Représentations motrices et perception de l'espace péripersonnel

Jérémy Bourgeois

▶ **To cite this version:**

Jérémy Bourgeois. Représentations motrices et perception de l'espace péripersonnel. Psychologie. Université Charles de Gaulle - Lille III, 2012. Français. NNT : 2012LIL30039 . tel-00844106

HAL Id: tel-00844106
https://theses.hal.science/tel-00844106

Submitted on 12 Jul 2013

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

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

Université Lille Nord de France

Ecole Doctorale des Sciences de l'Homme et de la Société

Laboratoire URECA (EA 1059)

Thèse en vue de l'obtention du grade de Docteur

Discipline : Psychologie

Représentations motrices et perception de l'espace péripersonnel

Soutenue publiquement le 19 décembre 2012

par

Jérémy BOURGEOIS

Directeur de thèse : **Pr. Yann COELLO**

Membres du jury :

Dr. Jean BLOUIN, Aix-Marseille Université (Rapporteur)

Dr. Gérard OLIVIER, Université Nice Sophia Antipolis (Rapporteur)

Dr. Alessandro FARNE, Université Lyon 1

Pr. Joan LOPEZ-MOLINER, Université de Barcelone

Pr. Yann COELLO, Université Charles de Gaulle, Lille 3

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier ici toutes les personnes qui ont permis ce travail de thèse et qui ont contribué à sa réalisation.

Tout d'abord, mes premiers remerciements vont naturellement à mon directeur de recherche, Yann Coello, qui m'a encadré durant sept années. C'est grâce à lui que j'ai découvert et me suis orienté vers le champ de recherche passionnant qu'est celui des relations entre perception et action. Je le remercie pour ses enseignements et ses conseils tant théoriques que méthodologiques, ainsi que pour le soutien et les encouragements qu'il m'a témoignés.

Je remercie également Jean Blouin et Gérard Olivier d'avoir accepté d'accorder une part précieuse de leur temps afin d'expertiser mon travail de thèse, pour l'intérêt qu'ils ont su y porter ainsi que pour leurs commentaires enrichissants et stimulants.

Je tiens particulièrement à remercier Joan López-Moliner pour avoir permis notre collaboration en m'accueillant dans son équipe à Barcelone, pour sa disponibilité et sa rigueur scientifique, ainsi qu'Alessandro Farnè pour sa participation et ses précieux conseils lors de notre collaboration. Merci à tous les deux d'avoir accepté de faire partie de mon jury.

Mes remerciements s'adressent aussi à l'ensemble des membres du laboratoire URECA, pour avoir permis une ambiance de travail agréable et efficace durant ces années de thèse. Merci particulièrement à Aurélien, Antoine, Guillaume et Xavier pour leur aide et leur soutien, vous êtes des frères ! Merci également à Angela, Laurent, Nora, Stéphanie et tous les

autres pour tous ces bons moments lors de ce doctorat, ainsi qu'à Hélène Delecroix pour son soutien et la confiance qu'elle a su m'accorder.

Je remercie chaleureusement mes parents et ma sœur Fanny pour leur aide, leurs encouragements et leur soutien inconditionnel tout au long de ces années.

Enfin et surtout, merci à Elsa, qui m'a donné par son affection et son soutien la motivation et la force nécessaires à la réalisation de ce travail ; pour savoir profiter du bonheur, pour notre bulle, et pour n'avoir pas cessé d'y croire. Tu es mon trésor !

PUBLICATIONS LIEES AUX TRAVAUX DE THESE

Articles

Bourgeois, J., López-Moliner, J., Coello, Y. Perceptual judgments of reachability in interceptive movement. (en préparation)

Bourgeois, J., Farnè, A., Coello, Y. Costs and benefits of tool-use on the perception of what is at hand. *Cognition* (soumis)

Bourgeois, J., Coello, Y. (2012). Effect of visuomotor calibration and uncertainty on the perception of peripersonal space. *Attention, Perception & Psychophysics, 74*, 1268-1283.

Bourgeois, J., Coello, Y. (2009). Rôle des propriétés inertielles segmentaires sur la perception de l'étendue de l'espace péripersonnel. *Psychologie Française, 54,* 225-239.

Communications affichées

Bourgeois, J., Coello, Y. (2011). Effect of visuomotor adaptation on peripersonal space perception. Poster : *European Conference on Visual Perception* (28 août-1er septembre 2011). Toulouse, France.

Bourgeois, J., Coello, Y. (2010). Evidence for anisotropic effect of visuomotor adaptation on the perception of peripersonal space. Poster : *European Conference on Visual Perception* (22-26 août 2010). Lausanne, Suisse.

Bourgeois, J., Bartolo, A., Coello, Y. (2009). Sensorimotor adaptation to a biased feedback modifies the visual perception of peripersonal space. Poster : *European Conference on Visual Perception* (24-28 août 2009). Regensburg, Allemagne.

Communications orales

Bourgeois, J., Coello, Y. (2011). Effect of sensorimotor recalibration and feedback variability on the perception of peripersonal space. *Iberian Conference on Perception* (6-8 juillet 2011). Palma, Espagne.

Bourgeois, J., Coello, Y. (2010). Perception de l'espace péripersonnel suite à une recalibration motrice dynamique. *Congrès de la Société Française de Psychologie* (7-9 septembre 2010). Lille, France.

Bourgeois, J., Bartolo, A., Coello, Y. (2009). Le rôle des représentations motrices dans la perception de l'espace péripersonnel. *Congrès de la Société Française de Psychologie* (17-19 juin 2009), Toulouse, France.

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS p. 3

PUBLICATIONS LIEES AUX TRAVAUX DE THESE p. 5

TABLE DES MATIERES p. 7

TABLE DES FIGURES p. 10

RESUME p. 11

CHAPITRE 1 - PERCEPTION ET ACTION p. 15

I.1. Un débat ancien p. 16

I.2. L'idée d'une dissociation fonctionnelle entre perception et action p. 19

I.2.1. Données neuroanatomiques p. 19

I.2.2. Validations neuropsychologiques et comportementales p. 21

I.2.3. Une dissociation stricte entre action et perception ? p. 24

I.2.4. Une troisième voie visuelle p. 26

CHAPITRE 2 - LES DIVISIONS DE L'ESPACE p. 29

II.1. Modèles de segmentation de l'espace p. 29

II.1.1. Premières sous-divisions opérationnelles de l'espace p. 29

II.1.2. Le modèle de Cutting et Vishton p. 30

II.1.3. Le modèle de Previc p. 31

II.2. La représentation de l'espace péripersonnel p. 33

II.2.1. Existence de réseaux neuronaux spécifiques p. 34

II.2.2. Manifestations comportementales et neuropsychologiques p. 36

II.3. Jugements d'atteignabilité p. 38

II.3.1. L'hypothèse d'une implication « Corps entier » p. 41

II.3.2. L'hypothèse de la « Stabilité posturale » p. 43

II.4. En résumé p. 44

CHAPITRE 3 - LES MECANISMES DE LA PERCEPTION DE L'ESPACE PERIPERSONNEL p. 47

III.1. Deux approches p. 47

III.1.1. Approche écologique p. 48

III.1.2. Approche computationnelle p. 51

III.1.2.1 Le rôle des modèles internes dans les prédictions sensorimotrices p. 54

III.1.2.2. Modèles de simulation motrice p. 58

III.1.2.3. Simulation et imagerie motrice p. 61

III.1.2.4. Rôle du sens de l'effort ? p. 63

III.2. Les constituants de l'espace péripersonnel p. 65

III.2.1. Notion de calibration p. 66

III.2.2. Notion de schéma corporel p. 72

III.3. Résumé p. 78

INTRODUCTION A LA PARTIE EXPERIMENTALE p. 81

CHAPITRE 4 - DEMARCHE ET METHODOLOGIE EXPERIMENTALE p. 83

IV.1. Matériel p. 83

IV.2. Tâches de jugement perceptif d'atteignabilité p. 85

IV.3. Tâches sensorimotrices de pointage p. 88

CHAPITRE 5 - EXPERIMENTATION 1

Rôle des propriétés inertielles segmentaires sur la perception de l'étendue de l'espace péripersonnel p. 91

CHAPITRE 6 - EXPERIMENTATION 2

Effet de la calibration et de l'incertitude visuomotrice sur la perception de l'espace péripersonnel p. 109

CHAPITRE 7 - EXPERIMENTATION 3

Rôle des paramètres dynamiques des objets dans la perception des limites d'atteignabilité p. 129

CHAPITRE 8 - EXPERIMENTATION 4

Schéma corporel et perception de l'espace péripersonnel : effet de l'utilisation d'un outil p. 157

CHAPITRE 9 - DISCUSSION GENERALE p. 177

IX.1. Rôle des représentations motrices p. 178

IX.2. Rôle des représentations corporelles p. 186

IX.1. Considérations concernant l'espace péripersonnel p. 187

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES p. 191

TABLE DES FIGURES

Figure 1 : *Les deux voies visuelles corticales* p. 21

Figure 2 : *Illusion des cercles de Titchener* p. 23

Figure 3 : *Modèle de Previc* p. 32

Figure 4 : *Champs récepteurs somatosensoriels et visuels de neurones bimodaux* p. 34

Figure 5 : *Contraintes environnementales et jugements d'atteignabilité* p. 40

Figure 6 : *Degrés de liberté et jugements d'atteignabilité* p. 42

Figure 7 : *Modèles internes* p. 57

Figure 8 : *Effort et estimations de distance* p. 64

Figure 9 : *Adaptation sensorimotrice de l'amplitude de gestes de pointage* p. 70

Figure 10 : *Inter-relations entre facteurs physiques et informationnels* p. 72

Figure 11 : *Schéma corporel* p. 75

Figure 12 : *Taille fonctionnelle d'un outil et extinction visuo-tactile* p. 79

Figure 13 : *Schéma du dispositif expérimental général* p. 84

Figure 14 : *Illustrations de fonctions logistiques* p. 87

Figure 15 : *Vecteurs utilisés pour le calcul des erreurs spatiales* p. 89

RESUME

Lorsqu'il escalade une paroi, un alpiniste est en mesure de déterminer si la prise qu'il voit au-dessus de lui représente une opportunité d'accroche. De nombreux paramètres entrent pourtant en compte. Cet alpiniste doit savoir si son bras est suffisamment long pour atteindre la prise. La position de son corps et l'emplacement de cette prise par rapport à son bras mobile conditionnent également les possibilités motrices : les articulations du bras et de l'épaule peuvent empêcher le geste d'atteinte de se déployer dans la direction voulue ; le mouvement lui-même peut venir perturber l'équilibre et la stabilité de l'alpiniste, et le placer en situation inconfortable, voire périlleuse. L'alpiniste est pourtant capable de décider très rapidement en fonction des connaissances qu'il a de son propre corps et de ses facultés visuelles si un mouvement vers cette prise est envisageable dans le but de l'agripper. Surtout, il peut déterminer si le but qu'il s'est fixé peut être atteint sans même à avoir à effectuer l'acte moteur nécessaire et même sans n'avoir jamais été confronté à une situation rigoureusement semblable auparavant.

L'alpiniste a donc à intégrer des informations sensorielles provenant de nombreuses sources (visuelle, tactile, proprioceptive, vestibulaire) grâce à des mécanismes cérébraux permettant de décider si une action envers l'objet cible est possible. Mais sur quoi ces mécanismes reposent-ils ? Il paraît intuitif de penser qu'en plus des informations visuelles permettant de percevoir l'environnement, ils doivent prendre en compte des informations portant spécifiquement sur le corps particulier de l'alpiniste, et ses propriétés fonctionnelles à l'état présent. De façon évidente, son bras peut atteindre des distances plus lointaines que lorsqu'il était enfant ou adolescent. Les mécanismes cérébraux impliqués dans la catégorisation spatiale se doivent donc d'être évolutifs et plastiques, afin de rendre compte des changements plus ou moins brutaux dans l'organisation du corps. Ils doivent également

pouvoir considérer la façon dont le geste doit être effectué afin d'optimiser la performance motrice et prendre en compte la présence d'obstacles sur la trajectoire. Il leur est enfin nécessaire de spécifier si le mouvement est réalisable avant de l'initier et si le but peut être atteint. Les connaissances motrices doivent donc elles aussi être prises en compte, et doivent être régulièrement actualisées pour maintenir un niveau d'efficacité satisfaisant pour l'organisme.

D'une manière générale, nous sommes constamment amenés à devoir effectuer une mise en relation des données visuelles et des connaissances sur notre corps et nos capacités d'action. Agir sur notre environnement implique en effet de pouvoir distinguer, à tout instant, les objets suffisamment proches de ceux qui se trouvent trop loin pour nous permettre d'interagir directement avec eux, autrement dit d'identifier notre « espace d'action ». Mais comment cette distinction est-elle effectuée par notre organisme ? Quelles sont les informations, d'origine externe comme interne, qui sont utilisées pour permettre la perception d'un objet comme potentiellement atteignable ? De quelle façon ces différentes informations sont-elles intégrées et vont-elles affecter notre façon de percevoir notre environnement ?

Dans le cadre de ce travail de thèse, nous nous sommes intéressés aux relations étroites qu'entretiennent processus moteurs et sensoriels pour déterminer les régions de l'espace où une action directe est possible. Dans ce but, nous nous sommes centrés sur la perception de l' « atteignabilité » d'un objet, c'est-à-dire sur les processus cérébraux qui vont permettre de décider si cet objet pourrait être atteignable ou pas par un mouvement du bras. Pour cela, nous faisons l'hypothèse que ces jugements requièrent la prise en compte de connaissances motrices fonctionnelles en plus des informations visuelles extraites de l'environnement. Plus particulièrement, nous proposons qu'ils reposent sur une prédiction des conséquences des actes moteurs potentiels suggérés par cet objet et donc de leur faisabilité à un instant donné. L'introduction de ce manuscrit abordera dans un premier temps les éléments

philosophiques, physiologiques et psychologiques relatifs au débat sur les relations entre perception et action. Le chapitre suivant traitera des différentes subdivisions de l'espace ainsi que les différents arguments permettant d'établir ces distinctions. Enfin, le troisième chapitre présentera un modèle neurocognitif rendant compte de la perception de l'espace péripersonnel en lien avec l'action.

CHAPITRE 1 – PERCEPTION ET ACTION

« Le corps, en tant qu'il a des « conduites » est cet étrange objet qui utilise ses propres parties comme symbolique générale du monde et par lequel en conséquence nous pouvons « fréquenter » ce monde, le « comprendre » et lui trouver une signification. »

Maurice Merleau-Ponty (1945)

La vie et la survie de tout animal reposent sur les actions que celui-ci peut effectuer dans son environnement. Si une partie de ses besoins élémentaires, physiologiques, s'effectue sans son intervention active (comme pour la respiration), la plupart des autres besoins nécessitent de la part de cet animal d'agir sur le monde qui l'entoure, de manière intentionnelle. Qu'il doive se nourrir, se protéger d'une menace, se mettre à l'abri, ou encore se reproduire, il lui est impératif d'envisager, sous une forme ou une autre, un mode d'interaction avec un élément (actif ou inactif) extérieur à lui présent dans l'environnement. Lorsqu'un singe se trouve devant un fruit, par exemple, il doit tendre son bras afin de refermer la main sur celui-ci, pour ensuite le porter à sa bouche avant de pouvoir se nourrir. Cela peut paraître trivial, mais l'initiation même de ce geste est conditionnée par une certaine forme de connaissance : celle que ce geste permettrait effectivement d'attraper la nourriture. Pour assurer sa survie, le singe ne peut se permettre, lorsqu'il voit un fruit, de « tenter » un geste d'atteinte, en produisant des mouvements dans le vide, jusqu'à ce que le geste soit un succès. Cette action, aussi simple soit-elle, implique que cet animal soit en mesure de déterminer si la nourriture se trouve dans une portion de l'espace qui permet une réalisation efficace de cette action et l'atteinte du but fixé.

L’espace doit ainsi pouvoir être défini comme permettant, ou pas, une action. Selon ce principe, percevoir le monde environnant serait donc étroitement lié aux capacités d’actions potentielles. Cette approche met en exergue l’interdépendance entre perception et action : si agir sur un objet requiert de percevoir ses propriétés intrinsèques (taille, couleur, forme, texture) et extrinsèques (position, orientation), il semble également que percevoir cet objet dépende en partie des interactions offertes par cet objet à un moment donné.

I.1. Un débat ancien

Les intrications entre perception et action n’ont pas attendu la psychologie moderne pour faire l’objet de réflexions scientifiques. Déjà au XVIIe siècle, le savant irlandais William Molyneux formulait le problème suivant, ici résumé, au philosophe John Locke : *« si un aveugle de naissance recouvrait soudainement la vue, serait-il capable de distinguer visuellement un cube d’une sphère, qu’il n’avait jusqu’à présent pu que toucher ? »* (Degenaar & Lokhorst, 2011). En d’autres termes, avoir eu l’opportunité de toucher un objet conditionne-t-il la perception visuelle de cet objet ? L’accès à la connaissance liée à l’objet, à sa représentation préexistante, peut-il se faire par une modalité sensorielle n’ayant jamais été en lien avec des mouvements, avec une action effectuée sur cet objet ?

Cette question, toujours ouverte aujourd’hui, a fait l’objet de plus de trois siècles de réflexions et d’expérimentations. Une grande partie des savants contemporains de l’époque où elle fut posée s’accordait à apporter une réponse négative à ce problème. Les sensations visuelles et tactiles étaient en effet unanimement considérées comme différentes, et Berkeley, par exemple, stipulait déjà que la relation entre les deux était établie uniquement grâce à l’expérience (Berkeley, 1709/1732). Percevoir visuellement les caractéristiques d’un cube ne pourrait donc pas être possible à partir de l’information tactile seule, acquise au préalable. Les

informations visuelles issues de l'observation de ce cube ne pourraient être reliées à la représentation mentale provenant des sensations tactiles que par l'expérience des correspondances entre les caractéristiques visuelles et tactiles, lorsque par l'exploration, les deux sensations ont pu être éprouvées en même temps. Pour Berkeley, le rôle de l'expérience serait essentiel dans tous les aspects de la perception, y compris concernant l'estimation des distances, et donc la perception spatiale. Il déclare en effet que *« le jugement que nous produisons concernant la distance d'un objet est entièrement le résultat de l'expérience »* (Berkeley, 1709/1732). Pour lui, la distance perçue résulterait *« d'idées de la quantité nécessaire de mouvement musculaire dans le bras ou les jambes pour que nous puissions mettre la main sur l'objet »* (rapporté par James, 1892/2003). C'est par le toucher, et donc par le mouvement physique, que nous sommes confrontés à l'espace. Les autres modalités sensorielles obtiendraient leurs connaissances spatiales grâce aux relations qu'elles entretiennent avec le toucher et l'action. Les observations cliniques effectuées chez des aveugles-nés opérés dans le but de leur restituer la vue corroborent ces réflexions. Jeannerod (1975) rapporte en effet plusieurs études de cas cliniques où, suite à ces opérations, les patients étaient incapables d'identifier visuellement un objet pourtant identifié tactilement, et ce généralement pendant plusieurs semaines. En revanche, si la perception des formes se mettait en place lentement, les comportements visuomoteurs se développaient beaucoup plus rapidement. La perception de la profondeur et les interactions manuelles avec les objets étaient alors acquises en quelques jours, grâce aux expériences motrices déclenchées sur la base des informations visuelles retrouvées.

Dans le prolongement de ces travaux princeps sur la structuration de la perception par l'action, de nombreux savants ont développé au cours des siècles suivants l'idée que l'expérimentation de la spatialité résulterait de l'interprétation d'informations sensorielles mises en relation avec le corps et les capacités d'action (Bergson, 1896/1912 ; Husserl,

1907/1973 ; Merleau-Ponty, 1945/2005 ; Poincaré, 1907/1921). En ce sens, James (1892/2003) reprenant les thèses idéomotrices antérieures met en relation la perception de l'étendue avec le *« sens musculaire »*. Pour Poincaré (1905), *« localiser un objet, cela veut dire simplement se représenter les mouvements qu'il faudrait faire pour l'atteindre ; […] il ne s'agit pas de se représenter les mouvements eux-mêmes dans l'espace, mais uniquement de se représenter les sensations musculaires qui accompagnent ces mouvements »*. La perception d'un espace tridimensionnel viendrait ainsi des différentes trajectoires motrices possibles permettant d'atteindre un même point de l'environnement. Plus récemment, Evans (1982, rapporté dans Noë, 2004) stipule que l'espace égocentrique, c'est-à-dire l'espace mis en référence à l'individu, peut être considéré comme un *« espace comportemental »*, défini par les façons d'y agir. Held et Hein (1963) apportent également une démonstration expérimentale de l'importance de l'initiation de l'action dans la perception de la spatialité. Pour cela, deux chatons privés de lumière depuis la naissance sont attachés à un carrousel placé à l'intérieur d'une pièce circulaire. L'un des deux chatons (actif) peut se déplacer librement, alors que l'autre (passif) est placé dans une gondole, et subit le déplacement provoqué par le chaton actif. Les deux chatons reçoivent donc la même stimulation visuelle, mais seul le chaton actif peut relier les changements observés dans l'environnement à sa propre activité motrice. Les auteurs ont observé que seul le chaton actif développait une perception visuelle normale, le chaton passif ne développant aucune perception de la profondeur. Ces travaux montrent donc l'importance de l'action et du fait de relier les mouvements initiés par l'organisme aux changements dans l'environnement pour structurer la perception.

Selon cette conception, percevoir les objets présents dans l'environnement, estimer leur agencement spatial, reposerait plus ou moins directement sur les actions que l'observateur est en mesure d'effectuer envers ces objets. Plus récemment, un modèle

neurophysiologique a néanmoins remis en question l'implication de l'action dans les phénomènes perceptifs, et a contribué à réalimenter activement le débat sur les liens entre perception et action.

I.2. L'idée d'une dissociation fonctionnelle entre perception et action

I.2.1. Données neuroanatomiques

Depuis les années 80 chez l'animal et les années 90 chez l'humain, de nombreuses recherches neurophysiologiques ont pu mettre en évidence deux voies visuelles corticales anatomiquement distinctes, chacune étant responsable d'un aspect particulier de la perception. Cette organisation corticale en deux systèmes visuels distincts a d'abord été évoquée par Schneider (1969). En s'appuyant sur ses travaux sur les hamsters, il suggère que chez les mammifères, la localisation et l'identification visuelle dépendraient de circuits neuronaux différents. Alors que les aires corticales visuelles seraient responsables de la discrimination et de l'identification de formes visuelles, le colliculus supérieur serait en charge des comportements de localisation et d'orientation par rapport à un objet.

Cette séparation anatomo-fonctionnelle a par la suite été retrouvée chez le primate par Ungerleider et Mishkin (1982), qui proposent une dissociation entre deux voies visuelles ayant pour source commune le cortex visuel primaire (V1). La « voie ventrale », occipito-temporale (à partir de V1, elle se projette vers V2, V4, jusqu'à l'aire temporale inférieure) serait spécialisée dans l'identification visuelle des objets et s'activerait spécifiquement pour les caractéristiques figuratives (telles que la couleur, la texture ou la forme), nécessaires pour la reconnaissance. La « voie dorsale », occipito-pariétale (à partir de V1, elle se projette vers V2, V3, l'aire temporale moyenne, l'aire temporale supérieure médiane jusqu'aux régions pariétales postérieures), serait, elle, cruciale pour la localisation spatiale et le guidage visuel

de mouvements dans l'espace, et répondrait sélectivement aux aspects spatiaux des stimulations (telles que la direction ou la vitesse, Ungerleider, Courtney & Haxby, 1998). Ces deux voies peuvent ainsi être conceptualisées relativement à leur fonction respective. La voie ventrale est chargée de répondre à la question « quoi ? » et porte sur l'identification visuelle des objets. La voie dorsale a pour fonction de répondre à la question « où ? » et concerne la localisation spatiale de ces objets.

A la suite de ces travaux, Goodale et Milner (1992) ont proposé, chez l'humain, une conceptualisation sensiblement différente de ces deux voies visuelles. Leur différence ne résiderait pas dans le résultat perceptif (identification ou localisation), mais dans les caractéristiques des réponses. La voie ventrale serait responsable de la perception catégorielle des objets, leur identification, et permettrait de planifier les actions de façon « offline », en gardant les informations en mémoire. L'encodage de l'information serait qualitatif et explicite, avec un accès à la conscience, et l'agencement spatial des objets se ferait en fonction de leurs positions relatives. Pour la voie ventrale, un objet se trouverait donc en quelque sorte « plus à gauche » qu'un autre. Au contraire, la voie dorsale serait responsable non pas de la localisation spatiale des objets, mais fournirait plus particulièrement des informations pour le contrôle de l'action. Toujours liée à l'espace, elle ne serait en fait pas la voie du « où » mais la voie du « comment ». L'encodage serait dans ce cas quantitatif et implicite, sans accès à la conscience, et les positions spatiales seraient traitées de façon absolue, indépendamment les unes des autres. La voie dorsale fonctionnerait entièrement en temps réel, pour la programmation et le contrôle des mouvements en cours, ce qui rend possible la correction des erreurs de trajectoires et augmente l'efficacité des actions. Selon cette conception, le système visuel serait ainsi divisé en deux sous-systèmes indépendants, l'un, ventral, dédié à la vision pour la perception, et l'autre, dorsal, dédié à la vision pour l'action (Goodale & Milner, 1992 ; Milner & Goodale, 1995 ; voir Figure 1).

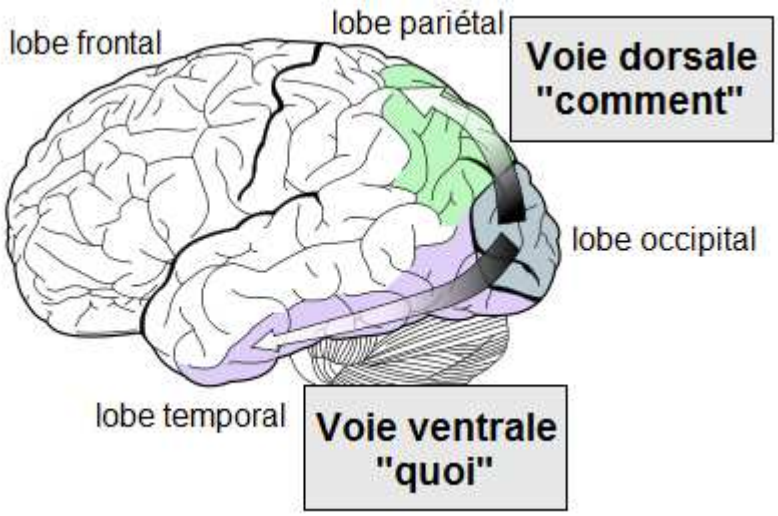


Figure 1 : *Les deux voies visuelles corticales : la voie ventrale (occipito-temporale) du « quoi », impliquée dans la vision pour la perception, et la voie dorsale (occipito-pariétale) du « comment », impliquée dans la vision pour l'action.*

I.2.2. Validations neuropsychologiques et comportementales

Cette séparation anatomo-fonctionnelle des systèmes visuels a pu être étayée par un ensemble de données neuropsychologiques provenant d'études de patients cérébrolésés. Une double dissociation a en effet pu être observée entre la vision pour la perception et la vision pour l'action, en corrélat de la localisation des lésions cérébrales sur chacune des deux voies corticales. Chez les patients souffrant d'agnosie visuelle suite à une lésion temporale, des déficits ont été notés pour la reconnaissance d'objets et de la discrimination de formes visuelles, sans atteinte visuomotrice pour la manipulation d'objets (Goodale, Milner, Jakobson, & Carey, 1991 ; Milner et al., 1991). A l'inverse, les patients atteints d'ataxie optique suite à une lésion occipito-pariétale ont peu de difficultés à décrire les objets visuels présentés ou de distinguer des formes entre elles, mais sont dans l'impossibilité d'interagir

avec ces objets précisément et efficacement (Goodale, Meenan, Bülthoff, Nicolle, Murphy, & Racicot, 1994 ; Jeannerod, Decety, & Michel, 1994).

De très nombreuses études chez le sujet sain ont également permis de mettre en évidence expérimentalement une forme de dissociation entre la vision pour la perception et la vision pour l'action. Ces études apportent un grand nombre de démonstrations de l'influence d'illusions visuelles sur la perception catégorielle. Ainsi, la perception se trouve être affectée par le contexte environnant les cibles, alors même que les réponses motrices vers ces stimuli restent en adéquation avec leurs caractéristiques réelles (Bridgeman, 1991 ; Dewar & Carey, 2006 ; Króliczak, Heard, Goodale & Gregory, 2006 ; Pélisson, Prablanc, Goodale & Jeannerod, 1986 ; Zivotofsky, 2005). Aglioti, De Souza et Goodale (1995), par exemple, montrent que deux cercles de tailles physiques équivalentes mais entourés par d'autres cercles de plus petite ou de plus grande taille sont perçus comme étant de tailles différentes (voir Figure 2a). Pourtant, l'action envers ces cercles centraux est bien la même dans les deux cas : la taille de la pince digitale lors du mouvement de saisie est bien équivalente. Inversement, en faisant varier la taille des cercles centraux de telle façon qu'ils soient perçus comme identiques, les mouvements de saisie diffèrent, et la taille de la pince digitale reste en relation avec la taille physique des cibles (voir Figure 2b). Le système visuel dorsal prendrait donc bien en compte la taille réelle des objets en vue d'interagir avec eux, alors que le système visuel ventral serait influencé par leur taille apparente pour le contexte d'une décision perceptive.

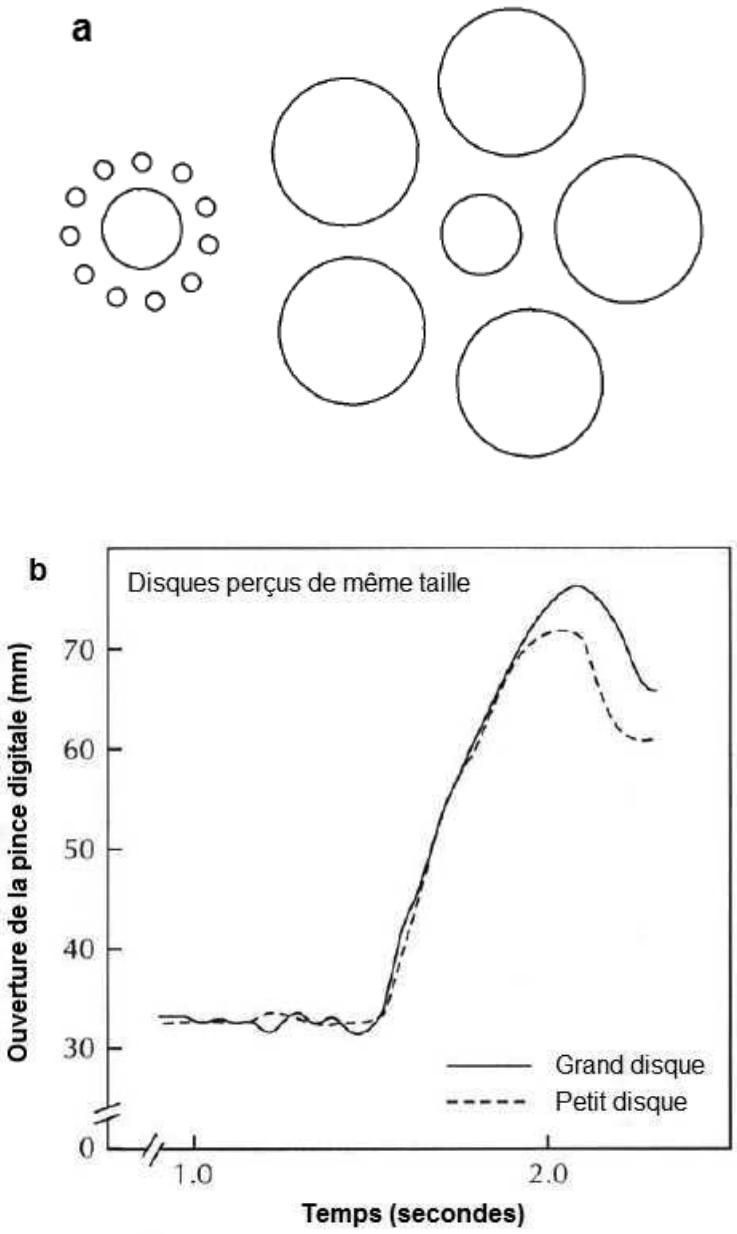


Figure 2 : *a) Illusion des cercles de Titchener. Alors que les cercles centraux ont la même taille, celui de gauche est perçu comme plus grand. b) Ouverture de la pince digitale pour des mouvements dirigés vers les disques centraux. Dans cet exemple, les disques sont perçus de la même taille, mais l'ouverture de la pince digitale est plus grande pour le grand disque que pour le petit (adapté d'Aglioti, De Souza, & Goodale, 1995).*

I.2.3 Une dissociation stricte entre action et perception ?

Les résultats obtenus dans les études évoquées précédemment semblent corroborer une dissociation radicale au sein du système visuel entre processus perceptifs et processus dédiés à l'action. L'indépendance stricte entre une vision pour la perception et une vision pour l'action paraît toutefois incompatible avec l'idée d'une perception spatiale qui trouverait ses fondements dans les actes moteurs intentionnels, et de surcroît peu probable au vu de la richesse des expériences visuelles chez l'humain, qui nécessitent nécessairement la participation d'une multitude de processus différents (Clark, 2009).

Malgré l'existence de données convaincantes en faveur d'une séparation entre traitements visuels pour la perception et traitements visuels pour l'action, d'autres auteurs se sont opposés à une approche radicale d'une telle dissociation, sur la base de divers arguments (Bruno, 2001). Franz, Gegenfurtner, Bülthoff et Fahle (2000), reprenant l'étude d'Aglioti, De Souza et Goodale (1995), évoquent la possibilité d'un artefact résultant d'une inadéquation des conditions expérimentales. Selon ces auteurs, la tâche perceptive et la tâche motrice ne seraient pas équivalentes : alors que la tâche motrice implique la prise en compte d'un seul disque à la fois, la tâche perceptive implique la prise en compte des deux disques simultanément et de leur comparaison. Lorsque la tâche perceptive est appareillée à la tâche motrice en ne présentant qu'un des deux stimuli à la fois, alors l'effet de l'illusion diminue et les performances sont équivalentes à celles de la tâche motrice. Les différences ne peuvent alors pas être interprétées en termes de traitement, mais résulterait de la nature des cadres de références sollicités (Dassonville, Bridgeman, Bala, Khiem & Sampanes, 2004). De la même façon, Coello, Richaud, Magne et Rossetti (2003) montrent que dans certaines illusions visuelles, selon la dimension spatiale utilisée (distance et direction), les performances motrices peuvent elles aussi être affectées par le contexte, et pas uniquement les estimations perceptives.

D’autres études ont également suggéré une influence des processus moteurs dans les traitements perceptifs. Par exemple, De Sperati et Stucchi (1997) montrent que la discrimination entre des mouvements de vissage ou de dévissage par un tournevis est influencée par la latéralité manuelle des participants. La préparation d’un mouvement d’agrippement faciliterait la détection et la discrimination d’un stimulus visuel dont l’orientation est congruente avec celle de l’objet à agripper (Craighero, Fadiga, Rizzolatti, & Umiltà, 1999). Une tâche de rotation mentale serait par ailleurs exécutée plus rapidement et plus efficacement si des mouvements de rotation manuelle sont effectués dans la même direction que celle évoquée par le stimulus visuel (Wexler, Kosslyn, & Berthoz, 1998). Un autre cas a été rapporté par Zwickel, Grosjean et Prinz (2008) qui montrent que la réalisation d’un mouvement dans une direction donnée perturbe la direction perçue d’une stimulation visuelle : par exemple, le déplacement horizontal d’un stimulus visuel sera jugé comme se déplaçant vers le haut si un mouvement vers le bas a été effectué au préalable.

L’interprétation générale qui ressort de ces études amène finalement à considérer l’existence de deux voies visuelles, anatomiquement et fonctionnellement distinctes, mais avec de possibles interactions entre elles. Ce constat expérimental est corroboré par les observations plus récentes d’interconnections anatomiques entre la voie ventrale et la voie dorsale au sein du système visuel. L’aire V3 est ainsi décrite comme faisant partie de chacune des voies (Kaas & Lyon, 2001). Un noyau du thalamus, le pulvinar, a également été décrit comme faisant le lien entre les deux voies visuelles, et permettant à la fois des rétroactions et des activations directes de l’une sur l’autre, venant moduler les traitements effectués (Kaas & Lyon, 2007). Plus généralement, le fait que les aires visuelles partagent plusieurs centaines de connections à travers l’ensemble du cerveau (à elle seule, l’aire V1 est connectée à plus de 50 autres structures, Young et al., 1995) autorise légitimement à douter d’une stricte indépendance d’un bout à l’autre des deux voies visuelles (Young, 2000). Cela ne remet pas

en cause l'existence de deux « grandes » voies visuelles principales, chacune spécialisée pour un type de traitement particulier, mais plutôt l'idée d'une dissociation nette entre les deux voies.

I.2.4. Une troisième voie visuelle

Dans ce contexte, il récemment a été fait l'hypothèse d'une troisième voie visuelle. Ainsi, le sillon intrapariétal diviserait le lobe pariétal postérieur en deux régions, impliquant soit le cortex pariétal supérieur, correspondant alors à la voie dorsale décrite par Milner et Goodale, et qualifiée de voie « dorso-dorsale » ; soit le cortex pariétal inférieur, et qualifiée de voie « ventro-dorsale » (Gallese, 2007).

Si la voie dorso-dorsale est principalement dédiée au contrôle de l'action lors de son exécution, et provoque une ataxie optique en cas de lésion, la voie ventro-dorsale serait spécialisée dans des traitements différents. Elle participerait elle aussi à l'organisation des actions, mais serait surtout impliquée dans la perception spatiale, à laquelle la conscience pourrait avoir accès (Rizzolatti & Matelli, 2003).

La voie ventro-dorsale est ainsi décrite comme un lieu d'intégration de stimuli visuels, auditifs et somatosensoriels pour l'action et la perception du monde extérieur. Elle permettrait de cette façon de catégoriser l'espace, et en particulier l'espace proche : en effet, le cortex pariétal inférieur est connecté notamment avec les aires F4 et F5 du cortex prémoteur ventral chez le macaque, dont les neurones ont des propriétés particulières. L'aire F4 contiendrait plusieurs types de neurones (Graziano, Reiss & Gross, 1999) : unimodaux (tactiles), bimodaux (tactiles et visuels), et même trimodaux (tactiles, visuels et auditifs). La particularité principale de ces neurones multimodaux reposerait sur le fait que leur champ récepteur visuel reste fixé à leur champ récepteur tactile durant un mouvement du bras

(Duhamel, Colby, & Goldberg, 1998 ; Fogassi, Gallese, Fadiga, Luppino, Matelli, & Rizzolatti, 1996 ; Graziano, Hu, & Gross, 1997 ; Rizzolatti, Luppino, & Matelli, 1998). Ils intègreraient les informations issues des différentes modalités sensorielles en référence à des coordonnées égocentrées : une stimulation visuelle située dans l'espace proche, peut donc évoquer une activation tactile, alors même que cette stimulation n'est pas en contact avec la peau. Ce phénomène rend ces neurones multimodaux particulièrement aptes à coder les informations provenant de l'espace environnant l'individu, en favorisant les informations proches des membres, quelle que soit leur position.

CHAPITRE 2 – LES DIVISIONS DE L'ESPACE

« Chacun de nous vit à l'intérieur de mondes successivement emboîtés. »

Mountcastle (1976)

Le lien entre les phénomènes perceptifs et moteurs aurait donc une réalité cérébrale, ancrée au sein d'un réseau dédié spécifiquement à la perception de l'espace de manière fonctionnelle. Ce statut particulier d'une perception de l'espace en référence au corps n'est toutefois pas une idée récente. Ces observations font en effet écho aux travaux de chercheurs et penseurs de la seconde moitié du XXème siècle qui, sur la base d'observations comportementales et neurologiques, ont conceptualisé un espace perçu segmenté en plusieurs sous-parties en référence aux possibilités d'action de l'organisme.

II.1. Modèles de segmentation de l'espace

II.1.1. Premières sous-divisions opérationnelles de l'espace

Dès 1968, Trevarthen fait référence à « l'espace comportemental immédiat ». Il décrit cette portion de l'espace comme étant définie par les opérations manuelles possibles. Cette région de l'espace, structurée en fonction des capacités comportementales de l'individu, est décrite comme pouvant être étendue par l'utilisation d'outils, ceux-ci permettant d'étendre les zones de l'espace où une action directe est réalisable. Quelques années plus tard, Mountcastle (1976) rapporte que les lobes pariétaux sont responsables des traitements opérés au sein de cet espace comportemental immédiat, en focalisant l'attention sélective sur l'environnement

immédiat et en participant aux mouvements d'atteinte vers des objets visuels. Par la suite, plusieurs recherches (Rizzolatti, Matelli, & Pavesi, 1983 ; Rizzolatti, Gentilucci, & Matelli, 1985 ; Sakata & Kusukoni, 1992) ont établi une distinction fondamentale entre l'espace péripersonnel, identique à l'espace comportemental immédiat de Trevarthen, et l'espace extrapersonnel.

II.1.2. Le modèle de Cutting et Vishton

Un des principaux modèles récents qui décomposent l'espace perçu en plusieurs régions est celui de Cutting et Vishton (1995). Ces auteurs distinguent trois catégories d'espace centrées sur l'individu, et définissent l'ensemble des sources d'informations visuelles contribuant à la perception visuelle dans chacune de ces catégories (disparité rétinienne, vergence, taille relative, etc), ainsi que leur implication respective en fonction de la distance. Selon leur modèle, l'espace pourrait être décomposé en trois sous-espaces : un espace personnel (personal space), un espace d'action (action space), et un espace éloigné (vista space), emboîtés les uns dans les autres. La segmentation de l'espace proposée par ces auteurs est toutefois assez déroutante. Si l'espace éloigné s'étend théoriquement à perte de vue, l'espace d'action, d'une portée de 30 mètres, est en effet défini comme la zone de l'espace où « *l'on peut se déplacer rapidement […] et au besoin, lancer un objet vers un compatriote ou un animal* ». L'espace personnel, lui, est décrit comme « *la zone couvrant les distances à portée de main et légèrement au-delà* », où « *peut typiquement agir un individu statique* ». Cette région, définie selon les capacités d'actions directes, est pourtant décrite comme étant étendue de 2 mètres au-delà de l'individu, de façon « *quelque peu arbitraire* » selon les auteurs. Ce modèle propose donc un inventaire relativement exhaustif de tous les indices visuels impliqués dans la perception visuospatiale, mais reste pourtant incomplet. Il

manque ainsi de fondements neuropsychologiques, et se limite lui-même aux seules informations visuelles, sans considérer les autres modalités sensorielles ni la dimension motrice.

II.1.3. Le modèle de Previc

Le modèle le plus pertinent reste celui de Previc (1998), qui propose une synthèse des modèles antérieurs et de ses propres travaux (Previc, 1990, 1993), en prenant en compte à la fois les considérations comportementales et neuropsychologiques de ces modèles. Previc décrit ainsi quatre régions spatiales spécifiques : l'espace péripersonnel, l'espace extrapersonnel focal, l'espace extrapersonnel d'action, et l'espace extrapersonnel ambiant (voir Figure 3).

Trois de ces sous-espaces, catégorisés comme extrapersonnels, concernent des régions spatiales situées au-delà des capacités d'actions directes de l'individu. Ainsi, l'espace extrapersonnel focal est impliqué dans la recherche visuelle et la reconnaissance d'objets ou de tout autre stimulus visuel. Les traitements effectués dans cet espace nécessitent un important niveau d'acuité visuelle afin de traiter efficacement les caractéristiques visuelles des objets, c'est pourquoi ils opèrent selon un cadre de référence rétinotopique. L'espace extrapersonnel d'action sert à l'orientation et à la navigation vers des objets positionnés topographiquement en dehors de l'espace péripersonnel, en faisant éventuellement appel à la mémoire. Bien que l'étendue de cet espace soit vaste et ne puisse pas être clairement délimitée, les auteurs l'estiment comme comprise entre 2 et 30 mètres par rapport à l'individu. Enfin, l'espace extrapersonnel ambiant est utilisé pour l'orientation spatiale générale, non dépendante de la topographie des objets environnants, pour assurer une posture et une

locomotion efficaces, en se basant sur des indices pouvant être situés sur de très grandes distances.

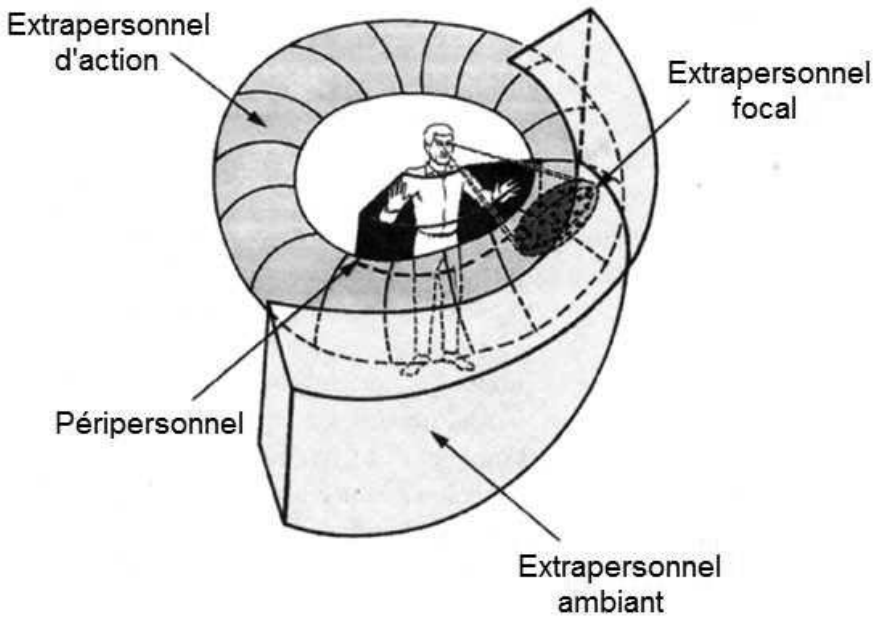


Figure 3 : *Illustration des quatre sous-espaces décrits par le modèle de Previc : espace péripersonnel, espace extrapersonnel focal, espace extrapersonnel d'action, et espace extrapersonnel ambiant (d'après Previc, 1998).*

Enfin, le dernier sous-espace est en lien avec l'action directe sur l'environnement : il s'agit de l'espace péripersonnel, décrit comme étant la région au sein de laquelle sont possibles les manipulations manuelles d'objets. Previc décrit cet espace comme basé sur un référentiel égocentrique, lié principalement à la position du tronc et des épaules, qui vont déterminer les gestes des bras qu'il est possible d'effectuer pour interagir avec l'environnement. De par sa relation avec l'action directe, l'espace péripersonnel est donc concerné principalement par les sources d'informations en lien avec le mouvement. Il va ainsi impliquer les systèmes visuels, tactiles, proprioceptifs, et vestibulaires. Les stimulations

tactiles et proprioceptives permettent en effet la réalisation d'estimations précises de la position des différentes parties du corps impliquées dans l'action (en particulier les yeux, la tête, les bras, et les mains). Par ailleurs, les informations vestibulaires sont utilisées pour le contrôle de la position de la tête et associées aux mouvements oculaires impliqués dans les comportements d'action. Ce modèle implique donc la participation de plusieurs systèmes moteurs dans l'espace péripersonnel : principalement celui contrôlant les mouvements du bras et de la main lors de mouvements d'atteinte et de manipulation, et ceux contrôlant les mouvements oculomoteurs et de la tête lors de ces actions.

II.2. La représentation de l'espace péripersonnel

Ces modèles de segmentation de l'espace confortent ainsi les intuitions des philosophes et savants depuis le XVIIème siècle, en ancrant ces conceptions dans un cadre opérationnalisable. Si la perception permet d'organiser efficacement l'action, cette dernière joue également un rôle dans la perception, en particulier dans la perception spatiale. La prise en compte d'une portion particulière de l'espace en référence au corps (et plus particulièrement en référence aux actions que ce corps est en mesure d'y réaliser), n'est ainsi pas seulement une métaphore ou une vue de l'esprit, mais est bien une réalité sur le plan de la perception et des bases neurales associées. L'espace péripersonnel, région spatiale où une interaction directe entre l'organisme et son environnement est possible, est clairement distingué de l'espace extrapersonnel, qui comporte les régions spatiales plus éloignées, hors de portée sans déplacement locomoteur. Cette distinction entre deux espaces a pu être mise en évidence grâce à de nombreuses études comportementales, neurophysiologiques et neuropsychologiques.

II.2.1. Existence de réseaux neuronaux spécifiques

Ainsi, au niveau neuronal, des activations spécifiques à des stimulations présentées dans l'espace péripersonnel ont été mises en évidence, témoignant du statut particulier de cette zone de l'espace, et de sa distinction avec l'espace extrapersonnel.

