Motor Behavior*, 43, 45-54.
- Zhang, N, & Liu, H-T (2008). Effects of sleep deprivation on cognitive functions. *Neurosciences Bulletin*, 24, 45-48. doi: 10.1007/S 12264-008-0910-z
- Zincir, S.B., Sunbul, M., Sunbul, E.A., Dalkilic, B., Cengiz, F., Kivrak, T., & Durmus, E. (2014). Evaluation of alexithymia, somatosensory sensitivity, and health anxiety levels in patients with noncardiac chest pain. *BioMed Research International*. <http://dx.doi.org/10.1155/2014/896183>.

Thèse de Doctorat

Yannick DAVIAUX

Intégration sensorimotrice et contexte somatosensoriel : Vers une meilleure compréhension des processus neuronaux impliqués dans le couplage action-perception

Sensorimotor integration and somatosensory context : toward a better understanding of neural process involved in action-perception coupling

Résumé

La réalisation d'actions motrices efficaces est essentielle aux interactions avec notre environnement. Une des clefs du succès de ces actions réside dans la potentialisation effective du couplage action-perception. La littérature abonde pourtant de circonstances de détérioration comportementale de ce couplage, i.e. lorsque l'état somatosensoriel des individus est altéré. Les travaux de cette thèse visent à appréhender les processus neuronaux impliqués dans cette détérioration.

Nous évoquerons comment les travaux menés dans la littérature ont guidé notre attention jusqu'aux transformations corticales relatives à la fonction sensorimotrice. Les contraintes expérimentales relatives aux études comportementales seront identifiées et justifieront la mise en place d'une nouvelle procédure, permettant d'appréhender les corrélats corticaux de la détérioration du couplage à partir de mesures de l'activité électroencéphalographique (EEG). Les résultats, obtenus dans une tâche de pointage d'un objet placé à distances variables, seront discutés au regard de la construction de la représentation sensorimotrice du corps. La plasticité de cette représentation expliquera la détérioration du couplage action-perception, dans le cadre spécifique de ce paradigme. Les interprétations seront élargies aux concepts d'image du corps, de schéma du corps et d'espace péripersonnel.

Mots clés

Couplage action-perception, intégration sensorimotrice, contexte somatosensoriel, cortex prémoteur, cortex pariétal, représentation du corps, EEG, tâche de pointage

Abstract

Efficient motor actions are essential in daily life's interaction with our environment. It is well accepted that action-perception coupling plays a major role for such successful visuomotor actions. However, impaired coupling can occur when the somatosensory state of individuals is altered. This work aimed at identifying the cortical correlates of impaired action-perception coupling.

According with indirect behavioral evidences, we focused on the cortical activities underlying the sensorimotor function to account for impaired action-perception coupling. An enhanced experimental procedure was developed according to the constraints relevant for electroencephalographic measurements (EEG), used to study the sensorimotor coupling-related neural processes.

The findings were obtained in a reaching-to-grasp paradigm, in which individuals had to judge whether they were able to reach an object. Results are discussed regarding the construction of the sensorimotor representation of the body. Plasticity of such a representation is discussed from the concepts of body image, body schema and peripersonal space, to account for impaired action-perception coupling.

Key Words

Action-perception coupling, sensorimotor integration, somatosensory context, premotor area, parietal area, body representation, EEG, reaching task