Iriki, Tanaka et Iwamura (1996) rapportent, chez le macaque, des populations particulières de neurones bimodaux situées au niveau de la scissure intrapariétale. Certains de ces neurones bimodaux, répondant à des stimulations somatosensorielles situées sur l'épaule, ont un champ récepteur visuel qui couvre l'ensemble de la région pouvant être atteinte par un mouvement du bras (voir Figure 4). Ces neurones s'activent donc spécifiquement lors de la présentation visuelle de stimuli situés dans l'espace péripersonnel des macaques, et pas lorsqu'ils sont hors d'atteinte.

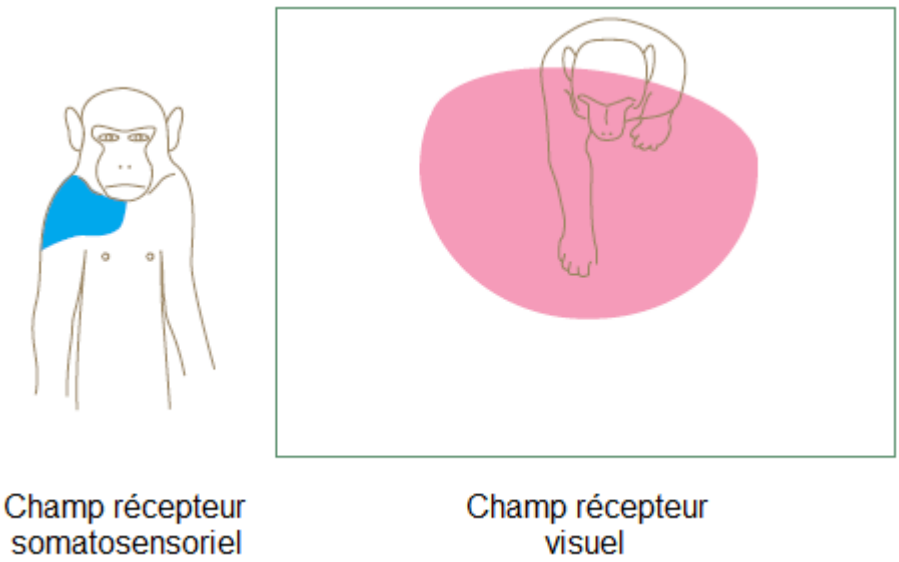


Figure 4 : *Champs récepteurs somatosensoriel (en bleu) et visuel (en rose) d'une population de neurones bimodaux située dans la scissure intrapariétale chez le macaque. Ces neurones s'activent pour tout stimulus visuel présenté à une distance atteignable par l'animal. (tiré de Maravita & Iriki, 2004)*

D’autres études évoquent également l’implication du cortex pariétal postérieur pour les traitements relatifs à la perception de l’espace péripersonnel (Sakata & Kusunoki, 1992), notamment dans l’aire intrapariétale ventrale (Colby, Duhamel, & Goldberg, 1993), médiale (Colby & Duhamel, 1996), et l’aire 7b du lobe pariétal (Graziano & Gross, 1995). Cette région cérébrale, par sa situation au carrefour anatomique entre la vision (lobe occipital) et l’action (lobe frontal), serait la structure idéale pour l’intégration visuomotrice sur laquelle serait basée la représentation de l’espace péripersonnel (Iacoboni, 2006). Des populations de neurones des aires intrapariétales 2 et 5 ont également été décrites comme ayant des champs récepteurs visuels qui suivent la main lorsque celle-ci est déplacée dans l’espace (Obayashi, Tanaka & Iriki, 2000). Comme évoqué au chapitre précédent, cette propriété est retrouvée pour les neurones multimodaux dans l’aire prémotrice ventrale F4 (Duhamel et al., 1997 ; Fogassi et al., 1996 ; Graziano et al., 1997 ; Rizzolatti et al., 1998). Chez le macaque, des stimuli visuels présents dans l’espace péripersonnel activent des neurones présents dans le putamen et les aires prémotrices, en particulier F4 (Gentilucci et al., 1988 ; Graziano & Gross, 1993 ; Graziano, Hu, & Gross, 1997). De plus, les neurones visuomoteurs de l’aire F5 coderaient des actions spécifiques complètes (agripper, déchirer…), et pas seulement les gestes qui composent ces actions (Rizzolatti et al., 1988 ; Rizzolatti, Fogazzi, & Gallese, 2002). Certains neurones déchargent par exemple lors de la présentation visuelle d’objets pouvant être agrippés (neurones canoniques, voir Rizzolatti & Luppino, 2001) ou lorsqu’un autre individu effectue l’action correspondante (neurones miroir, Gallese, Fadiga, Fogassi, & Rizzolatti, 1996). Graziano et Gross (1993) suggèrent ainsi un circuit neuronal dédié aux traitements relatifs à l’espace péripersonnel chez le macaque, incluant au moins l’aire prémotrice, le putamen, et certaines parties du cortex pariétal.

Ces observations sont corroborées chez l'humain par des études en imagerie par résonnance magnétique fonctionnelle (IRMf). Comme chez le macaque, Makin, Holmes et Zohary (2007) rapportent l'implication de la scissure intrapariétale dans la représentation de l'espace péripersonnel chez l'humain. D'autres études récentes montrent une activation spécifique des aires corticales prémotrices et pariétales pour des objets situés dans l'espace de préhension manuelle (Gallivan, Cavina-Pratesi, & Culham, 2009 ; Pellijeff, Bonilha, Morgan, McKenzie, & Jackson, 2006). De plus, cette activation disparaît lorsque l'objet est éloigné de la main, ou lorsque la main est éloignée de l'objet (Brozzoli, Gentile, Petkova, & Ehrsson, 2011). Ces résultats rendent compte du fait que ce réseau cérébral élaborerait une représentation des stimuli visuels proches du corps, selon des coordonnées centrées sur la main.

II.2.2. Manifestations comportementales et neuropsychologiques

En plus de l'identification de régions cérébrales spécifiquement impliquées dans le traitement sensorimoteur des stimuli situés dans l'espace proche, une distinction fonctionnelle entre espaces péripersonnel et extrapersonnel est rapportée dans de nombreuses études neuropsychologiques ainsi que chez le sujet sain, à travers diverses manifestations perceptives. Cette dissociation comportementale entre les deux sous-espaces a d'abord été mise en évidence chez des patients atteints de négligence spatiale unilatérale sévère. Halligan et Marshall (1991), puis Berti et Frassinetti (2000), rapportent des performances différentes dans une tâche de bissection de lignes chez un de ces patients, selon qu'elle soit effectuée dans l'espace péripersonnel ou dans l'espace extrapersonnel. Cette tâche, qui consiste à couper des lignes horizontales en leur milieu, permet d'observer les symptômes typiques de la négligence. Suite à une lésion postérieure du lobe pariétal inférieur (généralement à droite)

l'hémi-espace contralésionnel (i.e. gauche dans la grande majorité des cas) est généralement « négligé », résultant de l'incapacité pour le patient à traiter consciemment les informations qui y sont situées. Cela se traduit par un décalage prononcé des bissections de lignes vers la droite, voire par une absence totale de réponse pour les lignes situées dans l'hémi-espace gauche. Les auteurs observèrent chez leurs patients que ces symptômes étaient limités à l'espace péripersonnel, alors qu'ils n'étaient pas présents lorsque les lignes étaient présentées hors de la portée du patient et que celui-ci effectuait la tâche avec un pointeur laser. Une dissociation inverse a également pu être observée, avec les symptômes se retrouvant uniquement dans l'espace extrapersonnel, et pas péripersonnel (Cowey, Small, & Ellis, 1994).

Chez le sujet sain, des symptômes de négligence spatiale aussi marqués ne sont pas présents. Toutefois, lors de bissections de lignes, une tendance à dévier le milieu vers la gauche des lignes peut être observée. Cette tendance, légère mais systématique, est qualifiée de « pseudonégligence ». Comme chez les patients négligents, une asymétrie entre espace proche et espace lointain a pu être observée dans ce type de tâche, avec un décalage plus marqué dans l'espace proche (Heber, Siebertz, Wolter, Kuhlen, & Fimm, 2010).

Un très grand nombre d'études a également pu rendre compte de cette dissociation en montrant des interactions visuo-tactiles plus importantes dans l'espace péripersonnel que dans l'espace extrapersonnel, aussi bien chez des patients cérébrolésés que chez des sujets sains (voir Brozzoli, Cardinali, Pavani, & Farnè, 2010). Par exemple, les phénomènes d'extinction cross-modale chez des patients cérébrolésés sont affectés par la région de l'espace dans laquelle sont présentes les stimulations chez les patients cérébrolésés. L'extinction cross-modale correspond à l'incapacité à détecter des stimuli présentés du côté contralésionnel dans une modalité sensorielle lorsqu'un stimulus dans une autre modalité est présenté simultanément du côté ipsilésionnel. Dans le cas d'une lésion hémisphérique droite, certains patients peuvent souffrir d'extinction visuo-tactile gauche. La détection d'un stimulus tactile

appliqué sur leur main droite ou gauche est préservée, mais la perception d'une stimulation tactile contralésionnelle est complètement inhibée par la présentation d'une stimulation visuelle ou auditive ipsilésionnelle simultanée. Cette extinction de la stimulation tactile est plus particulièrement observée lorsque les stimulations visuelles sont proches de la main du patient que lorsqu'elles sont présentées dans l'espace extrapersonnel (Di Pellegrino, Làdavas, & Farnè, 1997; Farnè, Bonifazi, & Làdavas, 2005 ; Farnè, Iriki & Làdavas, 2005 ; Farnè & Làdavas, 2000).

La distinction entre l'espace péripersonnel et l'espace extrapersonnel est donc concrètement observable à travers diverses manifestations comportementales. Elle trouve également un support anatomique par l'implication spécifique de plusieurs zones cérébrales pour des stimulations visuelles présentées dans l'espace péripersonnel, non actives pour des stimulations visuelles présentées dans l'espace extrapersonnel. La façon dont cette distinction est effectuée reste toutefois à spécifier.

II.3. Jugements d'atteignabilité

Tout un courant d'études a ainsi porté sur la capacité des individus à estimer l'étendue de leur espace péripersonnel à partir d'un jugement verbal, et donc à rendre compte de leur capacité à distinguer espaces péripersonnel et extrapersonnel. Dans leur étude princeps, Carello et collaborateurs (1989) proposent une méthode de jugements qualitatifs sur des positions de cibles. Plutôt que de demander à leurs participants de produire des estimations de distances en centimètres, ceux-ci ont à décider si la cible qui leur est présentée pourrait être atteinte par un mouvement du bras éventuel, sans avoir à effectuer le geste. Cette tâche a ainsi une certaine valeur écologique pour les participants, dans la mesure où elle peut se rapprocher de situations réelles. En présentant un grand nombre de cibles à différentes distances, cette

méthode permet d'obtenir une estimation de la distance que les participants pensent pouvoir « tout juste » atteindre. Cette estimation correspond ainsi à leur limite perçue d'atteignabilité, la limite de leur espace péripersonnel, évaluée à partir de la transition entre les deux catégories de réponse (« atteignable » ou « non atteignable »). Ce paradigme permet également de faire varier les conditions expérimentales relatives au comportement d'atteinte des cibles. La position du corps par rapport à la cible, ou encore le type de mouvement autorisé (par exemple, uniquement un mouvement du bras, sans se pencher) sont supposés en effet affecter la limite d'action perçue. Observer des effets liés à ces facteurs serait impossible avec des mesures liées spécifiquement à des estimations de distance.

D'une façon générale, dans les quatre expériences qui composent leur étude, les auteurs rapportent une surestimation dans l'estimation de la limite d'atteignabilité : la majorité de leurs participants, dans la plupart des conditions, pensaient pouvoir atteindre des objets en réalité hors de portée. La surestimation observée était de l'ordre de 10% de la capacité d'action réelle des sujets mesurée après la tâche de jugement perceptif. Les jugements pouvaient être effectués en référence à des mouvements impliquant différents degrés de liberté (*ddl*). Le geste en jeu pouvait impliquer uniquement le bras, en gardant le dos droit (*1-ddl*), ou faire intervenir le bras et les hanches (*multiple-ddl*), avec donc la possibilité de pencher le buste vers l'avant. La surestimation de l'espace atteignable a été retrouvée quel que soit le nombre de *ddl* autorisés, mais était plus importante pour la condition *1-ddl* que pour la condition *multiple-ddl*. Les auteurs observent également que les contraintes environnementales sont correctement prises en compte par les participants. Les jugements d'atteignabilité diffèrent selon que la table sur laquelle sont posés les objets soit plus ou moins proche des participants, et restreint donc plus ou moins les mouvements du buste qu'ils seraient capables d'effectuer. Les variations de la limite d'atteignabilité sont en concordance avec les variations des capacités d'atteinte réelle des participants (voir Figure 5).

Toutefois, les auteurs rapportent dans tous les cas de figure une surestimation des capacités d'action perçues.

Cette surestimation systématique en condition « normale » est retrouvée dans l'ensemble des études sur les jugements d'atteignabilité (Bootsma, Bakker, van Snippenberg, & Tdlohreg, 1992 ; Coello & Iwanow, 2006 ; Fischer, 2000, 2005 ; Gabbard, Ammar, & Lee, 2006 ; Gabbard, Ammar, & Rodrigues, 2005 ; Heft, 1993 ; Robinovitch, 1998 ; Rochat & Wraga, 1997, Witt & Proffitt, 2008). De telles erreurs ne peuvent pas être attribuées à un manque d'opportunité quant à l'acquisition d'expérience dans la perception de l'atteignabilité, en raison de l'utilisation constante de mouvements d'atteinte dans la vie quotidienne, pour tout type d'interaction.

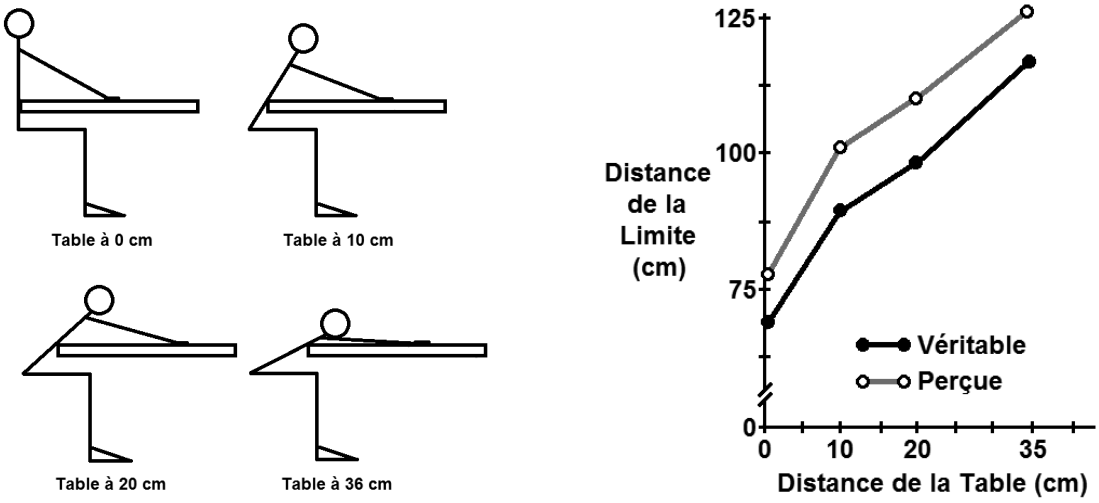


Figure 5 : *Influence des contraintes environnementales sur les jugements d'atteignabilité. A gauche, les quatre conditions de restrictions de mouvements. A droite, les moyennes des distances des limites d'atteignabilité véritables et perçues (reproduit de Carello et al., 1989).*

D’autre part, Carello et collaborateurs (1989) ont mis en évidence que dans certaines conditions expérimentales, les participants ne surestimaient pas leurs capacités d’action, mais les sous-estimaient. C’était le cas lorsque, depuis une position debout et avec la même condition *multiple-ddl* (bras et hanches), ils devaient juger de l’atteignabilité de cibles posées à quelques dizaines de centimètres au-dessus du niveau du sol. Lorsque les cibles étaient posées directement sur le sol, en revanche, une surestimation était à nouveau observée.

Deux hypothèses principales, non exclusives, permettraient d’expliquer ces phénomènes et de rendre compte de ces erreurs systématiques dans les jugements perceptifs.

II.3.1. L’hypothèse d’une implication « Corps entier »

Une première interprétation repose sur la proposition que les jugements d’atteignabilité seraient calibrés en référence à plus d’un seul degré de liberté. Les études impliquant des jugements d’atteignabilité donnent dans la plupart des cas des consignes précises sur les caractéristiques du geste d’atteinte sur lequel baser le jugement. Or, dans les expériences quotidiennes, un individu n’est que rarement restreint dans ses mouvements. Jamais un geste d’atteinte n’est effectué en fonction d’un seul degré de liberté, le dos droit et le bras tendu, par soucis d’efficacité et de confort (Mark et al., 1997). Même les gestes les plus simples mobilisent de légers ajustements posturaux impliquant l’intégralité du corps. Cela a conduit certains auteurs à proposer cette hypothèse d’engagement du corps entier (« *whole body engagement* ») dans les jugements d’atteignabilité (Fischer, 2000, 2005 ; Rochat & Wraga, 1997).

Selon cette perspective, Rochat et Wraga (1997) retrouvent bien une erreur systématique de surestimation lorsque les jugements d’atteignabilité sont à effectuer en référence à un seul ddl. Ces auteurs mesurent en outre la distance d’atteignabilité réelle des

participants pour des mouvements à un ddl et pour des mouvements à multiples ddl. Leurs résultats montrent alors que la limite d'atteignabilité 1-ddl est à une position intermédiaire entre ces deux distances, que les cibles soient à hauteur d'épaule ou plus ou moins élevées (voir Figure 6).

Ces résultats suggèrent donc que les participants ne tiennent pas compte des contraintes spécifiées par les consignes, sans que cela soit conscient de leur part. La surestimation retrouvée reflèterait alors un compromis entre l'action habituellement produite par le corps dans son ensemble, et les contraintes posturales de la tâche. Des conclusions similaires ont été apportées par une étude de Fischer (2000).

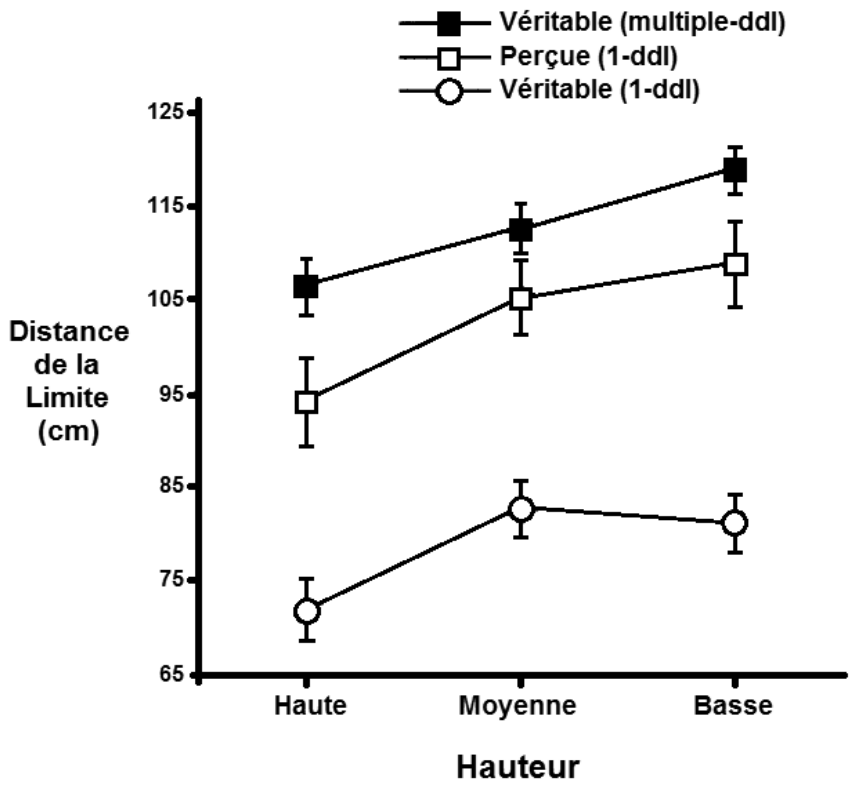


Figure 6 : *Limite d'atteignabilité perçue lors d'estimation avec un degré de liberté, et limites d'atteignabilité véritables lors de mouvements avec un ou plusieurs degrés de liberté (adapté de Rochat & Wraga, 1997).*

II.3.2. L'hypothèse de la « Stabilité posturale »

La deuxième interprétation se base sur l'observation par Carello et collaborateurs (1989) de la sous-estimation de la limite d'atteignabilité lorsque le mouvement nécessaire à l'atteinte de la cible nécessite pour les sujets d'être en position instable. Le geste d'atteinte spécifié dans leur consigne implique de garder les jambes droites, sans plier les genoux. Une sous-estimation permettrait dans ce cas de garder le centre de gravité dans une région de sûreté en cas de mouvement effectif, et de pouvoir retourner sans trop de difficulté à la position de départ. Un facteur à prendre en compte serait donc la réversibilité posturale : une posture stable entraînerait une surestimation, alors qu'une posture instable engendrerait une sous-estimation des limites d'action perçues, afin de réduire le risque de perte d'équilibre. Cette interprétation est confortée par les résultats de plusieurs études, qui rapportent des sous-estimations des limites d'atteignabilité lorsque les mouvements d'atteinte impliquent une stabilité amoindrie, par exemple par la nécessité de se pencher ou de rester sur une jambe (Gabbard, Ammar, & Lee, 2006 ; Gabbard, Cordova, & Lee, 2007 ; Robinovitch, 1998).

Gabbard, Ammar et Rodrigues (2005) suggèrent que ces erreurs de surestimation ou de sous-estimation de la distance de la limite reflèteraient en quelque sorte un niveau de confiance dans la réalisation de l'action. Dans une situation d'instabilité, les individus adopteraient une stratégie conservatrice en réduisant l'étendue de leurs limites d'action, afin d'amoindrir le risque de perte d'équilibre. A l'inverse, dans une position plus stable, un haut niveau de confiance serait accordé dans la réalisation du mouvement, ce qui amènerait à opter pour une stratégie plus risquée. Les participants estimeraient pouvoir se pencher, s'étirer plus avant, sans perte d'équilibre, ce qui se ressentirait dans une surestimation de la limite d'atteignabilité.

Cette interprétation est toutefois à nuancer par des résultats de Fischer (2000), qui retrouve une sous-estimation lorsque les participants se tiennent sur une jambe, mais

également lorsqu'ils reposent sur leurs deux jambes, situation dont la stabilité est bien plus importante. Le choix récurrent pour des stratégies risquées de la part des participants reste lui aussi difficilement explicable.

Il est donc difficile de conclure définitivement en l'une ou l'autre interprétation pour rendre compte des surestimations perceptives, chacune des composantes intervenant lors des jugements d'atteignabilité. La stabilité posturale, avec la prise en compte du centre de gravité, induirait des stratégies de jugements plus ou moins risquées de la part des participants. Dans le même temps, ceux-ci ne pourraient pas inhiber l'expérience qu'ils ont de leurs mouvements d'atteinte habituels, mobilisant le corps dans son entier. A cela s'ajoute le fait que dans ces études, les informations visuelles sont généralement réduites aux seuls stimuli, sans contexte visuel ambiant, afin de limiter l'utilisation d'indices de distance relatifs. Une étude de Coello et Iwanow (2006) montre que lorsque les jugements d'atteignabilité portent sur des cibles visuelles présentées sur un fond texturé plutôt qu'un fond noir, la surestimation est réduite de sorte que l'estimation de la position de la limite correspond aux caractéristiques anthropométriques réelles des participants.

II.4. En résumé

Les questionnements philosophiques portant sur les relations entre l'action et la perception trouvent ainsi aujourd'hui des réponses à travers les recherches issues de multiples courants scientifiques. L'influence du corps dans la représentation de l'espace, plus qu'une conception, est une réalité neuronale et comportementale. En référence au corps ainsi qu'à ses potentielles positions, et donc à ses potentielles actions, les informations provenant de l'espace autour de nous seraient traitées par certaines régions corticales spécifiques.

Lorsqu'ils se trouvent à l'intérieur de notre champ d'action immédiat, les objets et leurs propriétés subiraient un encodage particulier par les aires prémotrices et pariétales postérieures. Comme nous allons le voir dans le chapitre suivant, les traitements ainsi effectués permettraient l'évocation d'actions potentielles pour permettre des interactions appropriées avec l'environnement (Chinellato, Grzyb, Fattori, & Del Pobil, 2009 ; Coello & Delevoye-Turrell, 2007 ; Gallese, 2007).

Bien qu'un certain éclairage a pu être porté sur les substrats anatomiques de la perception de l'espace péripersonnel, il reste un certain nombre de questions en suspend : quels sont les mécanismes qui la régissent ? Quels sont les processus qui aboutissent à une prise de décision sur le fait qu'un objet soit à portée de main ?

CHAPITRE 3 – LES MECANISMES DE LA PERCEPTION DE L'ESPACE PERIPERSONNEL

« Au commencement était l'action. »

Goethe (1808/1964)

III.1. Deux approches

Deux approches théoriques sont prédominantes dans la perception de l'espace : l'approche écologique et l'approche constructiviste.

Selon l'approche écologique, l'information ambiante serait suffisante pour extraire les informations pertinentes pour tout phénomène perceptif. Aucun processus cognitif ne serait requis. De fait, cette approche décrit la perception comme directe et immédiate, sans nécessité de construction ou d'élaboration. La mémoire et toute expérience passée n'interviendrait pas dans les processus perceptifs.

L'approche computationnelle, au contraire, postule que l'information présente dans l'environnement ne serait pas suffisante pour construire une représentation de l'espace. Pour cela, la participation d'autres processus serait nécessaire. Ceux-ci viendraient compléter, élaborer une représentation du monde à partir de processus inférentiels. La perception est vue comme indirecte, avec des étapes de traitement. Selon cette approche théorique, la mémoire, l'expérience, et les apprentissages antérieurs, regroupés en différents schémas, interviendraient dans la perception. Il y aurait ainsi une mise en relation de l'information

présente dans l'environnement avec les informations déjà stockées dans l'élaboration des percepts.

III.1.1. Approche écologique

Développée par Gibson à partir des années 50, cette approche propose une façon originale de considérer la perception visuelle et introduit de nombreux concepts, en restant focalisée sur l'idée que la perception et l'action sont indissociables. La perception ne peut en aucun cas être étudiée sans prendre en considération son rôle fonctionnel, dans la mesure où la perception permet à l'individu de sélectionner et de réguler ses actions. Mais en parallèle, agir entraîne des modifications à la fois au niveau de l'organisme et de l'environnement, et en ce sens, l'action va influencer ce qui est perçu. Cette approche repose sur le point fondamental que l'information est *prélevée* directement dans l'environnement par l'observateur, grâce aux changements spatio-temporels dans le flux optique. Les transformations optiques inhérentes à tout déplacement ou tout changement dans l'environnement respectent en effet des lois. Toute transformation est donc structurée selon ces lois, et caractéristique d'un invariant, c'est-à-dire d'une structure spatiotemporelle stable malgré les modifications de l'information optique.

Un des éléments clés de cette théorie est le concept d'*affordances* des objets. Selon Gibson, la perception ne serait pas basée sur les propriétés physiques des objets en elles-mêmes, mais sur les possibilités d'action que ces propriétés offrent à l'organisme (Gibson, 1977, 1979). Les affordances sont donc des propriétés relationnelles spécifiques entre l'organisme et son environnement, et qui sont pertinentes pour une action particulière, en référence aux propriétés intrinsèques de l'organisme (Mark, 1987 ; Mark, Baillet, Craver, Douglas, & Fox, 1990 ; Warren & Whang, 1987). De fait, ces opportunités d'action spécifiques au système animal-environnement ne conduisent pas nécessairement à une action

effective. Les affordances existent donc en tant que telles, même si elles ne sont pas concrétisées en actions.

Warren (1984) montre ainsi que la perception de la hauteur maximale des marches d'un escalier pour qu'elles restent franchissables dépend de la taille des jambes des participants. Cette perception repose sur un rapport optimal de 0.88 entre la hauteur des marches et la taille des jambes, qui reste constant quelle que soit la taille des participants. Warren montre également que la hauteur de marche « préférée » des participants, c'est-à-dire jugée comme la plus confortable à gravir, correspond à la dépense énergétique la plus faible mesurée en situation de franchissement réel, avec un rapport de 0.25 quelle que soit la taille des sujets. Cesari, Formenti, et Olivato (2003) contrastent ces résultats en montrant que le paramètre critique n'est pas la taille des jambes des participants, mais leur habileté à franchir les marches. Dans leur expérience, le rapport optimal entre hauteur des marches et taille des jambes était maintenu 10% plus bas chez les sujets âgés que chez les adultes plus jeunes. Ces données illustrent alors la relation étroite existant entre la perception des caractéristiques de l'environnement, et les actions potentielles qu'elles offrent, forcément dépendantes des caractéristiques de l'individu considéré (Chemero, 2003). Il paraît alors important de noter que les affordances ne se limitent pas aux caractéristiques structurales des objets, ni aux caractéristiques morphologiques des organismes. Etant définies comme des opportunités d'action, elles impliquent donc également les contraintes biomécaniques, comme la force et la souplesse, la posture ou l'équilibre. Par exemple, Oudejans et al. (1996) montrent que lorsque leurs sujets sont en train de marcher, ils perçoivent mieux le fait qu'ils puissent ou non traverser une rue avant l'arrivée d'un véhicule que lorsqu'ils sont à l'arrêt.

En ce sens, l'espace visuel environnant un individu n'est jamais totalement dépourvu de sources d'informations sensorielles, il est toujours composé de surfaces, de formes, d'objets, qui permettent d'évoquer des actions potentielles, par des affordances perçues

directement. L'espace péripersonnel serait donc structuré par les affordances d'atteignabilité des objets présents dans l'environnement, qui pourraient être perçues très précisément.

Pourtant, alors que Carello et collaborateurs (1989) observent de bonnes performances quant à la distinction entre les objets atteignables et ceux qui ne le sont pas, la majeure partie des participants surestimaient leurs capacités d'action, de 7,4 cm en moyenne. Ce niveau de précision relativement bas est assez étonnant dans une perspective écologique, compte tenu du caractère hautement fonctionnel de cette interaction entre le corps et l'environnement. Selon le principe même de l'approche écologique, l'efficacité de la perception des affordances d'atteignabilité est ici trop faible pour être utile. Parce qu'ils régissent une grande partie des interactions possibles avec le monde, des jugements d'atteignabilité bien plus précis auraient été attendus (Heft, 1993). Par ailleurs, aucun mécanisme ne permet de rendre compte de la variation des affordances selon le contexte de l'action (contraint/non contraint, contexte social/non social, utilisation ou non d'outils …). Cette observation semble aller à l'encontre d'une perception directe des affordances, et suggère l'intervention de processus supplémentaires dans les jugements d'atteignabilité, sources d'erreurs dans ces situations. Une réserve du même type peut être émise en considérant l'hypothèse de l'engagement du corps entier dans la perception d'atteignabilité : dans le cas de mouvements d'atteinte selon un seul ddl, il y aurait prise en compte d'informations qui viennent influencer le jugement, alors qu'elles ne sont pas pertinentes avec la tâche telle qu'elle a été spécifiée par les consignes. Dans cette situation, les contraintes ne seraient pas prises en compte, et le jugement serait affecté par des facteurs internes, ce qui semble aller contre les principes de la perception directe.

Les théories divergeant de l'approche écologique ne remettent pas en question les inter-relations entre action et perception, mais se placent à un niveau explicatif plus élaboré, sans pour autant arguer d'une réelle discontinuité théorique entre les deux approches (Mossio

& Taraborelli, 2008). L'approche écologique constitue en ce sens une description à un niveau « molaire », plutôt général, des relations entre la stimulation et le percept qui y est associé. L'approche computationnelle, quant à elle, permettrait d'investiguer à un niveau « moléculaire » les mécanismes qui sous-tendent le « prélèvement » écologique de l'information (Ullman, 1980).

III.1.2. Approche computationnelle

Ainsi, alors que ces deux approches ont pu être décrites comme complémentaires (Norman, 2002), elles diffèrent sur plusieurs aspects explicatifs. Selon les théories computationnelles, les informations fournies par l'environnement ne sont pas suffisantes en tant que telles, elles sont codées et bruitées. Le cerveau a besoin d'interpréter les signaux sensoriels, afin d'assembler ces informations, et donc d'augmenter leur cohérence et amener à une représentation perceptive unifiée. Cette représentation perceptive serait construite à travers différentes étapes de traitement, chacune amenant à des représentations particulières avant d'être combinées.

Les traitements des différentes sources d'informations seraient donc intégrés et peuvent s'influencer. Par exemple, le célèbre « effet McGurk » montre que la vision des lèvres lors de la prononciation de phonèmes va influencer la perception auditive de ces phonèmes (McGurk & MacDonald, 1976). Lorsque le mouvement des lèvres ne correspond pas au phonème entendu, ces deux informations sont combinées pour aboutir à la perception d'un phonème différent. La combinaison de la présentation auditive du phonème « ba » et du mouvement visible des lèvres correspondant au phonème « ga » amène ainsi à percevoir le phonème « da ». Dans le même ordre d'idée, Ernst et Banks (2002) montrent que lors de l'estimation d'une même propriété physique par deux modalités sensorielles différentes, la

représentation finale de cette propriété dépendra d'une combinaison des estimations faites par chacune des modalités. De façon intéressante, une plus grande importance sera accordée à la modalité la plus précise dans ce traitement particulier, qui n'est pas forcément celle qui produit l'estimation la plus proche de la propriété physique véritable. Le cerveau n'a aucun moyen de connaître la valeur véritable et absolue de cette propriété physique, il ne peut qu'en produire des estimations. Les estimations les moins variables sont alors considérées comme les plus fiables. Ernst et Banks montrent que même si une des estimations est très peu fiable, elle sera quand même intégrée à la représentation finale, bien que sa contribution soit restreinte.

Dans le cadre de la vision, l'existence de plusieurs étapes de traitement est compatible avec le modèle de Marr (1982), qui propose une organisation de la perception en plusieurs étapes successives, construisant le percept visuel à partir de l'image rétinienne, peu informative, jusqu'à l'objet en trois dimensions, identifiable. Ce modèle est corroboré par la structuration anatomo-fonctionnelle hiérarchique des aires corticales visuelles, qui réalisent des traitements de l'information visuelle de plus en plus complexes (Felleman & Van Essen, 1991 ; Young, 2000). Les mécanismes de traitement de l'information visuelle sont de plus décrits comme étant de nature principalement inférentielle, selon des principes d'intégration bayésienne (Rao & Ballard, 1999). L'information la plus utile ne serait pas présente au niveau rétinien, mais à l'intérieur du système de traitement de l'information visuelle (Scannell & Young, 1999) : les connaissances internes, a priori, sur la façon dont le monde est structuré contribueraient au traitement des signaux visuels entrants.

Ce cadre théorique permet d'envisager un traitement des informations spatiales s'appuyant également sur des connaissances internes : les représentations du corps et des capacités d'action de l'organisme. Les approches computationnelles de la motricité intentionnelle postulent en effet que le mouvement et ses effets sur l'environnement seraient

déterminants pour la structuration d'invariants sensorimoteurs. Les cooccurrences de signaux moteurs et sensoriels lors des productions motrices permettraient en effet de construire des représentations internes des conséquences sensorielles attendues des actes moteurs intentionnels (Mossio & Taraborelli, 2008). Ces connaissances permettraient par la suite de donner un sens moteur, ou une intention motrice, aux actes moteurs intentionnels observés (voir Bidet-Ildéi, Orliaguet et Coello, 2011 pour une synthèse de la littérature sur cette question). Ces connaissances sensorimotrices permettraient également de percevoir l'espace en relation avec les potentialités d'action de l'organisme.

Une façon de caractériser la perception de l'espace péripersonnel peut alors être opérationnalisée en trois étapes successives, décrites par Carello et collaborateurs (1989). La première étape consisterait à calculer visuellement la distance d'un objet par rapport à un point du corps pris comme origine, généralement le membre susceptible d'effectuer une action. Cette étape serait sous-tendue par la combinaison de différents indices rétiniens (perspective linéaire, disparité binoculaire, gradients de texture, etc), et extra-rétiniens (vergence, accommodation), telle que décrite par Cutting et Vishton (1995). La deuxième étape consisterait à calculer la plus grande extension possible du bras dans cette situation. Cette étape suppose que ce processus reposerait sur un schéma corporel, c'est-à-dire une représentation interne du corps et de ses propriétés dynamiques, ainsi que sur une capacité à prendre en compte l'état actuel du corps pour prédire ses états futurs. Enfin, la troisième étape consiste à comparer ces deux distances. Si la distance d'extension maximale du bras est supérieure à la distance de la cible, alors celle-ci est considérée comme faisant partie de l'espace péripersonnel. Cette dernière étape suppose que les deux distances ont été calculées selon une métrique commune afin de pouvoir être comparées. Percevoir un objet distant dans l'espace comme atteignable reposerait alors sur des mécanismes anticipatoires, mettant en relation une position spatiale et la distance parcourue par un geste d'atteinte.

III.1.2.1 Le rôle des modèles internes dans les prédictions sensorimotrices

Le concept de prédiction d'un évènement moteur a pour la première fois été proposé par Helmholtz (1866, rapporté par Wolpert & Flanagan, 2001) lors de ses travaux sur la localisation visuelle. Dans ces travaux, il part du principe que pour calculer la position d'un objet dans un repère céphalo-centré, le système nerveux a besoin à la fois des indices rétiniens (l'emplacement de l'objet sur la rétine) et extra-rétiniens (la position du globe oculaire à l'intérieur de l'orbite). Lorsque les yeux se déplacent, les informations visuelles se déplacent sur la rétine, mais l'objet garde la même position par rapport à la tête, et l'individu n'a pas l'impression que le monde bouge à toute vitesse. Helmholtz suppose que le cerveau produirait une estimation de la position des yeux lorsqu'ils se déplacent. Cette estimation reposerait sur une copie de la commande motrice des muscles oculaires, nommée plus tard « *copie d'efférence* » par von Holst et Mittelstaedt (1950, cités par Bridgeman, 2010). Helmholtz rapporte ainsi que lorsqu'un mouvement oculaire se produit en l'absence de commande motrice, par exemple en appuyant légèrement sur un œil, le monde donne l'impression de se déplacer : les informations rétiniennes changent, mais le déplacement de l'œil n'est pas prédit, et donc sa position n'est pas compensée. Helmholtz montre ainsi que grâce à la prédiction de la position d'arrivée des yeux après une saccade, le cerveau pourrait compenser les changements au niveau rétinien et garder la perception d'un monde stable, et que cette prédiction reposerait sur une copie d'efférence motrice.

Les modèles de prédiction sensorimotrice actuels, communément appelés *modèles internes*, découlent de cette notion de copie d'efférence. Les modèles internes sont composés de deux types de modèles, couplés et interdépendants : les *modèles directs* (*« forward models »*), et les *modèles inverses* (*« inverse models »*) (Jordan & Rumelhart, 1992 ; Kawato, Furukawa, & Suzuki, 1987). Les modèles inverses, ou contrôleurs, sont responsables de la planification motrice, et vont déterminer la commande motrice nécessaire à la réalisation

d’une action vers un objectif spatial donné. Ils vont, par exemple, spécifier les activations musculaires qui vont devoir s’effectuer dynamiquement pour produire un mouvement d’atteinte d’un objet. Les modèles directs, eux, spécifient la relation de causalité entre les actions et leurs conséquences. Lorsqu’une action est programmée et qu’une commande motrice est envoyée aux muscles, les modèles directs vont pouvoir prédire les états futurs (position, vitesse, etc) du membre effecteur de l’action, mais aussi les conséquences sensorielles attendues. Cette prédiction est effectuée en fonction des informations sensorielles à disposition et d’une copie de la commande motrice, la fameuse copie d’efférence (Wolpert, Ghahramani, & Jordan, 1995 ; Wolpert & Kawato, 1998 ; Wolpert, Miall, & Kawato, 1998). En fonction des entrées spécifiées aux modèles directs (positions spatiales, commande motrice à effectuer), les schémas d’action vont aboutir à une estimation des informations sensorielles qui devraient être reçues lors du mouvement et lorsque l’état final est atteint. Grâce à la comparaison entre les prédictions et les retours sensoriels réels liés à un mouvement, les modèles directs vont être en mesure de corriger les erreurs inhérentes à la commande motrice. Ces corrections s’effectueront en adaptant les modèles inverses ou la relation entre modèle inverse et modèle direct. Elles vont ainsi participer à l’apprentissage moteur en optimisant les caractéristiques des gestes (Bays & Wolpert, 2007). Les prédictions pourraient également être utilisées en cours de mouvement, pour permettre des corrections en temps réel, ce qui ne serait pas possible compte tenu du délai des retours sensoriels réels lors de mouvements rapides (Wolpert & Flanagan, 2001).

Wolpert et Kawato (1998) supposent l’existence d’une multitude de couples de modèles internes (directs et inverses). Des modèles inverses multiples permettraient de pouvoir faire face à la diversité des situations rencontrées dans l’environnement. Le large panel de conditions environnementales auxquelles nous sommes confrontés requiert des comportements moteurs variés, chacun étant alors représenté par une relation sensorimotrice

particulière. L'intérêt d'un tel système de juxtaposition de modèles internes reposerait sur leur participation à un nouvel apprentissage moteur sans affecter les comportements moteurs déjà appris par d'autres modules. De plus, de très nombreuses situations rencontrées dérivent de combinaisons de situations expérimentées auparavant, ou de variations de ces situations. Par conséquent, un très important répertoire de comportements pourrait être généré à partir de combinaisons de différents modèles inverses de base, à partir desquels se construisent l'ensemble des comportements moteurs élaborés.

Lorsque l'organisme est confronté à un contexte nouveau ou incertain, plusieurs modèles internes fonctionneraient simultanément, chacun prédisant une estimation des conséquences sensorielles qui devraient se produire. Si l'une des prédictions correspond davantage aux retours sensoriels, c'est le modèle inverse correspondant qui serait utilisé pour déterminer les commandes motrices lors de productions suivantes, rendant compte du fait que les mécanismes prédictifs sont déterminants dans l'élaboration et l'actualisation des modèles inverses (Flanagan, Vetter, Johansson, & Wolpert, 2003 ; Wolpert & Flanagan, 2001). Les estimations d'états internes seraient alors stockées, en particulier au niveau du lobe pariétal postérieur, et utilisées lors d'estimations futures. Elles seraient continuellement corrigées à l'arrivée de nouvelles informations sensorielles et motrices (Wolpert, Goodbody, & Husain, 1998). C'est donc par ses interactions avec l'environnement qu'un organisme va pouvoir générer et intégrer les stimulations sensorielles requises pour la catégorisation perceptive.

Les modèles internes pourraient ainsi simuler le comportement dynamique du corps dans son environnement, et permettraient d'anticiper les conséquences sensorielles des actions, de choisir le geste le plus adapté pour effectuer une action, avant même d'avoir à le réaliser (voir Figure 7). En effet, une copie de commande motrice seule, intégrée aux informations sensorielles de l'état présent, pourrait être injectée dans un modèle direct et entrainer une simulation interne de ce mouvement particulier, fournissant une estimation des

conséquences de ce mouvement (Assaiante, Chabeauti, Sveistrup, & Vaugogeau, 2011 ; Wolpert, Goodbody, & Husain, 1998).

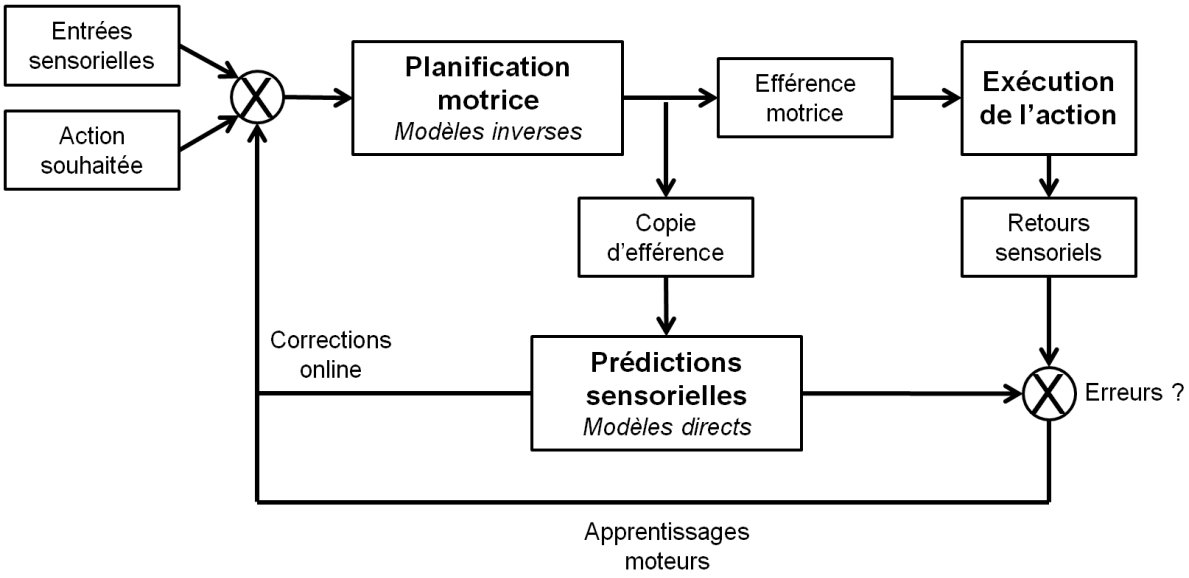


Figure 7 : *Schématisation de l'organisation des modèles internes. A partir des informations sensorielles à disposition et de l'action souhaitée, les modèles inverses définissent les commandes motrices. L'efférence motrice entraîne la réalisation de l'action. La copie d'efférence permet aux modèles directs d'en prédire les conséquences sensorielles. La prédiction permet de définir si le geste sera efficace, et donc de catégoriser l'espace péripersonnel. Les prédictions sensorielles permettent des corrections du mouvement en temps réel, et les erreurs résultant de leur comparaison avec les retours sensoriels réels permettent aux modèles internes de s'adapter et de se corriger (adapté de Coello & Delevoye-Turrell, 2007).*

III.1.2.2. Modèles de simulation motrice

Les modèles internes permettent donc de prédire le décours et les conséquences sensorimotrices d'une action potentielle. Jeannerod (1995, 2001, 2005, 2006) distingue en ce sens les actions « overt » et les actions « covert ». Une action « overt » est effectivement réalisée, alors que le niveau « covert » constitue la représentation de l'action à effectuer, en fonction du but, de la façon de faire, et des conséquences attendues. Les actions « covert » seraient donc tout à fait similaires aux actions « overt », leur réalisation effective mise à part (Jeannerod, 2001, 2006). Selon ce principe, Jeannerod décrit une théorie de simulation motrice (Jeannerod, 2001, 2005, 2006), selon laquelle la simulation d'une action fournirait, par l'anticipation de ses conséquences, des informations sur la faisabilité de cette action.

La simulation motrice implique d'abord d'extraire les informations visuelles fondamentales à la perception des propriétés de la cible dans un but sensorimoteur (Knill, 2005). Par les modèles directs, le système sensorimoteur procéderait ensuite à la prédiction des potentiels états futurs du membre impliqué, et pourrait donc juger de l'atteignabilité de cibles, par la correspondance entre la position de l'objet et le mouvement à réaliser. La mise en commun des informations perceptives et des connaissances corporelles et motrices permettrait de prédire les conséquences d'un geste d'atteinte vers un objet, d'en simuler sa réalisation, et donc de prédire si l'acte moteur est faisable et s'il sera efficace.

Cette notion de simulation motrice dans la perception de l'espace a été reprise par de nombreux auteurs (Delevoye-Turrell, Bartolo, & Coello, 2010 ; Gallese, 2007 ; Hirose, Hagura, Matsumura, & Naito, 2010 ; Witt & Proffitt, 2008). En particulier, Coello et Delevoye-Turrell (2007) proposent un modèle permettant de rendre compte du fait que l'espace serait jugé directement en relation avec les capacités sensorimotrices, dont les caractéristiques ont pu être appréhendées lors des expériences sensorimotrices antérieures. Ce modèle neurocognitif stipule qu'en fonction du but spécifié, les modèles inverses génèreraient

les commandes motrices correspondantes. Dans le même temps, une copie de ces commandes serait envoyée à un modèle interne direct prédicteur. En plus de préparer le système moteur aux conséquences de l'action, la simulation de l'acte moteur va informer de sa faisabilité. Les mécanismes de simulation interne font qu'un objet n'est pas simplement « vu » dans l'espace, mais aussi « agi », comme si une action était effectuée, permettant alors la catégorisation de l'espace péripersonnel et les jugements d'atteignabilité.

En adéquation avec ce modèle, Gallese (2007) propose que ce soit cette simulation d'une action potentielle qui créerait un espace basé sur la motricité. Selon lui, un stimulus visuel évoquerait directement la simulation d'un schéma moteur correspondant, indépendamment de l'exécution effective de l'action. Il permettrait de constituer une représentation neuronale de l'espace péripersonnel dans le cerveau humain. C'est par l'association entre la spécification du geste moteur à effectuer (sous la médiation du cortex prémoteur) et les caractéristiques structurales et posturales du bras à un moment donné (par le cortex pariétal), les deux étant interdépendants, que l'espace va pouvoir se construire. Un objet situé suffisamment proche du corps évoquerait les gestes à produire pour interagir avec lui, ce qui ne se produirait pas pour un objet situé plus loin.

Ce modèle est corroboré par les nombreuses études attestant du recouvrement important entre les aires cérébrales impliquées dans l'exécution réelle d'un geste, et les aires activées lors de l'imagination ou de la simulation du même geste. En effet, les traitements relatifs à l'espace péripersonnel recruteraient des réseaux neuronaux spécialisés incluant notamment les cortex prémoteur et pariétal postérieur ainsi que le cervelet (Bartolo, Coello, Delepoulle, Edwards, Endo, & Wing, 2009 ; Coello, Bartolo, Amiri, Devann, Houdayer, & Derambure, 2008 ; Gallese, 2005, 2007). Il a ainsi été observé une activation des structures prémotrices et pariétales aussi bien pour les mouvements réels que pour les mouvements imaginés (Gerardin et al., 2000 ; Grèzes & Decety, 2001 ; Jeannerod, 2001). Le contrôle

visuomoteur dans le cortex pariétal postérieur serait implémenté en codant les buts des actions et leur finalité. Les neurones bimodaux du cortex prémoteur ventral seraient à l'origine de prédictions concernant l'état et la position future des membres, servant alors de base pour l'élaboration de représentations posturales lors de mouvements d'atteinte par le lobe pariétal supérieur (Parkinson, Condon, & Jackson, 2010).

Ce modèle de simulation motrice permet de rendre compte des imprécisions lors des jugements d'atteignabilité lorsque la situation perceptive concerne les mouvements possibles en utilisant un seul degré de liberté. Comme cela a été évoqué, de tels mouvements ne sont jamais produits en situation réelle (Mark et al., 1997 ; Rochat & Wraga, 1997). La copie d'efférence motrice utilisée pour les jugements simulerait alors les gestes typiquement effectués dans cette situation, qui impliquent plusieurs degrés de liberté. Les participants n'ayant jamais à réaliser effectivement les gestes d'atteinte en figeant une partie du corps, les modèles internes utilisés ne seraient pas pertinents, et ne pouvant pas être actualisés, ils ne seraient pas en mesure de fournir des prédictions précises relatives à cette situation.

Les mécanismes d'anticipation sensorimotrice pourraient également expliquer une parties des résultats observés par Fischer (2000, 2005). Pour des raisons méthodologiques, les tâches de jugement d'atteignabilité de ces études consistaient pour les participants à stopper le déplacement d'une cible visuelle alors qu'elle s'approchait ou s'éloignait, lorsque sa position coïncidait avec la limite d'atteignabilité. Les participants devaient donc effectuer leurs jugements à partir de cibles en mouvement, sans que cela ne soit réellement pris en compte dans l'expérience ni dans les hypothèses testées. Dans ces études, Fischer observait des performances différentes selon que la cible s'approchait ou s'éloignait du participant. Lorsque les cibles s'approchaient, elles étaient jugées comme atteignables à des distances plus importantes que lorsqu'elles s'éloignaient. Cette différence pourrait refléter un biais perceptif inhérent à la direction de déplacement des cibles. Une hypothèse alternative est que le

jugement perceptif intègrerait les propriétés dynamiques de l'action dirigée (de manière représentée) vers la cible. Lors du mouvement du bras, les cibles continuent à se déplacer dans l'espace ; pour finir au même endroit, le mouvement doit commencer lorsque la cible qui s'éloigne est plus proche que la cible qui s'approche. Une fois le geste effectivement réalisé, les deux types de cible seraient alors aux mêmes positions. Les jugements d'atteignabilité impliqueraient ainsi des connaissances sur les propriétés dynamiques des actions en relation avec les propriétés dynamiques des objets-cibles. Cette hypothèse suggère corrélativement que le jugement d'atteignabilité s'appuie davantage sur les signaux associés au déclenchement de l'action que sur ceux associés à sa réalisation. Fischer (2000, 2005) suggère d'étudier spécifiquement le rôle des informations dynamiques dans les jugements d'atteignabilité, en spéculant que selon la vitesse de déplacement des cibles, les différences dans les positions de la limite d'atteignabilité devraient être exacerbées. Aucune étude à ce jour n'a toutefois investigué systématiquement ces effets.

III.1.2.3. Simulation et imagerie motrice

Il paraît important à ce point, de bien distinguer la notion de simulation telle qu'elle est employée dans le cadre des modèles internes, et celle utilisée pour désigner l'imagerie motrice. En effet, si de nombreuses études ont mentionné l'implication de mécanismes de simulation motrice dans la réalisation de tâches perceptives (Decety & Jeannerod, 1996 ; Decety, Jeannerod, & Prablanc, 1989 ; Jeannerod, 1994 ; Parsons, 1994 ; Sirigu et al., 1996 ; Sirigu & Duhamel, 2001), le même terme désigne deux aspects différents de simulation motrice.

Lorsqu'il est employé dans le cadre des recherches portant sur l'imagerie motrice, le terme de simulation fait référence à une représentation consciente du mouvement. Comme le

note Jeannerod (1995), « cela *implique que les sujets se sentent exécuter une action donnée* ». Il s'agit alors d'un niveau explicite de simulation motrice, où l'individu est actif dans le déclenchement de la simulation, qui se produirait globalement en temps réel (Annett, 1995 ; Jeannerod, 2001 ; Decety, Jeannerod, & Prablanc, 1989 ; Jeannerod & Frak, 1999). Cette action « imaginée » aurait par conséquent les mêmes caractéristiques temporelles que l'action réelle une fois effectuée (Decety, Jeannerod, & Prablanc, 1989).

De façon différente, la simulation motrice telle qu'employée dans le contexte des modèles internes renvoie à un mécanisme automatique et inconscient, exécuté de façon implicite par l'organisme (Slachevsky et al., 2001), sans nécessairement résulter d'une volonté ou d'un effort cognitif conscient (Gallese, 2005). Il s'agit là plutôt d'un mécanisme fonctionnel basique au sein du cerveau. L'imagerie motrice et la simulation motrice ne sont pas des concepts exclusifs, dans le sens où l'imagerie peut impliquer les modèles internes, mais il est important de pouvoir dissocier ces deux notions. Comme l'a souligné Grush (Grush, 2004), même si l'imagerie motrice utilise les connaissances motrices pour se représenter un mouvement, et recrute par conséquent en partie les mêmes aires cérébrales, une telle simulation motrice est dégagée des composantes proprioceptives et kinesthésiques impliquées dans les modèles internes. Grush fait l'analogie avec un écran sur lequel est diffusée une vidéo de coureurs olympiques. L' « image » est uniquement formée de pixels, sans qu'il y ait d'engagement sensorimoteur avec l'environnement. Au contraire, la simulation interne peut être conceptualisée comme une structure spécifiant un résultat en fonction de paramètres d'entrée, les transformations d'une représentation à l'autre étant organisées selon des lois. Le terme de « simulation » employé dans cette thèse fera référence à cette dernière conception : une représentation prédictive et implicite des états futurs d'un mouvement.

III.1.2.4. Rôle du sens de l'effort ?

Il a également été proposé que la perception spatiale pourrait reposer sur une évaluation de l'effort musculaire devant nécessairement être fourni pour exécuter une action particulière. En reprenant la proposition de Berkeley selon laquelle la distance perçue est dépendante de l'effort qui y est associé, plusieurs études (Lafargue & Sirigu, 2006 ; Proffitt, 2006 ; Proffitt, Stefanucci, Banton & Epstein, 2003 ; Witt, Proffitt, & Epstein, 2004) suggèrent que la perception de la distance égocentrique est affectée par l'effort relié à l'action portant sur cette distance. Par exemple, dans le cadre d'un déplacement locomoteur, il a été montré que des participants portant un sac à dos lourd produisaient des estimations de distances (en mètres) plus grandes que des participants sans sac à dos (Proffitt et al., 2003). De la même façon avec des distances plus réduites, les jugements de distances (estimations verbales en centimètres, ou par comparaison perceptive) augmentaient avec le poids des balles que les participants devaient auparavant lancer (Witt, Proffit, & Epstein, 2004, voir Figure 8).

Dans la même étude, les auteurs ont également montré que l'effet de l'effort inhérent à l'action sur la distance perçue ne s'observerait que lorsque les participants avaient l'intention d'effectuer une action similaire après le jugement. L'effort nécessaire au lancer de balle affectait les jugements de distances si les participants devaient lancer une balle vers la cible juste après en avoir fait une estimation de distance, mais pas s'ils devaient simplement parcourir à pied la distance jusqu'à la cible. Les résultats de cette étude montrent ainsi une influence spécifique des intentions d'action sur la perception des distances, et de l'effort associé à cette action. Des résultats similaires ont été retrouvés par Zwickel et collaborateurs (Zwickel, Grosjean, & Prinz, 2010), avec un effet de l'effort sur des jugements de direction. En plus de l'intention d'effectuer une action, les auteurs notent que l'influence de l'effort n'était retrouvée que lorsque les participants avaient à produire effectivement un mouvement (pas pour des déplacements passifs du bras). En mettant ces observations en rapport avec les

modèles internes, il semblerait donc que les commandes motrices définies par les modèles inverses intègrent l'intensité de l'effort nécessaire à produire un geste. Selon l'effort associé, les prédictions effectuées par les modèles directs seraient différentes, et conduiraient à des estimations de distance différentes. Cet effet du sens de l'effort semble de plus être spécifique aux modèles internes concernés par la tâche.

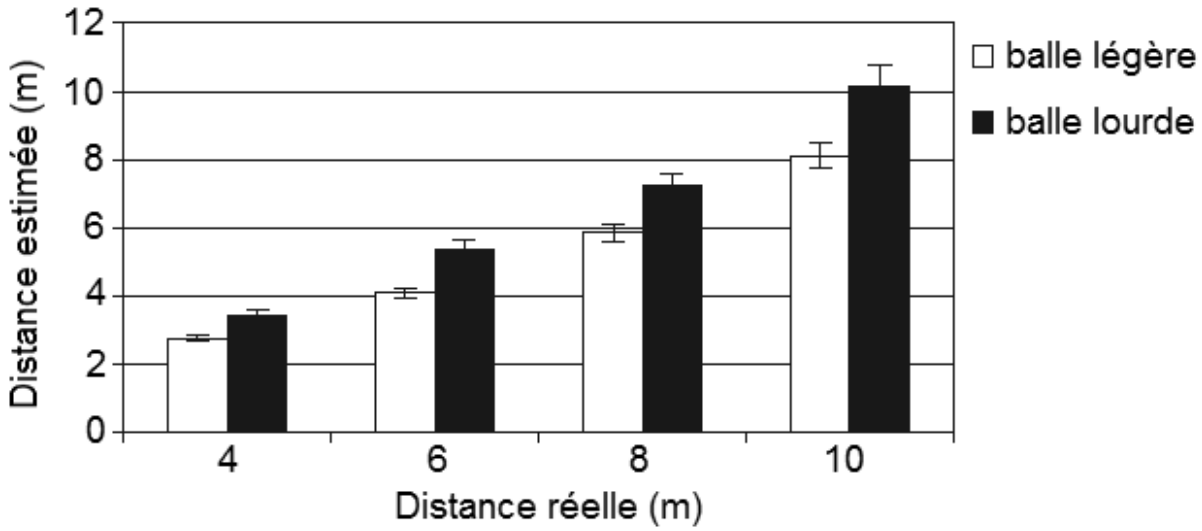


Figure 8 : *Estimations verbales de distance en fonction du poids de la balle lancée auparavant. Les distances perçues augmentent avec le poids de la balle (adapté de Witt, Proffitt, & Epstein, 2004).*

Toutefois, il est important de noter que plusieurs auteurs ont essayé de reproduire les observations de l'équipe de Proffitt, sans succès. Hutchison et Loomis (2006) ont été en effet incapables de répliquer les résultats de Proffitt et collaborateurs (Proffitt et al., 2003). La dépense d'énergie occasionnée par le port d'un sac à dos lourd n'a dans leur étude aucun effet sur la distance perçue par leurs participants. Pour ces auteurs, ces résultats remettent en question la robustesse des observations de Proffitt. En particulier, ils suggèrent que les effets

originaux seraient plutôt d'origine cognitive que perceptive. Similairement, l'impossibilité pour Woods, Philbeck et Danoff (2009) de répliquer les travaux de l'équipe de Proffitt (Proffitt et al., 2003 ; Witt et al., 2004) les amène à suggérer que bien qu'un effet de l'effort sur la perception de la distance soit envisageable, il semble plus probable que les observations originales résultent de modifications dans les réponses des participants. La méthodologie les inciterait à prendre en compte des facteurs cognitifs, non perceptifs, lors de leurs estimations. En particulier, les caractéristiques de la demande seraient particulièrement susceptibles de provoquer ces changements : les prédictions expérimentales, trop transparentes, auraient influencé (consciemment ou non) les réponses des participants dans le sens des hypothèses.

III.2. Les constituants de l'espace péripersonnel

Selon l'approche théorique dans laquelle s'inscrit ce travail de thèse, l'espace péripersonnel serait délimité sur le plan perceptif sur la base d'une mise en relation des informations visuelles et des informations motrices, en particulier l'anticipation des conséquences sensorielles des actions possibles. Les représentations motrices impliquées permettraient d'associer une certaine distance visuelle avec un ou plusieurs mouvements dirigés vers cette position spatiale. C'est par la prédiction des conséquences de ces gestes potentiels que l'organisme serait capable de déterminer si un objet est suffisamment proche pour être atteint par un mouvement du bras. Ce modèle théorique postule que la perception de l'espace péripersonnel reposerait sur des mécanismes faisant le couplage entre une position dans l'espace et les caractéristiques des commandes motrices (modèle direct) nécessaires à produire un mouvement vers cette position. Une copie des commandes motrices associées à cette position de l'espace serait ensuite utilisée pour anticiper le résultat de l'action, et prédire sa faisabilité. L'espace péripersonnel serait ainsi construit par l'action, grâce à des

mécanismes de simulation motrice anticipant la faisabilité d'un geste potentiel vers un objet présent dans l'environnement.

Dans ce contexte, deux notions apparaissent alors primordiales pour rendre compte de l'efficacité des mécanismes de prédiction. Premièrement, la notion de calibration : pour rester adaptés et permettre des interactions efficaces avec le monde, il est nécessaire pour les modèles internes de s'actualiser constamment, et donc d'être capables de plasticité. Deuxièmement, la notion de schéma corporel : les commandes motrices déterminant les activations musculaires pour déplacer un membre, sont dépendantes de la morphologie de l'organisme. Les propriétés structurales du corps de l'organisme ont donc à être prises en considération.

III.2.1. Notion de calibration

De façon évidente, la survie d'un organisme repose sur l'efficacité de ses interactions avec l'environnement au sein duquel il évolue dans le but de produire des comportements adaptés tant au niveau perceptif que moteur. Pour produire des réponses adaptées dans un environnement continuellement changeant et laissant souvent peu de temps aux ajustements en cours d'action, il est primordial d'optimiser les mécanismes de sélection, de planification et de contrôle des actions. Les informations qui proviennent de l'environnement sont instables et fluctuantes (par exemple, lorsqu'un objet est en partie caché par un autre, ou lorsque les conditions de luminosité ne sont pas optimales), et un phénomène de dérive des mouvements peut être observé en l'absence prolongée de retours visuels (Bingham, Zaal, Robin, & Shull, 2000, décrit comme un phénomène de dérive proprioceptive, Wann & Ibrahim, 1992). Une bonne adéquation entre les actions prédites et celles effectivement réalisées nécessite l'intervention de processus de calibration. Wolpert et Flanagan (2001) suggèrent que les

modèles internes ne sont pas figés, mais sont modifiables par calibration dans les situations où un retour d'information sur la performance (feedback) est disponible, ceci permettant d'optimiser les capacités prédictives.

Pour avoir lieu, la calibration sensorimotrice nécessite une action et un retour d'information sur cette action. C'est uniquement grâce aux retours sensoriels réels associés à l'action que la nécessité d'une recalibration pourra émerger, si les prédictions réalisées s'avéraient erronées (Assaiante et al., 2011 ; Bingham & Pagano, 1998). Les retours sensoriels sont donc indispensables pour assurer la calibration des modèles internes spécifiant l'interaction entre un membre et l'environnement. Lors de la production d'un acte moteur intentionnel, les prédictions des effets de l'action sont comparées aux signaux réels consécutifs à l'action. Si les deux signaux ne correspondent pas, le système évalue le décalage entre l'action attendue et l'action effectivement produite. Une modification est alors apportée au modèle inverse mis en jeu. Le but de cette modification est de restaurer la relation entre les prédictions sur les effets des actions produites dans un contexte donné et les conséquences réelles de ces actions (Kagerer et al., 1997 ; Magescas, Urquizar, & Prablanc, 2009 ; Slachevsky et al., 2001 ; Wong & Henriques 2009).

Les modèles internes opérant de façon totalement implicite, la calibration des comportements moteurs avec l'environnement se fait de façon automatique, sans nécessité d'accès à la conscience des ajustements mis en œuvre. Cela implique que ces ajustements portent sur des modifications de faible ampleur (Fourneret & Jeannerod, 1998 ; Fourneret et al., 2002), qui doivent être traitées comme la résultante d'erreurs internes, inhérentes aux modèles inverses, et pas comme étant causées d'une façon ou d'une autre par l'environnement (Clower & Boussaoud 2000 ; Wong & Henriques, 2009). Si l'erreur est trop importante ou si elle est perçue comme provenant de l'environnement, les mécanismes de la recalibration feront intervenir des processus cognitifs de plus haut niveau s'appuyant sur des stratégies

accessibles à la conscience (Redding & Wallace, 1996). Quand la perturbation qui était source d'erreurs disparaît, les performances retrouvent immédiatement leur niveau antérieur, suggérant qu'aucune adaptation n'a été mise en place au niveau des modèles internes (Redding & Wallace, 1996, 2002 ; Serrien & Spapé, 2011 ; Wong & Henriques, 2009).

De très nombreuses études se sont intéressées aux processus de recalibration sensorimotrice et leurs conditions de mise en place (Bedford, 1989 ; Bingham & Pagano, 1998 ; Coello, Orliaguet, & Prablanc, 1996 ; Desmurget et al., 1998 ; Welch, 1978). Plus récemment, Magescas et Prablanc (2006) ont introduit expérimentalement une décorrélation entre la position d'une cible visuelle et les mouvements du bras dirigés vers cette cible. Pour cela, les auteurs se sont basés sur le phénomène de suppression saccadique, qui rend compte du fait que lors d'une saccade oculaire, les informations rétiniennes ne sont pas traitées pendant la phase dynamique de la saccade, et de ce fait les changements de position de la cible pendant cette période ne seront pas détectés (De Graaf, Pelisson, Prablanc, & Goffart, 1995). Lors d'une phase d'adaptation, les participants devaient effectuer un mouvement de pointage vers une cible visuelle située en périphérie de leur champ visuel. Pendant la saccade oculaire et le déplacement de la main, la cible et le bras du participant n'étaient pas visibles. A la fin du mouvement, alors que la cible et le bras redevenaient à nouveaux visibles, la position de la cible était décalée. Une erreur de pointage était donc détectée, mais du fait de sa faible amplitude, elle était corrigée automatiquement lors des essais suivants. En décalant progressivement la cible par paliers de 1,28 cm, jusqu'à un total de 7,7 cm, les auteurs ont induit donc une recalibration itérative du modèle inverse responsable du geste de pointage : en fin de session expérimentale, la même cible visuelle évoquait des mouvements d'une amplitude augmentée de 7,7 cm. Ils ont montré par la suite, que cette recalibration se généralisait à un grand nombre de mouvements orientés vers d'autres positions spatiales non

utilisées pendant la phase d'adaptation, sans que les participants n'aient conscience de cette recalibration (voir Figure 9).

Similairement, Mon-Williams et Bingham (2007) ont modifié le feedback haptique consécutif à un geste de pointage vers une cible visuelle, de telle sorte que la cible soit vue à une certaine distance, mais sentie à une autre distance, plus proche ou plus lointaine. Ils ont ainsi observé une recalibration progressive des gestes de pointage, avec également une généralisation vers des cibles visuelles jamais rencontrées pendant la phase d'adaptation sensorimotrice.

Ces études montrent donc qu'en cas de détection d'erreurs, les modèles internes font preuve d'une grande plasticité pour s'adapter à l'environnement et garantir une efficacité optimale des comportements moteurs. De plus, le caractère généralisable des modifications des commandes pour les gestes similaires démontre le caractère hautement fonctionnel des phénomènes de recalibration, qui se produisent sans que l'accès à la conscience ne soit nécessaire.

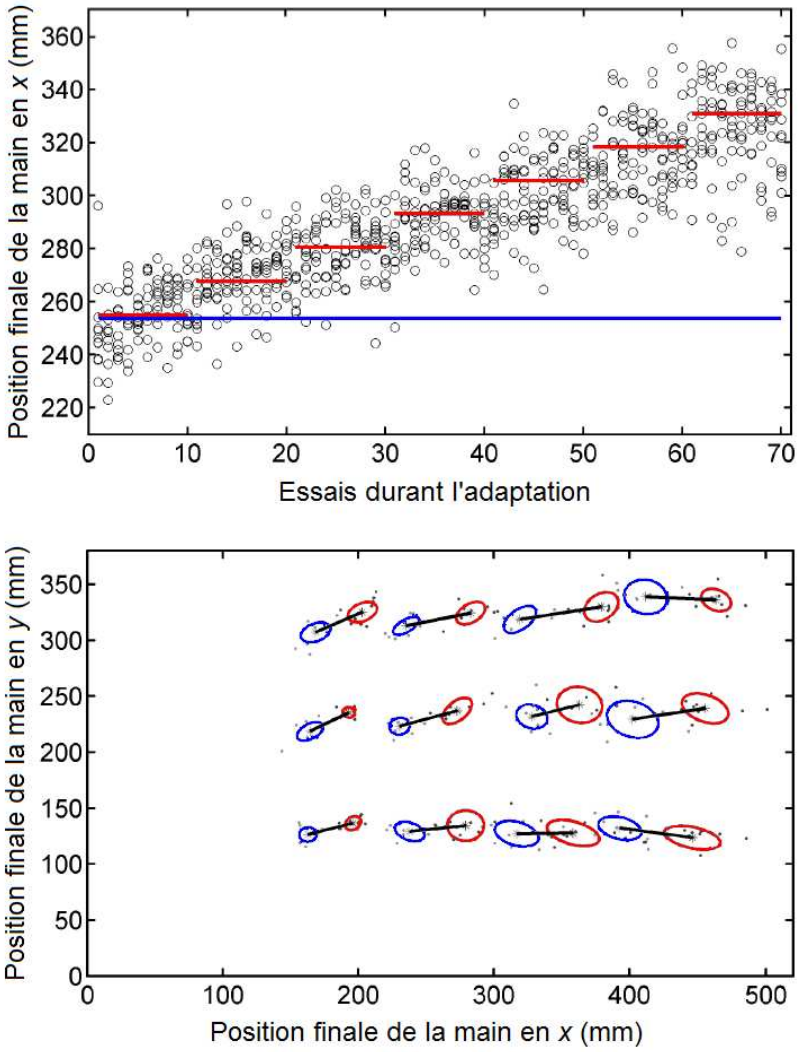


Figure 9 : *Graphique du haut : phase d'adaptation de l'amplitude des gestes de pointage. La ligne bleue indique la première position de la cible, avant l'initiation du mouvement, et la ligne rouge la deuxième position de la cible. Le décalage de la deuxième est augmenté au cours de la session, de façon à progressivement augmenter l'amplitude des mouvements. Graphique du bas : position terminale des mouvements de pointage, dont le point de départ est aux coordonnées (0 ; 0). En bleu, avant adaptation, et en rouge, après adaptation. La recalibration du mouvement de pointage s'est généralisée aux 12 cibles utilisées en phase de test (adapté de Magescas & Prablanc, 2006).*

De fait, sans retour sensoriel sur les performances motrices, la recalibration n'est pas possible, dans la mesure où les erreurs éventuelles ne peuvent pas être détectées. Lors de mouvements effectués en l'absence de régulation visuelle, les performances motrices sont dépendantes de la composante motrice efférente uniquement (Bernier, Chua, & Franks, 2005). Coello et Delevoye-Turrell (2007) rapportent le cas d'une patiente déafférentée (GL), ayant perdu l'intégralité des sensations de mouvements et de changements posturaux suite à plusieurs épisodes de polyneuropathie sensorielle. Ceux-ci ont conduit à la disparition des informations tactiles et proprioceptives sur l'ensemble de son corps, sans qu'elle n'ait de déficit visuel. Les auteurs constatent que les performances de pointage de la patiente sont préservées, suggérant une bonne préservation des modèles inverses malgré une variabilité plus importante que chez des sujets sains (voir aussi Delevoye-Turrell, Bartolo, & Coello, 2010). En revanche, la patiente estime la limite de son espace péripersonnel significativement plus loin que les sujets contrôles. D'après les auteurs, ces résultats rendraient compte chez cette patiente d'un trouble au niveau des mécanismes prédictifs, dont l'absence de retour sensoriel kinesthésique rendrait la calibration impossible.

Le rôle de la calibration apparaît donc comme primordial pour assurer l'efficacité des modèles internes à travers les processus sensorimoteurs impliqués dans les interactions avec l'environnement. C'est en actualisant les paramètres des modèles internes, grâce aux actions effectives sur l'environnement et aux retours sensoriels qu'auront engendrés ces actions, qu'un organisme pourra réaliser des actions conformes à ses intentions. Il sera alors également en mesure d'anticiper leur résultat, permettant ainsi de percevoir le monde en relation avec ses capacités d'actions.

III.2.2. Notion de schéma corporel

Les modèles internes permettent de spécifier et de coordonner les commandes motrices permettant la réalisation d'un mouvement, et de ce fait, dépendent des propriétés corporelles de l'organisme. Les phases de planification et d'exécution motrices se font nécessairement en fonction de la structure morphologique de l'organisme, de la taille et de l'agencement de ses muscles et articulations, du type et de l'emplacement de ses organes sensoriels et moteurs, et des propriétés générales des éléments constituant sa morphologie (Hoffmann & Pfeifer, 2011, voir Figure 10). L'effet de la commande motrice dépend alors fortement du système corporel dont elle va modifier la dynamique.

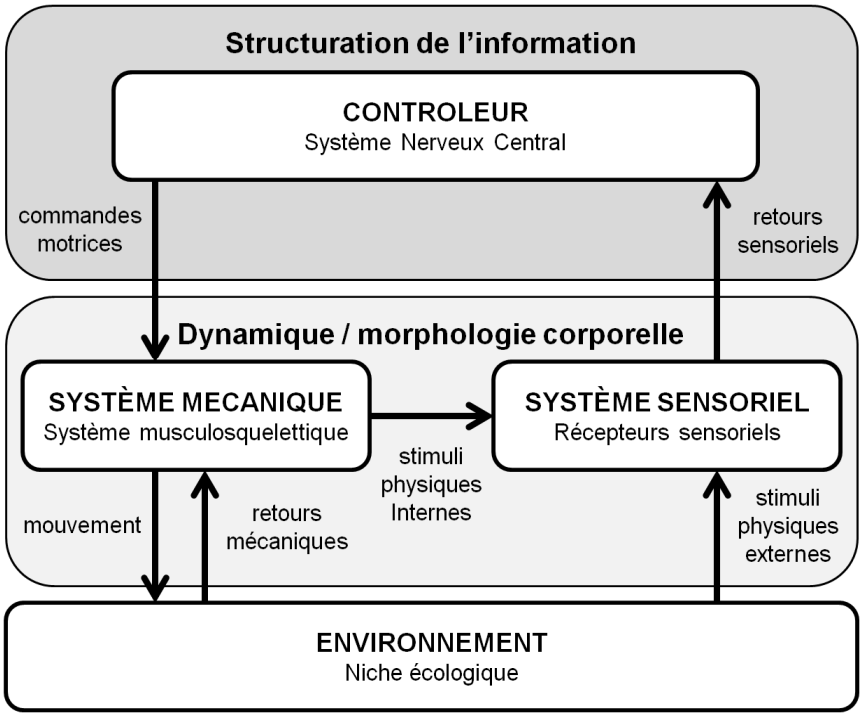


Figure 10 : *Inter-relations entre facteurs physiques et informationnels (adapté de Hoffmann & Pfeifer, 2011).*

L'importance d'une représentation morphologique générale se retrouve dans les changements qui interviennent au cours de la vie de tout individu humain. Le corps est ainsi soumis à toutes sortes de modifications. Dès la naissance puis durant l'ensemble de la vie de l'individu, la morphologie corporelle est amenée à évoluer : la longueur et forme des membres, la masse musculaire et la souplesse des articulations se modifient, et requièrent des ajustements des processus sensorimoteurs. Lors d'un accident, la morphologie du corps peut être perturbée. Par exemple, après une amputation, l'organisation structurelle du corps change brutalement, une partie plus ou moins importante du système musculo-squelettique disparaît, bouleversant les schémas acquis auparavant. Une réorganisation des cortex somatosensoriel et moteur peut alors être observée, suggérant une plasticité des aires cérébrales sous-tendant les représentations corporelles (Elbert et al., 1994 ; Flor et al., 1998 ; Schwenkreis et al., 2001). Il est intéressant de noter qu'une très grande majorité de patients amputés (98%) font l'expérience de *membre fantôme*. Ce terme désigne le fait qu'immédiatement après l'amputation, les patients rapportent avoir encore des sensations, kinesthésiques et parfois motrices, à l'endroit de leur membre amputé (Ramachandran & Hirstein, 1998). Ces sensations fantômes perdurent plus ou moins longtemps, de quelques jours à plusieurs dizaines d'années. Si la question de leur origine reste encore un sujet de débat, il semblerait que les sensations de membre fantôme résultent de l'impossibilité d'actualiser la représentation corticale du membre (pour une revue de question, voir Giummarra, Gibson, Georgiou-Karistianis, & Bradshaw, 2007). Ramachandran (Ramachandran & Hirstein, 1998 ; Ramachandran, Rogers-Ramachandran, & Cobb, 1995) rapporte qu'en utilisant un jeu de miroirs, les patients peuvent faire correspondre l'image visuelle de leur bras préservé avec la position ressentie du membre fantôme. La production de commandes motrices dans les deux membres (le réel et le fantôme), associée aux retours visuels (illusoires) d'un bras effectuant les actions désirées, amènerait après quelques séances de pratique, à l'actualisation de la

représentation corporelle et à la réduction des douleurs qui lui sont associées, entraînant par la suite la disparition du membre fantôme.

La représentation des propriétés corporelles peut ainsi être manipulée de sorte à en modifier leur perception. Un exemple est apporté par Lackner, qui a montré que l'application d'une vibration de 100 Hz sur un muscle ou un tendon provoquait une illusion de mouvement du membre en question (Lackner, 1988 ; Lackner & Taublieb, 1983). Si le participant tient son nez, les yeux fermés, et que cette stimulation est appliquée de façon à provoquer l'illusion d'une extension du bras, il pourra expérimenter *« l'effet Pinocchio »* : la sensation que le nez s'allonge. Ces observations permettent de mettre en lumière deux aspects importants des représentations corporelles. D'abord, qu'elles contiennent des informations sur l'organisation fonctionnelle et structurale du corps (une extension du bras implique l'éloignement de la main par rapport au visage, le nez est connecté au visage). Ensuite, que ces représentations peuvent être modifiées, voire distordues pour résoudre des conflits sensoriels (Graziano & Botvinick, 2002). Un autre exemple est apporté par les expériences impliquant une main factice (« *rubber hand* »). Ces études consistent à produire deux stimulations parfaitement synchrones sur deux mains différentes. L'une des mains, celle du participant, est maintenue en dehors de son champ visuel et reçoit une stimulation tactile. L'autre main, factice, est présentée devant le participant qui peut la voir. Il a été rapporté que lorsque les participants *voient* une stimulation appliquée sur la main factice et *sentent* simultanément une stimulation tactile congruente sur leur main, ils sont progressivement amenés à avoir l'impression vivace de sentir la stimulation *comme provenant de la main factice*, alors en quelque sorte intégrée au corps si certaines règles d'agencement spatial sont respectées (Botvinick & Cohen, 1998 ; Costantini, Haggard, 2007 ; Kammers, de Vignemont, Verhagen, & Dijkerman, 2009). Lorsqu'ils doivent alors estimer la position de leur main réelle, leurs réponses correspondent à une position intermédiaire entre celle de leur véritable main et celle de la main factice

(Botvinick & Cohen, 1998 ; Tsakiris & Haggard, 2005). Il a même été rapporté une incorporation de la main factice chez des patients amputés, qui rapportaient alors percevoir dans la main factice les stimulations tactiles appliquées à leur moignon (Ehrsson et al., 2008).

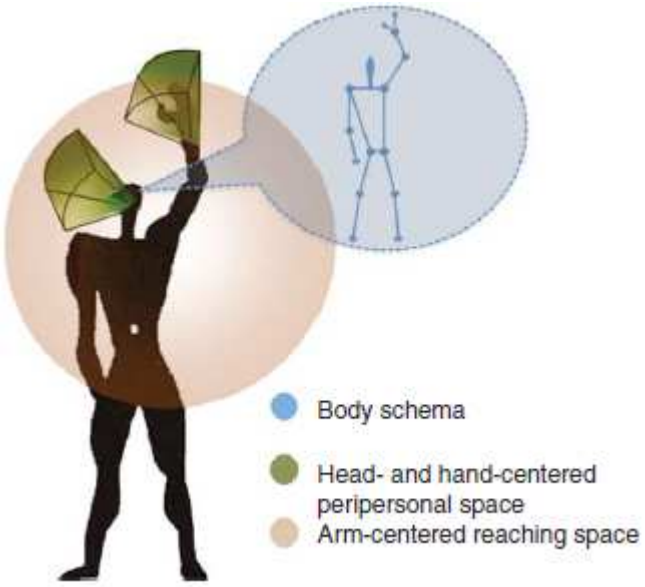


Figure 11 : *Le schéma corporel (en bleu) est une représentation des caractéristiques morphologiques et articulatoires du corps, et intervient dans la catégorisation de l'espace atteignable (en rouge) (tiré de Cardinali, Brozzoli, & Farnè, 2010).*

La représentation sensorimotrice du corps et de ses caractéristiques en rapport avec le contrôle moteur est classiquement qualifiée de *schéma corporel* (de Vignemont, 2009 ; Head & Holmes, 1911 ; Holmes & Spence, 2004), et illustrée Figure 11. Certains auteurs ont proposé qu'en raison de ses relations avec l'action, qu'il conditionne, le schéma corporel formerait l'architecture, le squelette de l'espace péripersonnel (Cardinali, Brozzoli, & Farnè, 2009, 2010). Longo et Lourenco (2007) montrent par exemple que l'étendue de l'espace

péripersonnel est systématiquement reliée à la taille des bras des individus, qui constituerait ainsi une métrique implicite pour l'espace proche.

Outre les changements morphologiques et les amputations, un autre facteur est susceptible de modifier les capacités d'action de l'organisme, tout en étant profondément lié aux propriétés corporelles : l'utilisation d'outils. Par exemple, lorsqu'un bâton est tenu en main, la portion de l'espace sur laquelle une action est possible se trouve instantanément élargie, et donc, l'espace péripersonnel se trouve étendu : en utilisant un outil, des distances auparavant inaccessibles deviennent atteignables. L'outil doit donc être pris en compte par les processus d'anticipation sensorimotrice pour être efficacement utilisé, avec une anticipation des conséquences qu'il peut produire (Cardinali, Jacobs, Brozzoli, Frassinetti, Roy, & Farnè, 2012). L'utilisation d'outil, de par ses apports au niveau des opportunités d'action, est donc une thématique clé pour l'étude de la représentation de l'espace péripersonnel.

Lors de l'utilisation d'un outil, les sensations captées par les systèmes sensoriels de la main et du bras lors de son utilisation sont transférées d'un point de vue spatial à l'extrémité de l'outil. Pour rendre compte de ce phénomène, plusieurs auteurs ont suggéré que l'utilisation d'un outil entraînerait son incorporation au sein du schéma corporel (Cardinali, Brozzoli, & Farnè, 2009 ; Cardinali, Brozzoli, Urquizar, Salemme, Roy, & Farnè, 2011 ; Gozli & Brown, 2011 ; Maravita, Spence, & Driver, 2003). Par exemple, Longo et Lourenco (2006) montrent que les déviations de bissection de lignes retrouvées uniquement dans l'espace péripersonnel chez les sujets sains se transféraient dans l'espace extrapersonnel lorsque ceux-ci effectuaient la tâche avec un bâton étendant leurs propriétés d'action. Un décalage des biais de bissection dans l'espace extrapersonnel par l'utilisation d'un outil a également pu être observé chez les patients négligents (Berti & Frassinetti, 2000 ; Pegna et al., 2001). Par l'utilisation d'un outil, le schéma corporel se modifierait afin de prendre en compte les nouvelles possibilités d'action. La représentation du bras tenant l'outil serait alors

étendue, et toutes les manifestations psychologiques et neurophysiologiques auparavant liées à la main auraient alors lieu à des positions de l'espace plus lointaines. Cardinali et collaborateurs (2012) ont également pu mettre en évidence que l'incorporation d'un outil affectait la cinématique de mouvements réalisés par la suite avec la main seule, dans le cas où l'utilisation était liée à une action sur un objet.

Le rôle critique de l'action est apporté par les nombreuses études montrant que l'outil sera incorporé uniquement par son utilisation active (Costantini, Ambrosini, Sinigaglia, & Gallese, 2011 ; Ishibashi, Hihara, & Iriki, 2004 ; Làdavas & Farnè, 2006), grâce aux retours sensoriels apportés par les conséquences de cette utilisation sur des objets de l'environnement. Certains auteurs rapportent que la simple tenue passive de l'outil peut provoquer une augmentation de l'espace péripersonnel (observée par une tâche de comparaison perceptive de distances), sous réserve que les participants aient l'intention d'utiliser cet outil, et qu'il soit pertinent pour la tâche (Osiurak, Morgado, & Palluel-Germain, 2012 ; Witt & Proffitt, 2005, 2008).

Il a également été montré que c'est l'aspect fonctionnel de l'outil qui est déterminant pour son intégration. En effet, Farnè, Iriki et Làdavas (2005) utilisent trois outils différents : un râteau long dont la tête est placée à l'extrémité d'un manche de 60 cm, un râteau court dont la tête est à l'extrémité d'un manche de 30 cm, et un râteau hybride dont la tête est placée au milieu d'un manche de 30 cm. Les auteurs montrent que l'incorporation de l'outil, mesurée par une tâche d'extinction cross-modale chez un patient cérébrolésé, est plus importante pour l'outil long que pour les outils court et hybride, celui-ci permettant la plus grande extension fonctionnelle. Les outils court et hybride produisent exactement la même incorporation, leur zone fonctionnelle étant à des positions similaires, bien que l'outil hybride soit de la même taille que l'outil long (voir Figure 12). L'élongation de la représentation du bras consécutive à l'utilisation de l'outil a de plus été décrite comme durant plusieurs minutes, même après que

l'outil ne soit plus tenu en main (Farnè & Làdavas, 2000 ; Serino, Bassolino, Farnè, & Ladavas, 2007). Magosso et collaborateurs (2010) suggèrent que l'utilisation d'un outil entraîne le renforcement de connections synaptiques qui étaient déjà latentes, en relation avec les utilisations antérieures. Pendant le temps où ces connections restent actives, un stimulus visuel lointain agirait comme un stimulus proche, indépendamment de la tenue de l'outil à ce moment là. Ces connections synaptiques, n'étant plus renforcées durablement après l'arrêt de l'utilisation de l'outil, retourneraient à leur état antérieur, rétablissant la représentation du schéma corporel aux propriétés du corps seul.

III.3. Résumé

D'après le modèle sur lequel se base ce travail de thèse, la perception de l'espace péripersonnel reposerait sur la représentation des capacités d'action spécifiques à un individu. Les informations provenant de l'environnement seraient mises en relation avec des connaissances intériorisées des gestes à produire pour interagir avec les éléments composant cet environnement. Par la prédiction des conséquences des mouvements dirigés vers les différentes parties de l'environnement, les modèles internes permettraient la mise en œuvre d'une simulation motrice spécifiant tous les paramètres sensorimoteurs impliqués dans l'action potentielle, et ce en fonction de la représentation des propriétés morphologiques fonctionnelles du corps de l'individu. Percevoir un objet comme atteignable impliquerait donc la mise en commun d'informations externes (indices rétiniens et extrarétiniens) et internes (schéma corporel, modèles internes) dont les relations seraient constamment calibrées et ajustées par l'expérience, mettant en exergue les intrications étroites et l'interdépendance entre action et perception, avec la nécessité de percevoir pour agir, et d'agir pour percevoir.

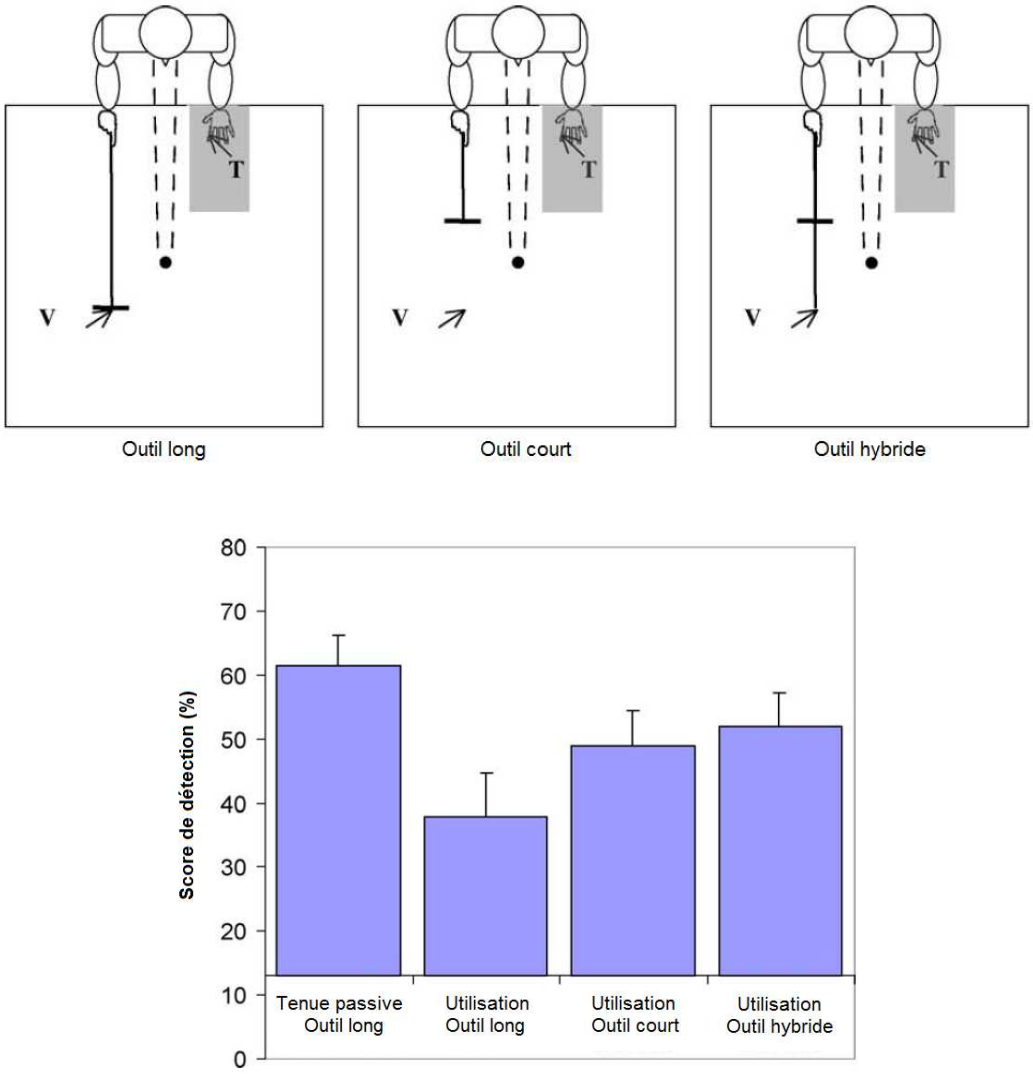


Figure 12 : *(haut) Différentes tailles fonctionnelles d'outil : outil long (zone effective à 60 cm), outil court (zone effective à 30 cm), et outil hybride (zone effective à 30 cm avec un manche de 60 cm). Les stimulations visuelles (V) et tactiles (T) sont effectuées aux mêmes positions. (bas) Détection de stimulations tactiles contralésionnelles lors de stimulations visuo-tactiles bilatérales, lorsque l'outil long est tenu passivement, ou lorsque les différents outils sont utilisés. Les résultats montrent une plus grande extinction tactile après l'utilisation de l'outil long qu'après sa tenue passive. L'outil court et l'outil hybride entraînent le même degré d'extinction (tiré de Farnè, Iriki, & Làdavas, 2005).*

INTRODUCTION A LA PARTIE EXPERIMENTALE

Les travaux présentés jusqu'ici ont permis de suggérer que la perception de l'espace péripersonnel ne repose pas uniquement sur une évaluation « passive » des distances, mais requerrait particulièrement la participation de représentations corporelles et sensorimotrices. A partir de ses interactions avec l'environnement, le système sensorimoteur pourrait anticiper les résultats des actions potentielles et catégoriser l'espace sur le plan perceptif, en fonction des propriétés morphologiques et dynamiques du corps. Néanmoins, ce modèle est à ce jour une hypothèse de travail et une investigation précise du fonctionnement des mécanismes prédictifs et des représentations motrices dans les jugements perceptifs reste nécessaire.

Notre première étude a ainsi porté sur l'implication du sens de l'effort dans la perception de l'espace péripersonnel. En effet, les expériences de Proffitt et de son équipe suggèrent que les distances seraient perçues en fonction de l'effort nécessaire pour y agir. Les difficultés de réplication de ces études conduisent toutefois à envisager cette hypothèse avec précaution. Nous avons pour cela modifié les efforts à fournir pour atteindre manuellement certaines positions de l'espace grâce à un poids attaché au poignet des participants, et cherché à observer si cela avait une incidence sur la perception des limites d'atteignabilité.

Dans notre deuxième étude, nous avons souhaité tester l'hypothèse selon laquelle la perception de l'espace péripersonnel reposerait sur une anticipation des conséquences sensorielles d'une action potentielle à partir des modèles internes construits au cours des expériences antérieures. Modifier de manière implicite la correspondance entre distance visuelle et amplitude de mouvement devrait ainsi influencer les jugements d'atteignabilité. Nous avons pour cela utilisé un paradigme de recalibration sensorimotrice lors d'une tâche de

mouvements de pointage, et observé les effets potentiels de la recalibration sur les jugements perceptifs d'atteignabilité.

Dans une troisième étude, nous avons investigué le rôle des informations dynamiques dans les représentations sensorimotrices. Comme suggéré par Fischer (2000, 2005), les jugements d'atteignabilité prendraient en compte le temps de mouvement pour atteindre une cible en déplacement. Nous avons donc procédé à une étude systématique des paramètres impliqués dans les jugements d'atteignabilité de stimuli dynamiques, en faisant varier la taille et la vitesse des cibles, et en comparant les performances de pointage réel et les jugements perceptifs, afin d'identifier les caractéristiques communes aux deux tâches.

Enfin, les capacités d'actions dépendent d'une représentation des propriétés morphologiques corporelles. L'utilisation active d'un outil a été décrite comme conduisant à son intégration à la représentation du membre effecteur, produisant classiquement une élongation de la représentation du bras. Notre quatrième étude a donc consisté à étudier le rôle de l'utilisation d'un outil dans les jugements d'atteignabilité, ainsi que les paramètres déterminants des jugements effectués (taille fonctionnelle de l'outil, tenue en main, etc).

CHAPITRE 4 – DEMARCHE ET METHODOLOGIE EXPERIMENTALE

Dans le cadre de ce travail de thèse, nous nous sommes intéressés aux facteurs et mécanismes permettant de percevoir visuellement l'espace péripersonnel. Bien que le matériel utilisé ait pu différer selon les études, les participants étaient généralement confrontés aux mêmes types de tâches. Le but de ces travaux étant d'investiguer le rôle des propriétés motrices et corporelles dans la perception de l'espace péripersonnel, deux catégories de tâches ont été utilisées : des tâches sensorimotrices de pointages dirigés vers des cibles visuelles, et des tâches perceptives de jugement d'atteignabilité.

IV.1. Matériel

Dans plusieurs des études rapportées dans ce document de thèse, il était nécessaire que les participants ne puissent voir leur main lorsqu'ils effectuaient les mouvements de pointage. Nous avons donc utilisé un dispositif permettant de présenter des cibles visuelles devant les participants, dont les mouvements vers les cibles étaient cachés, sans nuire à leur visibilité.

Ce dispositif consistait toujours en un écran affichant les cibles, surplombant un miroir, devant le participant. Tous deux étaient placés horizontalement, et le miroir était situé à mi-distance entre l'écran et le plan de travail, de sorte que les cibles affichées par l'écran étaient reflétées par le miroir, et que par projection optique, la position des cibles virtuelles correspondent à la hauteur du plan de travail (voir Figure 13). Visuellement, pour le participant, c'est comme si les cibles étaient affichées sur le plan de travail, mais il ne pouvait voir son bras lorsqu'il effectuait un mouvement sous le miroir. Le miroir était placé de telle

façon que la main du participant restait visible en position de départ, mais était cachée dès le début de son déplacement, afin d'éviter que les résultats ne soient influencés par une mauvaise estimation de la position de la main au début de chaque essai (drift proprioceptif, Wann et Ibrahim, 1992).

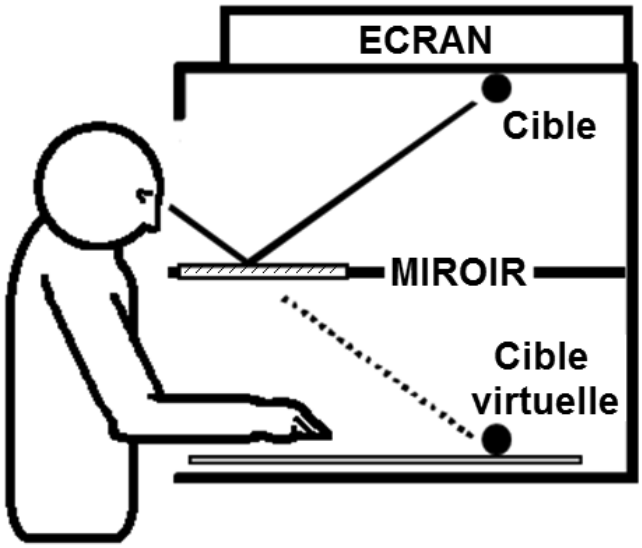


Figure 13 : *Schéma du dispositif expérimental général. Le miroir situé à mi-distance entre l'écran et le plan de travail permet de cacher le bras des participants lors de leurs mouvements, sans perturber la visibilité des cibles visuelles.*

Pour les études nécessitant d'analyser les mouvements de pointage et leur cinématique (études 1, 2 et 3), une tablette graphique était placée sur le plan de travail. Les mouvements des participants étaient alors effectués avec un stylet électromagnétique, dont la position était récupérée à une fréquence de 100Hz.

Ce dispositif était plongé dans le noir, et des parois protégeaient l'intrusion d'informations visuelles extérieures, de sorte à éviter toute information non contrôlée permettant un codage relatif des distances visuelles : l'environnement visuel consistait

uniquement en les cibles affichées à l'écran. Le dispositif autorisait la projection de cibles jusqu'à 70 cm à partir du bord le plus proche du participant. L'étude 3 nécessitant l'affichage de cibles sur des distances beaucoup plus étendue, un matériel spécifique a été construit, de sorte à pouvoir positionner des cibles à une distance d'1m50, selon le même principe que décrit précédemment.

IV.2. Tâches de jugement perceptif d'atteignabilité

Dans les études 1, 2 et 4, nous avons utilisé une méthode de stimuli constants afin d'estimer la position de la limite d'atteignabilité perçue par les participants. Selon les études et les conditions expérimentales, un nombre différent de cibles placées à des distances différentes pouvait être utilisé, mais cette méthode permettait d'obtenir des mesures comparables. Des cibles étaient en effet successivement affichées aléatoirement à des positions prédéterminées. La tâche pour les participants était alors d'estimer, pour chaque cible, si celle-ci serait « atteignable » ou « non atteignable » d'un mouvement du bras. Les participants indiquaient leur réponse en appuyant de la main gauche sur les touches d'un clavier d'ordinateur.

La méthode des stimuli constants permet de modéliser ces réponses dichotomiques en fonction de la distance des cibles correspondantes selon une fonction psychométrique, de sorte à pouvoir estimer la transition entre les deux catégories de réponse, c'est-à-dire d'estimer la position de la limite d'atteignabilité, le moment où les cibles deviennent plus souvent jugées comme non atteignables. En plus de la position de la limite perçue, cette méthode nous autorisait à analyser la variabilité des jugements autour de la limite, rendant compte de la précision de sa perception. Alors qu'une transition nette entre les deux catégories de réponse indiquait une perception précise de la limite, une transition plus graduelle indiquait un moins

bon niveau de précision, une limite perçue plus « floue ». La méthode d'analyse utilisée permettait de quantifier précisément à la fois la position de la limite et la précision de son estimation.

Dans ces cas de figure, la limite d'atteignabilité est déterminée grâce à une méthode d'ajustement par régression logistique, à partir de l'équation :

$$y = e^{(\alpha + \beta X)} / (1 + e^{(\alpha + \beta X)})$$

Ici, *y* est la réponse du participant, *X* est la distance de la cible correspondante. Ce modèle définit la valeur ($-\alpha / \beta$) comme la valeur critique de *X* à laquelle la transition d'un type de réponse à l'autre s'effectue (probabilité de 50% de réponse « non atteignable »), exprimant ainsi la position de la limite d'atteignabilité perçue par le participant. La valeur ($\beta/4$) correspond à la mesure de la pente au point ($-\alpha / \beta$). Une valeur de pente importante indique une séparation plus nette entre les deux catégories de réponses. Toutefois, pour les études où la précision de la limite était calculée, nous avons préféré utiliser une autre mesure, celle correspondant au seuil de discrimination, mesure plus explicite de la variabilité inhérente à une régression logistique dans le cadre d'un modèle statistique probabiliste (Ernst & Banks, 2002). Le seuil de discrimination représente la distribution des réponses autour du seuil d'atteignabilité et est calculée par la différence entre la distance entraînant 50% de réponses « non atteignable » et la distance entraînant 84% de ces réponses (ce qui correspond à un écart-type de la fonction gaussienne cumulée, voir Figure 14). Il est alors clair qu'un seuil de discrimination élevé indique une plus grande difficulté à trancher entre les deux catégories de réponses, et donc une faible précision, alors qu'un seuil bas indique un niveau de précision élevé. L'avantage de cette mesure est qu'elle est exprimée dans la même unité que la position de la limite, en centimètres, et donc facilement interprétable.

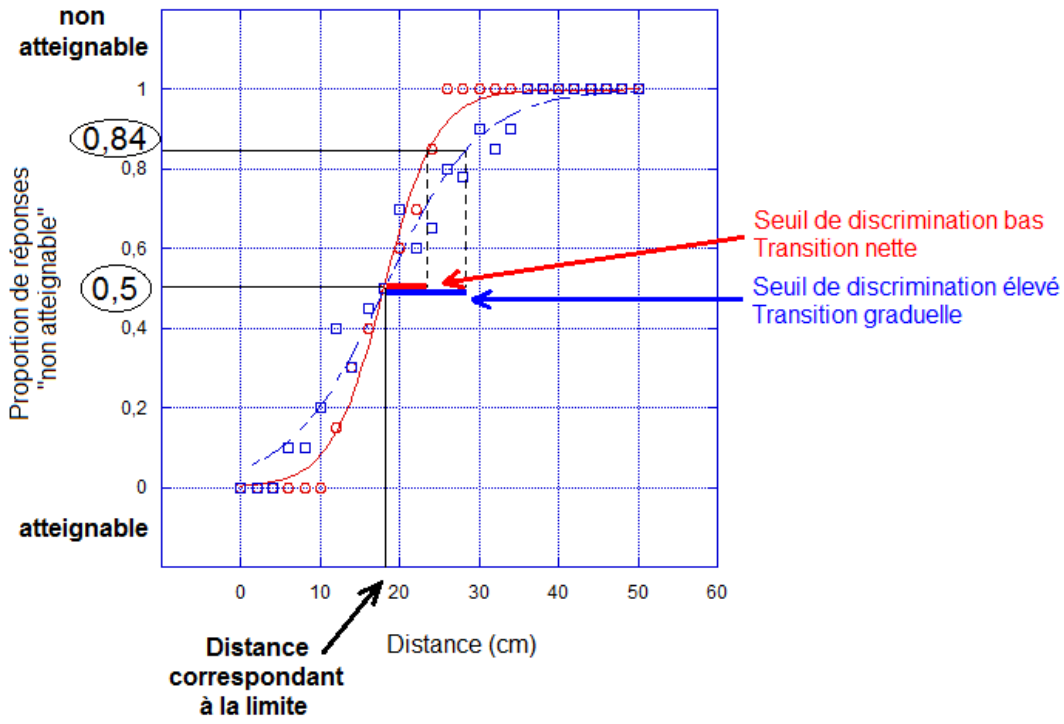


Figure 14 : *Représentation de deux sets de données modélisés par des fonctions logistiques. Les deux sets montrent une limite située à la même distance (valeur correspondant à 50% de réponses « non atteignable »), mais des niveaux de précision différents (seuils de discrimination : écart entre la valeur correspondant à 50% et celle correspondant à 84% de réponses « non atteignable »).*

Dans l'étude 3, la méthode d'analyse est différente. La tâche perceptive de jugement d'atteignabilité consistant pour les participants à décider quand une cible en déplacement devient atteignable, la mesure de la limite a simplement consisté à recueillir la position de la cible au moment de la réponse. La répétition des essais permet alors de calculer la position moyenne de la limite ainsi que sa variabilité, de façon classique.

Dans toutes les études, la perception d'atteignabilité perçue est donnée en référence à la limite réelle des participants. Une limite estimée à 60 cm n'a pas la même signification

pour un individu donc le bras fait 50 cm que pour un autre dont le bras fait 70 cm. Les mesures d'atteignabilité sont donc exprimées en relation aux capacités réelles, et exprimées en valeur de surestimation : une mesure d'atteignabilité de 10 cm indiquera une surestimation de 10 cm dans la position de la limite perçue, par rapport à la limite réelle du participant. Les résultats des différents participants seront donc comparables puisque calibrés sur la même norme.

IV.3. Tâches sensorimotrices de pointage

Les études 1, 2 et 3 nécessitaient d'analyser les caractéristiques de gestes de pointage lors de tâches sensorimotrices. Pour cela, les mouvements étaient effectués avec un stylet électromagnétique qui permettait de recueillir les positions de la main à une fréquence de 100Hz avec une précision de 0,1 mm.

Un mouvement était donc enregistré sous la forme d'un ensemble de couples de coordonnées *x* et *y*, recueillis toutes les 10 ms. Pour leur analyse, les données relatives à chaque mouvement étaient d'abord filtrées à l'aide d'un filtre à moyenne mobile prenant en compte cinq éléments, de sorte à supprimer de l'enregistrement le bruit inhérent au système électromagnétique, tout en gardant une bonne fidélité dans la mesure des données recueillies. Plusieurs paramètres étaient ainsi calculés pour être utilisés dans les différentes analyses cinématiques. Au niveau temporel, le Temps de Réaction (TR) était défini comme le délai entre l'affichage de la cible et le début du mouvement de la main, détecté dès que la vitesse de déplacement du stylet dépassait 2 mm/s. Le Temps de Mouvement (TM) était calculé comme la différence entre le moment d'arrêt de mouvement de la main et le TR. La fin du mouvement était calculé de la même manière, c'est à dire correspondait à la première fois que la vitesse de déplacement du stylet devenait inférieur à 2 mm/s. Le pic de vitesse

correspondait à la plus haute valeur de vitesse atteinte par le stylet au cours du mouvement, et la Durée de la Phase d'Accélération correspondait au pourcentage de temps de mouvement pendant lequel la main accélérait, donc dans le cadre de mouvements de pointage balistiques, du temps entre le TR et le pic de vitesse.

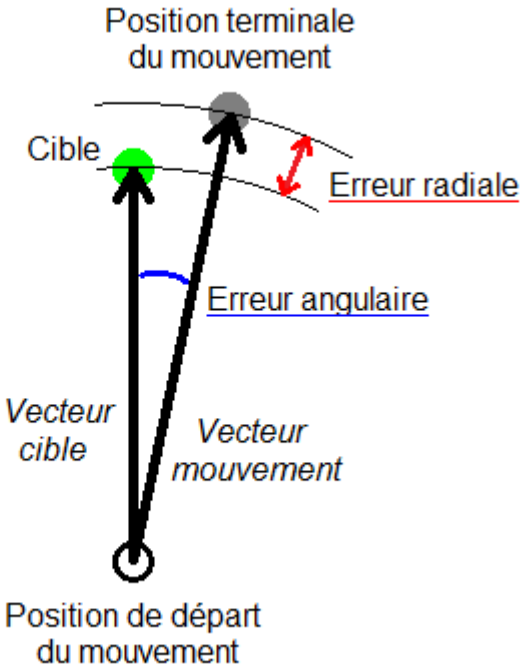


Figure 15 : *Vecteurs utilisés pour le calcul des erreurs spatiales. La différence de longueur entre le vecteur cible et le vecteur mouvement permet de calculer l'erreur radiale. L'angle entre ces deux vecteurs permet de calculer l'erreur angulaire.*

Les erreurs spatiales étaient calculées à l'aide de deux vecteurs, dont l'origine était le la position de départ de la main à chaque essai. Le vecteur mouvement avait comme point d'arrivée la position terminale de la main, et le vecteur cible avait comme point d'arrivée la position de la cible (voir Figure 15). L'erreur radiale, en centimètres, correspondait alors à la différence de longueur entre le vecteur mouvement et le vecteur cible, une erreur radiale positive indiquant un mouvement de pointage trop long. L'erreur angulaire, en degrés,

correspondant à l’angle entre ceux deux vecteurs, une erreur angulaire positive indiquant une déviation vers la gauche de la cible.

Dans les études 1 et 2, les coordonnées de la position terminale de la main étaient utilisées pour pouvoir fournir un feedback visuel au participant, consistant en une cible affichée à l’écran et censée indiquer la position du stylet, avant de passer à l’essai (mouvement de pointage) suivant.

CHAPITRE 5 – EXPERIMENTATION 1

Rôle des propriétés inertielles segmentaires sur la perception de l'étendue de l'espace péripersonnel

Comme nous l'avons vu précédemment, la perception de l'espace péripersonnel s'appuierait sur des représentations corporelles et motrices. Parce qu'il correspond aux positions de l'espace vers lesquelles une action directe est possible, son étendue dépend des propriétés anthropométriques des segments corporels supérieurs, ainsi que de leur capacité à être mobilisés et dirigés vers les différents éléments de l'environnement, avec les limitations biomécaniques articulaires et musculaires propres à l'organisation corporelle. Il a donc été proposé que les mécanismes de perception de l'espace atteignable reposeraient sur des représentations des gestes moteurs qu'il est nécessaire d'effectuer vers les objets concernés afin d'interagir avec eux. Ces représentations seraient construites sur la base de prédictions des conséquences d'une action potentielle par des modèles internes, permettant de décider de la faisabilité d'une action et permettant de structurer la perception de l'espace péripersonnel (Coello & Delevoye-Turrell, 2007 ; Gallese, 2007).

Proffitt et son équipe ont été amenés à suggérer que l'espace pourrait être codé en fonction de l'effort à produire pour effectuer une action (Proffitt, 2006 ; Proffitt et al., 2003 ; Witt, Proffitt, & Epstein, 2004). Selon cette conception, les expériences d'interaction avec l'environnement permettraient à un individu d'associer les indices visuels de distance avec les actions produites, et en particulier les coûts énergétiques de ces actions (Proffitt et al., 2003). Ainsi, l'effort permettant de calibrer la distance visuelle, une distance serait perçue comme plus grande si l'effort qu'il est nécessaire de produire pour y réaliser une action augmente.

Une même distance pourrait alors être perçue différemment selon l'effort qui y est associé au cours des expériences antérieures, qu'il s'agisse d'une distance à parcourir par un déplacement locomoteur (Proffit et al., 2003) ou de la distance couverte par un lancer de balle (Witt, Proffitt, & Epstein, 2004).Cette théorie selon laquelle l'espace serait perçu en relation avec les coûts énergétiques associés aux actions à effectuer reste toutefois controversée, du fait de l'impossibilité à répliquer les résultats originaux (Hutchison & Loomis, 2006 ; puis Woods, Philbeck et Danoff, 2009 postérieurement à notre étude).

Le but de cette étude était donc ici d'évaluer le rôle éventuel du sens de l'effort associé à une action vers une cible sur la perception de l'espace péripersonnel. Pour cela, nous avons fait porter un poids de 1,5 kg au poignet de participants lors de mouvements d'atteinte de cibles, les obligeant à augmenter la force nécessaire pour effectuer ces mouvements sans changer leurs performances. Selon l'hypothèse postulant que l'espace est codé en fonction du coût énergique associé aux actions, on devrait observer une modification de l'espace péripersonnel perçu lorsque l'effort à fournir est plus important. Plus particulièrement, si un effort plus important entraîne que les distances soient perçues comme plus grandes, alors l'espace péripersonnel perçu devrait être réduit (la position limite d'atteignabilité étant perçue comme plus lointaine que ce qu'elle est).

Cette étude consistait en deux sessions successives, chaque session étant composée d'une tâche motrice de pointages vers des cibles visuelles, et d'une tâche perceptive de jugement d'atteignabilité. Les participants étaient répartis en deux groupes. Un poids de 1,5 kg était fixé au poignet des participants du groupe expérimental entre les deux sessions, jusqu'à la fin de l'expérience, alors que pour le groupe contrôle, aucun poids n'était ajouté.

Les résultats montrent que les feedbacks visuels fournis aux participants du groupe expérimental lors de la tâche motrice de la deuxième session leur permettent de s'adapter rapidement à la présence du poids supplémentaire, et de conserver des performances de

pointage équivalentes à celle du groupe contrôle. En revanche, bien que l'effort à fournir pour effectuer les mouvements ait bien été perçu comme plus important lorsque le poids était présent (les participants estimaient devoir fournir 122% d'effort supplémentaire en moyenne), aucun n'effet n'a été observé concernant la position de la limite d'atteignabilité perçue.

L'augmentation de la force musculaire requise pour atteindre des positions similaires dans l'environnement, autrement dit de l'efférence motrice, n'a ainsi eu dans notre étude aucun effet sur les jugements d'atteignabilité et donc sur la perception de l'espace péripersonnel. Ces données montrent donc que la perception spatiale ne dépendrait pas de l'effort fourni pour effectuer un geste sur la portion de l'espace considérée, comme suggéré par Proffitt et son équipe. Elle pourrait de ce fait dépendre davantage d'une prédiction des conséquences sensorielles des actions possibles dans l'environnement.

Disponible en ligne sur www.sciencedirect.com
ScienceDirect
Psychologie française 54 (2009) 225–239
Psychologie française
www.em-consulte.com

Article original

Rôle des propriétés inertielles segmentaires sur la perception de l'étendue de l'espace péripersonnel

Role of inertial properties of the upper limb on the perception of the boundary of peripersonal space

J. Bourgeois [a], Y. Coello [a,*,b]

[a] *Unité de recherche sur l'évolution des comportements et l'apprentissage, laboratoire (URECA, EA 1059), université Charles-de-Gaulle Lille-3, université Lille Nord de France, BP 60149, Pont-de-bois, 59653 Villeneuve d'Ascq cedex, France*

[b] *UMR-CNRS 8163 STL, université Lille Nord de France, France*

Reçu le 4 février 2009 ; accepté le 13 avril 2009

Résumé

Des études antérieures ont suggéré que l'espace péripersonnel peut difficilement être construit à partir d'informations visuospatiales uniquement et nécessite la combinaison d'informations visuospatiales et de représentations motrices. Ces dernières peuvent être considérées comme une activation intentionnelle du système moteur préalable à l'action permettant de prédire les relations dynamiques entre l'organisme et l'environnement. Dans cette étude, nous analysons l'effet d'une modification de la force musculaire nécessaire pour atteindre manuellement une cible visuelle sur la perception de la limite de l'espace péripersonnel. Dans une tâche d'atteinte de cibles visuelles, les participants du groupe expérimental ($n = 10$) devaient s'adapter à une perturbation inertielle ayant la forme d'un poids de 1,5 kg fixé au niveau du poignet droit. Les participants du groupe témoin ($n = 10$) devaient effectuer la tâche motrice sans perturbation inertielle. Une tâche de jugement de ce qui est atteignable a été effectuée avant et après la tâche motrice. Les résultats montrent que la perturbation inertielle entraîne une hypométrie des trajectoires motrices lors du premier essai suggérant l'application d'une force motrice insuffisante pour compenser l'augmentation de la masse segmentaire. L'erreur spatiale est progressivement éliminée par la répétition des essais. Le jugement perceptif de ce qui paraît atteignable n'est pas modifié par cette adaptation motrice. Ainsi, l'adaptation de la force motrice en présence d'une perturbation inertielle ne modifie pas la perception de la limite de l'espace péripersonnel. Comparé aux recherches antérieures, ce résultat suggère que les représentations motrices impliquées dans

* Auteur correspondant.
Adresse e-mail : yann.coello@univ-lille3.fr (Y. Coello).

0033-2984/$ – see front matter © 2009 Société française de psychologie. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.
doi:10.1016/j.psfr.2009.04.001

la tâche de jugement perceptif fournissent des informations sur les conséquences sensorielles et spatiales de l'action plutôt que sur le sens de l'effort associé aux productions motrices.
© 2009 Société française de psychologie. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Vision spatiale ; Espace péripersonnel ; Cognition motrice ; Adaptation sensorimotrice ; Perturbation inertielle

Abstract

Previous studies have suggested that the perception of peripersonal space can hardly be achieved using only scene-based visual cues and requires combining visual information with motor representations. Motor representation can be viewed as a component of a predictive system, which includes a neural process that simulates through motor imagery the dynamic behaviour of the body in relation to the environment. In this study, we analysed whether modifying the force required to reach a visual target influences the perception of what is reachable. In a visuomotor task, the experimental group ($n = 10$) adapted to a 1.5 kg weight attached to the right wrist while performing a series of pointing movements. The control group ($n = 10$) performed the motor task without inertial perturbation. A perceptual judgement task of what is reachable was performed before and after the motor task. Results showed that inertial perturbation produced initially an undershoot of the target suggesting a lack of motor force to overcome the inertial perturbation, but spatial errors receded progressively through movement rehearsal. Perceptual estimates of what is reachable slightly overestimated action capacities but were not affected by motor adaptation. Thus, modifying motor force required to compensate for inertial perturbation had no direct effect on the perception of peripersonal space. When interpreted in regard to previous experimental work, this result suggests that motor representations may provide information about the sensory or spatial consequences of action rather than the sense of effort associated with motor production.
© 2009 Société française de psychologie. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Keywords: Spatial vision; Peripersonal space; Motor cognition; Sensorimotor adaptation; Inertial perturbation

1. Introduction

Le rôle des représentations motrices dans la perception spatiale est une question fondamentale en psychologie. Depuis la fameuse publication de Berkeley (1709) sur la fonction visuelle, il est commun de considérer que la perception spatiale repose en partie sur un traitement des informations sensorielles en référence aux possibilités d'action de l'organisme. En effet, étant donné les contraintes morphologiques et dynamiques limitant les possibilités d'action de l'organisme, un objet se trouvant à une certaine distance appartient à notre espace d'action uniquement si la distance à couvrir n'excède pas la longueur de notre bras. De ce fait, l'espace péripersonnel comprenant les objets avec lesquels nous pouvons interagir immédiatement doit perceptivement être distinct de l'espace extrapersonnel comprenant les objets avec lesquels nous ne pouvons interagir que suite à un déplacement de l'ensemble du corps. D'un point de vue historique, nous pouvons envisager que cette distinction entre espace péripersonnel et extrapersonnel se construise progressivement à partir des opportunités, des conséquences et des coûts associés aux actions produites dans le passé (Previc, 1998 ; Proffitt, 2006a).

L'existence d'une représentation différenciée des espaces péripersonnel et extrapersonel a été validée par certaines études cliniques chez des patients neurologiquement atteints et souffrant d'héminégligence spatiale (Brain, 1941). Ce trouble, associé dans de nombreux cas à une lésion du lobe inférieur du cortex pariétal de l'hémisphère cérébral droit, se traduit par une baisse attentionnelle, communément nommée négligence, envers les objets situés dans l'hémichamp visuel

controlatéral à la lésion. Plusieurs études (Brain, 1941 ; Halligan et Marshall, 1991 ; Berti et Frassinetti, 2000) ont toutefois montré que ce trouble peut être restreint à l'espace péripersonnel, disparaissant dès que les patients effectuent les tests cliniques dans l'espace extrapersonnel. Le tableau clinique inverse a également été rapporté, avec une négligence spatiale présente principalement dans l'espace extrapersonel (Cowey et al., 1994). La distinction fonctionnelle entre un espace péripersonnel et un espace extrapersonnel aurait ainsi comme corollaire une structuration différenciée de ces espaces au niveau du fonctionnement cérébral. Selon Previc (1998), les informations concernant l'espace péripersonnel seraient davantage traitées au sein de la voie dorsale du système visuel, tandis que les informations concernant l'espace extrapersonnel seraient davantage traitées au sein de la voie ventrale du système visuel. Toutefois, la façon dont le cerveau spécifie la limite entre l'espace péripersonnel et l'espace extrapersonnel reste une question ouverte (Coello et Delevoye-Turrell, 2007).

La perception de la limite de l'espace péripersonnel a classiquement été étudiée à partir du paradigme de la décision motrice. Il est habituellement demandé à un sujet d'indiquer s'il pense pouvoir atteindre avec la main une cible visuelle qui lui est présentée à différentes distances, sans qu'il n'ait la possibilité de mobiliser ses segments corporels pendant le jugement perceptif. La décision prise en fonction de la distance est censée renseigner sur l'endroit où le sujet perçoit la limite de son espace d'action. Les résultats classiquement retrouvés montrent alors une relation très nette entre la limite perçue de l'espace péripersonnel et les capacités d'action de l'organisme, avec une tendance stable à une légère surestimation (environ 10 %, Carello et al., 1989 ; Rochat et Wraga, 1997 ; Fischer, 2000, 2005). Autrement dit, les sujets pensent pouvoir atteindre des cibles visuelles qui sont légèrement plus éloignées que la limite correspondant à l'extrémité du bras lorsqu'il est étendu. L'hypothèse généralement évoquée pour rendre compte de cette surestimation renvoie à la notion de degrés de liberté supposés disponibles pour effectuer la tâche (*the whole body engagement theory*, Rochat et Wraga, 1997), ou à l'anticipation des déséquilibres posturaux engendrés par celle-ci (*the postural stability hypothesis*, Carello et al., 1989 ; Robinovitch, 1998). Selon ces hypothèses, les participants sous-estimeraient les contraintes posturales imposées par les dispositifs expérimentaux et se comporteraient dans leurs estimations comme s'ils évoluaient dans un environnement sans contrainte. Une autre hypothèse a porté sur les aspects perceptifs de la tâche. En effet, dans la plupart des études sur l'atteignabilité les tâches de jugement perceptif ont été réalisées dans des environnements visuels appauvris. Il est bien établi à ce jour que la réduction des informations visuelles ambiantes induit une sous-estimation des distances auxquelles sont perçus les stimuli visuels (Treisilian et al., 1999 ; Martel et al., 2006). En raison de cette constriction globale de l'environnement visuel, les possibilités d'action sont surestimées et la limite de l'espace péripersonnel s'éloigne de sa position réelle (Coello et Iwanow, 2006).

Afin de rendre compte des processus impliqués dans l'estimation de la limite de l'espace d'action, un modèle neurocognitif a été récemment proposé dans le but de décrire les mécanismes permettant l'intégration des informations sensorielles et motrices (Coello et Delevoye-Turrell, 2007). Ce modèle part du postulat que l'apparition d'un objet dans le champ visuel peut automatiquement évoquer une action motrice potentielle qui, indépendamment du fait que cette action soit effectuée ou non, permet un codage du stimulus visuel dans un format moteur (modèle inverse, Jeannerod, 2003). Ce codage permettrait, par un déroulement anticipé et interne de l'action, une prédiction des conséquences sensorielles de cette action (modèle direct, Wolpert et Kawato, 1998). La fonction de ce système prédictif serait de préparer le système moteur à une action imminente et à faciliter les corrections motrices en cours d'exécution. Par ailleurs, la prédiction des conséquences sensorielles d'une action potentielle permettrait d'évaluer à l'avance la faisabilité de cette action (Jeannerod, 2001, 2006). Ce mécanisme prédictif permettrait ainsi de différencier les éléments de

l'environnement atteignables et ceux qui ne le sont pas, et en conséquence permettre à un niveau plus abstrait une spécification de la limite de l'espace péripersonnel (Coello et Delevoye-Turrell, 2007). En accord avec cette théorie, Coello et Delevoye-Turrell (2007) ont décrit le cas d'une patiente déafférentée (G.L.) se montrant extrêmement déficitaire dans la perception de la limite de son espace d'action, malgré l'absence de troubles visuels spécifiques et tout en ayant conservé la possibilité de contrôler de manière proactive les déplacements intentionnels de ses membres supérieurs. Chez cette patiente, l'incapacité à pouvoir anticiper les conséquences sensorielles des actions produites intentionnellement pourrait avoir réduit ses capacités à percevoir avec précision la limite de son espace péripersonnel. Dans une étude récente, Bourgeois et al. (submitted) ont testé directement ce modèle en étudiant les conséquences d'une recalibration visuomotrice sur la perception de l'espace péripersonnel. Dans cette étude, les sujets devaient adapter leurs mouvements d'atteinte de cibles à un feedback visuel biaisé réduisant les amplitudes des trajectoires motrices de 3 cm. Les participants ne contrôlaient pas visuellement les déplacements segmentaires et étaient simplement informés de la position terminale atteinte par leur main. Après adaptation au feedback biaisé, les performances motrices mettaient en évidence une hypométrie de 3,7 cm en moyenne, traduisant une adaptation aux nouvelles conditions visuelles. Cette adaptation visuomotrice s'est avérée modifier de façon corollaire chez tous les sujets la limite perçue de l'espace péripersonnel. Avant adaptation, la limite perçue surestimait légèrement les possibilités d'action avec le bras (3,11 cm), tandis qu'après adaptation la limite de l'espace d'action s'était rapprochée du sujet de 3,15 cm. La similitude des variations spatiales dans les deux tâches a permis de conclure qu'une modification des conséquences spatiales des productions motrices pouvait induire une modification de la perception de la limite de l'espace péripersonnel. Ainsi, il semble probable que la décision perceptive de ce qui est atteignable ou non s'appuie en partie sur des représentations motrices, c'est-à-dire sur des mécanismes cérébraux permettant de mettre en œuvre une motricité intentionnelle et adaptée, que celle-ci soit effectuée ou non, et de prévoir les conséquences sensorielles, posturales ou spatiales de cette action. Un argument complémentaire en faveur de cette interprétation est venu de l'observation que l'inhibition transitoire de l'activité du cortex moteur par l'application d'une stimulation magnétique transcrânienne (TMS) pendant la tâche de jugement d'atteignabilité perturbe le décours temporel des réponses du sujet (Coello et al., 2008). Dans ce contexte théorique, le but de cette étude est de tester si la perception de la limite de l'espace péripersonnel peut également être influencée par la modification de l'intensité de la commande motrice nécessaire pour atteindre une cible visuelle, sans que cela n'affecte les conséquences spatiales de cette action. En effet, il a été proposé que l'espace pourrait être codé sous la forme de l'effort à produire pour changer de position (Berkeley, 1709 ; von Helmholtz, 1867 ; Jeannerod, 1994 ; Lafargue et Sirigu, 2006), ce qui suggère que la distance séparant l'individu des cibles spatiales pourrait être codée sous la forme de l'effort moteur nécessaire pour parcourir cette distance. De ce fait, une même distance pourrait être perçue différemment selon l'effort qu'il est nécessaire de produire pour la parcourir. C'est en effet ce que suggèrent les travaux de Proffitt et al. (2003) qui montrent que l'augmentation de l'effort nécessaire pour produire un déplacement locomoteur suite à l'ajout d'une charge sur le corps modifie la distance à laquelle les cibles à atteindre sont perçues. En conséquence, on peut s'attendre à ce que la modification de l'effort pour atteindre une cible avec le bras modifie la perception de son éloignement et de ce fait influence la perception de la limite de l'espace péripersonnel. Pour cela, nous avons demandé à un groupe de participants de s'adapter à l'ajout d'un poids de 1,5 kg lors de la production de mouvements d'atteinte de cibles. La perturbation inertielle modifie la force nécessaire pour atteindre chacune des cible, sans modifier les conséquences spatiales des actions effectuées. Si les représentations motrices permettent de spécifier la limite de l'espace péripersonnel à partir d'une anticipation

des conséquences spatiales de l'action, indépendamment d'une évaluation de l'effort fourni, on devrait s'attendre à ce que l'adaptation inertielle produise peu d'effet sur la perception de la limite de l'espace péripersonnel. À l'inverse, si l'espace est codé en termes d'effort, alors l'adaptation à une perturbation inertielle devrait modifier la perception de la limite de l'espace péripersonnel.

2. Méthode et procédure

2.1. Participants

Vingt sujets, 12 femmes et huit hommes, d'âges compris entre 19 et 40 ans (âge moyen 25,36, écart-type : 6,60) ont participé à cette étude. Ils avaient tous une vision normale ou corrigée et ne montraient aucun trouble moteur ou perceptif. Tous les participants étaient droitiers, avec un quotient de latéralité moyen de 0,87 (échelle d'Edimbourg, Oldfield, 1971). Ils étaient par ailleurs naïfs quant au sujet de l'étude tout en se déclarant volontaires pour y participer.

2.2. Matériel, dispositif expérimental

Le dispositif expérimental consistait en une boite rectangulaire (60 cm de haut, 100 cm de large et 70 cm de profondeur) dont l'intérieur était séparé horizontalement par un miroir réfléchissant. Le participant pouvait déplacer son bras droit dans la partie inférieure du dispositif ce qui empêchait tout feedback visuel sur la trajectoire pendant le déroulement de l'action. La main était toutefois toujours visible en position de départ. Un écran d'ordinateur surplombait le dispositif, orienté vers le bas, de telle sorte que l'image émise par l'écran se reflétait sur le miroir produisant une image virtuelle au niveau de la partie inférieure du dispositif (Fig. 1a). Les cibles visuelles étaient représentées par des cercles verts de 8 mm de diamètre, apparaissant le long de l'axe sagittal du sujet. Chaque cible était présentée de façon isolée, sur un fond noir. Deux ensembles différents de cibles étaient utilisés dans les tâches motrice et perceptive. Dans la tâche motrice, cinq cibles étaient successivement présentées à des distances correspondant à −16 cm, −14,5 cm, −13 cm, −11,5 cm et −10 cm de la distance maximale atteignable avec le bras. La distance des cibles à atteindre était ainsi calibrée pour chaque participant en fonction de ses capacités d'action. Les mouvements étaient effectués en déplaçant un stylet électromagnétique sur une table à digitaliser (Wacom UD-1825, fréquence 100 Hz). Cette tablette permettait d'enregistrer en temps réel les mouvements effectués par les participants dans un plan horizontal. La position terminale du stylet pouvait apparaître sur l'écran en fin de trajectoire et fournir ainsi un feedback visuel sur la précision spatiale de la réponse motrice. Dans la tâche perceptive, 25 cibles étaient successivement présentées dans l'intervalle ± 9,6 cm par rapport à la distance maximale atteignable avec le bras, avec un pas de 8 mm entre les différentes positions. Les réponses des participants étaient enregistrées par un clavier d'ordinateur positionné devant eux. La distance maximale atteignable était initialement estimée pour chaque sujet dans le dispositif expérimental en demandant aux participants d'étendre le bras le plus loin possible devant eux sans mobiliser le buste. Pendant l'expérience, la tête du sujet était mécaniquement maintenue stable par le dispositif et aucun mouvement du corps n'était possible. Par ailleurs, l'expérience se produisait dans l'obscurité et l'intérieur du dispositif était peint en noir afin de ne fournir aucune information spatiale autre que celle fournie par les cibles. L'écran de l'ordinateur était réglé de manière à n'émettre aucune lumière lorsque l'information affichée était de couleur noire (niveau de luminance de 0 cd/m^2, mesuré avec le photomètre optique de Cambridge Research System).

2.3. Procédure expérimentale

Après une phase de familiarisation avec les deux tâches, l'expérience débutait avec la tâche motrice (30 mouvements), visant à établir une ligne de base pour l'évaluation visuo-spatiale de la position des cibles. Les cibles localisées à −16 cm, −13 cm, et −10 cm de la distance maximale atteignable étaient présentées dans un ordre aléatoire. Un feedback visuel précis était fourni au terme de chaque essai afin de permettre une mise en correspondance du point terminal de la trajectoire motrice avec la position de la cible. À la fin de ces 30 essais, 16 mouvements étaient effectués vers les cibles localisées à −14,5 cm et −11,5 cm mais aucun feedback n'était fourni sur la précision spatiale des performances motrices. Les résultats pour ces deux dernières cibles ont été utilisés pour établir une ligne de base. L'expérience se poursuivait avec la tâche perceptive. Cette tâche visait à estimer l'endroit où chaque participant percevait la limite de son espace d'action, c'est-à-dire la distance maximale à laquelle il pensait pouvoir atteindre une cible avec le bras. Les sujets devaient ainsi estimer si oui ou non ils pouvaient atteindre les 25 cibles présentées aléatoirement cinq fois de suite pour un total de 125 essais. Aucun mouvement n'était permis pendant la tâche de jugement perceptif.

À l'issue de cette première phase (prétest), les participants étaient répartis en deux groupes et devaient à nouveau effectuer la tâche motrice. Le groupe expérimental ($n = 10$) devait effectuer les mouvements d'atteinte en déplaçant un poids de 1,5 kg fixé au poignet. Le groupe témoin effectuait la même tâche mais sans perturbation inertielle. Les participants effectuaient initialement 72 pointages vers les cibles positionnées à −16 cm, −13 cm, et −10 cm de la distance maximale atteignable avec le bras. Ils recevaient un feedback sur la performance spatiale après chaque mouvement pour les essais 1 à 24, et en moyenne une fois tous les deux mouvements pour les essais 25 à 72. À l'issue de cette phase d'adaptation, la précision des mouvements était une nouvelle fois évaluée avec les cibles localisées à −14,5 cm et −11,5 cm (16 essais) et aucun feedback visuel n'était fourni sur la précision spatiale des performances motrices. Après cette tâche motrice, les participants effectuaient une nouvelle fois la tâche perceptive (post-test), comme décrite précédemment. Le groupe expérimental conservait le poids attaché au poignet pendant la tâche perceptive (Fig. 1b).

2.4. Enregistrement et analyse des données

Lors de la tâche motrice, les trajectoires du bras étaient enregistrées par la tablette à digitaliser (résolution spatiale 0,1 cm). Les performances étaient analysées uniquement pour les cibles localisées à −14,5 cm et −11,5 cm de la distance maximale atteignable, c'est-à-dire les cibles pour lesquelles aucun feedback n'avait été fourni sur la précision spatiale. Les coordonnées spatiales de la position terminale de chaque mouvement ont été recueillies pour calculer l'erreur spatiale terminale. Cette erreur a été décomposée en une erreur radiale (performance en distance) et une erreur angulaire (performance en direction). L'erreur radiale a été obtenue en calculant la différence entre la longueur du vecteur position initiale-position terminale de la main et le vecteur position initiale-cible (signe négatif pour les hypométries). L'erreur angulaire a été obtenue en calculant l'angle entre le vecteur position initiale-position terminale de la main et le vecteur position initiale-cible (signe négatif pour les déviations vers la droite de la cible). Les paramètres cinématiques et temporels (temps de réaction, durée du mouvement, pic de vitesse, pourcentage de temps pris par les phases d'accélération et de décélération) ont également été analysés. Les données concernant les différentes cibles ont été regroupées lors de l'analyse statistique effectuée pour l'ensemble des paramètres mentionnés.

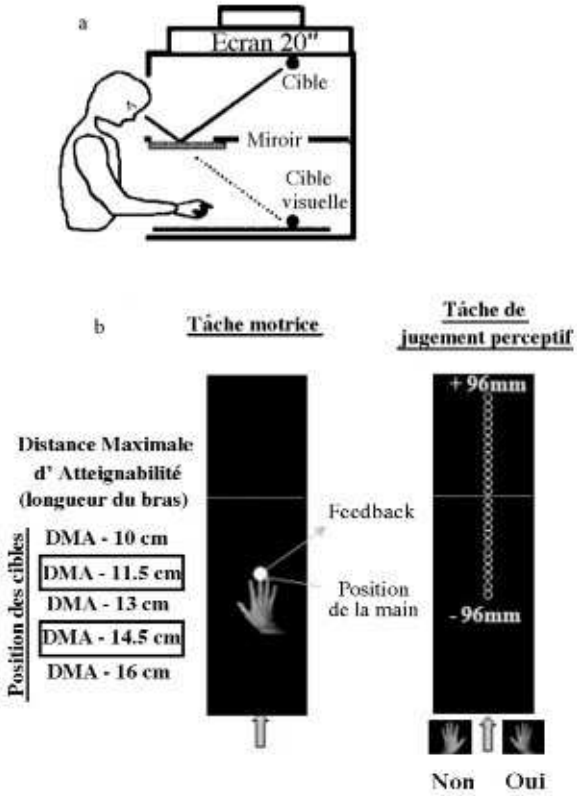


Fig. 1. a : représentation du dispositif expérimental. La partie inférieure du dispositif n'est visible qu'à travers la projection optique au niveau du miroir de l'information visuelle provenant de la partie supérieure du dispositif ; b : cibles présentées dans les tâches motrices et de jugements perceptifs. Un feedback visuel sur la position terminale de la main était donné aux groupes témoin et expérimental pour les cibles situées à −10 cm, −13 cm et −16 cm uniquement. Les performances vers les cibles situées à −11,5 cm et −14,5 cm étaient utilisées pour évaluer la calibration visuomotrice.
a: schematic representation of the experimental apparatus. The bottom part of the apparatus was visible only through optical projection on the mirror of information coming from the upper part of the apparatus; b: targets display in the motor and the perceptual task in the pretest and posttest conditions. Note that a visual feedback was delivered to the experimental and the control group for targets located at −10 cm, −13 cm, et −16 cm only. Movements towards targets located at −11.5 cm and −14.5 cm were used to assess visuomotor calibration.

Lors de la tâche perceptive, les réponses sur le clavier d'ordinateur ont été enregistrées dans un ordinateur de type Macintosh. Le temps séparant l'activation de la touche du clavier de la présentation de la cible visuelle était également enregistré. À partir des réponses atteignable/non atteignable pour chaque cible, la limite de l'espace péripersonnel était obtenue en utilisant une procédure d'ajustement par maximum de vraisemblance (méthode quasi-newton) afin d'obtenir le modèle de régression logistique rendant le mieux compte des réponses (atteignable/non atteignable) des participants pour les 25 positions des cibles visuelles (de 0 mm à ± 96 mm de la distance maximale atteignable avec le bras), à l'aide de l'équation suivante :

$$y = \frac{e^{(\alpha+\beta X)}}{1 + e^{(\alpha+\beta X)}}$$

(où y est la réponse du participant, × la distance, alpha et beta les deux paramètres de l'équation logistique ($-\alpha/\beta$) représente la distance critique à laquelle intervient un changement de réponse (exprimant ainsi la limite de l'espace péripersonnel) et ($\beta/4$) représente une mesure de la pente de la fonction d'ajustement au critère ($-\alpha/\beta$), non analysé dans cette étude.

L'analyse statistique a été effectuée pour les tâches motrices et perceptives séparément, pour l'ensemble des paramètres considérés (temps de réaction, durée du mouvement, précision spatiale, caractéristiques cinématiques) à l'aide d'une analyse de variance à deux facteurs (Anova : « session » [prétest ou post-test]) × « groupe » (témoin ou expérimental) avec mesures répétées pour le premier facteur uniquement. Lorsque la condition de circularité n'était pas respectée (Epsilon inférieur à 1), l'ajustement de Huyn-Feldt était utilisé pour les valeurs de significativité.

3. Résultats

3.1. Tâche motrice

3.1.1. Temps de réaction

Dans la tâche motrice, le temps de réaction était en moyenne de 453 ms et était non différent pour le groupe témoin et le groupe expérimental (respectivement 435 ms et 471 ms, $F[1,18] = 0{,}22$; $p = 0{,}64$) ainsi que lors du prétest et du post-test (respectivement 459 ms et 446 ms, ($F[1,18] = 0{,}35$; $p = 0{,}56$). Une interaction entre ces deux facteurs a toutefois été observée ($F[1,18] = 7{,}96$; $p = 0{,}01$). L'analyse des effets simples associés à cette interaction a montré une tendance pour le temps de réaction à être plus court lors du post-test (397 ms) que lors du prétest (473 ms) pour le groupe témoin ($F[1,18] = 4{,}7$; $p = 0{,}05$), mais pas pour le groupe expérimental ($F[1,18] = 3{,}26$; $p = 0{,}10$, avec post-test : 496 ms et prétest : 446 ms) (Fig. 2).

3.1.2. Performance spatiale

3.1.2.1. Erreur radiale. Lors de la tâche motrice, la précision spatiale en amplitude mesurée par l'erreur radiale était en moyenne de 0,93 mm, ce qui suggère que les mouvements d'atteinte ont été réalisés avec un haut niveau de précision malgré l'absence de feedback visuel pour les essais analysés. Ce résultat témoigne d'une calibration visuomotrice précise, acquise grâce au feedback visuel en fin de mouvement lors des essais précédents et à la répétition des essais. Les performances spatiales se sont avérées équivalentes dans les deux sessions (prétest : −1 mm, post-test : +3 mm, $F[1,18] = 1{,}22$; $p = 0{,}28$), ainsi que pour les deux groupes (groupe témoin : −1 mm, groupe expérimental : +3 mm, $F[1,18] = 0{,}83$, $p = 0{,}37$). Aucune interaction entre les deux facteurs n'a été mise en évidence ($F[1,18] = 0{,}24$; $p = 0{,}63$) (Fig. 3).

L'introduction de la perturbation inertielle pour le groupe expérimental a toutefois provoqué une réduction de l'amplitude du mouvement (−5,2 cm en moyenne) lors du premier mouvement, ce qui montre que l'effet inertiel du poids n'a pas pu être totalement compensé en cours d'exécution du premier mouvement d'atteinte effectué dans la seconde session. À l'inverse, le groupe témoin a produit une erreur radiale de seulement −1,7 cm en moyenne lors du premier mouvement de la seconde session. Cette performance au premier essai est statistiquement différente pour les deux groupes ($F[1,18] = 22{,}65$; $p < 0{,}01$). Par ailleurs, l'erreur lors du premier essai de la session 2 est plus importante que la ligne de base (session 1) pour le groupe expérimental (respectivement −5,2 cm et 1,8 mm, $F[1,18] = 135{,}13$; $p < 0{,}01$) mais pas pour le groupe témoin (respectivement −1,7 cm et −5 mm, $F[1,18] = 4{,}22$; $p = 0{,}07$). On remarque sur la Fig. 4 que l'erreur spatiale a progressivement diminué avec la répétition des essais et la présence d'un feedback terminal pour

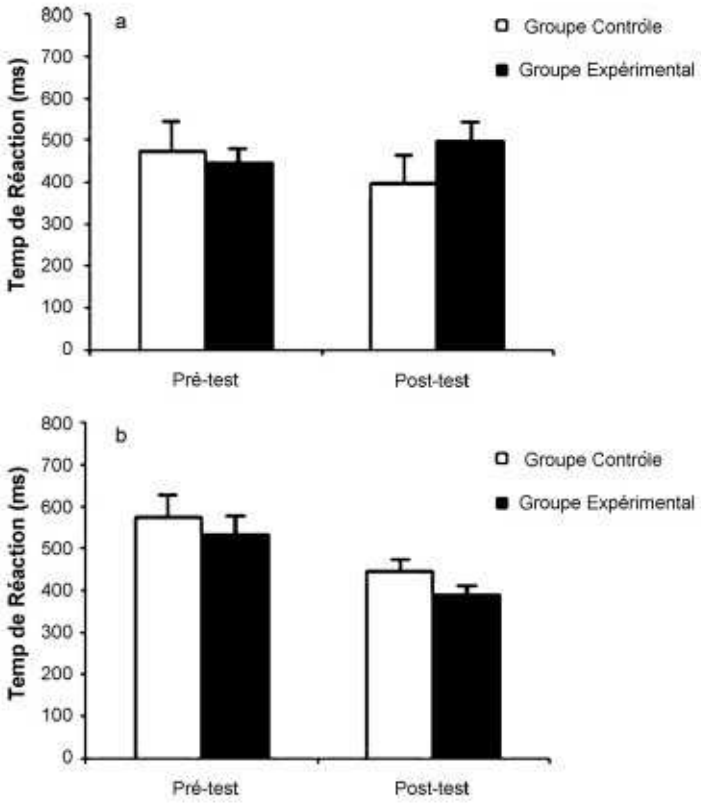


Fig. 2. Temps de réaction (ms) et erreurs-types pour les groupes témoin et Expérimental lors des sessions de prétest et de post-test, pendant a : la tâche motrice ; b : la tâche de jugement perceptif.
Reaction time (mn) and standard deviations for the control group and the experimental group in the pretest and posttest conditions when performing a: the motor task; b: the perceptual task.

les deux groupes. L'apprentissage effectué est toutefois plus important pour le groupe expérimental. Pour ce dernier, la production d'environ dix mouvements successifs a été nécessaire pour ramener les performances spatiales proches du niveau de base.

L'effet de la perturbation inertielle a ainsi pu être observé lors des tous premiers mouvements effectués au cours de la seconde session pour le groupe expérimental. Les performances étaient hypométriques et les participants durent progressivement adapter leur production motrice à la perturbation inertielle en modifiant la force déployée afin d'augmenter l'amplitude des mouvements et ainsi ramener les performances spatiales proches de la ligne de base. Les performances du groupe témoin, quant à elles, sont restées stables tout au long des deux sessions expérimentales.

3.1.2.2. Erreur angulaire. La précision spatiale en direction mesurée par l'erreur angulaire était en moyenne de 1,77 deg, ce qui suggère que les mouvements d'atteinte terminaient leur course en moyenne légèrement sur la gauche de la cible. Cette performance n'a pas été modulée par l'effet groupe (groupe témoin : 1,76 deg et groupe expérimental : 1,79 deg, $F[1,18]=0,01$; $p=0,98$) ou la session expérimentale (ligne de base : 2,41 deg, session 2 : 1,14deg ; $F[1,18]=1,42$; $p=0,25$). On observe toutefois une interaction entre les deux facteurs ($F[1,18]=5,06$; $p=0,03$). Cette

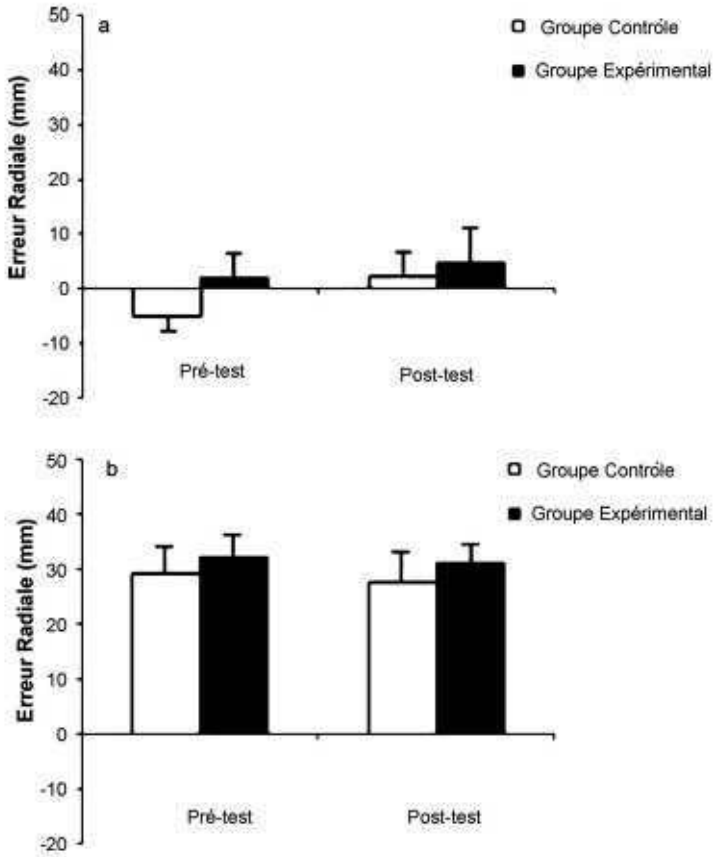


Fig. 3. Erreurs radiales (mm) et erreurs-types pour les groupes témoin et Expérimental lors des sessions de prétest et de post-test, pendant a : la tâche motrice ; b : la tâche de jugement perceptif.
Radial errors (mm) and standard deviations for the control group and the experimental group in the pretest and posttest conditions when performing a: the motor task; b: the perceptual task.

interaction est due au fait que le groupe expérimental a terminé ses mouvements en moyenne davantage sur la droite de la cible lors de la session 2 (−0,05 deg) que lors de la ligne de base (3,62deg, $F[1,18] = 25,9$; $p < 0,01$). Cet effet n'est pas observé pour le groupe témoin (respectivement 1,08 deg et 1,33 deg, $F[1,18] = 0,32$; $p = 0,59$). L'adaptation inertielle se traduit ainsi par une légère déviation des trajectoires motrices vers la droite (Tableau 1).

3.1.3. Paramètres cinématiques

La durée des trajectoires a été en moyenne de 628 ms. Le temps de mouvement était plus court pour le groupe témoin (521 ms) que pour le groupe expérimental (735 ms, $F[1,18] = 6,22$; $p = 0,02$). Il était également plus court lors du prétest (584 ms) que lors du post-test (672 ms, $F[1,18] = 12,3$; $p < 0,01$). De façon intéressante, le temps de mouvement est apparu plus lent lors de la session 2 que lors de la ligne de base pour le groupe expérimental (respectivement 796 ms et 674 ms, $F[1,18] = 13,78$; $p < 0,01$) mais pas pour le groupe témoin (respectivement 548 ms et 495 ms, $F[1,18] = 1,99$; $p = 0,19$). Ainsi, l'adaptation inertielle a entraîné un ralentissement des productions motrices. Concernant la cinématique des productions motrices, on observe que la

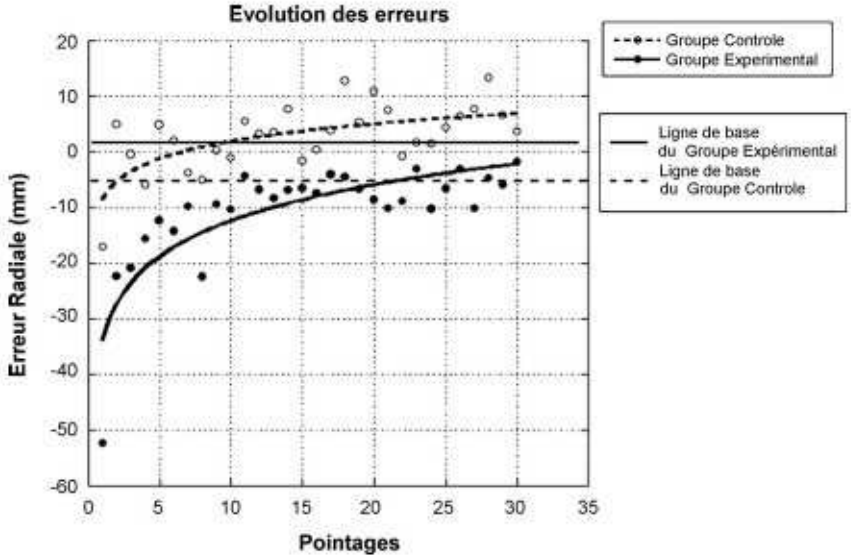


Fig. 4. Évolution des erreurs radiales (mm) sur les 30 premiers essais de la tâche motrice lors de la session 2 pour les groupes témoin et expérimental. Le groupe témoin, qui n'a pas subit de perturbation inertielle, montre peu de différence de performance spatiale par rapport à la ligne de base. En revanche, une hypométrie importante est observée pour le groupe Expérimental qui doit s'adapter à un poids de 1,5 kg. Cette baisse de performance motrice est rapidement compensée grâce aux feedbacks visuels, jusqu'à revenir au niveau de la ligne de base en une dizaine d'essais.

Radial error variation (mm) during the first 30 trials in the motor task (session 2) for the control group and the experimental group. The control group that received no inertial perturbation shows nearly no variation of spatial performance compared to the baseline. Conversely, the experimental group that was required to adapt to the 1.5 kg weight shows a substantial hypometry during the first trials. This inaccuracy recedes within about 10 trials due to the presence of an accurate visual feedback.

vitesse maximale était de 416 mm/s et ne différait pas entre les groupes (groupe témoin : 436 mm/s, groupe expérimental : 396 mm/s ; $F[1,18] = 0,29$; $p = 0,59$), ni entre les sessions expérimentales (session 1 : 421 mm/s, session 2 : 412 mm/s ; $F[1,18] = 0,12$; $p = 0,73$). Le pourcentage pris par la phase d'accélération était en moyenne de 50,9 % et ne différait pas entre les groupes (groupe témoin : 51,2 %, groupe expérimental : 50,6 % ; $F[1,18] = 0,07$; $p = 0,79$), ni entre les sessions expérimentales (session 1 : 50,57 %, session 2 : 51,2 % ; $F[1,18] = 0,33$; $p = 0,57$).

Tableau 1
Moyennes et erreurs-type pour l'erreur angulaire (EA), le temps de mouvement (TM), le pic de vitesse (PV), et la durée de la phase d'accélération (DPA) lors des tâches motrices.

Means and standard deviations for angular error (EA), movement time (TM), peak velocity (PV), percentage of movement time taken by the acceleration period (DPA) for the motor tasks.

	Groupe contrôle		Groupe expérimental	
	Prétest	Post-test	Prétest	Post-test
EA (deg)	1,20 (1,73)	2,33 (1,19)	3,62 (0,74)	−0,05 (0,95)
TM (ms)	494,73 (49,54)	547,50 (53,48)	674,56 (59,62)	796,22 (84,39)
PV $mm\,s^{-1}$	429,70 (48,16)	443,72 (74,95)	412,70 (45,32)	380,00 (49,46)
DPA %	51,44 (1,31)	50,93 (2,06)	49,71 (1,40)	51,54 (1,96)

3.1.4. Estimation subjective de la perturbation inertielle

À l'issue de l'expérience, il a été demandé aux participants du groupe expérimental d'effectuer une estimation d'une part du poids ajouté lors de la phase d'adaptation, et d'autre part de l'effort supplémentaire qui avait été nécessaire pour compenser l'effet de ce poids. Concernant l'estimation du poids, la valeur moyenne rapportée a été de 1,52 kg (écart-type : 0,93 kg) avec une étendue s'étalant de 0,15 kg à 3 kg. Concernant l'estimation de l'effort nécessaire pour compenser la perturbation inertielle, l'estimation faite par les participants a été une augmentation de 122 % en moyenne (écart-type : 51 %), avec une étendue s'étalant de + 50 % à + 200 %.

3.2. Tâche de jugement perceptif

3.2.1. Temps de réaction

Lors de la tâche de jugement perceptif, le temps de réaction moyen était de 485 ms. Aucune différence n'a été trouvée entre le groupe témoin (510 ms) et le groupe expérimental (460 ms, $F[1,18] = 0{,}63$; $p = 0{,}43$). En revanche, les temps de réaction étaient plus courts lors du post-test (416 ms) que lors du prétest (554 ms, $F[1,18] = 49{,}94$; $p < 0{,}01$), ce qui indique une certaine habituation des participants à cette tâche. Aucune interaction entre les facteurs groupe et session n'a été observée ($F[1,18] = 0{,}11$; $p = 0{,}73$, Fig. 2).

3.2.2. Performance spatiale

Par rapport à la distance maximale atteignable, l'analyse des fonctions logistiques a mis en évidence une erreur radiale lors de l'estimation de la limite de l'espace péripersonnel en moyenne de 30 mm. Aucune différence n'a été observée entre le prétest (30 mm) et le post-test (29 mm, $F[1,18] = 0{,}56$, $p = 0{,}46$), ni entre le groupe témoin (28 mm) et le groupe expérimental (31 mm, $F[1,18] = 0{,}31$; $p = 0{,}56$). Aucune interaction entre le groupe et la session n'a été observée ($F[1,18] = 0{,}02$; $p = 0{,}87$). La limite d'atteignabilité s'est donc avérée équivalente dans les deux sessions pour les deux groupes (Fig. 3 et 4).

4. Discussion

Le but de cette étude était d'évaluer si la perception de l'espace péripersonnel peut être influencée par l'adaptation sensorimotrice requise par la présence d'une perturbation inertielle modifiant la masse segmentaire à mobiliser pour atteindre une cible visuelle. En présence d'une perturbation inertielle imprévue (poids de 1,5 kg), le trajet moteur est modifié et la force musculaire doit être ajustée afin d'intégrer ce nouveau paramètre dans l'organisation de la réponse motrice. L'annulation de l'effet de la perturbation par ajustement de l'intensité de la force permet de conserver une précision spatiale satisfaisante en modifiant les paramètres de l'efférence motrice sans modification des conséquences spatiales de l'action. Selon l'hypothèse considérant que les contours de l'espace d'action sont codés en termes d'effort, on pouvait s'attendre à ce qu'une adaptation de cette nature modifie la perception de l'étendue de l'espace péripersonnel (Jeannerod, 1994 ; Proffitt et al., 2003). En analysant les performances temporelles et spatiales des productions motrices, nous avons observé que l'ajout d'un poids sur l'effecteur moteur entraîne une modification substantielle des performances motrices : l'amplitude des mouvements est initialement réduite du fait que le bras utilisé pour la réponse motrice était plus lourd. Cet effet a eu une répercussion sur les temps de réaction et de mouvement qui ont augmentés. Toutefois, le pourcentage de temps pris par la phase d'accélération ou de décélération n'a pas été modifié par la présence de la perturbation inertielle, suggérant que la structure interne des productions

motrices est restée non affectée par la perturbation. Cette imprécision spatiale lors des premiers mouvements soumis à l'ajout imprévisible d'une résistance à l'avancement souligne la difficulté à réguler les déplacements segmentaires sans contrôle visuel direct, c'est-à-dire sur la base des informations proprioceptives seules (Hasan, 2005 ; Sarlegna, 2007). Les mécanismes automatiques de correction d'erreur semblent ne pas pouvoir compenser l'effet de la perturbation, du fait sans doute de son amplitude importante (Brown et Cooke, 1981 ; Gordon et Ghez, 1987). En présence d'une perturbation d'intensité élevée, les corrections intentionnelles au niveau cortical seraient nécessaires pour produire de profonds changements d'activation, notamment d'une amplitude plus élevée que les simples ajustements périphériques de nature réflexe ou automatique (Sarlegna, 2007). Ces changements d'activation intentionnels semblent bien perçus par les participants puisqu'ils estiment a posteriori que la commande motrice doit augmenter en moyenne de 122 % pour compenser l'effet de la perturbation.

La répétition des essais a permis l'adaptation à la perturbation inertielle et environ une dizaine de mouvements a été nécessaire pour réduire quasi-intégralement l'erreur spatiale terminale. Cela est conforme à ce qui a été rapporté lors d'études précédentes concernant l'effet de perturbation inertielle sur la coordination visuomanuelle (Coello et al., 1996). La réduction de l'erreur terminale au cours des essais est principalement sous le contrôle du feedback visuel fourni en fin de trajectoire. Le décours temporel de l'adaptation correspond par ailleurs à ce qui est habituellement observé en présence d'une erreur spatiale terminale induite articiellement. En effet, en présence d'une déviation visuelle d'une amplitude similaire à celle observée dans cette expérience mais produite par le port de lunettes prismatiques, la réduction de l'erreur spatiale terminale nécessite en général la répétition d'une dizaine d'essais (Redding et Wallace, 1997, 2006). L'adaptation se fait principalement par une recalibration progressive du message moteur efférent qui peut être objectivée par l'étude de l'erreur consécutive lorsque l'on annule la perturbation (non évaluée dans cette expérience).

Le résultat important de cette étude concerne l'effet de l'adaptation à la perturbation inertielle sur la perception de la limite de l'espace péripersonnel. La délimitation de l'espace péripersonnel est sujette à variation, dépendant en effet des conditions de test (Carello et al., 1989 ; Robinovitch, 1998 ; Rochat et Wraga, 1997), de la structure de la scène visuelle (Coello et Iwanow, 2006), de la calibration visuomotrice (Bourgeois et al., submitted), de l'intégrité du système sensoriel somesthésique (Coello et Delevoye-Turrell, 2007) ou du système moteur (Coello et al., 2008). Malgré ces variations, l'hypothèse a été faite que le codage des stimuli visuels dans un format moteur permettrait d'évaluer à l'avance la faisabilité des actions possibles vers ces stimuli et contribuerait ainsi à la spécification de la limite de l'espace péripersonnel (Jeannerod, 2001, 2006 ; Coello et Delevoye-Turrell, 2007). Les résultats obtenus dans cette étude et lors des études antérieures (Bourgeois et al., submitted ; Coello et Delevoye-Turrell, 2007 ; Coello et al., 2008) amènent toutefois à penser que la perception de la limite de l'espace péripersonnel s'appuierait moins sur le sens de l'effort produit (modèle inverse, Wolpert et Kawato, 1998) que sur une anticipation des conséquences sensorielles des actions potentielles (modèle direct). En effet, l'adaptation à l'augmentation de la masse du bras engendrant une erreur spatiale d'environ 5 cm ne produit aucun effet sur l'estimation de la limite de l'espace péripersonnel. Ainsi, selon l'hypothèse d'une implication des représentations motrices dans le processus perceptif, le signal de référence permettant la délimitation de l'espace péripersonnel serait davantage lié aux conséquences spatiales des productions motrices, qu'à l'intensité de la force musculaire requise pour déplacer les segments corporels. Cette interprétation est en effet en accord avec les données récentes montrant que la modification transitoire des conséquences spatiales des productions motrices entraîne une modification concomitante de la perception de l'étendue de l'espace d'action (Bourgeois et al.,

submitted). Elle est également en accord avec le fait que l'impossibilité d'utiliser une information périphérique sur le positionnement segmentaire chez les patients déafférentés induit un déficit dans le jugement de ce qui est atteignable (Coello et Delevoye-Turrell, 2007), ou des intentions motrices d'autres personnes (Bosbach et al., 2005). Par ailleurs, cette interprétation s'accorde parfaitement avec les théories idéomotrices du codage des actes moteurs qui postulent que les productions motrices intentionnelles sont représentées sous la forme d'une représentation des conséquences sensorielles attendues, et ces représentations seraient utilisées pour initier et contrôler les mouvements (James, 1890 ; Stock et Stock, 2004).

5. Conclusion

Cette étude visant à tester l'effet de l'adaptation visuomotrice à une perturbation inertielle sur le jugement perceptif de ce qui est atteignable montre que la construction de l'espace péripersonnel s'appuie davantage sur une anticipation des conséquences des productions motrices que sur l'évaluation du coût énergétique associée à ces productions. Ce résultat valide l'existence d'une forme de cognition spatiale basée sur des processus perceptifs intégrant les capacités d'action de l'organisme, une forme de perception incarnée, permettant en cela une représentation fonctionnelle de l'espace environnant (Previc, 1998 ; Proffitt, 2006b). Par ailleurs, les données obtenues semblent invalider l'utilisation du sens de l'effort comme élément déterminant du codage spatial.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre des programmes de recherche financés par la Maison Européenne des Sciences de l'Homme et de la Société Nord-Pas-de-Calais et European Science Foundation, Eurocores CNCC.

Références

Berkeley, G. (1709). Essai pour une nouvelle théorie de la vision. Trad. collective sous la direction de G. Brykman, Œuvres, Tome I, Paris, PUF, 1985.

Berti, A., Frassinetti, F., 2000. When far becomes near: Remapping of space by tool use. Journal of cognitive neuroscience 12, 415–420.

Bosbach, S., Cole, J., Prinz, W., Knoblich, G., 2005. Inferring another's expectation from action: the role of peripheral sensation. Nature neuroscience 8, 1295–1297.

Bourgeois, J., Bartolo, A., Coello, Y., submitted. Sensorimotor adaptation to a biased feedback modifies the visual perception of peripersonal space. Brain Research.

Brain, W.R., 1941. Visual disorientation with special reference to lesions of the right cerebral hemisphere. Brain 64, 244–272.

Brown, S., Cooke, J., 1981. Responses to force perturbations preceding voluntary arm movements. Brain 220 (2), 350–355.

Carello, C., Grosofsky, A., Reichel, F.D., Solomon, H.Y., Turvey, M.T., 1989. Visually perceiving what is reachable. Ecological psychology 1, 27–54.

Coello, Y., Delevoye-Turrell, Y, 2007. Embodiement, space categorisation and action. Consciousness and cognition 16, 667–683.

Coello, Y., Bartolo, A., Amiri, B., Houdayer, E., Derambure, P. (2008). Perceiving what is reachable depends on motor representations: A study using transcranial magnetic stimulation. Plos One, http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371% 2Fjournal.pone.0002862.

Coello, Y., Iwanow, O., 2006. Effect of structuring the workspace on cognitive and sensorimotor distance estimation: no dissociation between perception and action. Perception and psychophysics 68, 278–289.

Coello, Y., Orliaguet, J.P., Prablanc, C., 1996. Pointing movement in an artificial perturbing inertial field: a prospective paradigm for motor control study. Neuropsychologia 34, 879–892.

Cowey, A., Small, M., Ellis, S., 1994. Left visuo-spatial neglect can be worse in far than in near space. Neuropsychologia 32, 1059–1066.
Fischer, M.H., 2000. Estimating reachabililty : Whole-body engagement or postural stability ? Human movement science 19, 297–318.
Fischer, M.H., 2005. Action simulation for others is not constrained by one's own postures. Neuropsychologia 43, 28–34.
Gordon, J., Ghez, C., 1987. Trajectory control in targeted force impulses. III. Compensatory adjustments for initial errors. Experimental brain research 67, 253–269.
Halligan, P.W., Marshall, J.C., 1991. Left neglect for near but not far space in man. Nature 350, 498–500.
Hasan, Z., 2005. The human motor control system's response to mechanical perturbation: should it, can it, and does it ensure stability ? Journal of motor behavior 37, 484–493.
Helmholtz (von): Optique physiologique, volumes I et II, 1867 (Reprint, 1989). Édition Jacques Gabay, Paris.
James, W., 1890. The principles of psychology. Harvard University Press, Cambridge, M.A.
Jeannerod, M., 1994. The representing brain. Neural correlates of motor intention and imagery. Behavioral and brain sciences 17, 187–245.
Jeannerod, M., 2001. Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. Neuroimage 14, S103–S109.
Jeannerod, M., 2003. The mechanism of self-recognition in humans. Behavioural brain research 142, 1–15.
Jeannerod, M., 2006. The origin of voluntary action: history of a physiological concept. Comptes rendus de l'academie des sciences-biologies 329, 354–362.
Lafargue, G., Sirigu, A., 2006. The nature of the sense of effort and its neural substratum. Revue neurologique 162, 703–712.
Martel, L., Grealy, M.A., Coello, Y., 2006. Contribution of retinal and non retinal sources of visual information in egocentric object localisation for action. Current psychology letters 19, http://cpl.revues.org/document1099.html.
Oldfield, R.C., 1971. The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. Neuropsychologia 9, 97–113.
Previc, F.H., 1998. The neuropsychology of 3-D space. Psychological bulletin 124, 123–164.
Proffitt, D.R., 2006a. Distance perception. Current directions in pyschological science 15, 131–135.
Proffitt, D.R., 2006b. Embodied perception and the economy of action. Perspective on pyschological science 1, 110–122.
Proffitt, D.R., Stefanucci, J., Banton, T., Epstein, W., 2003. The role of effort in perceiving distance. Psychological science 14, 106–112.
Redding, G.M., Wallace, B., 1997. Adaptive spatial alignment. Erlbaum, Mahwah, NJ.
Redding, G.M., Wallace, B.J., 2006. Generalization of prism adaptation. Experimental psychology : Human perception & performance 32, 1006–1022.
Robinovitch, S.N., 1998. Perception of postural limits during reaching. Journal of motor behavior 30, 352–358.
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.
Sarlegna, F., 2007. La main vers la cible: intégration multi-sensorielle et contrôle en ligne du mouvement de pointage. L'Annee psychologique 107, 303–336.
Stock, A., Stock, C., 2004. A short history of ideo-motor action. Psychological research 68, 176–188.
Treisilian, J.R., Mon-Williams, M., Kelly, B.M., 1999. Increasing confidence in vergence as a cue to distance. Proceedings of the royal society London B 266, 39–44.
Wolpert, D.M., Kawato, M., 1998. Multiple paired forward and inverse models for motor control. Neural network 11, 1317–1329.

CHAPITRE 6 – EXPERIMENTATION 2

Effet de la calibration et de l'incertitude visuomotrice sur la perception de l'espace péripersonnel

L'étude présentée précédemment a permis d'écarter l'hypothèse d'une implication du sens de l'effort dans le codage spatial. Comme cela a été abordé dans les chapitres précédents, une autre hypothèse propose que l'espace soit perçu en fonction des actions motrices qu'il est possible de réaliser. Plus particulièrement, l'espace péripersonnel serait codé sur la base de l'anticipation des conséquences de gestes d'atteinte produits dans l'environnement, sans nécessiter leur réalisation effective (Coello & Delevoye-Turrell, 2007 ; Gallese, 2007 ; Jeannerod, 2001, 2006, Witt & Proffitt, 2007). A partir des informations sensorielles reçues par l'organisme, des mécanismes internes de prédiction motrice permettraient de simuler un geste moteur, et d'en anticiper les conséquences (Wolpert, Ghahramani, & Jordan, 1995 ; Wolpert & Kawato, 1998 ; Wolpert, Miall, & Kawato, 1998). Cette prédiction des conséquences d'une action permettrait alors d'évaluer la faisabilité, l'efficacité de cette action potentielle, et ainsi de catégoriser les éléments de l'espace en tant qu'atteignables (espace péripersonnel) ou non atteignables (espace extrapersonnel).

Un point crucial concernant les modèles internes impliqués dans ces mécanismes d'anticipation sensorimotrice repose sur leur grande capacité d'adaptation. Afin d'assurer des traitements optimaux et de favoriser une bonne adéquation entre l'environnement et l'organisme, les modèles internes utilisent constamment les retours sensoriels consécutifs aux actions effectuées, pour les comparer avec les prédictions (Wolpert & Flanagan, 2001). En cas de différence entre les retours sensoriels prédits et ceux réellement recueillis, les modèles

internes sont en mesure de se recalibrer afin de réduire les erreurs, et ce de façon automatique et implicite (Clower & Boussaoud 2000 ; Kagerer et al., 1997 ; Slachevsky et al., 2001 ; Wong & Henriques 2009).

Nous avons décidé d'utiliser cette caractéristique des modèles internes afin d'investiguer l'implication des anticipations sensorimotrices dans la perception de l'espace péripersonnel. De précédentes études ont en effet pu montrer qu'il était possible de modifier progressivement la correspondance entre des positions visuelles et les caractéristiques des gestes moteurs dirigés vers ces positions, sans que les participants n'aient conscience de l'adaptation (Magescas & Prablanc, 2006 ; Magescas et al., 2009 ; Mon-Williams & Bingham, 2007). Notre étude a donc consisté à progressivement décorréler la distance visuelle de cibles avec l'amplitude des mouvements d'atteinte correspondants, de façon à ce que selon les conditions, des distances différentes évoquent des gestes identiques, par l'utilisation de feedbacks visuels biaisés à l'insu des participants.

L'expérience consistait ainsi en six sessions successives, chaque session étant composée de deux tâches : une tâche motrice de pointages vers des cibles visuelles, et une tâche perceptive de jugement d'atteignabilité. Dans les tâches motrices, les positions des cibles et les feedbacks visuels indiquant la position de la main en fin de mouvement étaient progressivement décalés de 1,5 cm par session, jusqu'à un décalage final de 7,5 cm en sixième session. La procédure était faite de telle façon que les participants avaient à effectuer rigoureusement les mêmes mouvements du début à la fin de l'expérience : le décalage dans la position des cibles était compensé par un décalage équivalent des feedbacks visuels. D'une session à l'autre, et d'un groupe expérimental à l'autre, exactement le même mouvement pouvait donc correspondre à des cibles à des distances différentes. Les participants étaient ainsi répartis en trois groupes, selon que le décalage consiste à éloigner ou à rapprocher les positions des cibles visuelles, ou qu'aucun décalage ne soit mis en place, pour le groupe

contrôle. Si l'espace péripersonnel repose bien sur l'anticipation des conséquences des actions possibles dans l'environnement, alors nos hypothèses prédisaient un décalage progressif de la limite perçue d'atteignabilité dans les groupes expérimentaux, de même direction et d'amplitude similaire à l'adaptation induite dans la tâche motrice.

Nos résultats ont pu globalement vérifier nos prédictions. Alors que les participants adaptaient leurs mouvements très rapidement et inconsciemment, la limite d'atteignabilité perçue se décalait progressivement au cours des sessions, de façon fortement corrélée à la recalibration sensorimotrice. Nous avons ainsi pu apporter pour la première fois des arguments clairs sur l'implication des processus d'anticipation sensorimotrice dans les jugements perceptifs relatifs à l'espace péripersonnel.

Un résultat inattendu a toutefois été observé dans cette expérience. Lors de la première session où un décalage était introduit dans la tâche motrice, des effets opposés étaient attendus dans les deux groupes expérimentaux. Pourtant, dans les deux cas, et alors que l'adaptation motrice était correctement réalisée en augmentation ou diminution de l'amplitude gestuelle, la limite d'atteignabilité perçue se décalait dans la même direction, pour se rapprocher des participants. Une étude complémentaire portant spécifiquement sur cet effet a permis de mettre en évidence que la simple introduction d'un biais dans les feedbacks visuels, conduisant ainsi à une adaptation, entraînait une augmentation de la variabilité des performances sensorimotrices perçues. Alors même que les mouvements de pointage restaient strictement identiques, le décalage des feedbacks visuels dans une direction aléatoire et sur une amplitude de 7,5 mm entraînait ainsi un décalage de la limite d'atteignabilité d'environ 3 cm, dirigé vers le participant. L'augmentation de l'incertitude concernant les performances sensorimotrices, provoquée par la recalibration sensorimotrice, est ainsi apparue comme modulant l'espace péripersonnel perçu en le réduisant. Cette stratégie conservatrice dans les processus perceptifs, implicite de la part de l'organisme, est ainsi supposée réduire les risques

de percevoir erronément les cibles comme atteignables. En plus de la calibration des modèles internes spécifiant la relation entre une distance visuelle et un geste à produire, le niveau de confiance intrinsèque aux processus sensorimoteurs reposant sur la précision des mécanismes prédictifs, intervient donc également dans la perception des limites d'atteignabilité. En cas d'augmentation du niveau d'incertitude dans les mécanismes prédictifs, une stratégie conservatrice est mise en œuvre en modulant les mécanismes d'anticipation, conduisant à réduire l'étendue de l'espace péripersonnel perçu.

Author's personal copy

Atten Percept Psychophys (2012) 74:1268–1283
DOI 10.3758/s13414-012-0316-x

Effect of visuomotor calibration and uncertainty on the perception of peripersonal space

Jérémy Bourgeois · Yann Coello

Published online: 12 June 2012
© Psychonomic Society, Inc. 2012

Abstract Target selection for action depends not only on the egocentric location of objects estimated from retinal and extraretinal variables, but also on the assessment of current action possibilities. In the present study, we investigated the effect of altering sensorimotor anticipation processes on subsequent perceptual estimates of reachability. To do so, we conducted two experiments in which we changed the relation between visual distance and movement amplitude. Experiment 1 showed that iterative visuomotor adaptation to distorted visual feedback (in steps of ±15 mm, up to a total adaptation of ±75 mm) led to a congruent variation of perceived reachable space, although the first introduction of the shifted visual feedback produced a reduction of perceived reachable space whatever the direction of the feedback shift. Experiment 2 showed that increasing uncertainty about visuomotor performances, by providing a visual feedback randomly shifted in depth (±7.5 mm), produced the same reduction of perceived reachable space in the absence of visuomotor adaptation. Taken together, these data suggest that the visual perception of reachable space depends on a motor-related perceptual system, which is affected by both visuomotor recalibration and reliability of the visuomotor system.

Keywords Perception · Visuomotor recalibration · Reachability · Peripersonal space · Variability

J. Bourgeois · Y. Coello (✉)
Research Unit in Cognitive and Affective Sciences,
University Lille Nord de France,
B.P. 60149, 59653 Villeneuve d'Ascq Cedex, France
e-mail: yann.coello@univ-lille3.fr

Introduction

The way we perceive our spatial environment in relation to our body and action system is a topic of fundamental importance in everyday life and a widely debated theoretical issue in psychology and cognitive neuroscience. Since Berkeley's famous essay on vision (Berkeley, 1709/1732), theorists of perception from different disciplines have defended the idea that the experience of spatiality may proceed from an interpretation of sensory information through reference to the possibilities of action (e.g., Bergson, 1896/1912; Gibson, 1979; Husserl, 1907/1973; Merleau-Ponty, 1945; Poincaré, 1907/1921). To date, convincing arguments in the empirical sciences have been provided supporting the view that the perception of the external world is under the influence of, or even scaled by, action-specific constraints (Barsalou, 2008; Fajen, 2005; Gallese, 2007; Witt & Proffitt, 2008), when, for instance, walking through obstacles (Warren & Whang, 1987), climbing stairs or hills (Bhalla & Proffitt, 1999; Warren, 1984), or manually interacting with objects (Carello, Grosofsky, Reichel, Solomon, & Turvey, 1989; Witt, Proffitt, & Epstein, 2004).

With regard to the latter situation, acting toward objects depends on our ability to discriminate the area of space in which objects can be easily reached (the peripersonal space) from the space in which they are beyond our sphere of influence (the extrapersonal space), thus requiring a transfer of the body to accomplish a given action (Cutting & Vishton, 1995; Previc, 1998). In the past, many studies have shown that people are quite accurate in visually delimiting their peripersonal space (e.g., Bootsma, Bakker, van Snippenberg, & Tdlohreg, 1992; Bourgeois & Coello, 2009; Carello et al., 1989; Coello & Iwanow, 2006; Fischer, 2000; Gabbard, Ammar, & Lee, 2006; Rochat & Wraga, 1997), although perceptual estimates

Author's personal copy

of reachability have been found to be influenced by environmental context (Coello & Iwanow, 2006), emotional state (Kennedy, Gläscher, Tyszka, & Adolphs, 2009), and postural constraints (Fischer, 2000; Gabbard, Cordova, & Lee, 2007; Rochat & Wraga 1997), as well as mental or neurological illness (Coello & Delevoye-Turrell, 2007; Delevoye-Turrell, Vienne, & Coello, 2011).

The fact that reachability estimates are influenced by postural constraints has led to the suggestion that peripersonal space is perceived as a function of and in relation to anticipated action possibilities (Coello & Delevoye-Turrell, 2007; Costantini, Ambrosini, Tieri, Sinigaglia, & Committeri, 2010), elaborated from past experiences about the opportunities, effects, and costs of acting in the environment (Fajen, 2005; Previc, 1998; Proffitt, 2006). Evidence for the contribution of motor-related information in the perception of reachable space is supported mainly by the observation that the neural network involved in the perception of nearby objects (Caggiano, Fogassi, Rizzolatti, Their, & Casile, 2009; Gallivan, Cavina-Pratesi, & Culham, 2009; Grezes, Tucker, Armony, Ellis, & Passingham, 2003) or reachability judgments (Bartolo et al., 2009) includes brain areas that overlap with those recruited for actual motor planning and execution. The involvement of brain motor areas in the perception of reachability was furthermore supported by the effect of depressing the cortical excitability of the motor cortex while a reachability judgment task was performed. By using transcranial magnetic stimulation (TMS) at low frequency, Coello et al. (2008) found an interference effect in a reachability judgment task when TMS was applied over the left motor cortex, which was not observed when TMS was applied over the left temporo-occipital area used as a control site.

The perception of reachable space is, then, thought to depend on a motor-based perceptual system combining visual variables with motor-related information. According to this view, it is assumed that objects in nearby space are automatically coded in a motor format, so that the consequences of acting toward these objects can be anticipated and action feasibility can be evaluated (Gallese, 2007; Jeannerod, 2006). Anticipating the consequences of potential motor actions is thought, then, to represent the mechanism subtending the perceptual distinction between reachable and nonreachable objects (Coello & Delevoye-Turrell, 2007; Jeannerod, 2006). In the same vein, Witt and Proffitt (2008) proposed that motor simulation represents the mediator of action-specific influences on perception. According to this approach, internal motor simulation is thought to provide access to information about a person's ability to perform an intended action (Bidet-Ildei, Sparrow, & Coello, 2011; Fajen, 2005; Witt & Proffitt, 2005), to the anticipated outcome and the energetic costs associated with this particular action (Proffitt, 2006), and finally to the expected changes in the environment following action completion (Witt et al., 2004).

To further investigate the action-dependent perception of reachable space, we evaluated the effect of altering the relation between visual distance and corresponding motor parameters on the perception of peripersonal space. To do so, we designed a manual reaching task in which participants were required to adapt their motor responses in order to compensate for a shift of the visual feedback presented at the movement end point. Several studies have shown in the past that introducing a small distortion in the sensory feedback about motor performance led to an unconscious adaptation of the motor response so as to reduce the mismatch between actual and intended sensory signals (Bernier, Chua, & Franks, 2005; Clower & Boussaoud, 2000; Cressman & Henriques, 2010; Magescas & Prablanc, 2006; Magescas, Urquizar, & Prablanc, 2009; Serrien & Spapé, 2011; Wong & Henriques, 2009). Using a sensorimotor recalibration paradigm, Mon-Williams and Bingham (2007), for instance, showed that the relation between visual distance and reach distance can be modified by providing distorted feedback. The rationale for our study was that if space perception relies on motor anticipation processes, modifying the relation between visual target distance and reach movement should affect the perceived reachable space. In the present study, visual information about movement end point was displaced in steps of 15 mm in the far (shift-away group) or near (shift-toward group) space across six consecutive trial blocks, resulting in a total discrepancy of ±75 mm between movement end point and target location at the final stage of the adaptation period. In addition to the shift of visual feedback, target location was also displaced by 15 mm in every block of trials, so that movement amplitude after adaptation remained unchanged across the whole experiment. This experimental design ensured that any change in the perceived reachable space would be related to the modified relation between perceived visual location and the corresponding motor response, and not to any variation of the kinematic parameters associated with motor responses. In the control group (no-shift group), no feedback shift was introduced. Consequently, after adaptation, depending on the group, similar movement amplitude corresponded to a closer (shift-toward group), farther (shift-away group), or unchanged (no-shift group) target location. Assuming that motor-related information contributes to the perceptual judgment of reachable space, we expected a variation of perceived reachable space of similar amplitude and direction as the visuomotor adaptation. More precisely, performing the same action toward a visual target located at a closer distance should induce a reduction of perceived reachable space. The opposite result was expected when a similar action toward a visual target located at a farther distance was performed.

To anticipate, we found that the variation of perceived reachable space was congruent with the visuomotor adaptation,

Author's personal copy

although a contraction bias of perceived reachable space was observed in the first block of trials of visuomotor adaptation whatever the direction of the visual feedback shift. Consequently, in Experiment 2, we tested the effect of increasing the variability of the visuomotor system on reachability estimates by randomly shifting the visual feedback about movement end point, with no adaptation requirement. We found a similar contraction bias of the perceived reachable space, suggesting that the latter depends on a motor-related perceptual system, which is affected by both visuomotor recalibration and the reliability of the visuomotor system.

Experiment 1

The aim of this experiment was to evaluate whether modifying the relation between visual distance and corresponding movement amplitude (while maintaining the kinematic parameters of motor response) would result in a congruent change of the perceived reachable space. The discrepancy between target visual information and movement amplitude was achieved by iteratively shifting the visual feedback about movement end point in steps of 15 mm across six consecutive blocks of trials, requiring then a total visuomotor adaptation of 75 mm. Assuming that perceived reachable space relies on an action-related perceptual system, the boundary of perceived reachable space was expected to progressively shift across the blocks of trials, congruently with the amplitude and direction of the visuomotor adaptation.

Method

Participants The present experiment involved 30 healthy participants (15 males and 15 females), with normal or corrected-to-normal vision, whose ages ranged from 18 to 30 years (mean age = 24.8, *SD* = 3.1). They were self-declared volunteers and gave their informed consent prior to their inclusion in the experiment. They were all right-handed, as assessed by self-report from a ten-item questionnaire adapted from the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971; the mean laterality quotient was .94, with a range from .79 to 1). Participants were randomly assigned to one of the three groups involved in the experiment (no shift, $n = 10$; shift away, $n = 10$; shift toward, $n = 10$).

Apparatus The experimental apparatus consisted of a rectangular box (60 cm high, 100 cm wide, and 70 cm deep) with the inside divided horizontally by a mirror (see Fig. 1a). A 20-in. computer monitor was placed upside-down on the top surface of the apparatus so that the image generated by the computer was reflected in the mirror and, due to optical geometry, the image from the computer screen projected onto the bottom surface of the apparatus corresponding to the workspace. The mirror was positioned so that the hand was visible at the starting position, but not following movement onset. In order to minimize the participant's ability to use visual cues in the form of reflections from the upper half or the side of the box, the internal surfaces of the box were smooth and painted matt black. No visual information from the external environment was available during the entire experimental session.

The maximum reachable distance was initially estimated within the experimental box for each participant by measuring the distance the participant could reach with the right arm fully stretched out. In the experiment, several visual targets (green dots of 10-mm diameter) were presented along the sagittal body-midline axis, each of them being presented on a dark background. Two target sets were used according to whether the perceptual or the motor task was performed. In the perceptual task, 31 visual targets were randomly presented along the sagittal axis at distances from 110 mm up to 410 mm from the starting position used in the motor task, with an intertarget distance of 10 mm. In the motor task, 5 targets were presented along the sagittal axis. Three of these targets (adaptation targets) were positioned at 80, 110, and 140 mm, respectively, from the maximum reachable distance in the direction of the participant. They were used to allow the participants to calibrate their motor responses on the basis of the visual feedback provided at movement end point (blue dot of 10-mm diameter). The 2 other targets (test targets) were used for evaluating, during the last 12 trials of each motor session, the adaptation of the visuomotor system to the shifted visual feedback (from 0 mm up to 75 mm; see below). They were initially presented at 95 and 125 mm from the maximum reachable distance in the direction of the participant, and movements toward these targets never received any visual feedback (see Fig. 1b).

Procedure In the motor task, participants were taught to move an electromagnetic stylus horizontally on a digitizer tablet, so that its final position overlapped with the visual target. A trial started when the electromagnetic stylus was positioned on the starting location (about 23 cm from the body). A target then appeared, following a 500-ms delay, and disappeared at movement offset when stylus velocity dropped under 5 cm/s for more than 500 ms. In the perceptual task, participants provided reachability estimates for visual targets presented at different distances. The target appeared 500 ms after the participants pressed the space bar of the computer keyboard placed on their lap and disappeared when the participants' response was given. To allow for visual adaptation to the dark room, participants were familiarized with the various response conditions (perceptual and motor tasks) during a period of about 15 min; then they began with the first block of trials of the two experimental tasks.

Author's personal copy

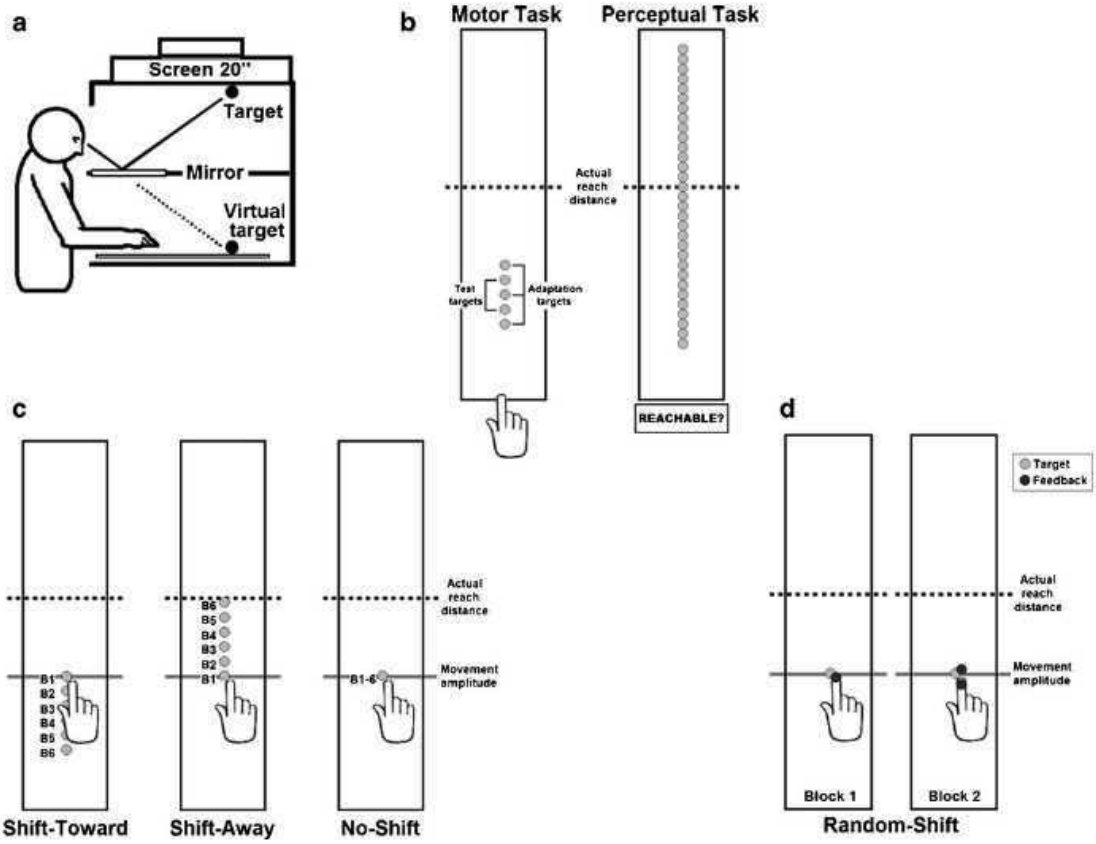


Fig. 1 **a** Schematic representation of the experimental apparatus. The bottom part of the apparatus was visible only through optical projection on the mirror of information coming from the upper part. The hand was visible only at the starting location. **b** Visual targets used in the motor and perceptual tasks. **c** Schematic representation of the variation of target location in the shift-toward, the shift-away, and the no-shift groups across the blocks of trials (B1–B6), considering a single target location. In all groups, similar movement amplitude was required despite the variations of target location depending on the shift of the visual feedback. **d** Schematic representation of the procedure used in Experiment 2 for the random-shift group. In the first block of trials, feedback location corresponds to actual finger location. In the second block of trials, feedback location was randomly shifted in depth by ±7.5 mm according to finger location, suggesting an increase of visuo-motor variability

Participants performed six successive blocks of 184 trials. Each block of trials consisted of the motor task (60 trials), followed by the perceptual task (124 trials). In the motor task, participants were requested to reach the displayed target as quickly and accurately as possible with their right hand. Movements were initially performed toward the adaptation targets at 80, 110, and 140 mm from the maximum reachable distance (48 trials, randomly presented). Visual feedback about movement end point was provided every trial during the first 24 trials, whereas during the last 24 trials, it was provided every 2 trials on average, which allowed for efficient adaptation (Bingham, Coats, & Mon-Williams, 2007). The feedback was available for 500 ms after the target disappeared, the hand being still on the final location. In the blocks of trials 2–6, the position of the visual feedback was shifted by +15 mm in the shift-away group or by −15 mm in the shift-toward group, as compared with the previous block of trials, up to a displacement of ±75 mm in the sixth block of trials. Targets position was also shifted across the blocks of trials, in the same direction and amplitude as the visual feedback (±15 mm), in order to keep the amplitude and direction of reaching movements unchanged during the whole experiment (see Fig. 1c). For instance, in the shift-away group, a participant programmed a movement toward the target located at −10 cm from the maximum reachable distance (say, 50 cm from the body). In the first block of trials, the participant reached this location, and the terminal feedback indicated that the movement end point

Author's personal copy

overlapped with the target location. In the second block of trials, the target was displaced by 15 mm (51.5 cm from the body), and when the participant reached the target, the terminal feedback indicated that the movement end point was 15 mm farther than the target location. The participant had to reduce his/her movement amplitude by 15 mm so that the location of the feedback remained coincident with the target location. Since the target was now located at 51.5 cm from the body, he/she would now perform a 50-cm reaching movement, which is exactly what he/she was doing during the first block of trials. This procedure was repeated in the remaining blocks of trials until the gap between movement end point and target location reached 75 mm. In the no-shift group, the visual feedback was accurate during the whole blocks of trials, and no displacement of the targets was introduced. This experimental design was used to ensure that participants performed movements with the same amplitude during the whole experiment, whatever the group they were assigned to. Thus, manual reaching movements were consistently performed at the same distance with respect to the actual limit of reach, despite the fact that the targets were presented at different distances. Following the set of 48 trials in each block of trials, 12 trials were performed requiring the participant to reach toward the two test targets used to evaluate the current visuomotor calibration (95 and 125 mm from the maximum reachable distance), with no feedback provided at movement end point.

The perceptual task was performed following each repetition of the motor task, and the 31 targets were presented 4 times in a random order in each of the six blocks of trials. Participants had to estimate whether the target presented was reachable with their right hand or not, without having the possibility to actually move their upper limb. This two-alternative forced choice task (reachable–unreachable) was performed by the participants pressing, with the left hand, one of the two prespecified keys on the computer keyboard (counterbalanced across participants). Participants' right hand was positioned in front of them on the sagittal axis and remained still during the whole experiment.

Following the successive periods of visuomotor adaptation, we expected no effect of adaptation on the kinematic parameters of manual reaching movements, whatever the group. However, due to the induced change of the relation between target position and movement parameters, we expected a displacement of the boundary of perceived reachable space of about 15 mm following each visuomotor adaptation period. The shift was expected to result in an extension of perceived reachable space for the shift-away group (farther target location for similar movement amplitude) and a reduction of perceived reachable space for the shift-toward group (closer target location for similar movement amplitude). No shift was expected in the no-shift group (same target location for unchanged movement amplitude).

Data recording and processing In the *motor task*, (x,y) trajectories were registered from the coordinates provided by the digitizer tablet (Wacom UD-1825; temporal resolution, 100 Hz; spatial resolution, 0.1 mm). Spatial and temporal performances were analyzed on the last 12 trials of each block of trials, corresponding to the set of targets for which no feedback about movement end point was provided. End point positions of individual movements were used to compute spatial terminal errors according to the targets' location. In relation to our working hypothesis, constant errors were decomposed into radial (performance in amplitude) and angular (performance in direction) errors. Radial error was evaluated from the difference between movement vector length and target vector length, with a vector origin at the movement starting location (a negative sign was used to indicate undershooting). Angular error corresponded to the angle between the starting-position-to-target vector and the starting-position-to-end-movement-position vector (a negative sign was used for indicating deviations to the right of the target). The kinematic (peak velocity) and temporal (reaction time, movement time, percentage of time taken by the acceleration and deceleration periods) parameters were also examined from hand path. These parameters were estimated essentially to evaluate whether visuomotor recalibration affected the temporal and kinematic properties of manual reaching movements. Performances relating to the different target locations were pooled for statistical investigations, which were carried out on all dependent variables.

In the *perceptual judgment task*, reachability judgments and response times (RTs) were registered by the computer. The perceived boundary of reachable space was determined using a maximum likelihood fit procedure based on the second-order derivatives (quasi-Newton method) to obtain the logit regression model that best fitted the reachable/unreachable responses of the participants for the 31 positions of the target, using the following equation:

$$y = e^{(\alpha + \beta X)} \Big/ \left(1 + e^{(\alpha + \beta X)}\right)$$

in which y was the participant's response, X corresponded to the distance, and $(-\alpha/\beta)$ was the critical value of X at which the transition from one type of response (reachable) to the other type of response (unreachable) occurred, thus expressing the perceived maximum reachable distance. The discrimination threshold was defined as the distance between the critical value of X at which the transition from one type of response to the other type of response occurred and the critical value of X at which the probability associated with the logit function was .84 (Ernst & Banks, 2002). A smaller discrimination threshold indicated an easier separation between reachable and unreachable responses for the participant.

We analyzed RT in the perceptual judgment task by fitting the variation of RT according to target's location, using a

Author's personal copy

Gaussian regression model. Indeed, previous studies revealed that RT usually increases when one approaches the stimuli corresponding to the transition between one possible response (e.g., reachable) and the alternative response (e.g., unreachable; Delevoye-Turrell et al., 2011; see also Hirose, Hagura, Matsumura, & Naito, 2010). Accordingly, maximum RT was expected to occur when the target was presented close to the boundary of reachable space. We then computed the coefficient (r) measuring the correlation between the distance corresponding to the boundary of reachable space and the distance corresponding to maximum RT.

Statistical analyses were carried out separately for the perceptual and the motor tasks on the different variables through a two-way analysis of variance (ANOVA: *block of trials* [B1, B2, B3, B4, B5, B6]×*group* [no shift, shift toward, shift away]) with repeated measures on the first factor only. Normality of performance distribution and homoscedasticity were tested for the different groups in the first block of trials. Furthermore, in case the sphericity assumption was violated (i.e., epsilon smaller than 1), Huyn–Feldt adjustments of the p-values were reported.

Results

Mean arm length, as measured by the distance between the shoulder joint (about 45 cm above the workspace) and the tip of the index finger while the arm was extended was 66.8 cm. Thus, the average maximum reachable distance on the workspace was located at 49.4 cm from the body and at 26.4 cm from the starting position of the hand along the sagittal axis.

Motor task

Reaction time In the motor task, reaction time was, on average, 491 ms (SD = 172 ms). It was not affected by group, $F(2, 27) = 1.47$, $p = .25$, or by block of trials, $F(5, 135) = 0.82$, $p = .53$. There was also no interaction between the two factors, $F(10, 135) = 0.57$, $p = .83$ (see Table 1 for a detailed presentation of the data).

Spatial performance Radial error when the motor task was performed was, on average, 0.07 mm (SD = 35.1 mm) relative to actual target location and did not differ across the blocks of trials, $F(5, 135) = 1.34$, $p = .25$. We found, however, an effect of group, $F(2, 27) = 317$, $p < .01$, and an interaction between group and block of trials, $F(10, 135) = 105.4$, $p < .01$. Simple effects associated with the interaction indicated that radial error was not dependent on the group in block 1, $F(2, 27) = 0.35$, $p = .71$ (for the shift-toward group, −2.1 mm [SD = 13.5 mm]; for the shift-away group, −1.3 mm [SD = 12.7 mm]; for the no-shift group, −5.3 mm [SD = 5.5 mm]), but depended on the group in blocks 2–6 [$F(2, 27) = 35.5$, $F(2, 27) = 71.8$, $F(2, 27) = 219.6$, $F(2, 27) = 592.9$, and $F(2, 27) = 337.9$, respectively; all ps < .01; see Table 1]. Figure 2a, b shows that, as was expected, radial error increased positively across the blocks of trials in the shift-toward group (the variation of performance between blocks 1 and 6 was 71.6 mm), $t(9) = 14.2$, $p < .01$, and negatively in the shift-away group (the variation of performance between blocks 1 and 6 was −68 mm), $t(9) = 16.7$, $p < .01$, and did not vary significantly in the no-shift group (the variation of performance between blocks 1 and 6 was 6.1 mm), $t(9) = 2.27$, $p > .05$. Interestingly, Fig. 2b shows that only a few trials were needed in each block of trials for the participants to adapt to the shifted visual feedback, since the introduced distortion was small and did not modify drastically the relation between visual distance and movement amplitude specified in the previous block of trials.

Angular error was 0.9° (SD = 3.16°), on average, and was not affected by group, $F(2, 27) = 0.43$, $p = .65$. There was also no effect of block of trials, $F(5, 135) = 1.82$, $p = .11$, and no interaction between the two factors, $F(10, 135) = 0.79$, $p = .63$. Thus, hand trajectory ended consistently slightly to the left of the target for all groups and during the whole blocks of trials (see Table 1).

Temporal and kinematic parameters The duration of manual reaching movements was, on average, 888 ms (SD = 279 ms) and was not affected by group, $F(2, 27) = 2.13$, $p = .14$. It varied only slightly in the successive blocks of trials, $F(5, 135) = 2.29$, $p = .05$ (for block 1, 845 ms; for block 2, 881 ms; for block 3, 898 ms; for block 4, 892 ms; for block 5, 907 ms; for block 6, 905 ms), but there was no interaction between the two factors, $F(10, 135) = 1.45$, $p = .17$. There was no effect of visuomotor adaptation on the maximum velocity reached during hand transport (on average, 0.34 m.s-1, SD = 0.11 m.s-1) when the different groups were considered, $F(2, 27)=2.42$, $p = .11$, or blocks of trials, $F(5, 135) = 1.15$, $p = .37$, and there was no interaction between the two factors, $F(5, 135) = 0.95$, $p = .49$. The percentage of time taken by the acceleration period was 41.9 % (SD=6.7 %, and thus, 58.1 % for the deceleration period). It was not affected by group, $F(2, 27) = 0.48$, $p = .62$, and did not vary across blocks of trials, $F(5, 135)= 0.67$, $p = .65$. There was also no interaction between the two factors, $F(5, 135) = 1.05$, $p = .40$. Consequently, the intrinsic characteristics of reaching movements remained unchanged across the blocks of trials in the three groups, and they were thus not affected by the iterative visuomotor adaptation.

Perceptual judgment task

Response time In the perceptual judgment task, RT was, on average, 731 ms (SD = 137 ms). It was not affected by group, $F(2, 27) = 0.04$, $p = .96$. There was, however, an

Author's personal copy

Table 1 Means and standard deviations in Experiment 1 for the location of perceived reachability limit (Boundary), discrimination threshold (DT), response time (RT), distance corresponding to the peak of response time (dRT) in the perceptual task, and for radial error (Rad. Err.), angular error (Ang. Err.), reaction time (RT), movement time (MT), peak velocity (PV), and percentage of movement time taken by the acceleration period (DAP) in the motor task

	Block 1	Block 2	Block 3	Block 4	Block 5	Block 6
No Shift						
Perceptual task						
Boundary (mm)	20.9 (28.7)	15.5 (31.3)	8.1 (32)	4.4 (36.4)	4.3 (34.1)	7.8 (33.3)
DT (mm)	17.3 (7.2)	20 (12.4)	12 (10.3)	12.4 (7.7)	17.9 (13.2)	15.6 (8.1)
RT (ms)	835 (111)	748 (95)	726 (62)	691 (59)	682 (68)	660 (70)
dRT (mm)	20.6 (30.4)	20.4 (28.3)	4.8 (34.7)	−0.3 (53)	−0.2 (35.8)	4.7 (43.3)
Motor task						
Rad. Err. (mm)	−5.3 (5.5)	−3.2 (5.6)	1.4 (8.4)	6.3 (9)	4.5 (7)	0.9 (7.6)
Ang. Err. (deg)	0.8 (3.8)	0.4 (3.1)	0.6 (3.5)	1.3 (3.6)	0.7 (2.5)	0.5 (3)
RT (ms)	429 (98)	416 (89)	434 (65)	430 (111)	443 (91)	424 (106)
MT (ms)	730 (110)	729 (94)	747 (103)	746 (102)	760 (139)	801 (157)
PV(mm/s)	323 (125)	315 (110)	336 (131)	356 (152)	349 (148)	316 (114)
DAP (%)	41.3 (6.2)	41.2 (3.7)	41.2 (4.7)	41.2 (5.4)	42.7 (8.1)	40.8 (7.2)
Shift Away						
Perceptual task						
Boundary (mm)	20.9 (38.9)	−6.5 (35.5)	2.1 (29.5)	5 (29.6)	19.2 (34.7)	31.8 (30.6)
DT (mm)	13.7 (4)	9.3 (8)	13.2 (7.4)	14.9 (7.1)	11.8 (9.2)	13 (7.8)
RT (ms)	829 (177)	782 (169)	723 (161)	696 (135)	692 (168)	666 (123)
dRT (mm)	25.7 (59.3)	−8.9 (40.2)	−0.3 (48.7)	14.4 (46.7)	29.2 (34)	33.6 (31.5)
Motor task						
Rad. Err. (mm)	−1.3 (12.7)	−14.1 (8)	−24.4 (11.3)	40.2 (10.1)	−55 (8)	−69.7 (7.8)
Ang. Err. (deg)	2.1 (4.2)	2.1 (3.2)	1.5 (3.1)	−1.9 (2.8)	0.8 (3.1)	0.9 (3.8)
RT (ms)	514 (152)	508 (212)	510 (198)	504 (511)	513 (190)	496 (149)
MT (ms)	851 (185)	933 (231)	991 (310)	949 (233)	925 (228)	929 (235)
PV(mm/s)	320 (83)	282 (47)	297 (76)	287 (69)	289 (58)	291 (72)
DAP (%)	43.1 (4.2)	43.3 (5.6)	43.1 (7)	44 (5)	43.8 (4.2)	43.8 (5.2)
Shift Toward						
Perceptual task						
Boundary (mm)	29.8 (40.8)	−7.6 (46.7)	−22.2 (47.6)	−39.5 (50.5)	−60 (65.5)	−60.1 (64.1)
DT (mm)	15.9 (8)	12.6 (7.8)	16.6 (8.9)	13.8 (8.5)	13.4 (12.5)	15 (8)
RT (ms)	851 (143)	789 (162)	747 (143)	713 (125)	675 (121)	661 (140)
dRT (mm)	14.8 (74)	−17.2 (57.3)	−18.5 (58.7)	−26.3 (68.8)	−61.4 (70.4)	−56.6 (63.1)
Motor task						
Rad. Err. (mm)	−2.1 (13.5)	15 (9.3)	25.5 (7.9)	39.5 (6)	54 (6.2)	69.6 (17.7)
Ang. Err. (deg)	1.4 (2.6)	1.7 (2.4)	0.3 (2.3)	0 (2.6)	−0.7 (4.8)	0.1 (2.5)
RT (ms)	611 (362)	541 (169)	553 (206)	519 (170)	518 (169)	481 (120)
MT (ms)	955 (305)	982 (383)	957 (388)	981 (382)	1035 (448)	986 (410)
PV(mm/s)	388 (86)	376 (73)	428 (183)	375 (85)	380 (102)	380 (121)
DAP (%)	43.6 (6.2)	41.8 (8.4)	40 (8.4)	40.4 (9.4)	40.2 (10)	39.6 (9.8)

effect of block of trials, $F(5, 135) = 38.64$, $p < .01$, with a progressive decrease of RT across the successive blocks of trials (block 1, 838 ms; block 2, 773 ms; block 3, 732 ms; block 4, 700 ms; block 5, 683 ms; block 6, 662 ms). However, no interaction was observed between the two factors, $F(10, 135) = 0.38$, $p = .95$.

Boundary of perceived reachable space The boundary of reachable space was perceived, on average, at −1.5 mm (SD = 47 mm) with respect to the actual maximum reachable distance. Radial error in reachability estimates was dependent on group, $F(2, 27) = 3.36$, $p = .04$ (for the shift-away group, 12.1 mm [SD = 34.5 mm]; for the shift-toward group,

Author's personal copy

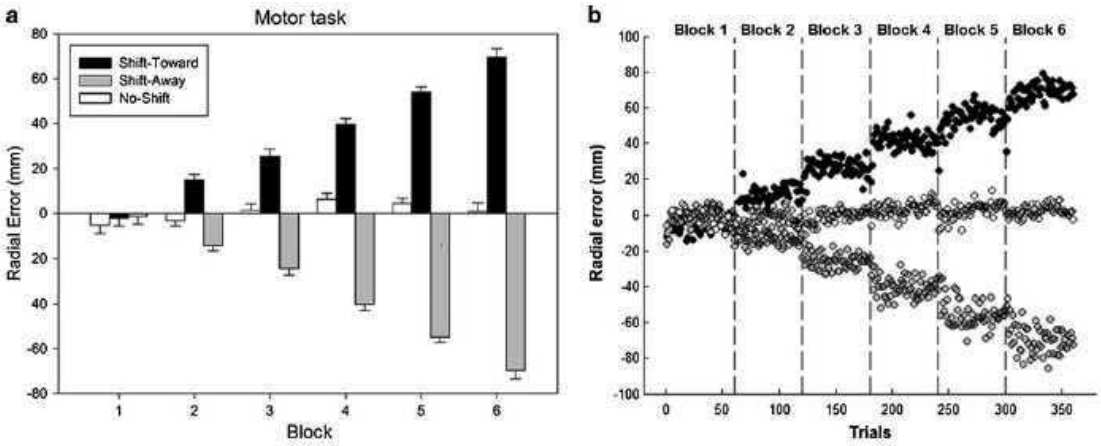


Fig. 2 **a** Mean radial errors (in millimeters) and standard errors for the shift-toward (black), shift-away (gray), and no-shift (white) groups in the six blocks of trials when the motor task was performed, according to actual target distance (0 value). **b** Mean radial errors (in millimetres) for the shift-toward (black), shift-away (gray), and no-shift (white) groups for all trials when the motor task was performed, according to actual target location (0 value). Each dot represents the average radial error for each trial in each group

−26.6 mm [*SD* = 60.1 mm]; and for the no-shift group, 10.2 mm [*SD* = 31.9 mm]; see Fig. 3a). Radial error in reachability estimates was also dependent on block of trials, $F(5, 135) = 16.67$, $p < .01$ (for block 1, 23.8 mm; block 2, 0.5 mm; block 3, −4 mm; block 4, −10 mm; block 5, −12.2 mm; block 6, −6.8 mm). Furthermore, an interaction was observed between the two factors, $F(10, 135) = 14.74$, $p < .01$. This interaction was due to the fact that the boundary of perceived reachable space shifted toward the participant in the shift-toward group, $F(5, 45) = 25.02$, $p < .01$, whereas it shifted away from the participant in the shift-away group, $F(5, 45) = 7.21$, $p < .01$, and did not vary in the no-shift group, $F(5, 45) = 2.46$, $p < .05$. However, a similar performance was observed in the shift-toward and shift-away groups during the two first blocks of trials (see Fig. 3a). In the first block of trials (no-adaptation condition), the different groups showed the same performance while providing reachability estimates, since no visuomotor adaptation was required, $F(2, 27) = 0.20$, $p = .82$. Surprisingly, in the second block of trials, participants adapted similarly to the shifted visual feedback, whatever the direction of the feedback shift, $F(2, 27) = 1.15$, $p = .33$. More specifically, a reduction of perceived reachable space was observed, whereas the shift of the visual feedback was directed away from (shift-away group) or toward (shift-toward group) the perceiver, $t(9) = 0.06$, $p = .95$. However, except for the second block of trials, we observed that the variations of perceptual performances were, overall, in agreement with the iterative visuomotor adaptation to the 15-mm shift of the visual feedback (all ps > .10 when the observed and predicted spatial errors were compared), except in the block of trials 4 for the shift-away group and in the block of trials 6 for the shift-toward groups, where perceptual shift was slightly inferior to the visuomotor adaptation, $t(9) = 3.03$, $p = .01$, and $t(9) = 3.13$, $p = .01$, respectively.

The discrimination threshold, expressing the level of uncertainty in the perceptual judgment, was, on average, 14.3 mm (*SD* = 8.9 mm). It was not affected by group, $F(2, 27) = 0.82$, $p = .45$, or by block of trials, $F(5, 135) = 0.25$, $p = .94$. Furthermore, no interaction between the two factors was observed, $F(10, 135) = 1.31$, $p = .23$. Thus, the difficulty in achieving the perceptual judgment was not dependent on the experimental conditions (see Table 1).

Correlation between motor performance and perceived reachability limit When individual performances were analyzed, radial error (according to actual target location) in the motor task was found to correlate with radial error in the reachability estimates in the shift-toward group (linear correlation coefficient was, on average, r, =,−.86, and 9 participants out of 10 showed a correlation coefficient significantly different from 0; see Table 2). In the shift-away group, linear correlation coefficient was, on average, $r = -.39$. However, as was mentioned above, the boundary of perceived reachable space shifted in an unexpected direction in the second block of trials according to the block of trials 1. When only blocks of trials 2–6 were considered, linear correlation coefficient was, on average, $r = -.70$, and 8 participants out of 10 showed a correlation coefficient significantly different from 0. No correlation between radial errors and reachability estimates was found in the no-shift group, in which no visuomotor recalibration was required (linear correlation coefficient was, on average, $r = -.29$, and only 2 participants out of 10 showed a correlation coefficient significantly different from 0).

Author's personal copy

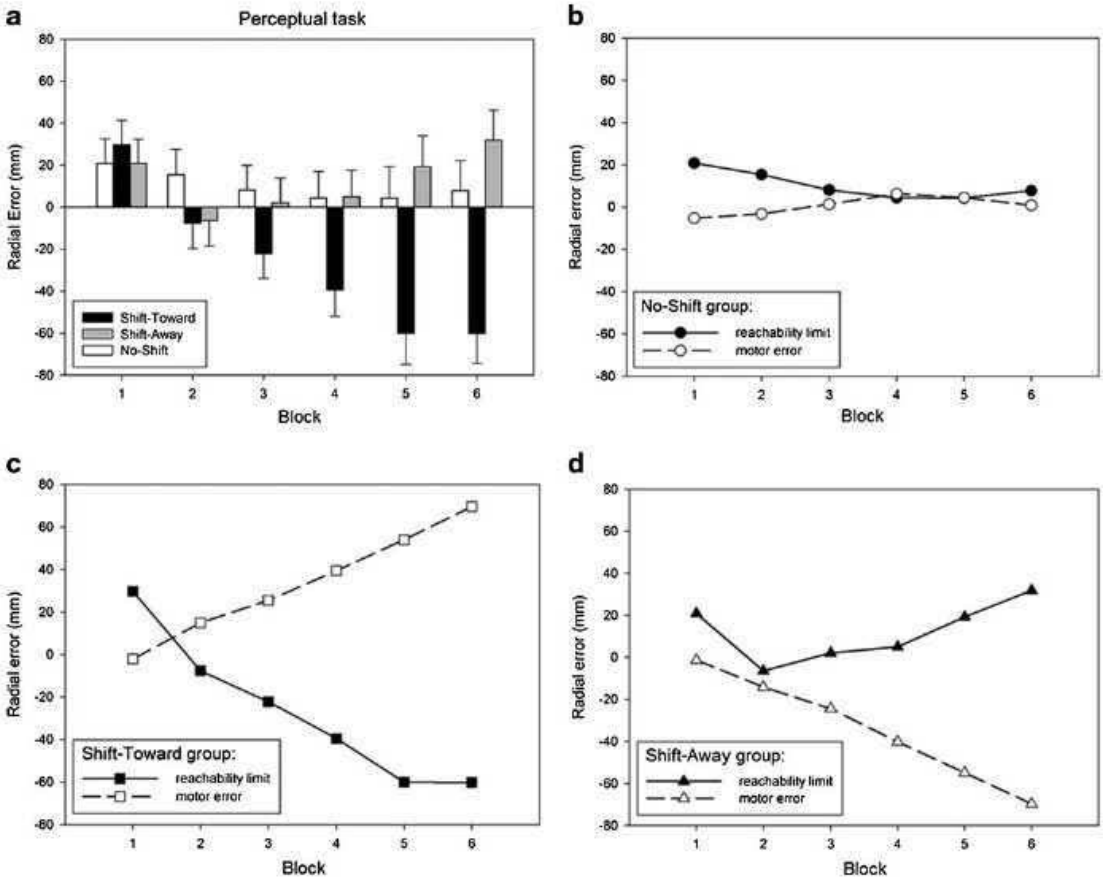


Fig. 3 **a** Radial errors (in millimeters) and standard errors for the shift-toward (black), shift-away (gray), and no-shift (white) groups in the six blocks of trials when the perceptual judgment task was performed. The 0 value represents the actual reachability limit, positive values indicate overestimation, and negative values indicate underestimation. Concurrent effect of adaptation on motor (according to actual target distance) and perceptual (according to actual reachability limit) performances are shown for the no-shift (**b**), shift-toward (**c**), and shift-away (**d**) groups in the six blocks of trials. Note that any change in motor performance goes with a change of similar amplitude in the boundary of perceived reachability, except for the sixth block of trials in the shift-toward group and the second and fourth blocks in the shift-away group

Furthermore, when expressed as a Z score, correlation coefficients in the shift-toward group were not different from correlation coefficients in the shift-away group, $t(9) = 1.14$, $p = .28$, although they both differed from the no-shift group, $t(9) = 4.80$, $p < .01$, and $t(9) = 2.75$, $p = .02$, respectively. As a whole, these results showed a clear effect of the visuomotor adaptation on perceived reachable space, in the sense that any modification in the relation between visual distance and movement parameters led to a concomitant shift in the location of the perceived reachable space (see Fig. 3b–d).

Relation between response time and the boundary of perceived reachable space When fitting RT according to target location using a Gaussian regression model, we found for the no-shift group that maximum RT (1,014 ms) occurred, on average, at a distance of −4.3 mm (SD = 44 mm) from the actual maximum reachable distance (coefficient of determination for the Gaussian fit was, on average, $r^2 = .54$, $p < .01$). For the shift-toward group, maximum RT (1,004 ms) was found to occur, on average, at a distance of −27.5 mm (SD = 68 mm) from the actual maximum reachable distance (coefficient of determination for the Gaussian fit was, on average, $r^2 = .54$, $p < .01$). For the shift-away group, maximum RT (981 ms) was found to occur, on average, at a distance of 15.6 mm (SD = 45.3 mm) from the actual maximum reachable distance (coefficient of determination for the Gaussian fit was, on average, $r^2 = .55$, $p < .01$). The distance at which maximum RT occurred in the perceptual task was different depending on the group and the block of trials, $F(10, 135) = 5.39$, $p < .01$. In the first block of trials, the distance at which maximum RT occurred was

Author's personal copy

Table 2 Individual correlations between the radial error in the motor tasks and the location of perceived reachability limit in the perceptual task, for the shift-toward group, shift-away group, shift-away group when blocks of trials 2–6 are considered, and no-shift group

Participant	Shift Toward (Blocks 1–6)	Shift Away (Blocks 1–6)	Shift Away (Blocks 2–6)	No Shift (Blocks 1–6)
1	−.73 *	−.03	−.25	.68
2	−.89 *	.53	.31	−.58
3	−.91 *	−.23	−.91 *	−.84 *
4	−.99 *	−.06	−.92 *	−.62
5	−.96 *	−.64	−.78 *	−.47
6	−.95 *	−.79 *	−.96 *	.67
7	−.75 *	−.74 *	−.97 *	−.85 *
8	−.66	−.94 *	−.87 *	−.12
9	−.93 *	−.79 *	−.83 *	−.41
10	−.85 *	−.25	−.80 *	−.35
mean	−.86	−.39	−.70	−.29

*Significant correlation coefficient

similar whatever the group, $F(2, 27) = 0.09$, $p = .91$ (for the shift-toward group, 14.8 mm [SD = 74 mm]; for the shift-away group, 25.7 mm [SD = 59.3 mm]; for the no-shift group, 20.6 mm [SD = 30.4 mm]), whereas in the sixth block of trials, it was farther in the shift-away group (33.6 mm [SD = 31.5 mm]) and closer in the shift-toward group (−56.6 mm [SD = 63.1 mm]), as compared with the no-shift group (4.7 mm [SD = 43.3 mm]), $F(2, 27) = 9.29$, $p < .01$ (see Table 1).

The distance corresponding to the maximum RT was found to correlate with the distance of perceived boundary of reachable space across the different groups and blocks of trials, as revealed by the significant linear correlation, $r = .92$, $p < .01$. When the groups were considered separately, the linear regression coefficients were, on average, $r = .89$, $r = .92$, and $r = .91$, in the no-shift, shift-toward, and shift-away groups, respectively (all ps < .01).

Discussion

The aim of the present experiment was to evaluate in a visuomotor task whether adaptation to shifted visual feedback about manual reaching performance would influence the perception of reachable space. As the discrepancy between target location and corresponding motor response was progressively increased by iteratively shifting the visual feedback, a congruent variation of the boundary of perceived reachable space was expected, depending on the direction and amplitude of the feedback shift. Data showed that visuomotor adaptation to shifted visual feedback was successfully achieved in all groups and in all blocks of trials. As a consequence, reaching movements were performed with the same amplitude throughout the experiment, despite a variation of target location of up to ±75 mm. No effect of visuomotor adaptation was observed on movement kinematics, reaction time, and movement time, indicating that intrinsic movement parameters were kept unchanged during the whole experimental session. Furthermore, adaptation was achieved through the repetition of only a few trials when a new shift of the visual feedback was suddenly introduced. These results attest, then, that transient motor adaptation to shifted visual feedback can appear in a very short time period along the spatial dimension tested, without implying a major reorganization of the temporal and kinematic characteristics of the motor output, as demonstrated in several previous studies (Boy, Palluel, Orliaguet, & Coello, 2005; Palluel-Germain, Boy, Orliaguet, & Coello, 2004; Redding, Rossetti, & Wallace, 2005).

Interestingly, none of the participants exhibited awareness of the shifted visual feedback during the whole experiment and even during the postexperiment interview. Despite the large discrepancy between movement end point and target location in the last block of trials (±75 mm), visuomotor adaptation remained unnoticed by the participants, due obviously to the iterative adaptations of small amplitude imposed in the successive blocks of trials (±15 mm), implying mainly automatic processing of spatial errors and unconscious adaptive processes (Serrien & Spapé, 2011; Wong & Henriques, 2009).

Concerning the perceptual task, reachability judgments slightly overestimated actual action capabilities (23.8 mm on average, first block of trials), confirming the results obtained in previous studies (Bootsma et al., 1992; Carello et al., 1989; Coello & Iwanow, 2006; Fischer, 2000; Gabbard et al., 2006; Rochat & Wraga, 1997). In these studies, a tendency toward overestimation was reported—in particular, when estimates of reachability were provided in darkness or in the presence of postural constraints (as in the present study). However, the main result gained in the present study was that the boundary of reachable space as reported by the participants was significantly affected by the visuomotor adaptation to shifted visual feedback about manual reaching

Author's personal copy

performance. Although movement amplitude was kept constant across the experiment, while corresponding to different visual target locations, the change in the relation between movement amplitude and target distance induced by the visuomotor adaptation affected where the boundary of reachable space was perceived. In the shift-toward group, the boundary of reachable space was perceived progressively closer to the perceiver as the feedback about movement end point was iteratively approaching in space. In contrast, in the shift-away group, the boundary of reachable space was perceived progressively farther from the perceiver as the feedback about movement end point iteratively receded in space. Furthermore, we found that RT in the perceptual task varied according to the distance of the target, with peak of RT systematically occurring at a distance corresponding to the perceived boundary of reachable space, which was thus influenced by the visuomotor adaptation (see Hirose et al., 2010, for similar results with graspability judgments).

Thus, changing the visuospatial consequence of acting toward a particular target by introducing a shifted visual feedback about motor performance had a direct and predictable effect on the distance at which the boundary of reachable space was perceived. In the no-shift group, a group in which no distorted feedback was presented, no variation of the boundary of reachable space was observed. By contrast, performing manual reaching actions with the same amplitude for targets located farther away than before adaptation induced the perception of reachability for targets that were initially unreachable. Conversely, performing manual reaching actions with the same amplitude in the presence of targets located closer than before adaptation induced the perception of unreachability for targets that were initially reachable.

Surprisingly, we also noticed that the expected effect of adaptation on perceived boundary of reachable space was not present during the first period of visuomotor adaptation for the shift-away group (block of trials 2). We indeed observed that whatever the direction of the shift of the visual feedback (±15 mm), visuomotor recalibration in the shift-away and shift-toward groups induced a variation of the boundary of reachable space in the same direction and toward a reduction of perceived reachable space. With respect to the methodology used, visuomotor recalibration was thought to occur when the previously learned correspondence between visual distance and reach amplitude was modified by introducing a shift in the visual feedback about movement end point. This recalibration was thought to be dependent on the direction of the feedback shift and, thus, to induce symmetrical variation of the boundary of perceived reachable space in the shift-away and shift-toward groups, which was not observed. A similar asymmetry has been observed by Mon-Williams and Bingham (2007), who reported that visuomotor recalibration is more efficient when leading to a reduction instead of an extension of reach space. However, it is worth noting that in our study, the asymmetry concerned perceptual judgments with greater changes when a reduction was induced, instead of an extension of perceived reachable space, while motor responses adapted similarly in both directions. Moreover, changes of perceptual judgments in the remaining blocks of trials (i.e., after a block of trials 2) were congruent with the visuomotor recalibration, as indicated by individual correlations. The unexpected variation of the boundary of reachable space occurred, then, only in the block of trials in which the distorted feedback was introduced for the first time (block 2), and mainly for the shift-away group.

One possible interpretation for this unexpected effect could be that in addition to introducing a discrepancy between motor response and target visual location (which is thought to induce a recalibration process), shifting the visual feedback may also have resulted in a perceived increase of the variability between expected and actual visual feedback location. Although this remained unnoticed by the participants, this alteration of the movement–target correspondence may have been interpreted as an increased variability of the visuomotor system, leading to a conservative, yet unconscious, strategy affecting the visual perception of reachability (Fajen, 2005; Gabbard et al., 2006; Gabbard, Ammar, & Rodrigues, 2005). Some previous data support this interpretation by showing that increasing uncertainty in a sensorimotor task affects perceptual judgments of object properties (Ernst & Banks, 2002), as well as perceptual learning (Barthelmé & Mamassian, 2009; Shibata, Yamagishi, Ishii, & Kawato, 2009). In the present experiment, the induced discrepancy between visual and motor-related information may then have been concurrently perceived as a sudden increase of the variability of the visuomotor system, resulting in a reduction of the confidence attributed to the sensorimotor anticipatory processes (Gabbard et al., 2006; Gabbard et al., 2005). Modifying the state of confidence may have subsequently influenced the perception of reachable space, inducing a conservative strategy when reachability estimates were provided. The effect of increasing visuomotor variability on reachability estimates would, furthermore, be more expected in the first block of adaptation trials (block of trials 2), since the amplitude of the visual feedback shift remained constant afterward across the following blocks of trials (blocks of trials 3–6), thus maintaining the enhanced variability of the visuomotor system at a constant level.

To test this assumption, we designed a complementary experiment in which the visual feedback about movement end position was randomly shifted (within the interval of ±7.5 mm), but keeping the average relation between target, feedback, and movement end point location unaffected. Our hypothesis was that if slightly increasing the variability of the visuomotor system affects the perception of reachable space, providing a randomly shifted visual feedback about movement end point should influence the location at which

Author's personal copy

the boundary of reachable space is perceived, due to the prevalence of a conservative strategy in this condition.

Experiment 2

The aim of this experiment was to evaluate whether introducing a random, although unnoticed, shift of the visual feedback about motor response accuracy would induce a reduction of perceived reachable space, despite the fact that target location, average visual feedback location, and average motor performance remained unchanged.

Method

Participants, apparatus, and procedure The present experiment involved 10 healthy participants (7 males and 3 females), with normal or corrected-to-normal vision, and ages ranged from 24 to 31 years (M = 27.5, SD = 2). They were self-declared volunteers and gave their informed consent prior to their inclusion in the experiment. They were all right-handed, as assessed by self-report from a ten-item questionnaire adapted from the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971; mean laterality quotient was .96, with a range from .79 to 1). The apparatus and procedure were similar to those in Experiment 1, except for the following details.

The experiment consisted in two successive blocks of 184 trials. Each block of trials consisted of a motor task (60 trials) followed by a perceptual task (124 trials). In the motor task, participants were requested to reach as quickly and accurately as possible with their right hand to the adaptation target presented at 80, 110, or 140 mm from the maximum reachable distance. Visual feedback was provided every trial during the first 24 trials, whereas during the last 24 trials, it was provided every 2 trials, on average (Bingham et al., 2007). The feedback was available for 500 ms after the target disappeared, the hand being still located at the movement end point. In the first block of trials, visual feedback actually corresponded to the movement end point, but in the second block of trials, the position of the feedback was randomly shifted by ±7.5 mm. Thus, manual reaching movements had to be performed to the same distance in the two blocks of trials, but visual feedbacks indicated greater variability of the visuomotor performance in the second block of trials. Following the set of 48 trials in each block of trials, manual reaching movements were performed toward the two test targets used to evaluate the current visuomotor calibration (12 trials toward targets presented at 95 and 125 mm from the maximum reachable distance), with no feedback provided at movement end point.

The perceptual task was performed after each visuomotor task, and the 31 targets were presented 4 times in a random order in the two blocks of trials. The targets were presented at distances of 110 mm up to 410 mm from the starting position used in the motor tasks. As in Experiment 1, the task for the participants was to estimate whether the target presented was reachable or not with their right hand, without having the possibility to actually move their upper limb. Data in the present experiment (random-shift group) were compared with data obtained in Experiment 1 by the no-shift group, for which the visual feedback was always provided on the actual location of movement end point (blocks of trials 1 and 2).

Statistical analyses were carried out separately for the perceptual and the motor tasks on the different variables through a two-way ANOVA (block of trials [B1, B2] × group [no shift, random shift]) with repeated measures on the first factor only. Normality of performance distribution and homoscedasticity were tested for the different groups in the first block of trials. Furthermore, in case the sphericity assumption was violated (i.e., epsilon smaller than 1), Huyn–Feldt adjustments of the p-values were reported.

Results

Mean arm length, measuring the distance between the shoulder joint (about 45 cm above the workspace) and the tip of the index finger while the arm was stretched was 67.9 cm. Thus, the average maximum reachable distance on the workspace was located at 50.5 cm from the body and at 27.5 cm from the starting position of the hand along the sagittal axis.

Motor task

Reaction time In the motor task, reaction time was, on average, 431 ms (SD = 88 ms). It was not affected by group, $F(1, 18) = 0.21$, $p = .65$ (for the no-shift group, 422 ms [SD = 92 ms]; for the random-shift group, 441 ms [SD = 87 ms]). Reaction time was affected by block of trials, $F(1, 18) = 6.18$, $p = .02$ (for block 1, 441 ms [SD = 90 ms]; for block 2, 422 ms [SD = 88 ms]). However, there was no interaction between the two factors, $F(1, 18) = 0.61$, $p = .45$.

Spatial performance Radial error relative to target location when the motor task was performed was −2.72 mm (SD = 6.1 mm), on average, and did not differ across the blocks of trials, $F(1, 18) = 0.04$, $p = .85$. Radial error was also not affected by group, $F(1, 18) = 1.86$, $p = .19$, and no interaction was observed between the two factors, $F(1, 18) = 1.14$, $p = .30$ (see Table 3 for data details). Furthermore, radial error variability was not affected by group, $F(1, 18) = 0.07$, $p = .80$, or by block of trials, $F(1, 18) = 0.01$, $p = .94$, and there was also no interaction between the two factors, $F(1, 18) = 1.43$, $p = .25$. These results show that despite the introduction of a randomly shifted feedback, average radial error and radial error variability

Author's personal copy

Table 3 Means and standard deviations in Experiment 2 for the location of perceived reachability limit (Boundary), discrimination threshold (DT), and response time (RT), and for radial error (Rad. Err.), angular error (Ang. Err.), reaction time (RT), movement time (MT), peak velocity (PV), and percentage of time taken by the acceleration period (DAP) in the motor task

	Random Shift	
	Block 1	Block 2
Perceptual task		
Boundary (mm)	26.9 (23.3)	0.8 (27.9)
DT (mm)	15.3 (9.9)	12.2 (8.9)
RT (ms)	692 (100)	660 (106)
Motor task		
Rad. Err. (mm)	−0.5 (5.7)	−1.9 (7.5)
Ang. Err. (deg)	0.3 (3.4)	1.1 (2.7)
RT (ms)	453 (85)	428 (91)
MT (ms)	706 (150)	713 (128)
PV(mm/s)	408 (160)	381 (131)
DAP (%)	44 (4.3)	43.5 (6.7)

did not differ from those in Experiment 1 in the condition where accurate feedback was provided.

Angular error was 0.66° (*SD*=3.1°), on average, and also was not affected by block of trials, $F(1, 18) = 0.31$, $p = .58$, or by group, $F(1, 18) = 0.01$, $p = .96$. No interaction was observed between the two factors, $F(1, 18) = 1.67$, $p = .21$. Thus, hand trajectory ended consistently slightly to the left of the target in both blocks of trials for the two groups (see Table 3). Participants then performed the manual reaching movements with the same accuracy in both blocks of trials, and not differently from Experiment 1, despite the increased variability in the position of the visual feedbacks in the second block of trials of the present experiment.

Temporal and kinematic parameters The duration of manual reaching movements was, on average, 719 ms (*SD* = 118 ms) and was not affected by block of trials, $F(1, 18) = 0.04$, $p = .84$, or by group, $F(1, 18) = 0.14$, $p = .71$. No interaction was observed between the two factors, $F(1, 18) = 0.06$, $p = .80$. There was also no effect of block of trials on the maximum velocity reached during hand transport (on average, 0.36 $m.s^{-1}$, *SD* = 0.13 $m.s^{-1}$), $F(1, 18) = 1.42$, $p = .25$, no effect of group, $F(1, 18) = 1.72$, $p = .21$, and no interaction between the two factors, $F(1, 18) = 0.44$, $p = .51$. The percentage of time taken by the acceleration period was, on average, 42.5 % (*SD* = 5.3 %, and thus, 57.5 % for the deceleration period). It was not affected by block of trials, $F(1, 18) = 0.08$, $p = .78$, or by group, $F(1, 18) = 1.31$, $p = .27$, and no interaction between the two factors was observed, $F(1, 18) = 0.04$, $p = .85$. Consequently, the intrinsic characteristics of hand movements were kept unchanged across the blocks of trials and were, thus, not affected by the feedback manipulation, since they did not differ from those observed in the no-shift group (Experiment 1), in which no feedback manipulation was used (see Table *3*).

Perceptual judgment task

Response time In the perceptual judgment task, RT was, on average, 734 ms (*SD* = 120 ms). It was affected by block of trials, $F(1, 18) = 14.88$, $p < .01$, (for block 1, 764 ms, *SD* = 126 ms; for block 2, 704 ms, *SD* = 108 ms) and by group, $F(1, 18) = 7.00$, $p = .02$ (for the no-shift group, 791 ms, *SD* = 110 ms; for the random-shift group, 676 ms, *SD* = 102 ms). No interaction between the two factors was observed, $F(1, 18) = 3.16$, $p = .09$.

Boundary of perceived reachable space The boundary of reachable space was perceived, on average, at 16.0 mm (*SD* = 28.6 mm) with respect to the actual reachability capacities. The location in space of the boundary of reachable space was, however, affected by block of trials, $F(1, 18) = 18.57$, $p < .01$ (for block 1, 23.9 mm, *SD* = 25.6 mm; for block 2, 8.1 mm, *SD* = 29.8 mm), but no significant difference was observed between the two groups, $F(1, 18) = 0.13$, $p = .72$ (for the no-shift group, 18.2 mm, *SD* = 29.4 mm; for the random-shift group, 13.9 mm, *SD* = 28.4 mm). However, an interaction between group and block of trials was observed, $F(1, 18) = 7.99$, $p = .01$. Indeed, while the boundary of reachable space was not dependent on the block of trials in the no-shift group, $F(1, 9) = 2.60$, $p = .14$ (for block 1, 20.9 mm, *SD* = 28.7 mm; for block 2, 15.5 mm, *SD* = 31.3 mm), a significant reduction of perceived reachable space was observed in the random-shift group, when the visuomotor variability as provided by the terminal feedback increased, $F(1, 9) = 16.13$, $p < .01$ (for block 1, 26.9 mm, *SD* = 23.3 mm; for block 2, 0.8 mm, *SD* = 27.9 mm; see Fig. 4). These results indicate a specific effect of feedback manipulation on reachability estimates in the present experiment.

The discrimination threshold, expressing the level of uncertainty in the perceptual judgment, was, on average, 16.2 mm (*SD* = 9.8 mm). It was not affected by block of trials, $F(1, 18) = 0.01$, $p = .93$, or by group, $F(1, 18) = 18.5$, $p = .19$. Furthermore, no interaction was observed between the two factors, $F(1, 18) = 14.3$, $p = .25$. Thus, the difficulty in achieving the perceptual judgment was not dependent on the experimental condition.

Discussion

The aim of the present experiment was to evaluate in a visuomotor task whether randomly shifting the visual

Author's personal copy

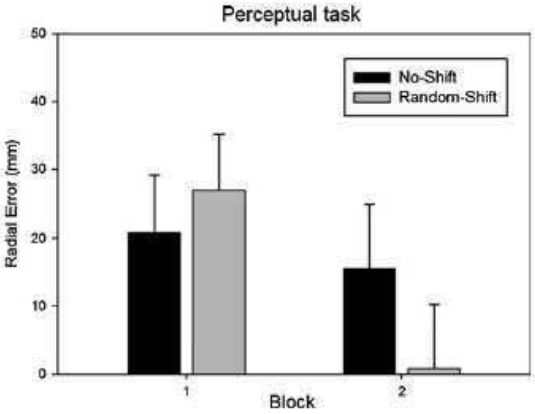


Fig. 4 Radial errors (in millimeters) and standard errors for the random-shift group in Experiment 2 and the no-shift group in Experiment 1, considering the first two blocks of trials when the perceptual task (according to actual reachability limit) was performed. The 0 value represents the actual reachability limit, positive values indicate overestimation, and negative values indicate underestimation

feedback about motor performance would affect afterward the perception of reachable space. Considering the results as a whole, we found that slightly increasing the variability of the visuomotor system, by shifting in a nonpredictable way visual feedback about the spatial accuracy of a reaching movement, led to a reduction of perceived reachable space. In the motor task, spatial accuracy was not affected by random variation of the visual feedback, and intrinsic characteristics of the motor responses (reaction time and kinematic parameters) remained unchanged. Consequently, randomly varying visual information about motor performance induced no adaptation of the visuomotor system, and motor performance was found to be similar to that observed in the no-shift condition. Actually, hand trajectory consistently reached a position corresponding to the average location of the visual feedback close to the center of the visual target. As a consequence, a significant difference was observed between actual motor variability and visual feedback variability, $t(12) = -7.16$, $p < .01$: Visual feedback indicated more variable visuomotor performance, as compared with the actual variability. Randomly shifting the visual feedback about motor performance by ±7.5 mm thus increased uncertainty in visuomotor processing without affecting the average motor response toward the visual targets and its variability.

However, although randomly shifting the visual feedback did not affect average motor performance, it sharply influenced perceptual estimates of reachability. The boundary of perceived reachable space was found to be located 26 mm closer to the perceiver in the presence of a randomly shifted visual feedback, as compared with the condition in which the visual feedback was accurate. This reduction of perceived reachable space can hardly be interpreted as a mere consequence of motor practice, since the same number of motor responses was provided in both groups. The sole difference in the two groups was the presence of a random shift of visual feedback location in the random-shift group, which had proved to affect reachability estimates. In contrast, discrimination threshold was not influenced by the presence of the randomly shifted visual feedback, indicating that the perceptual decision was not more difficult to achieve in this particular condition, as compared with the condition in which visual feedback was constantly accurate. This result strongly suggests that in the present experiment, perceived reachable space was influenced primarily by the perceived reliability of the visuomotor system. Indeed, although the average motor performance remained unchanged (both in accuracy and variability, whatever the accuracy of the visual feedback), increasing the discrepancy between actual movement end point and perceived movement end point and, thus, the uncertainty in visuomotor processing led to a significant reduction of perceived reachable space. Moreover, the reduction of perceived reachable space achieved although the experimental manipulation remained unnoticed by the participants, during both the experiment and the postexperiment interview.

Interestingly, the reduction of perceived reachable space when the variability of the visual feedback (26.1 mm) was increased was found to be of about the same magnitude as the reduction of perceived reachable space observed in Experiment 1 when a constant feedback shift of 15 mm was introduced for the first time (block of trials 2) in the shift-toward (37.4 mm) and shift-away (27.4 mm) groups. It is thus tempting to interpret the unexpected reduction of perceived reachable space for the two groups in this particular block of trials as resulting from a sudden increase of the visuomotor variability leading to an implicit conservative strategy in order to minimize the risk of perceptual error (Fischer, 2000; Rochat & Wraga, 1997). Because visuomotor variability remained unchanged in the following periods of adaptation of Experiment 1 (block of trials 2–6), visuomotor adaptation could occur and also affect, although differently, perceived reachable space. Similarly, the greater effect of visuomotor adaptation on perceived reachable space in the shift-toward group could result from a cumulative effect of visuomotor recalibration and conservative strategy in this condition.

Conclusion

To summarize, the present study extends previous data that have shown that spatial perception can be modified by motor experience (Coello & Delevoye-Turrell, 2007; Proffitt, 2006). It also provides further evidence for the remarkable plasticity of the sensorimotor system, since the relation between the

Author's personal copy

sensory and motor systems was updated following a few movement rehearsals in the presence of the shifted visual feedback, so as to adapt to the new visuomotor constraints (Boy et al., 2005; Palluel-Germain et al., 2004; Redding et al., 2005). The observation that the visual perception of reachable space depends on both calibration and reliability of the visuomotor system represents the original findings of this study. Alhough the critical role of the state of confidence relating to the sensory and motor systems on perceptual decision making has already been suggested in the past (Barthelmé & Mamassian, 2009; Mamassian, 2008; Nagengast, Braun, & Wolpert, 2010), the present study revealed for the first time that it can also influence perceived reachable space. The visual perception of reachable space must, then, be viewed as depending on a motor-related perceptual system, which is affected by both visuomotor calibration and the level of confidence in the visuomotor system.

Acknowledgments This work was supported by grants from the University Lille 3, the Région Nord Pas de Calais and the ANR "Interact" programme from the French Ministry.

References

Barsalou, L. W. (2008). Grounded cognition. *Annual Review of Psychology, 59,* 617–645.

Barthelmé, S., & Mamassian, P. (2009). Evaluation of objective uncertainty in the visual system. *PLoS Computational Biology, 5*(9).

Bartolo, A., Coello, Y., Delepoulle, S., Edwards, M. G., Endo, S., & Wing, A. M. (2009). Neurobiological basis of reachability judgment: An fMRI study, In *Proceedings of the 14th International Conference on Functional Mapping of the Human Brain Mapping*, San Francisco, CA.

Bergson, H. (1912). *Matter and memory.* New York: MacMillan. Original work published 1896.

Berkeley, G. (1709/1732). *An Essay towards a new theory of vision.* London, J. Tonson.

Bernier, P.-M., Chua, R., & Franks, I. M. (2005). Is proprioception calibrated during visually guided movements? *Experimental Brain Research, 167,* 292–296.

Bhalla, M., & Proffitt, D. R. (1999). Visual-Motor recalibration in geographical slant perception. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 25,* 1076–1096.

Bidet-Ildei, C., Sparrow, L., & Coello, Y. (2011). Reading action word affects the visual perception of biological motion. *Acta Psychologica, 137,* 330–334.

Bingham, G., Coats, R., & Mon-Williams, M. (2007). Natural prehension in trials without haptic feedback but only when calibration is allowed. *Neuropsychologia, 45,* 288–294.

Bootsma, R. J., Bakker, F. C., van Snippenberg, F., & Tdlohreg, C. W. (1992). The effect of anxiety on perceiving the reachability of passing objects. *Ecological Psychology, 4,* 1–16.

Bourgeois, J., & Coello, Y. (2009). Role of inertial properties of the upper limb on the perception of the boundary of peripersonal space. *Psychologie Française, 54,* 225–239.

Boy, F., Palluel, R., Orliaguet, J.-P., & Coello, Y. (2005). Dissociation between "where" and "how" judgments of one's own motor performance in a video-controlled reaching task. *Neuroscience Letters, 386,* 52–57.

Caggiano, V., Fogassi, L., Rizzolatti, G., Their, P., & Casile, A. (2009). Mirror neurons differentially encode the peripersonal and extrapersonal space of monkeys. *Science, 324,* 403–406.

Carello, C., Grosofsky, A., Reichel, F. D., Solomon, H. Y., & Turvey, M. T. (1989). Visually perceiving what is reachable. *Ecological Psychology, 1,* 27–54.

Clower, D. M., & Boussaoud, D. (2000). Selective use of perceptual recalibration versus visuomotor skill acquisition. *Journal of Neurophysiology, 84,* 2703–2708.

Coello, Y., Bartolo, A., Amiri, B., Devanne, H., Houdayer, E., & Derambure, P. (2008). Perceiving what is reachable depends on motor representations: A study using transcranial magnetic stimulation. *Plos One, 3,* 1–12.

Coello, Y., & Delevoye-Turrell, Y. (2007). Embodiement, space categorisation and action. *Consciousness & Cognition, 16,* 667–683.

Coello, Y., & Iwanow, O. (2006). Effect of structuring the workspace on cognitive and sensorimotor distance estimation: No dissociation between perception and action. *Perception & Psychophysics, 68,* 278–289.

Costantini, M., Ambrosini, E., Tieri, G., Sinigaglia, C., & Committeri, G. (2010). Where does an object trigger an action? An investigation about affordances in space. *Experimental Brain Research, 207,* 95–103.

Cressman, E. K., & Henriques, D. Y. P. (2010). Reach adaptation and proprioceptive recalibration following exposure to misaligned sensory input. *Journal of Neurophysiology, 103,* 1888–1895.

Cutting, J. E., & Vishton, P. M. (1995). Perceiving layout and knowing distances. In W. Epstein & S. Rogers (Eds.), *Perception of space and motion* (pp. 69–117). San Diego, CA: Academic Press.

Delevoye-Turrell, Y., Vienne, C., & Coello, Y. (2011). Space boundaries in schizophrenia: Voluntary action for improved judgments of social distances. *Journal of Social Psychology, 42,* 193–204.

Ernst, M. O., & Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature, 415,* 429–433.

Fajen, B. R. (2005). Perceiving possibilities for action: On the necessity of calibration and perceptual learning for the visual guidance of action. *Perception, 34,* 717–740.

Fischer, M. H. (2000). Estimating reachability: Whole-body engagement or postural stability? *Human Movement Sciences, 19,* 297–318.

Gabbard, C., Ammar, D., & Lee, S. (2006). Perceived reachability in single- and multiple-degree-of-freedom workspaces. *Journal of Motor Behavior, 38,* 423–429.

Gabbard, C., Ammar, D., & Rodrigues, L. (2005). Perceived reachability in hemispace. *Brain and Cognition, 58,* 172–177.

Gabbard, C., Cordova, A., & Lee, S. (2007). Examining the effects of postural constraints on estimating reach. *Journal of Motor Behavior, 39,* 242–246.

Gallese, V. (2007). The "conscious" dorsal stream: Embodied simulation and its role in space and action conscious awareness. *Psyche, 13,* 1–20.

Gallivan, J. P., Cavina-Pratesi, C., & Culham, J. C. (2009). Is that within reach? fMRI reveals that the human superior parieto-occipital cortex encodes objects reachable by the hand. *Journal of Neuroscience, 29,* 4381–4391.

Gibson, J. J. (1979). *The ecological approach to visual perception.* Hillsadle, NJ: Erlbaum.

Grezes, J., Tucker, M., Armony, J. L., Ellis, R., Passingham, R. E. (2003). Objects automatically potentiate action: an fMRI study of implicit processing. *European Journal of Neuroscience, 17,* 2735-2740.

Hirose, S., Hagura, N., Matsumura, M., & Naito, E. (2010). Human rostral dorsal premotor cortex mediates graspability judgment of external objects by evaluating hand motor capability. *Brain Research, 1313,* 134–142.

Husserl, E. (1973). *Thing and space.* The Hague, Netherlands: Martinus Nijhoff. Original work published 1907.

Author's personal copy

Jeannerod, M. (2006). *Motor cognition*. Oxford: Oxford University Press.

Kennedy, D. P., Gläscher, J., Tyszka, J. M., & Adolphs, R. (2009). Personal space regulation by the human amygdala. *Nature Neuroscience, 12,* 1226–1227.

Magescas, F., & Prablanc, C. (2006). Automatic drive of limb motor plasticity. *Journal of Cognitive Neuroscience, 18,* 75–83.

Magescas, F., Urquizar, C., & Prablanc, C. (2009). Two modes of error processing in reaching. *Experimental Brain Research, 193,* 337–350.

Mamassian, P. (2008). Overconfidence in an objective anticipatory motor task. *Psychological Science, 19,* 601–606.

Merleau-Ponty, M. (1945). *Phenomenology of perception*. London: Routledge.

Mon-Williams, M., & Bingham, G. P. (2007). Calibrating reach distance to visual targets. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 33,* 645–656.

Nagengast, A. J., Braun, D. A., & Wolpert, D. M. (2010). Risk-sensitive optimal feedback control accounts for sensorimotor behaviour under uncertainty. *PLoS Computational Biology, 6*(7).

Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh Inventory. *Neuropsychologia, 9,* 97–113.

Palluel-Germain, R., Boy, F., Orliaguet, J. P., & Coello, Y. (2004). Visual and motor constraints on trajectory planning in a pointing task. *Neuroscience Letters, 372,* 235–239.

Poincaré, H. (1921). *The foundations of science*. New York: Science Press. Original work published 1907.

Previc, F. H. (1998). The neuropsychology of 3-D space. *Psychological Bulletin, 124,* 123–164.

Proffitt, D. R. (2006). Embodied perception and the economy of action. *Perspective in Psychological Sciences, 1,* 110–122.

Redding, G. M., Rossetti, Y., & Wallace, B. (2005). Applications of prism adaptation: A tutorial in theory and method. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews, 29,* 431–444.

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.

Serrien, D. J., & Spapé, M. M. (2011). Motor awareness and dissociable levels of action representation. *Neuroscience Letters, 494,* 145–149.

Shibata, K., Yamagishi, N., Ishii, S., & Kawato, M. (2009). Boosting perceptual learning by fake feedback. *Vision Research, 49,* 2574–2585.

Warren, W. H. (1984). Perceiving affordances: Visual guidance of stair-climbing. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 10,* 683–703.

Warren, W. H., Jr., & Whang, S. (1987). Visual guidance of walking through apertures: Body-scaled information for affordances. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 13,* 371–383.

Witt, J. K., & Proffitt, D. R. (2005). See the ball, hit the ball: Apparent ball size is correlated with batting average. *Psychological Science, 16,* 937–938.

Witt, J. K., & Proffitt, D. R. (2008). Action-specific influences on distance perception: A role for motor simulation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 34,* 1479–1492.

Witt, J. K., Proffitt, D. R., & Epstein, W. (2004). Perceiving distance: A role of effort and intent. *Perception, 33,* 570–590.

Wong, T., & Henriques, D. Y. P. (2009). Visuomotor adaptation does not recalibrate kinesthetic sense of felt hand path. *Journal of Neurophysiology, 101,* 614–623.

CHAPITRE 7 – EXPERIMENTATION 3

Rôle des paramètres dynamiques des objets dans la perception des limites d'atteignabilité

Les études précédentes ont permis de montrer que le facteur critique dans les jugements d'atteignabilité repose non pas sur l'effort impliqué dans un geste moteur d'atteinte de cible, mais sur la correspondance entre la distance visuelle de cette cible et l'amplitude du geste à produire pour l'atteindre. Ces résultats mettent en avant le rôle des mécanismes d'anticipation des conséquences d'une action potentielle pour percevoir le caractère atteignable d'un objet (Coello & Delevoye-Turrell, 2007 ; Gallese, 2007). Dans la présente étude, nous avons voulu étendre ces résultats à la perception de cibles dynamiques.

En effet, la majeure partie des études sur la perception d'atteignabilité concerne des cibles fixes (Bootsma, Bakker, van Snippenberg, & Tdlohreg, 1992; Carello et al., 1989 ; Coello & Iwanow, 2006; Gabbard, Ammar, & Lee, 2006; Gabbard, Ammar, & Rodrigues, 2005 ; Heft, 1993 ; Robinovitch, 1998; Witt & Proffitt, 2008). Pourtant, comme suggéré par Fischer (2000, 2005), les jugements d'atteignabilité concernant des cibles en mouvement nécessitent de prendre en compte le temps de déplacement du membre ainsi que la vitesse de la cible, celle-ci continuant à se déplacer après initiation du geste. Le principe d'anticipation des conséquences d'une action prend donc dans ce cas tout son sens. Il a en effet été montré que les caractéristiques cinématiques des gestes dirigés vers une cible dynamique sont influencées par les paramètres de cette cible (Bootsma & Peper 1992; Van de Kamp 2010). Une vitesse de déplacement de la cible plus importante entraîne des mouvements d'interception plus rapides (Carnahan & McFadyen, 1996; Chieffi, Fogassi, Gallese, &

Gentilucci, 1992; Dubrowski, Ham, & Carnahan, 2000; Van Donkelaar, Lee, & Gellman, 1992). De plus, selon la loi de Fitts (Fitts, 1954 ; Zhai, Kong, & Ren, 2004), une cible de taille plus importante entraîne des mouvements également plus rapides (Chieffi et al., 1992 ; Tresilian, Plooy, & Marinovic, 2009). Ces deux paramètres, la vitesse et la taille de la cible, ont donc à être traités conjointement afin de produire des mouvements d'interception efficaces. Il apparaît donc nécessaire pour l'organisme de pouvoir anticiper à la fois le temps que prendra le geste à effectuer et la position de la cible au moment de l'interception, en plus de la correspondance entre une position visuelle et l'amplitude du geste en question. Par conséquent, si les jugements perceptifs d'atteignabilité reposent bien sur des mécanismes d'anticipation basés sur les caractéristiques des mouvements potentiels, les paramètres de taille et de vitesse de déplacement d'une cible dynamique devraient conduire à des effets différentiels sur l'étendue d'atteignabilité perçue.

Cette étude a ainsi consisté à présenter des cibles en mouvements, dirigées vers le participant. Celle-ci pouvait être de différentes tailles (2,5 ; 8 ; 14 ; 19,4 et 25 mm de rayon) et se déplacer à différentes vitesses (50 ; 66,7 ; 83 et 100 mm/s). Les participants avaient à effectuer deux types de tâches. Dans une tâche perceptive de jugement d'atteignabilité, ils devaient décider à quelle distance de cible celle-ci devenait atteignable. Dans une tâche motrice d'interception, ils avaient pour consigner d'intercepter la cible « dès que possible », c'est-à-dire au niveau de leur limite réelle d'atteignabilité. Chacune de ces deux tâches comportait 400 essais. Si les jugements d'atteignabilité reposent bien sur les mêmes mécanismes sensorimoteurs que les mouvements d'interception, alors les différences de taille et vitesse des cibles devaient entraîner le même type d'effet dans les deux tâches quant à la distance de la cible au moment de l'initiation du mouvement et de la réponse d'atteignabilité.

Nos résultats ont tout d'abord permis de mettre en évidence que les traitements des paramètres des cibles (vitesse et taille) étaient effectués de façon conjointe. Ainsi, à la fois le

temps de mouvement et la précision spatiale lors d'un mouvement d'interception à la distance maximale d'atteignabilité sont modélisés de façon optimale par un index basé sur la multiplication de la vitesse par la taille de la cible en déplacement. Ce modèle permet alors de prédire les performances motrices lors d'actions dirigées vers une cible dynamique : une cible rapide et de taille réduite entraînera un temps de mouvement et un niveau de précision à l'interception équivalent à une cible lente mais de taille plus élevée.

Sur la base de cet index cumulatif, notre étude a également pu montrer que lors d'une tâche motrice d'interception, mais également lors d'une tâche de jugement d'atteignabilité en fonction d'une cible en mouvement, les participants prenaient comme référence le bord de la cible, et pas son centre (bien que la cible dans son ensemble affecte les performances). Dans cette étude, puisque les cibles s'approchaient des participants, l'utilisation de cette partie de la cible était en effet plus pertinente que son centre.

Enfin, les résultats montrent que la taille et la vitesse des cibles ont le même effet sur les réponses des participants dans la tâche motrice et dans la tâche perceptive. Dans la tâche motrice, plus l'index (résultant de la combinaison de la vitesse et de la taille) était élevé, plus le geste d'interception était initié lorsque la cible était proche de la limite d'atteignabilité réelle. Cet effet était retrouvé dans la tâche perceptive, et était de plus d'amplitude équivalente à celui observé dans la tâche motrice.

Notre étude apporte ainsi la démonstration que les jugements perceptifs d'atteignabilité envers des cibles en mouvement reposent bien sur les mêmes mécanismes que les mouvements effectifs d'interception. Comme suggéré par Fischer (2000, 2005), le temps nécessaire à l'exécution d'un mouvement et le déplacement de la cible pendant la réalisation du mouvement sont bien pris en compte de façon équivalente dans les deux types de tâche. Ces résultats confirment donc le rôle des mécanismes d'anticipation sensorimotrice dans la perception de l'espace péripersonnel (Coello & Delevoye-Turrell, 2007). Les jugements

perceptifs d’atteignabilité utiliseraient bien les informations cinématiques du mouvement potentiel pour décider à quel moment une cible sera atteignable dans le futur.

Perceptual judgments of reachability in interceptive movement

Jérémy Bourgeois[1], Joan López-Moliner[2], & Yann Coello[1]

1. URECA (EA 1059), University Lille Nord de France, France
2. Grup Visió I Control de l'Acció, and Institute for Brain Cognition and Behavior (IR3C), Universitat de Barcelona, Catalonia, Spain

Running title: Perceived reachability of dynamic stimuli

Keywords: Vision, Dynamic stimuli, Interceptive movements, Reachability

Mailing Address:
Pr. Yann COELLO
URECA
Université Charles De Gaulle – Lille3
BP 60149
59653 Villeneuve d'Ascq cedex, France
Tel: +33.3.20.41.64.46 -
Fax: +33.3.20.41.60.32
Email: yann.coello@univ-lille3.fr

Abstract

The perception of what is at hand depends not only on the egocentric distance estimation of visual objects, but also on the assessment of current action possibilities. In the present study, participants had to perform hand-to-target reaching movement towards dynamical visual stimuli of different sizes moving at different velocities, and perceptual estimations of reachability of similar dynamical visual stimuli. We found that movements' initiation and kinematic characteristics were influenced by the size and the velocity of the approaching visual target. An index of difficulty combining target size and velocity was found to account for the variation of movements' parameters, in particular when considering the proximal edge of the target instead of its center. Reachability judgments were influenced by target properties in the same way as actual motor performances, i.e. visual targets were perceived as reachable at a farther location when decreasing target velocity or target size. Considered together, these data thus provide additional support for the involvement of a motor-dependent perceptual system in the specification of what is at hand in a dynamical visual scene.

Introduction

Peripersonal space is a particular area of space relatively to an individual, delimitating the objects that can be directly acted upon (Coello & Delevoye-Turrell, 2007). On the contrary, objects beyond this area, in extrapersonal space, are outside hand-reaching distance and necessitate a displacement of the whole body to be reached and manipulated (Carello, Grosofsky, Reichel, Solomon, & Turvey, 1989; Cutting & Vishton, 1995; Fischer, 2000, 2005; Previc, 1998). Peripersonal space perception depends therefore on sensory distance estimation as well as on representations of body properties such as arm length (Longo & Lourenco, 2007) and motor capabilities (Bourgeois & Coello, 2012; Witt & Proffitt, 2008).

Behavioral and neuropsychological evidences have been provided that support the existence of distinct representations of peripersonal and extrapersonal space within the brain. For instance, brain injury in the right parietal cortex is often associated with symptoms of neglect which was found to be manifest in either the peripersonal space (Halligan, & Marshall, 1991) or extrapersonal space (Cowey, Small, & Ellis, 1994). Moreover, increasing the size of peripersonal space by tool-use, thus extending arm-reaching distance, was found to modify the area of space where neglect symptoms can be objectivated (Berti, Smania, & Allport, 2001). Furthermore, specific neural networks were reported to be activated only in the presence of reachable stimuli (Caggiano, Fogassi, Rizzolatti, Thier, & Casile, 2009; Grezes, Tucker, Armony, Ellis, & Passingham, 2003; Gallivan, Cavina-Pratesi, & Culham, 2009). These networks, including the frontal and parietal cortices as well as the cerebellum, were found to overlap with those involved in motor planning and execution (Bartolo, Coello, Delepoulle, Edwards, Endo, & Wing, 2009; Holmes, 2004; Làdavas, 2002; Maravita, Spence, & Driver, 2003). In agreement with this, Coello, Bartolo, Amiri, Devann, Houdayer, and Derambure (2008) reported an interference effect in a reachability judgment task when transcranial magnetic stimulation (TMS) was applied over the motor cortex. The fact that no

interference was observed when TMS was applied over the temporo-occipital area used as a control site underlined the importance of motor-related information in the perception of reachable space.

Behavioral studies have also provided converging evidences supporting an implication of the motor system in the perception of reachable space (Fischer, 2000; Gabbard, Ammar, & Lee, 2006; Robinovitch, 1998; Rochat & Wraga, 1997). Using a visuomotor recalibration paradigm, Bourgeois and Coello (2012) reported for instance that modifying the relation between the visual distance of a target and the corresponding motor amplitude required to reach it affected the size of perceived reachable space in a predicted way. Indeed, extending arm-reaching distance for similar target location resulted in a reduction of perceived size of reachable space, and the opposite effect was observed when shortening arm-reaching distance for similar target location. The perception of peripersonal space is thus thought to rely on a motor-dependent perceptual system combining visual signals informing about object location in space with motor signals informing about the cost and effect of acting in the environment (Coello & Delevoye-Turrell, 2007; Costantini, Ambrosini, Tieri, Sinigaglia, & Committeri, 2010).

So far, reachability judgment have been mainly studied using static stimuli presented within stable visual environments, and only few studies have investigated reachability judgments in the presence of moving objects (Fischer, 2000, 2005; Rochat & Wraga, 1997; in the latter, targets only passed by the participant). Although, detecting when a moving object is entering one's peripersonal space is of crucial importance in daily activities, when one wish to interact with it or on the contrary to avoid it when representing a potential threat. In agreement with this, Fischer (2000, 2005) observed that the direction of a moving target (toward or away from the participant) affects the size of perceived reachable space. In these studies, approaching targets were perceived as reachable at a farther location than receding

targets, which was interpreted as highlighting an implication of motor processes in the perceptual task (for converging findings and interpretation see also Delevoye-Turrell, Vienne and Coello, 2011). In support of this interpretation, Field and Wann (2005) reported that perceptually judging the time to collision with a moving visual object activates brain motor regions, in particular in the central sulcus and the supplementary motor area, though the perceptual task was performed in the absence of any actual motor action. One may thus expect perceptual judgments of reachability to be influenced by the kinematic properties of moving targets, though this has never been properly investigated so far.

In the past, a large number of studies has investigated how actual interceptive movements deal with moving target properties. Brenner and Smeets (1996) for instance showed that dynamic properties of moving target are anticipated at the time interceptive movement was initiated (see also Dubrowski, Ham and Carnahan, 2000). More precisely, interceptive timing is thought to mainly rely on an estimation of the time remaining before contacting the target with the hand at a particular location in space, which depends not only on actions capacities, but also on the velocity and size of the visual target (Bootsma & Peper 1992; Van de Kamp 2010). In agreement with this, increasing target velocity causes movement time to be shorter and movement peak of velocity to be higher (Carnahan & McFadyen, 1996; Chieffi, Fogassi, Gallese, & Gentilucci, 1992; Dubrowski, Ham, & Carnahan, 2000; Van Donkelaar, Lee, & Gellman, 1992), obviously to improve the temporal accuracy of motor responses in coincidence-timing tasks (Rodríguez-Herreros & López-Moliner, 2011). Similarly, increasing target velocity induced faster reaction times at movement initiation (De Lussanet, Smeets & Brenner, 2004) and affected the direction of the motor interceptive response (Brenner, De Lussanet, & Smeets, 2002; Brenner & Smeets, 2007) as well as the location of the manual interception (Chieffi et al., 1992). In general, increasing target's velocity resulted in a higher velocity of the hand and induced interceptions

at closer distance (Dubrowski, Ham and Carnahan, 2000). Target size is also known to influence movement kinematics in interceptive tasks. In agreement with Fitts' law (Fitts, 1954, see also Zhai, Kong, & Ren, 2004), it was shown that motor responses towards large-size moving targets in a coincidence-timing task are performed with higher velocity than motor responses towards small-size moving targets (Chieffi et al., 1992 ; Tresilian, Plooy, & Marinovic 2009).

In these studies, interceptive performances were studied while occurring within reachable space and none of them investigated when and at which distance an approaching target was identified as potentially interceptable, which represents the aim of the present study. Indeed, assuming that perceptual judgments of reachability rely on a motor-dependent perceptual system (Coello & Delevoye-Turrell, 2007; Witt & Proffitt, 2007; Gallese, 2007), one may expect reachability judgments about moving targets to be influenced by the intrinsic (i.e. size) and extrinsic (i.e. velocity, direction) properties of the moving target, similarly as motor responses are in an actual interceptive task. Considering that target size and velocity affect movement initiation, movement duration as well as interception location, one may expect large-size and fast targets to be judged as reachable at a closer location than small and slow targets, with a difference correlating with that observed in the actual interceptive task.

Methods

Participants

Seven right-handed participants (three males) declared volunteer participation to this study and were naive with respect to its purpose. None of them reported any sensory or motor deficits and all had normal or corrected-to-normal vision. This research was performed in agreement with the local ethical committee guidelines.

Apparatus and stimuli

Computer-generated stimuli were projected on a horizontal two-way mirror placed 44 cm above a graphic tablet (sample rate: 60 Hz, spatial resolution: 1024 x 768 pixels). The stimuli consisted in visual targets having the form of a white dot of different sizes (2.5, 8, 14, 19.4 and 25 mm of radius) moving at different velocities (50, 66.7, 83 and 100 mm/s). Participants were seated in front of the apparatus and could see the visual target projected on the horizontal mirror as well as their hand through the mirror while moving it towards the visual target. In each trial, the target appeared at a random position outside the screen and then converged toward a position located at the participant location (64 cm from the center of the screen) following an angle randomly chosen between -17.7° and +17.7°.

Procedure

Participants performed successively a perceptual and a motor task. The perceptual task consisted in 400 trials in which they were requested to press a trigger button with the forefinger on a joystick when they estimated that the approaching target was just reachable, without performing any actual reaching movement. The motor task consisted in 400 trials in which participants were requested to perform a manual reaching movement in order to hit the approaching target as soon as this was possible. Participants were requested to reach the target with the arm fully extended, at a location corresponding to the actual limit of what they can reach. In each task, targets' size and velocity were randomly selected leading to 20 combinations (5 sizes x 4 velocities), and each combination was presented 20 times.

Data recording and analysis

Actual reach limit was computed for each participant on the basis of the coordinates on the tablet corresponding to the location of their hand while maintaining their arm fully

stretched and moving it all along the fronto-parallel plane. We also computed the distance of the target according to the maximum reachable distance at response time in the perceptual task and at movement initiation in the motor task (positive values indicated overestimation, i.e., a target located beyond actual reachability limit). We then computed movement times and spatial errors at interception with the target in the motor task.

In order to analyze the data while taking into account both the variation of size and velocity of the targets, we performed a preliminary analysis consisting in assessing how the size and velocity of the target were combined. We computed a first index of difficulty expressing the ratio between the size and the velocity (IDs/v). According to this ratio, a low index value corresponded to a more difficult interceptive task (small size, high velocity), whereas a high index value corresponded to a less difficult interceptive task (large size, low velocity). We also considered a second index of difficulty, defined as the size times the velocity of the target (IDs$*$v). Because fast targets are known to induce fast and earlier motor responses, so as large-size targets, IDs$*$v was thought to account well for the cumulative effects of these two parameters. In order to assess which of IDs/v or IDs$*$v better accounted for the performances in the motor task, we fitted end-point spatial errors and movement times data according to IDs/v and IDs$*$v. Because IDs/v is related to the difficulty of the interceptive task, one expected end-point spatial error at target interception to be more accounted for by IDs/v and to be small when IDs/v reached a higher value (i.e. in the presence of large and slow targets). Likewise, because IDs$*$v is related to the velocity of the interceptive action, one expected movement time (MT) to be more accounted for by IDs$*$v and to be small when IDs$*$v reached the highest values (i.e. in the presence of large and fast targets). We performed likelihood ratio tests based on chi-squared values to statistically assess which of IDs/v or IDs$*$v was the best model to account for the observed data, giving an optimal goodness of fit.

In these tests, a larger chi-squared value indicates a better fit. Adjusted r-squared and p values are also reported.

Because interceptive actions could be performed according to the center or the proximal edge of the target, we also analyzed which part of the target was used by the participant to trigger the motor and perceptual responses. Indeed, targets were located across a small range at RT (average standard deviation of 1.2 cm in the perceptual task, and 3.1 cm in the motor task), while targets radius varied from 0.25 to 2.5 cm. Since target radius varied from 0.25 to 2.5 cm, computing target location at the time the participants provided their motor or perceptual responses would provide different results depending on whether computation was made in reference to the center or to the edge of the target. Indeed, due to the stimuli used, the center of a small target could be located nearer the participant than the center of a large one, while the edge of the small target would be located farther than that of the large target. To assess which reference point was predominantly used by the participants, we plotted the averaged target location (in relative value according to maximum reachable distance) as a function of $IDs_{*}v$, considering either the center or the proximal edge of the target in the motor and the perceptual tasks. We also computed normalized standard deviation, i.e. the ratio of the standard deviation of the relative position of the target to the mean of the relative position of the target (SD/mean). We then compared the relative target locations (mean and normalized SD) in the perceptual and motor task.

Results

Predictive value of $IDs_{*}v$ and IDs/v

Table 1 shows that for both MT and spatial errors, the best fit was undoubtedly obtained with the $IDs_{*}v$. Furthermore, logarithmic functions fitted the relation between MT and $IDs_{*}v$ and between spatial errors and $IDs_{*}v$ more efficiently than linear functions, with

respectively $\chi^2(18) = 35.05$, $r^2 = .817$, $p < .001$ when considering MT, and $\chi^2(18) = 46.3$, $r^2 = .896$, $p < .001$ when considering spatial error (see Figure 1). Data analysis revealed that both spatial errors and movement times decreased when increasing IDs∗v. Furthermore, spatial performance appeared to be tied to movement time. Data showed that spatial error was highly correlated with movement time ($r^2 = .823$, $p < .001$). High spatial errors at target intercept were thus in relation with longer movement times (see Figure 2).

This data analysis revealed then that the multiplicative combination of target parameters (size and velocity) constituted the best predictive factor that accounted for movement spatial accuracy and duration in the interceptive task performed near the boundary of reachable space. Then, targets with a higher IDs∗v value induced a faster motor response (i.e. a smaller MT) and a better spatial accuracy (i.e. a smaller spatial error at interception). We thus used IDs∗v as a dependent variable in the remaining data analyses.

		ID	
		s/v	s∗v
MT	Linear function	$\chi^2(18) = 3.94$, $r^2 = .133$, $p = .047$	$\chi^2(18) = 22.63$, $r^2 = .659$, $p < .001$
	Logarithmic function	$\chi^2(18) = 8.35$, $r^2 = .305$, $p = .004$	$\chi^2(18) = 35.05$, $r^2 = .817$, $p < .001$
Spatial Error	Linear function	$\chi^2(18) = 9.03$, $r^2 = .328$, $p = .003$	$\chi^2(18) = 39.17$, $r^2 = .851$, $p < .001$
	Logarithmic function	$\chi^2(18) = 11.91$, $r^2 = .418$, $p < .001$	$\chi^2(18) = 46.3$, $r^2 = .896$, $p < .001$

Table 1: *χ^2 values, adjusted r^2 values and their significance for the linear and logarithmic functions that we have fitted to the Movement Time and Spatial Error data points, for IDs/v and IDs∗v.*

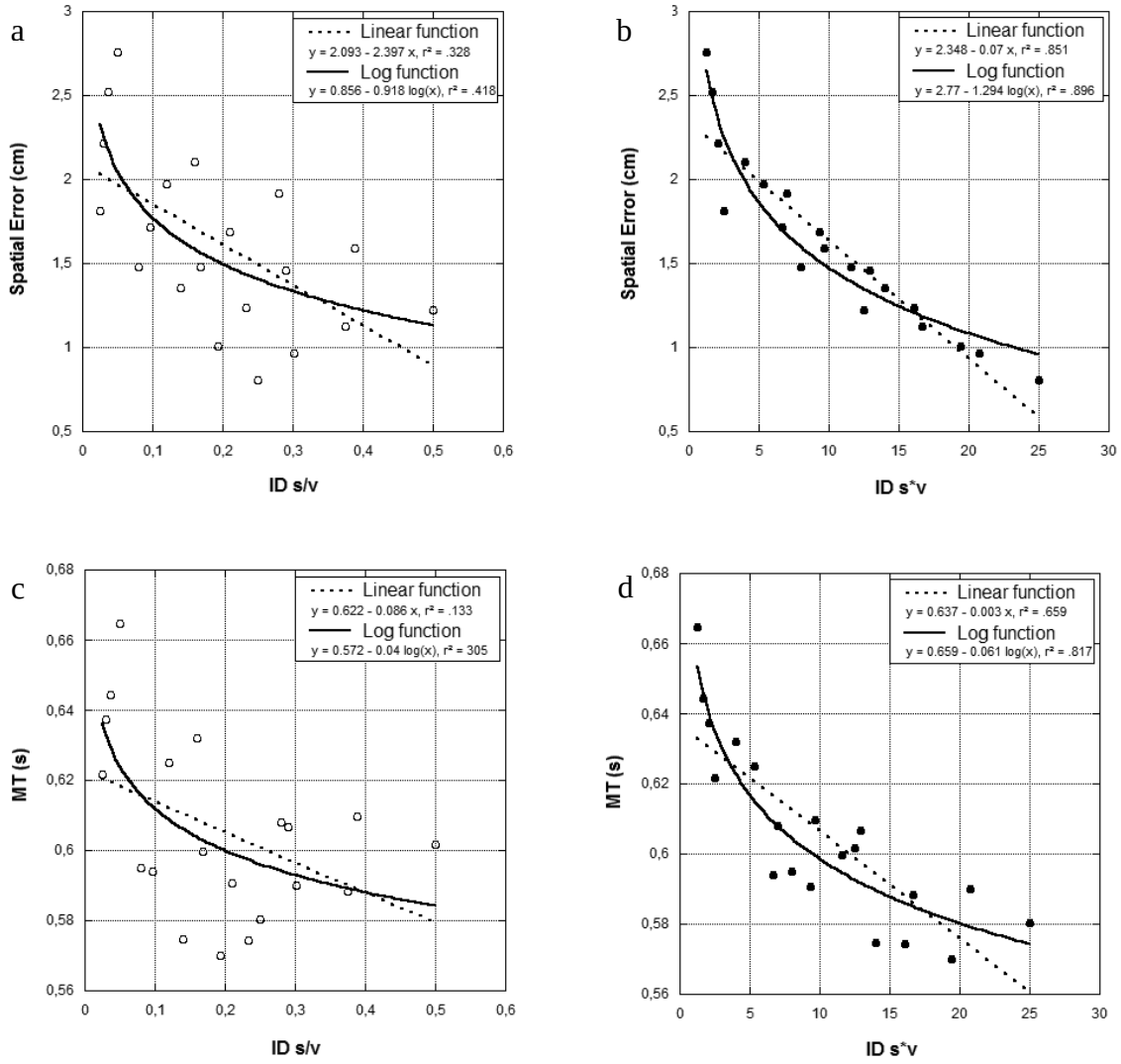


Figure 1: *Linear relations (dashed lines) and logarithmic relations (solid lines) between spatial error at interception (top panels a and b) and movement time (bottom panels c and d) according to* IDs/v *(left panels a and c, white circles) and* IDs∗v *(right panels b and d, black circles). As described in the data analysis section, the better fits were obtained with logarithmic models when considering* IDs∗v*, both for Spatial Error and Movement Time.*

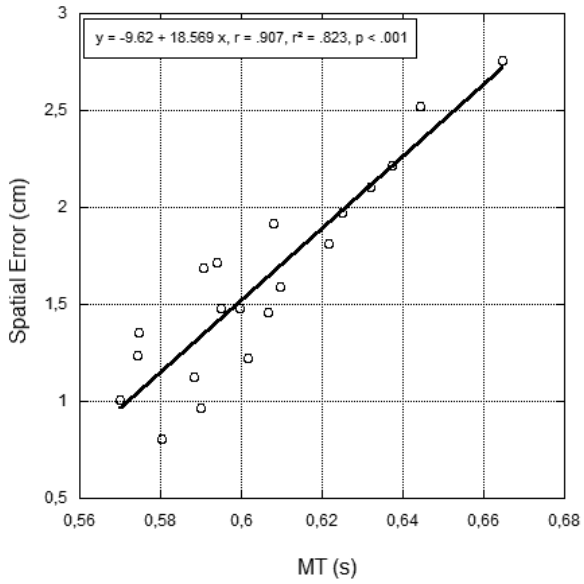


Figure 2: *Correlation between Spatial Error and Movement Time.*

Complementary data analyses revealed that the logarithmic relation between the IDs∗v and MT could be accounted by a differential use of both parameters (size and velocity). Indeed, Figure 3 shows that in agreement with Fitts' law, a larger target size elicited a faster movement, but according to a logarithmic relation. For each target velocity, a similar effect of target size on MT was observed ($F(1,12) = .166$, $p = .917$), indicating that movement time decreased with target size similarly for all velocities. Moreover, as expected, a larger target speed also elicited a faster movement, with MT decreasing linearly with velocity ($r = -0.999$, $p < .001$).

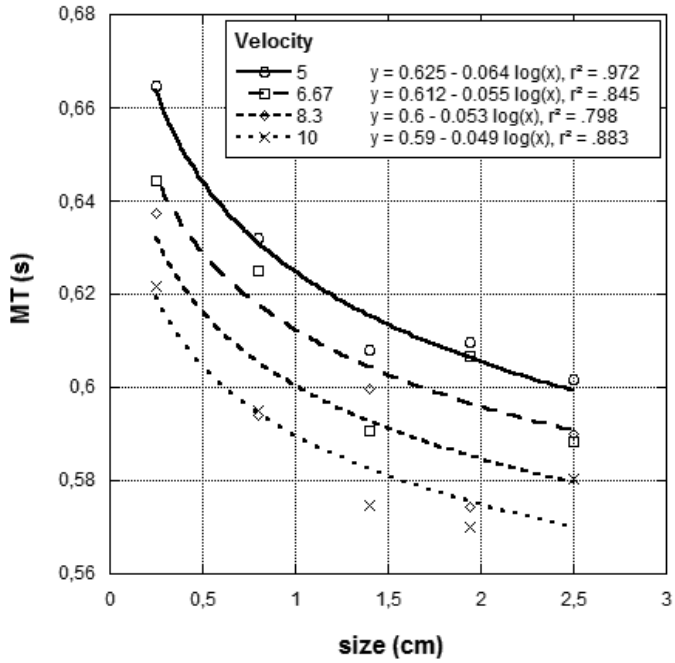


Figure 3: *Logarithmic relations between target size and MT for each target velocity.*

Selected spatial feature of the target

We then assessed which part of the target was used by the participant to trigger the motor and perceptual responses, i.e. the center or the proximal edge of the target. When plotting the averaged target location (in relative value according to maximum reachable distance) as a function of IDs∗v, considering either the center or the proximal edge of the target in the motor and the perceptual tasks, we found that the linear relation between relative target location and IDs∗v was higher when considering the edge of the target in both the motor and perceptual task than when considering the center of the target (see Table 2). The same pattern of results was observed with data deviations, with better linear relations when considering the edge of the targets than the center. Participants seem thus having privileged the edge of the target in the visual signal when responding in the motor and the perceptual tasks.

		Target reference	
		Center	Edge
Overestimation	Motor	$\chi^2(18) = 20.1$, $r^2 = .614$, $p < .001$	$\chi^2(18) = 30.29$, $r^2 = .768$, $p < .001$
	Perceptual	$\chi^2(18) = 2.09$, $r^2 = .049$, $p = .148$	$\chi^2(18) = 30.45$, $r^2 = .77$, $p < .001$
Deviation	Motor	$\chi^2(18) = 3.87$, $r^2 = .13$, $p = .049$	$\chi^2(18) = 26.88$, $r^2 = .725$, $p < .001$
	Perceptual	$\chi^2(18) = 3.01$, $r^2 = .092$, $p = .083$	$\chi^2(18) = 20.41$, $r^2 = .62$, $p < .001$

Table 2: *χ^2 values, adjusted r^2 values and their significance for the linear functions that we have fitted to the motor and perceptual overestimation and the motor and perceptual deviation data points, when considering the center or the edge of the targets.*

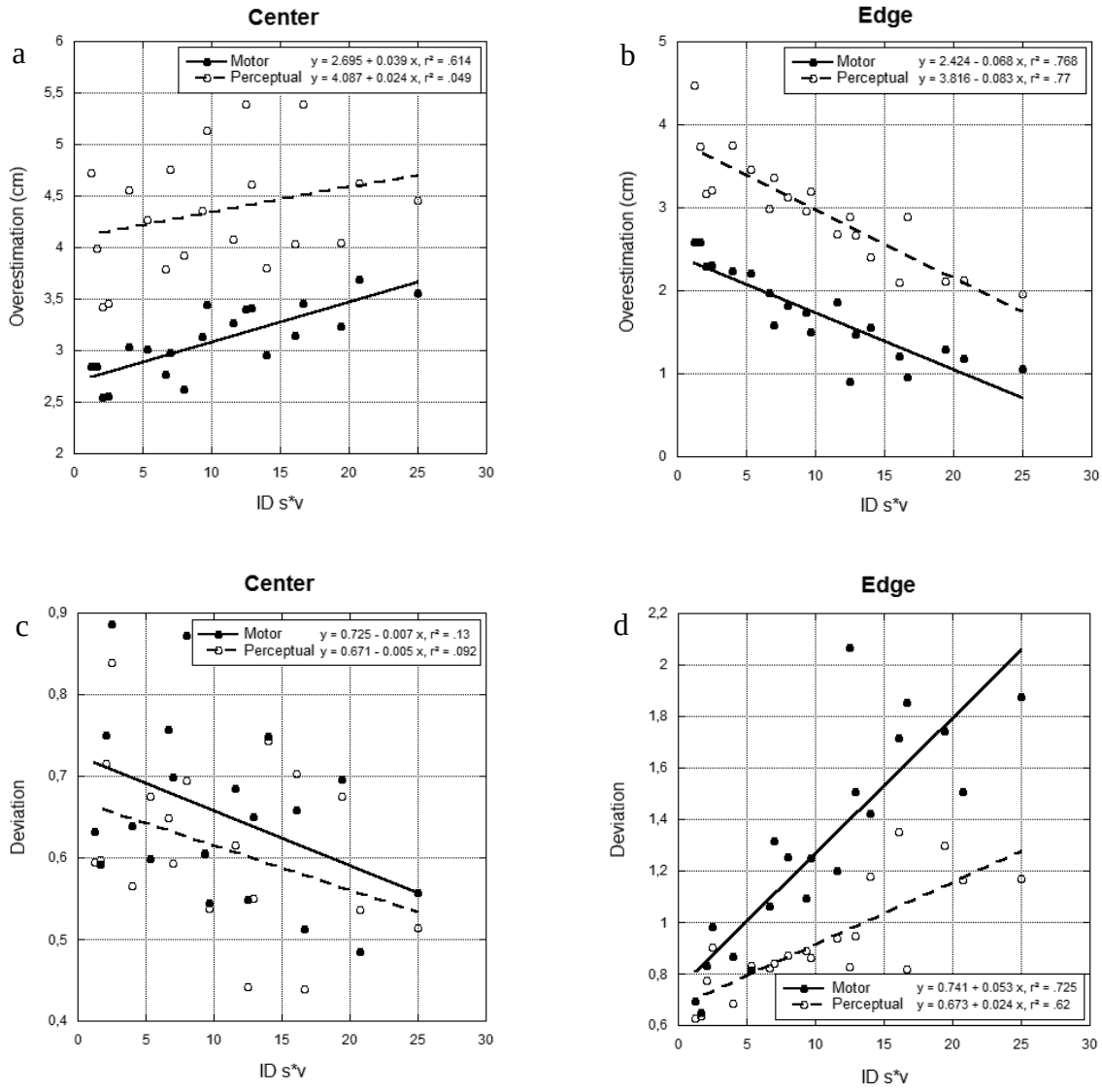


Figure 3: *Linear regressions between* IDs∗v *and mean relative target location in the motor and perceptual task (top panels a and b) and between* IDs∗v *and normalized SD (bottom panels c and d), computed according to the center (left panels a and c) or to the edge of the target (right panels b and d).*

Motor and perceptual performances

The above analyses enabled us to identify the appropriate size-velocity combination and the target reference point used by the subjects to trigger their motor and perceptual responses. In agreement with our working hypotheses, we then compared relative target

location according to maximum reachable distance when triggering motor and perceptual responses. Figure 3b shows that the distance between actual target location and maximum reachable distance (relative target location) decreased linearly with IDs∗v in both the perceptual and motor tasks. Furthermore, an analysis of covariance revealed that motor and perceptual regressions decreased with the same slope (with a slope of -0.083 for the perceptual regression, and a slope of -0.068 for the motor regression, $F(1,36) = 1.113$, $p = .298$), indicating that IDs∗v had a similar effect on overestimation responses in the motor and perceptual tasks. Thus, with high IDs∗v values, motor responses were faster and triggered when the target was at a closer location than with low IDs∗v values, which was also observed when judging reachability in the perceptual task, though the intercepts of the linear regressions were different (with an intercept of 3.816 cm for the perceptual regression, and an intercept of 2.424 for the motor regression, $F(1,36) = 1414.899$, $p < .001$).

As a consequence, we found a significant correlation when plotting relative target location in motor versus perceptual tasks ($r = .771$, $p < .001$, see Figure 4), indicating that target's parameters produced the same effects on the perceptual and motor responses.

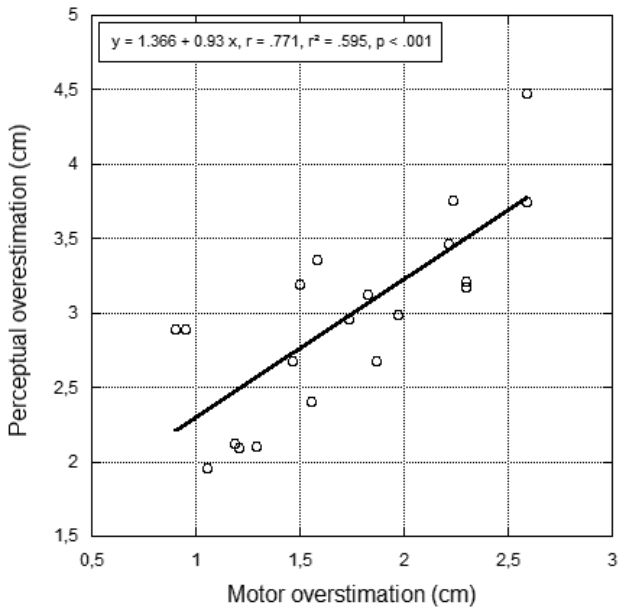


Figure 4: *Correlation between motor overestimation and perceptual overestimation.*

Discussion and conclusion

The aim of the present study was to assess whether reachability judgments about moving targets were influenced by the intrinsic (i.e. size) and extrinsic (i.e. velocity) properties of the target, similarly as motor responses are in an actual interceptive task. The present results show that actual interceptive actions and reachability judgments are affected in the same way by the intrinsic and extrinsic properties of a moving target. When the visual target elicited faster motor performances (i.e. in the case of large size and/or fast targets), interceptive movements were initiated when the target was close to the actual reach limit, which was due the fact that movements are usually faster when performed towards high velocity targets (Carnahan & McFadyen, 1996; Chieffi, Fogassi, Gallese, & Gentilucci, 1992; Dubrowski, Ham, & Carnahan, 2000; Van Donkelaar, Lee, & Gellman, 1992). Conversely, when the visual target induced slower movements (i.e. in the case of small size and slow targets), interceptive movement started when the target was at a greater distance, which is consistent with the observation that in that case, movement duration increased. Our data show a strong linear relation between the distance of the target at movement initiation and the ID expressing the combination of target size and velocity of the visual target. Therefore, velocity and size of the target are both taken into account in order to trigger and execute accurate interceptive movements.

Furthermore, the present study points out that target properties were considered according to a multiplicative combination. ID_{s*v} reflects the cumulative effect of target's size and velocity on either movement time or spatial precision at target interception, so that large and slow targets elicited the same motor performance than small and fast targets. High velocity targets would elicit fast movements because of the increased temporal resolution needed to perform the movement (Rodríguez-Herreros & López-Moliner, 2011). By contrast, large target size would elicit fast movements so as to respect speed-accuracy trade-off in

agreement with Fitts' law (Fitts, 1954, see also Zhai, Kong, & Ren, 2004). The present data suggest that these two parameters affected the performance in a cumulative way, though the logarithmic relation between MT and IDs∗v points to possible effects of biomechanical constraints. Indeed, due to the limited velocity range achievable for displacing the upper limb, the logarithmic regression function accounting for by change of MT as a function of ID reached an asymptotic level when increasing target velocity or size. Accordingly, the observed higher spatial accuracy when considering higher IDs∗v values could be explained by both increased temporal resolution (resulting from high target velocity and allowing better movement accuracy) and greater potential efficiency in target interception due to larger target size. This could explain the similar logarithmic relation observed between spatial error and IDs∗v and between MT and IDs∗v, as well as the strong correlation between spatial error and MT.

Another important result of our study is related to the observation that participants were more likely to use the edge of the target rather than its center as a spatial reference for making decision about interceptive actions. Indeed, all targets were approaching the participants, who were told to intercept them "as soon as this is possible". The relevant part of the target that was used by participants was thus the proximal edge of the target. This observation is crucial since it shows that while target is processed as a whole, as suggested by the effect of target size on motor and perceptual responses, the edge of the target represents the relevant part of the visual stimulus when interceptive action is considered.

The main goal of this study was however to assess whether spatio-temporal characteristics of motor interceptions and perceptual judgments of reachability rely on common processing. In particular, we tested whether motor and perceptual responses were affected similarly by dynamic target properties such as size and velocity. Our results show for the first time that reachability judgments are affected by target parameters as this is the case

with actual interceptive performances. Indeed, the effect of IDs*v on perceptual judgments was similar as it was observed in interceptive motor actions. In the motor task, interceptive movements were initiated when targets reached different distances, depending on IDs∗v values. The target distance at movement initiation was farther for low IDs∗v values than for high IDs∗v values. If perceptual judgments share common processes with motor movements, one could expect the same effect of IDs∗v on target distance in the perceptual reachability judgment task, which was indeed the case. Targets with high IDs∗v values were estimated as reachable when they were closer to the actual boundary of reachable space than targets with low IDs∗v values. Moreover, the effect of IDs∗v on overestimation was of same amplitude in the motor and perceptual task. Velocity and size of an approaching target were thus taken into account in an equivalent cumulative way to initiate an interceptive movement and to perceptually judge when the approaching target becomes reachable. This result was confirmed by the strong correlation between motor and perceptual overestimations at the time of response initiation. However, it is worth noting that overestimation was larger in the reachability judgment task than in the motor task. This difference could be explained by the fact that in the motor condition, subjects' response consisted in an arm movement, whereas in the perceptual condition, they just had to press a button. As moving an arm implies larger energy costs than moving a finger, the motor command could have been sent at the same time, but provoked actual responses (i.e. finger being flexed and arm being stretched out) with different delays, resulting in larger overestimation (faster response) in the perceptual task (Biguer, Jeannerod, & Prablanc, 1982). In line with this interpretation, the similar slopes observed when considering the linear regressions for motor and perceptual data give strong evidence for the similar processing of target properties in both tasks, while influenced differently by inertial constraints. Then, whether the response was to perform a perceptual

judgment about the feasibility of a movement or to initiate an actual reaching movement, both were affected in the same way by the size and velocity of the target.

These results provide then additional support for the involvement of motor-related information in the perception of reachable space. This area of space is thought to be built upon and structured by motor representations (Coello & Delevoye-Turrell, 2007). Following Jeannerod's (2001, 2006) ideas, we proposed that the perception of peripersonal space relies on the anticipation of the feasibility of potential movements. This anticipation is thought to involve motor simulation, enabling the anticipation of the effects of performing a particular action (Bourgeois & Coello, 2012; Gallese, 2007; Witt & Proffitt, 2008). In agreement with this, the present study revealed that reachability judgments are constrained by target properties such as size and velocity in a same manner as when considering actual motor acts, confirming that the perception of peripersonal space relies on a motor-dependent perceptual system (Coello & Delevoye-Turrell, 2007). Furthermore, our study confirms the assumption made by Fischer (2000, 2005) concerning the implication of movement kinematics in the perception of reachable space.

To sum up, our results provide additional support for reachability judgments based on motor-related information. Reachability judgments are influenced by target properties in the same way as actual motor performances, taking then into account the time required to intercept the target as a function of its intrinsic (size) and extrinsic (velocity) parameters. Furthermore, our data show for the first time that interceptive actions and reachability judgments of moving targets depends more on the edge than the center of the visual stimuli which is a fundamental finding for experimental studies involving targets of different sizes.

References

Bartolo, A., Coello, Y., Delepoulle, S., Edwards, M.G., Endo, S., Wing, A.M. (2009). Neurobiological basis of reachability judgment: an fMRI study, *Proceedings of the 14th International Conference on Functional Mapping of the Human Brain Mapping*, San Francisco, USA.

Biguer, B., Jeannerod, M, Prablanc, C. (1982). The coordination of eye, head, and arm movements during reaching at a single visual target. *Experimental Brain Research, 46*, 301-304.

Bootsma, R. J., Peper, C. E. (1992). Predictive visual information sources for the regulation of action with special emphasis on catching and hitting. In L. Proteau & D. Elliott (Eds.), *Vision and motor control* (pp. 285–314). Amsterdam: North-Holland

Bourgeois, J., Coello, Y. (2012). Effect of visuomotor calibration and uncertainty on the perception of peripersonal space. *Attention, Perception, & Psychophysics, 74*, 1268-1283.

Brenner, E., De Lussanet, M.H.E., Smeets, J.B.J. (2002). Independent control of acceleration and direction of the hand when hitting moving targets. *Spatial Vision, 15*, 129-140.

Brenner, E., Smeets, J.B.J. (1996). Hitting moving targets: Co-operative control of 'when' and 'where'. *Human Movement Science, 15*, 39-53.

Brenner, E., Smeets, J.B.J. (2007). Flexibility in intercepting moving objects. *Journal of Vision, 7*, 1-17.

Caggiano, V., Fogassi, L., Rizzolatti, G., Thier, P., Casile, A. (2009). Mirror neurons differentially encode the peripersonal and extrapersonal space of monkeys. *Science, 324*, 403-406.

Carello, C., Grosofsky, A., Reichel, F.D., Solomon, H.Y., Turvey, M.T. (1989). Visually perceiving what is reachable. *Ecological Psychology, 1*, 27-54.

Carnahan, H., McFadyen, B.J. (1996). Visuomotor control when reaching toward and grasping moving targets. *Acta Psychologica, 92*, 17-32.

Chieffi, S., Fogassi, L., Gallese, V., Gentilucci, M. (1992). Prehension movements directed to approaching objects: Influence of stimulus velocity on the transport and the grasp components. *Neuropsychologia, 30*, 877-897.

Coello, Y., Bartolo, A., Amiri, B., Devanne, H., Houdayer, E., Derambure, P. (2008). Perceiving what is reachable depends on motor representations: A study using transcranial magnetic stimulation. *Plos One, 3*, 1-12.

Coello, Y., Delevoye-Turrell, Y., (2007). Embodiement, space categorisation and action. *Consciousness & Cognition, 16*, 667-683.

Costantini, M., Ambrosini, E., Sinigaglia, C., Gallese, V. (2011). Tool-use observation makes far objects ready-to-hand. *Neuropsychologia, 49*, 2658-2663.

Cowey, A., Small, M., Ellis, S. (1994). Left visuo-spatial neglect can be worse in far than in near space. *Neuropsychologia, 32*, 1059-1066.

Cutting, J.E., Vishton P. M. (1995). Perceiving layout and knowing distances, in W. Epstein & S. Rogers (Eds.). *Perception of Space and Motion* (pp. 69-117). San Diego, CA: Academic Press.

De Lussanet, M.H.E., Smeets, J.B.J., Brenner, E. (2004). The quantitative use of velocity information in fast interception. *Experimental Brain Research, 157*, 181-196.

Dubrowski, A., Lam, J., Carnahan, H. (2000). Target velocity effects on manual interception kinematics. *Acta Psychologica, 104*, 103-118.

Field, D.T., Wann, J.P. (2005). Perceiving time to collision activates the sensorimotor cortex. *Current Biology, 15*, 453-458.

Fischer, M.H. (2000). Estimating reachability: Whole-body engagement or postural stability? *Human Movement Sciences, 19*, 297-318.

Fischer, M.H. (2005). Perceived reachability: the roles of handedness and hemifield. *Experimental Brain Research, 160*, 283-289.

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.

Gabbard, C., Ammar, D., Lee, S. (2006). Perceived reachability in single- and multiple-degree-of-freedom workspaces. *Journal of Motor Behavior, 38*, 423-429.

Gallivan, J.P., Cavina-Pratesi, C., Culham, J.C. (2009). Is that within reach?: fMRI reveals that the human superior parieto-occipital cortex (SPOC) encodes objects reachable by the hand. *Journal of Neuroscience, 29*, 4381-4391.

Grezes, J., Tucker, M., Armony, J.L., Ellis, R., Passingham, R.E. (2003). Objects automatically potentiate action: an fMRI study of implicit processing. *European Journal of Neuroscience*. 17, 2735-2740.

Halligan, P. W., Marshall, J. C. (1991). Left neglect for near but not far space in man. *Nature, 350,* 498–500.

Holmes, N.P., Spence, C. (2004). The body schema and the multisensory representation(s) of peripersonal space. *Cognitive Processing, 5,* 94-105.

Jeannerod, M. (2001). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage, 14,* S103–S109.

Jeannerod, M. (2006). *Motor cognition*. Oxford: Oxford University Press.

Làdavas, E. (2002). Functional and dynamic properties of visual peripersonal space. *Trends in Cognitive Science, 6,* 17-22.

Maravita, A., Spence, C., Driver, J. (2003). Multisensory integration and the body schema: Close to hand and within reach. *Current Biology, 13,* R531-R539.

Longo, M.R., Lourenco, S.F. (2007). Space perception and body morphology: extent of near space scales with arm length. *Experimental Brain Research, 177,* 285-290.

Morrone, M.C., Tosetti, M., Montanaro, D., Fiorentini, A., Cioni, G., Burr, D.C. (2000). A cortical area that responds specifically to optic flow, revealed by fMRI. *Nature Neuroscience, 3,* 1322–1328.

Previc, F.H. (1998). The neuropsychology of 3-D space. *Psychological. Bulletin, 124,* 123–164.

Robinovitch, S. N. (1998). Perception of postural limits during reaching. *Journal of Motor Behavior, 30,* 352-358

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.

Rodríguez-Herreros, B., López-Moliner, J. (2011). Proprioception improves temporal accuracy in a coincidence-timing task. *Experimental Brain Research,* 210, 409-417.

Tresilian, J.R., Plooy, A.M., Marinovic, W. (2009). Manual interception of moving targets in two dimensions: Performance and space-time accuracy. *Brain Research, 1250,* 202-217.

Van De Kamp, C., Bongers, R.M., Zaal, F.T.J.M. (2010). Getting hold of approaching objects: In search of a common control of hand-closure initiation in catching and grasping. *Human Movement Science, 29,* 518-528.

Van Donkelaar, P., Lee, R.G., Gellman, R.S. (1992). Control strategies in directing the hand to moving targets. *Experimental Brain Research, 91,* 151-161.

Witt, J.K., Proffitt, D.R. (2008). Action-specific influences on distance perception: a role for motor simulation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 34,* 1479-1492.

Zhai, S., Kong, J., Ren, X. (2004). Speed-accuracy tradeoff in Fitts' law tasks: on the equivalency of actual and nominal pointing precision. *International Journal of Human-Computer Studies, 61,* 823-856.

CHAPITRE 8 – EXPERIMENTATION 4

Schéma corporel et perception de l'espace péripersonnel : effet de l'utilisation d'un outil

Les travaux précédents ont permis de mettre en évidence les mécanismes sensorimoteurs impliqués dans les jugements perceptifs d'atteignabilité. Ainsi, l'effort musculaire impliqué dans un mouvement à produire ne serait pas déterminant pour percevoir les régions atteignables de l'environnement. En revanche, l'étendue perçue de l'espace péripersonnel serait bien calibrée sur les capacités d'actions motrices de l'organisme. La représentation de l'espace atteignable dépendrait de l'anticipation des conséquences sensorimotrices des actions possibles, information contenue au sein des modèles internes permettant de spécifier les commandes motrices en relation avec une position donnée de l'espace.

Toutefois, en plus de leur caractérisation par les commandes motrices impliquées dans leur réalisation, les capacités d'action sont également et nécessairement en relation avec l'organisation structurale et morphologique du corps (Hoffmann & Pfeifer, 2011). Ces propriétés, telles que la taille des membres ou leurs articulations, sont représentées de façon unifiée au sein d'un schéma corporel interne inconscient (Head & Holmes, 1911 ; Holmes & Spence, 2004), qui servirait de base aux représentations des capacités d'action dans l'espace (Cardinali, Brozzoli, & Farnè, 2009, 2010).

En ce sens, il a été rapporté par de très nombreuses études que les propriétés du schéma corporel pouvaient être modifiées par l'utilisation d'un outil, qui affectait alors la façon dont est perçu l'espace péripersonnel (Costantini et al., 2011; Holmes, 2012 ; Holmes &

Spence, 2004 ; Maravita et al., 2002; Witt & Proffitt, 2008 ; Witt, Proffit, & Epstein, 2005). En effet, utiliser un bâton, par exemple, va étendre les capacités d'action à de nouvelles portions de l'espace, et son utilisation va conduire à l'incorporation de ses propriétés et à l'élongation de la représentation du bras (Cardinali et al., 2011), qui perdure plusieurs minutes (Cardinali et al., 2009, 2012). C'est par son utilisation active sur l'environnement que l'outil est incorporé (Costantini et al., 2011), même si sa tenue passive peut entraîner une extension s'il y a intentionnalité de l'utiliser dans une tâche pertinente (Osiurak et al., 2012 ; Witt et al., 2005, 2008).

Ces études ont toutefois utilisé différents paradigmes de mesures perceptives non liées à l'action (extinction cross-modale, estimation verbale de distances, comparaison de longueurs visuelles), non pertinents pour arguer d'un effet sur la perception de l'espace péripersonnel (Holmes, 2012). Nous avons donc étudié l'effet de l'utilisation de l'outil sur les jugements perceptifs d'atteignabilité, en rapport direct avec l'action. Si l'espace péripersonnel est bien perçu en relation avec la taille représentée du bras effecteur, alors l'élongation de cette représentation par l'utilisation active d'un outil devrait affecter la position de la limite perçue d'atteignabilité, mais aussi sa précision.

Les participants ont donc eu à effectuer deux tâches de jugement perceptif d'atteignabilité, avant et après avoir utilisé un outil. Celui-ci pouvait être long et étendre les capacités d'action, ou court et ne permettant pas d'atteindre des distances plus éloignées que la main seule. De plus, les participants pouvaient effectuer leurs jugements en fonction de leur main, ou en fonction de l'outil, et en tenant celui-ci lors des tâches perceptives ou pas. Huit groupes indépendants de dix participants ont donc participé à cette étude.

Les résultats ont montré que le fait d'utiliser un outil entraînait effectivement une extension de l'espace péripersonnel perçu lorsque les jugements étaient faits en référence à l'outil, témoignant de l'intégration de ses propriétés au sein du schéma corporel. La limite

d’atteignabilité perçue était alors plus proche de la véritable limite, mais elle était également plus précise après utilisation de l’outil. Lorsque les jugements étaient fait en référence à la main des participants, l’incorporation de l’outil au sein de la représentation du bras a, comme attendu, entraîné une extension de l’espace péripersonnel, alors même que la tâche de jugements n’avait aucun rapport avec l’outil, dont l’utilisation n’était pas pertinente pour la tâche. De surcroît, alors que la précision des jugements augmentait pour les jugements en référence à l’outil, nous avons observé que la précision des jugements en référence à la main diminuait après utilisation de l’outil. Dans cette situation, l’outil n’était pas pertinent pour la tâche : son intégration au schéma corporel a modifié la représentation du bras en l’allongeant, avec comme conséquence une représentation moins précise de la main au sein de ce schéma corporel. Comme attendu, ces effets n’étaient observés que pour le long outil, qui permettait d’étendre les capacités d’action et donc devait être incorporé. Avant utilisation, la tenue passive de l’outil provoquait également une extension de l’espace péripersonnel, seulement dans la condition où le jugement était en référence à l’outil, spécifiant donc explicitement une intentionnalité de l’utiliser.

Cette étude a donc permis de mettre clairement en évidence l’implication des représentations morphologiques et anthropométriques dans la perception de l’espace péripersonnel. Utiliser un outil modifie la représentation du corps, indépendamment de la tâche à effectuer par la suite, et va modifier corrélativement les objets perçus comme atteignables. C’est donc la taille représentée du membre effecteur, variable selon le contexte sensorimoteur, et pas sa taille réelle qui va déterminer l’étendue de l’espace d’action perçue.

Costs and benefits of tool-use on the perception of what is at hand

Jérémy Bourgeois[1], Alessandro Farnè[2,3], & Yann Coello[1]

1. Research Unit on Cognitive and Affective Sciences, University of Lille Nord de France, France

2. INSERM U1028, CNRS UMR5292, Lyon Neuroscience Research Centre, ImpAct Team. F-69000 Lyon, France;

3. University Claude Bernard Lyon I, F-69000 Lyon, France.

Running title: Tool-use effect on reachability perception

Keywords: Visual perception, reachability, tool-use, peripersonal space, incorporation embodiment.

Mailing Address:

Pr. Yann Coello
Cognitive and Affective Sciences Research Unit
Université Charles de Gaulle–Lille3
B.P. 60149
59653 Villeneuve d'Ascq Cedex, France

Tel: +33-3-20-41-64-46
Fax: +33-3-20-41-60-32
Email: yann.coello@univ-lille3.fr

Abstract

Previous studies have shown that using a tool modifies in a short time-scale both near-body space perception and arm-length representation in the body schema. However, to date no research has specifically investigated the effect of tool-use in an action-dependent perceptual task. We report here a study assessing the effect of tool-use on the perception of reachable space for perceptual estimates made in reference to either the tool or the hand. Results showed that using the tool on distal objects resulted in an extension of perceived reachable space with the tool and reduced the variability of reachability estimates. Strikingly, using the tool also extended perceived reachable space with the hand, but with a concomitant increase in the variability of reachability estimates. These findings suggest that tool incorporation into the represented arm following tool-use improves the anticipation of actions possibilities with the tool, while hand representation becomes less accurate.

1. Introduction

While space around us is physically and phenomenologically continuous, we can precisely distinguish between the space we have at hand, where we can reach for objects by simply extending our arm, from regions of space beyond our action capabilities (Previc, 1998). From an evolutionary perspective, accurately perceiving what is reachable in relation to our arm motor system is critical as it determines whether we can act on appetitive objects and protect from aversive objects without having to move voluminous parts of our body (e.g., the trunk) (see, for review, Delevoye-Turrell, Bartolo & Coello, 2010). Indeed, reachable space estimates have been found to be influenced by environmental context (Coello & Iwanow, 2006), emotional states (Kennedy et al., 2009), postural constraints (Gabbard, Ammar, & Lee, 2006), or the presence of mental and neurological illness (Delevoye-Turrell, Vienne, & Coello, 2011). As reachable space is structured by action, it has been proposed that the perceptual selection of reachable object requires a motor-based perceptual system combining visual with motor- and body-related variables (Holmes & Spence, 2004; Witt & Proffitt, 2008). The neural mechanism subtending the perception of reachable space should thus require anticipating the expected outcomes of acting in the environment (Coello & Delevoye-Turrell, 2007; Witt & Proffitt, 2008). Accordingly, Bourgeois and Coello (2012) recently reported that modifying the spatial consequences of a reaching movement, by introducing a discrepancy between target distance and movement amplitude, affected the perceived size of reachable space in the same extent.

Non laboratory, daily leaving activities can also have an effect on how we perceive our reachable space. When using a tool for instance, action possibilities in the environment increase and objects unreachable with the hand become suddenly reachable. Tool-use effects on perception have been reported in neurophysiological (Iriki, Tanaka, & Iwamura, 1996), neuropsychological (Farnè & Làdavas, 2000; Farnè, Iriki & Làdavas, 2005), and behavioral

studies (Cardinali et al., 2012; Costantini et al., 2011; Witt & Proffitt, 2008; Witt, Proffitt, & Epstein, 2005). Using a tool also affects how one perceives peripersonal space, as suggested by cross-modal congruency tasks (Maravita et al., 2002; Holmes & Spence, 2004, 2012), distance matching tasks (Costantini et al., 2011; Witt & Proffitt, 2008), or even verbal distance estimates (Witt, Proffitt, & Epstein, 2005). When using a tool, the latter is thought to be incorporated into the representation of the limb within the body schema, which consists in a sensorimotor representation of the body and body segments in terms of size and position (Sposito et al. 2012). For instance, the sensorimotor representation of arm-length was found to be extended after manipulating a grabber (Cardinali et al., 2011), for a period of time lasting several minutes following tool-use (Cardinali et al., 2012).

Previous perceptual paradigms, however, have provided only indirect measures of the effect of tool-use on the perception of what is reachable. As reported by Holmes (2012), in cross-modal congruency tasks visual stimuli were mostly located at tool-tip and observed effects could thus reflect changes in the allocation of visuospatial attention when manipulating tools. It remains thus unclear whether the longer represented arm-length may also impact perceptual judgments that are intimately based on the action system. Here we investigated the effect of manipulating a tool on reachability estimates, which depend on how potential actions are represented and are not restricted to verbal or relative judgments of distances like in perceptual matching task (Bingham & Pagano, 1998). Moreover, perceptual reachability judgments provide direct and finer-grained measures of the precision of the transition from reachable to unreachable space, since the different stimuli are presented at numerous distances from close to far locations (Bourgeois & Coello, 2012; Carello et al., 1989; Rochat & Wraga, 1997).

We reasoned that if tool-use elongates arm-length representation, reachability estimates, which are thought to depend on the represented arm within the body-schema,

should be systematically altered. First, the reachability limit should increase after tool-use when expressed in relation to the tool-tip, but also to the hand. We can also expect that merely holding the tool should increase perceived reachability, but only for relevant judgments, performed in reference to the tool. Furthermore, because using a tool contributes to calibrate new action possibilities in relation to the tool, we expected the precision in estimating reachability to increase when provided according to the tool, but to decrease when provided according to the hand. Critically, these effects are expected selectively for tools that provide a functional extension of action capabilities.

2. Methods

2.1. Participants, stimuli and procedure

Eighty healthy participants (all right-handed, mean age: 24.7 and sd: 4.7) volunteered to participate to the study, which was performed in agreement with the local ethical committee guidelines and in accordance with the principles of Helsinki declaration. They were randomly assigned to one of eight groups (N=10). Participants were engaged in a two-alternative forced choice (2AFC) reachability judgment task, before and after having used a 70 cm-long or a control 10 cm-long wooden-rake, across groups. Visual targets (51 green dots, 20 mm in diameter) were randomly displayed on a horizontal screen (2x1.5 meters) using a video-projector (Hitachi LCD projector). The screen was placed above a (80 cm x 120 cm) mirror which projected a virtual image of the visual target on the lower part of the apparatus. The visual targets, ranging from -15cm to +85 cm from the participant's actual reachable limit, were presented 4 times each, for a total of 204 stimuli per session per participant. Prior to the first reachability judgment session, participants were allowed to hold the tool they were going to use in the tool-use task, but could not practice it.

Tool-use consisted in performing 50 reach-and-retrieve movements toward singly presented tokens (diameter: 39 mm), randomly positioned by the experimenter at different azimuthal and radial locations in order to cover the whole participants' action space, according to either the long (70cm) or short tool (10cm). Arm extension offered by the tools (i.e., total tool-length minus handle) was 60 cm for the long and 0 cm for the short rake.

Depending on the experimental group, participants had to judge the reachability of the visual targets in reference to their right hand or the tip of the tool. Furthermore, the tool could be held or not while performing the reachability judgment task, which was performed both before (pre-test) and after having used the tool (post-test).

2.2. Data analysis and hypothesis testing

Reachability estimates were provided by pressing one of two pre-defined computer keyboard keys and were recorded for off-line analysis. Perceived boundary of reachable space and response variability were determined using a logistic regression model that best fitted the reachable/unreachable responses (see Bourgeois & Coello, 2012 for details). The reachability boundary of each subject was expressed in terms of overestimation (positive values) or underestimation (negative values) as compared with her actual arm-length. The variability of reachability estimates was assessed through the discrimination thresholds, defined as the difference between the distance judged as reachable 50% of the time (reachability limit) and the distance judged as reachable 84% of the time on the regression function (Ernst & Banks, 2002). Following this calculation, the smaller the threshold values, the more accurate the separation between reachable and unreachable stimuli and, in turn, the sharper the perceived boundary of reachable space. Because we had precise a priori hypotheses, we performed planned comparisons on our data set.

3. Results

3.1. Reachability estimates

3.1.1. Estimating the reachability of the tool

Planned comparisons revealed that as expected, the reachability limit according to the long tool was perceived closer to the actual functional possibilities offered by the tool in post-test (61.4 cm (sd: 9 cm)) than in pre-test (52.8 cm (sd 11.2 cm), $F(1,72)=46.85$, $p<.001$). No variation in performance was observed with the short tool ($F(1,72)=0.42$, $p=.52$, with in pre-test: 11 cm (sd: 6.9 cm), and in post-test: 10.2 cm (sd: 6.8 cm), see Figure 1).

In addition, holding the long tool in the pre-test resulted in larger estimates than not holding it ($F(1,72)=4.35$, $p=.04$, with when holding: 56.6 cm (sd: 10.6 cm) and when not holding: 49.1 cm (sd: 11.1 cm)). However, this difference disappeared in post-test ($F(1,72)=1.36$, $p=.25$, with when holding: 63.4 cm (sd: 9.1 cm) and when not holding: 59.4 cm (sd: 8.9 cm)). Critically, such a modulation was not observed for the short tool ($p>.05$ in both pre-test and post-test).

3.1.2. Estimating the reachability of the hand

As above, the hand reachability limit after using the long tool was perceived farther in post-test (12.9 cm (sd 8.8 cm)) than in pre-test (7.9 cm (sd 8.7 cm), $F(1,72)=15.65$, $p<.001$). No significant difference was observed with the short tool between pre-test (9.5 cm (sd 3.4 cm)) and post-test (8.4 cm (sd 5.3 cm), $F(1,72)=0.69$, $p=.41$, see Figure 2).

Planned comparisons gave no evidence for an effect of holding the tool in hand-related-judgments, whatever its size or the session (all $p>.05$).

3.2. Reachability judgment precision

As shown in Figure 3, using the long tool decreased the discrimination thresholds in tool-related-judgments ($F(1,72)=23.86$, $p<.001$, with in pre-test: 9.8 cm (sd: 2.2 cm), and in post-test 7.6 cm (sd: 2.6 cm)), indicating an improved precision after tool-use. Conversely, using the long tool in the hand-related-judgments condition increased the discrimination thresholds ($F(1,72)=12.09$, $p<.001$, with in pre-test: 5.8 cm (sd: 1.6 cm), and in post-test: 7.3 cm (sd: 1.3 cm)), indicating a lower precision after tool-use.

Critically, these effects on precision were not observed when participants used the short tool (with for tool-related-judgments, $F(1,72)=0.84$, and for hand-related-judgments, $F(1,72)=0.44$, both $p>.05$).

4. Discussion

Tool-use has been shown to increase the represented arm-length with direct motor tests, but only indirect evidence exists supporting the hypothesis that the consciously perceived reachable space is also extended. Here we tested this hypothesis by using visual estimates that directly rely on morphological and sensorimotor representation of the arm. Results showed that using a tool that functionally increases action capabilities resulted in subsequent extension of perceived reachable space. This tool-use-dependent effect cannot be attributed to the mere execution of manual reaching movements while holding a tool: no effect was observed after a control condition whereby participants used a short tool, which did not provide any functional extension of the arm. The selectivity of these findings provides the first direct and compelling demonstration that, for the tool to be effective in shaping the reachable space, a functional benefit to the arm is necessary.

In addition, the incorporation of the long tool into the body schema, by elongating the represented arm-length (Cardinali et al., 2011), extended the perceived reachable space both

when judging the space that was reachable by the tool-tip and the hand. While the former effect is somewhat obvious, the fact that tool-use affected also the hand's reachable space represents a new finding and a striking demonstration of our predictions. Indeed, this finding shows that after tool-use, not only the tool is motorically integrated into the body schema, but that such integration has perceptual consequences that clearly outlast the tool-use period, making unreachable objects reachable. In sum, the pattern of results confirms both our hypotheses, i.e., the fact that using a tool modifies the represented arm-length by virtue of an incorporation principle and that reachability judgments depends on a motor-related perceptual system, which takes into account off-line modifications of represented body-segments.

Remarkably, the precision of tool-related reachability judgments improved after tool-use, whereas the precision of the hand-related reachability judgments decreased after tool-use. In the former case, the functional features of the tool were relevant considering the required judgment and were, accordingly, more precise after tool-use. In the latter case, however, the same functional features of the tool were totally irrelevant for the reachability task, and tool incorporation into the body schema turned out to be detrimental: following tool-use, the arm representation and its action possibilities were less precise than when based on long time experienced, though not instrumentalised, state. Such a finding further implies that, at least in the conditions tested, use-dependent incorporation of tools is mandatory, as its perceptual consequences cannot be avoided even when explicitly task-irrelevant.

A further interesting outcome of the present study was the observation that merely holding the tool while performing the reachability judgment task in reference to the tool (but not to the hand) was sufficient to induce an extension of perceived reachable space. Manually holding a tool may provide haptic information that influences anticipatory mechanisms associated with the expected changes in action possibilities brought by the tool. In agreement with this possibility, Osiurak, Morgado and Palluel-Germain (2012) recently showed that

passively holding a tool modified distance estimates. Here, we additionally reveal that the effect of holding a tool on reachability judgments can be observed before tool-use, but vanishes after tool-use. This finding suggests that the tool was incorporated into the participants' body schema after tool-use and subsequently resulted in more accurate estimations of the reachable space that were independent of whether the tool was held or not. This concurs with Magosso and colleagues' (2010) finding that after tool-use, holding the tool is no longer necessary to observe a visuomotor remapping of visual space. The fact that holding the tool did not affect hand-related-judgments is in agreement with previous studies (Witt & Proffitt, 2008; Witt, Proffitt, & Epstein, 2005), showing that the intention to reach with the tool represents a crucial factor to influence perception. Thus, simply holding the tool in this condition had no effect, because participants had no intention to use it, as they were explicitly told to consider only the hand in their estimates.

In conclusion, the present study reveals that the modified arm-length representation resulting from tool-use affects the perception of what is reachable. The incorporation of the tool into the participants' arm representation induced the perception of an extended reachable space, irrespective of whether judgments were provided in relation to the tool or the hand. We further show for the first time that these plastic changes arise with both benefits and costs: tool-use increases the precision of perceptual estimates of what is reachable with the tool, but concurrently decreases the precision of perceptual estimates of what is reachable with the hand.

References

Bingham, G.P., & Pagano, C.C. (1998). The necessity of a perception/action approach to definite distance perception: Monocular distance perception to guide reaching. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 24*, 145–168.

Bourgeois, J., Coello, Y. (2012). Effect of visuomotor calibration and uncertainty on the perception of peripersonal space. *Attention, Perception, & Psychophysics.*

Cardinali, L., Brozzoli, C., Urquizar, C., Salemme, R., Roy, A.C., Farnè, A. (2011). When action is not enough: tool-use reveals tactile-dependent access to body schema. *Neuropsychologia, 49*, 3750-3757.

Cardinali, L., Jacobs, S., Brozzoli, C., Frassinetti, F., Roy, A.C., Farnè, A. (2012). Grab an object with a tool and change your body: tool-use-dependent changes of body representation for action. *Experimental Brain Research, 218*, 259-271.

Carello, C., Grosofsky, A., Reichel, F.D., Solomon, H.Y., Turvey, M.T. (1989). Visually perceiving what is reachable. *Ecological Psychology, 1*, 27-54.

Coello, Y., Delevoye-Turrell, Y., (2007). Embodiement, space categorisation and action. *Consciousness & Cognition, 16*, 667-683.

Coello, Y., Iwanow, O. (2006). Effect of structuring the workspace on cognitive and sensorimotor distance estimation: no dissociation between perception and action. *Perception & Psychophysics, 68*, 278-289.

Costantini, M., Ambrosini, E., Sinigaglia, C., Gallese, V. (2011). Tool-use observation makes far objects ready-to-hand. *Neuropsychologia, 49*, 2658-2663.

Delevoye-Turrell, Y., Bartolo, A., Coello, Y. (2010). Motor representation and the perception of space. In N. Gangopadhyay (Ed.) *Perception, Action and Consciousness*. Oxford University Press.

Delevoye-Turrell, Y., Vienne, C., Coello, Y. (2011). Space boundaries in schizophrenia: Voluntary action for improved judgments of social distances. *Journal of Social Psychology. 42*, 193-204.

Farnè, A., Iriki, A., Làdavas, E. (2005). Shaping multisensory action-space with tools: Evidence from patients with cross-modal extinction. *Neuropsychologia, 43*, 238-248.

Farnè, A., Làdavas, E. (2000). Dynamic size-change of hand peripersonal space following tool use. *NeuroReport, 11*, 1645–1649.

Gabbard, C., Ammar, D., Lee, S. (2006). Perceived reachability in single- and multiple-degree-of-freedom workspaces. *Journal of Motor Behavior, 38*, 423-429.

Holmes, N.P. (2012). Does tool use extend peripersonal space? A review and re-analysis. *Experimental Brain Research, 218*, 273-282.

Holmes, N.P., Spence, C. (2004). The body schema and the multisensory representation(s) of peripersonal space. *Cognitive Processing, 5*, 94-105.

Iriki, A., Tanaka, M., Iwamura, Y. (1996). Coding of modified body schema during tool use by macaque postcentral neurones. *Neuroreport, 7*, 2325-2330.

Kennedy, D.P., Gläscher, J., Tyszka, J.M., Adolphs, R. (2009). Personal space regulation by the human amygdala. *Nature Neuroscience, 12*, 1226-1227.

Magosso, E., Ursino, M., di Pellegrino, G., Làdavas, E., Serino, A. (2010). Neural bases of peri-hand space plasticity through tool-use: Insights from a combined computational-experimental approach. *Neuropsychologia, 48*, 812-830.

Maravita, A., Spence, C., Kennett, S., Driver, J. (2002). Tool-use changes multimodal spatial interactions between vision and touch in normal humans. *Cognition, 83*, B25–B34.

Osiurak, F., Morgado, N., Palluel-Germain, R. (2012). Tool use and perceived distance: when unreachable becomes spontaneously reachable. *Experimental Brain Research, 218*, 331-339.

Previc, F.H. (1998). The neuropsychology of 3-D space. *Psychological. Bulletin, 124*, 123–164.

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.

Sposito, A., Bolognini, N. Vallar, G., Maravita, A. (2012). Extension of perceived arm length following tool-use: Clues to plasticity of body metrics. *Neuropsychologia, 50*, 2187-2194.

Witt, J.K., Proffitt, D.R. (2008). Action-specific influences on distance perception: a role for motor simulation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 34*, 1479-1492.

Witt, J.K., Proffitt, D.R., Epstein, W. (2005). Tool use affects perceived distance, but only when you intend to use it. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 31*, 880-888.

Figure Captions

Figure 1. Mean position (cm) and standard errors of the perceived reachability limit in pre-test and post-test for tool-related-judgments, according to the actual arm limit (0 value), when the manipulated tool extended arm-length by 60 cm or 0 cm, and when it was either held or not.

Figure 2. Mean position (cm) and standard errors of the perceived reachability limit in pre-test and post-test for hand-related-judgments, according to actual arm limit (0 value), when the manipulated tool extended arm-length by 60 cm or 0 cm, and when it was either held or not.

Figure 3. Mean discrimination thresholds (cm) and standard errors of the perceived reachability limit in pre-test and post-test for tool-related and hand-related judgments, when the manipulated tool extended arm length by either 60 cm or 0 cm. A higher value indicates a higher variability, i.e. a lower precision in the estimates.

Figure 1

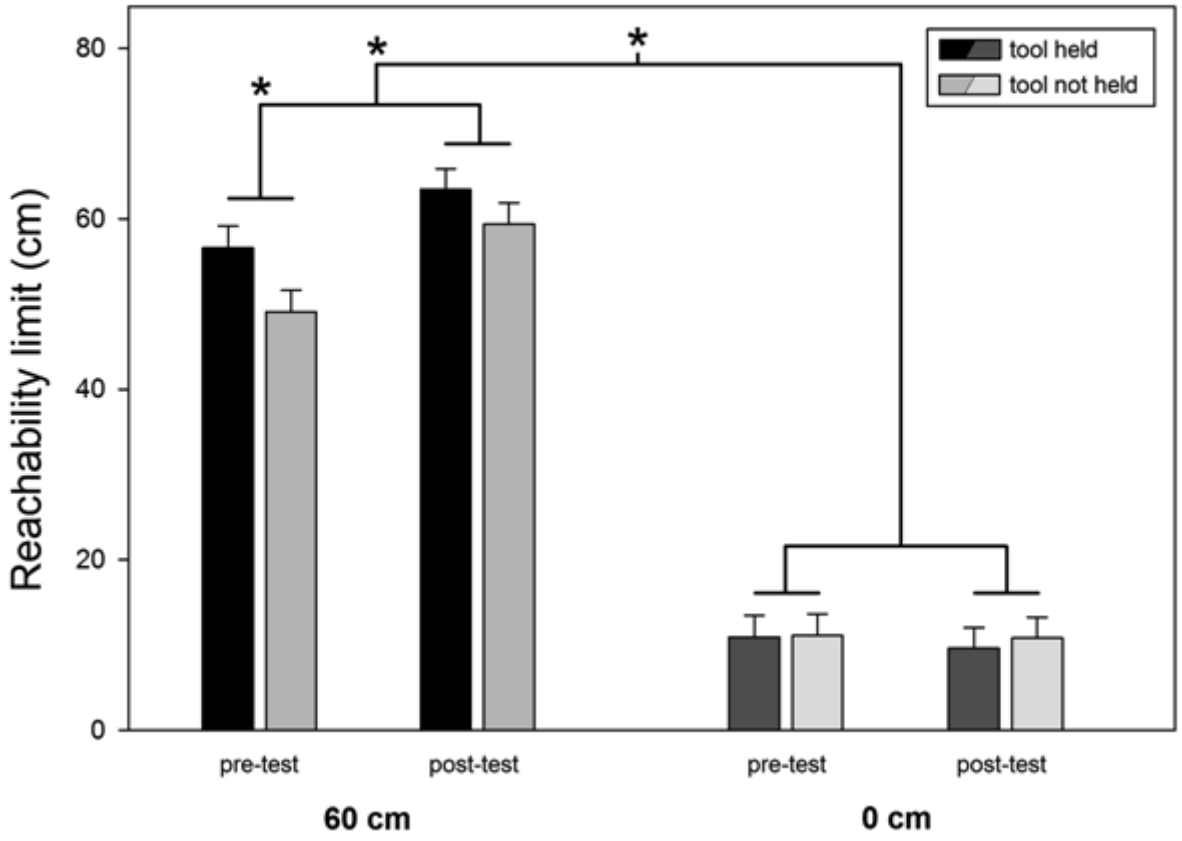

Reachability limit (cm)
80
60
40
20
0
*
*
*
tool held
tool not held
pre-test
post-test
pre-test
post-test
60 cm
0 cm

Figure 2

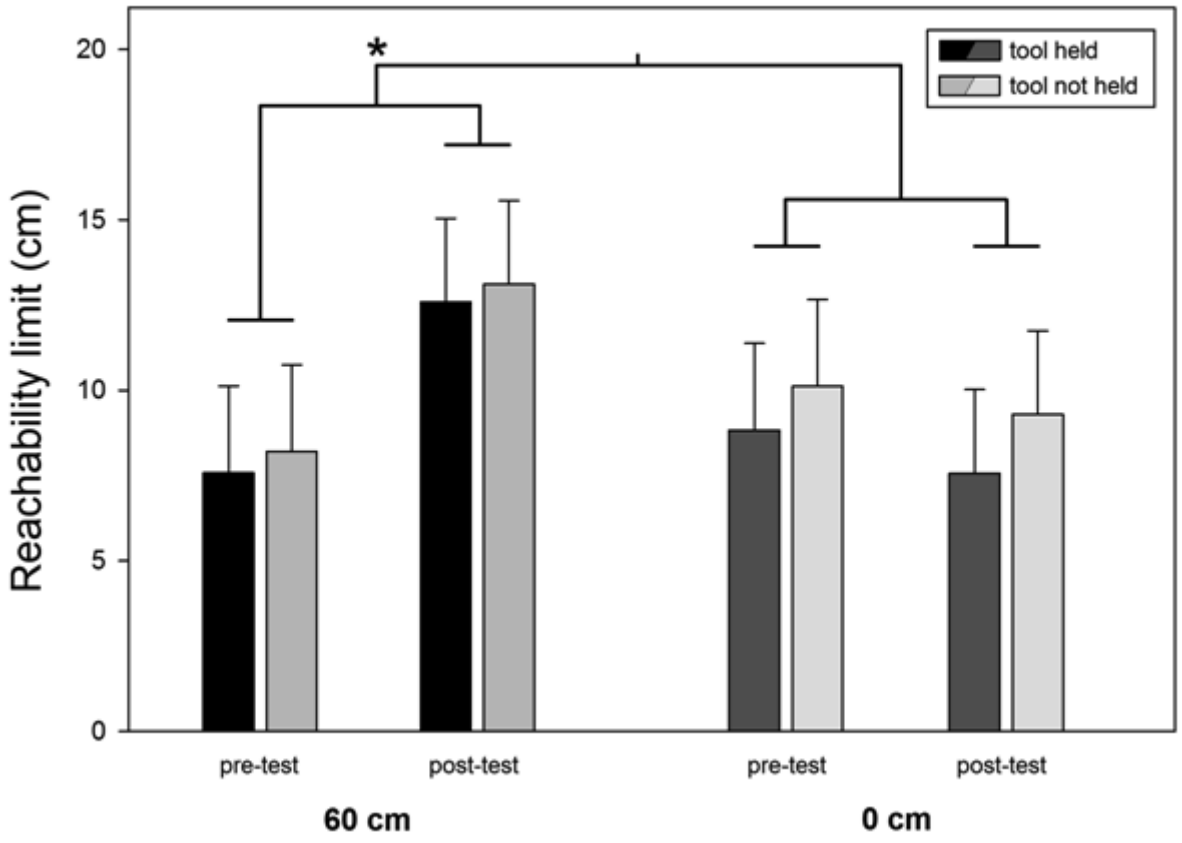
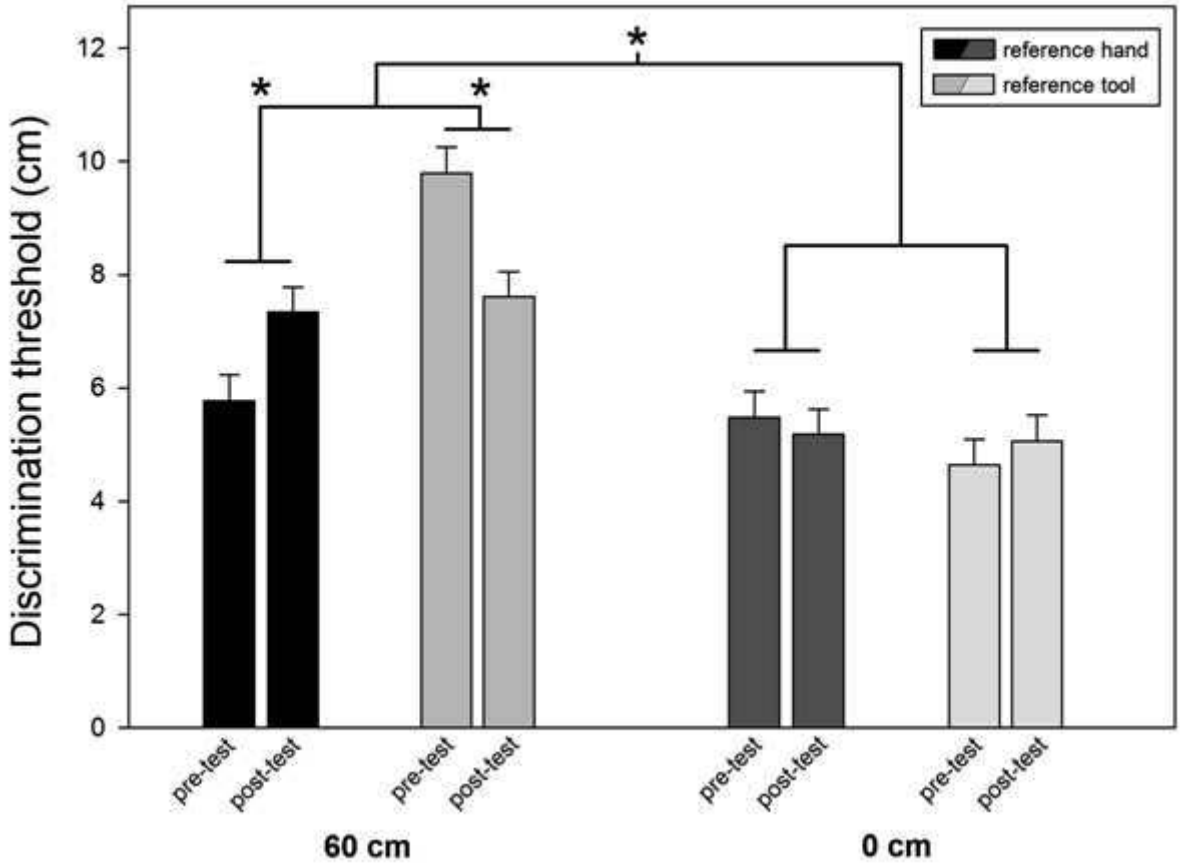

Reachability limit (cm)
20
15
10
5
0
*
tool held
tool not held
pre-test
post-test
pre-test
post-test
60 cm
0 cm

Figure 3


Discrimination threshold (cm)
0
2
4
6
8
10
12
*
*
*
reference hand
reference tool
pre-test
post-test
pre-test
post-test
pre-test
post-test
pre-test
post-test
60 cm
0 cm

CHAPITRE 9 – DISCUSSION GENERALE

Notre travail de thèse avait pour but d'étudier le rôle des représentations motrices et corporelles dans la perception consciente de l'espace péripersonnel. Alors que la question des relations entre perception et action fait l'objet d'un débat animé depuis plusieurs siècles, la notion d'espace péripersonnel, de par son lien direct avec les capacités d'action de l'organisme, permet de mettre en exergue la place du corps et de la motricité au sein des processus perceptifs. Comme suggéré par les philosophes du XXème siècle (Bergson, 1896/1912; Husserl, 1907/1973; Merleau-Ponty, 1945/2005; Poincaré, 1907/1921), puis modélisé dans les travaux scientifiques plus récents (Cutting & Vishton, 1995 ; Mountcastle, 1976 ; Previc, 1998 ; Trevarthen, 1968), la portion de l'espace environnant immédiatement un individu possède un statut particulier, dans la mesure où elle lui offre la possibilité d'effectuer des actions directes sur les objets s'y trouvant. La perception de l'espace péripersonnel est donc nécessairement liée à des représentations morphologiques et motrices, en plus de faire intervenir des variables optiques pour les estimations de distances.

L'objectif de notre travail de recherche était ainsi d'étudier les différents processus impliqués dans la catégorisation spatiale et la perception de l'espace péripersonnel. De nombreuses recherches ont pu mettre en évidence un niveau de performance élevé des individus lors de l'estimation des limites de leur espace d'action, la perception de cet espace étant modulée à la fois par des facteurs optiques tels que la structuration du contexte visuel (Coello & Iwanow, 2006) et par des facteurs corporels et moteurs tels que la posture ou la capacité à produire des actes moteurs intentionnels (Carello et al., 1989 ; Fischer, 2000, 2005 ; Gabbard, Ammar, & Lee, 2006 ; Gabbard, Ammar, & Rodrigues, 2005 ; Heft, 1993 ; Robinovitch, 1998 ; Rochat & Wraga, 1997, Witt & Proffitt, 2008). Dans ce contexte,

l'intégration de nombreuses sources d'informations s'avère nécessaire pour permettre une adéquation optimale des interactions entre l'organisme et son environnement, s'appuyant sur la combinaison de signaux externes issus de l'environnement (informations visuelles, tactiles, vestibulaires…) et internes propres à l'organisme (proprioception, efférences motrices…). La catégorisation de l'espace en tant qu'atteignable ou non, ainsi que la perception des limites des espaces d'action, dépendent ainsi d'une mise en relation des capacités perceptives avec les capacités d'action de l'organisme. Cette perception spatiale dépend à la fois de propriétés propres à l'environnement (comme la taille et la forme des objets, leur caractère statique ou dynamique, ou leur localisation par rapport au corps), et de paramètres relatifs à l'organisme lui-même (comme la structure morphologique et l'orientation du corps, ou les capacités de planification des actions et de contrôle sensorimoteur). Ces relations sont nécessairement acquises lors des confrontations répétées entre l'organisme et l'environnement, et doivent s'adapter à tout type de changement, qu'il provienne de l'environnement ou du corps propre.

IX.1. Rôle des représentations motrices

Le premier aspect déterminant dans la perception de l'espace péripersonnel étudié au cours de notre travail de thèse a été celui des représentations motrices. Nous nous sommes ainsi basés sur l'idée que c'est l'anticipation des conséquences des actions possibles dans l'environnement qui permet de distinguer l'espace péripersonnel de l'espace extra-personnel (Coello & Delevoye-Turrell, 2007 ; Gallese, 2007 ; Jeannerod, 2001, 2006). Les modèles internes, qui assurent la spécification des relations entre distances visuelles et productions motrices, vont permettre de calibrer l'espace perçu en référence aux capacités d'action de l'organisme, sur la base des retours sensoriels faisant suites aux actions réalisées, c'est à dire sur la base de leurs effets sur l'organisme et dans l'environnement (Wolpert, Ghahramani, &

Jordan, 1995 ; Wolpert & Kawato, 1998 ; Wolpert, Miall, & Kawato, 1998). Nos études ont ainsi permis de montrer que l'étendue de l'espace péripersonnel, c'est-à-dire la zone de l'espace jugée comme atteignable, peut être modifiée au cours du temps lorsque l'actualisation des modèles internes conduit à un changement dans la relation entre la distance visuelle et les commandes motrices correspondantes (Wolpert & Flanagan, 2001). Le système n'a aucun moyen de déterminer son efficacité autrement que par les retours relatifs aux conséquences des actions produites. En sélectionnant (par exemple, en supprimant les informations visuelles contextuelles et le contrôle en ligne des mouvements) et en manipulant expérimentalement les sources de retours sensoriels et les informations qu'elles spécifient, les relations distance/mouvement peuvent alors être modifiées rapidement et durablement avec un effet immédiat sur la catégorisation spatiale.

Notre deuxième étude a ainsi pu mettre en lumière la plasticité de ces relations, et leur rôle sur la catégorisation spatiale de l'espace péripersonnel. Nous avons en effet induit une modification progressive de l'estimation de l'espace péripersonnel, qui n'était pas perçue de manière consciente. Cette modification se faisait de façon congruente avec les changements introduits au sein des processus sensorimoteurs permettant une mise en correspondance des distances visuelles et des commandes motrices à produire pour déplacer le membre à ces distances.

De façon intéressante, il semblerait, de par les résultats de notre première étude, que la spécification de l'espace péripersonnel ne s'appuie pas sur l'intensité de l'effort à fournir au niveau moteur. Le poids ajouté au poignet des participants lors de cette étude n'a en effet provoqué aucun changement dans les estimations perceptives d'atteignabilité, alors même que l'effort pour produire les gestes d'atteinte était bien augmenté. Ce résultat invalide les théories du codage sensoriel basé sur une évaluation de l'intensité de la commande motrice (Proffitt, 2006 ; Proffitt, Stefanucci, Banton & Epstein, 2003 ; Witt, Proffitt, & Epstein, 2004). Ces

théories se heurtent ainsi sur l'existence de données expérimentales contradictoires, ainsi que sur la difficulté à reproduire les données existantes, témoignant du caractère fragile de l'hypothèse du rôle du sens de l'effort dans la perception spatiale.

Le recoupement des résultats de nos études 1 et 2 suggèrent que l'espace péripersonnel serait calibré en fonction des correspondances entre distance et mouvement, mais que les caractéristiques de la commande motrice effectuée, en termes d'effort à fournir, ne seraient pas déterminantes, dans la mesure où les effets moteurs dans l'environnement restent inchangés. Les membres et les articulations du corps doivent adopter une certaine configuration pour se placer dans la position souhaitée, mais l'intensité de la commande motrice nécessaire pour adopter cette configuration spatiale ne semble pas être déterminante dans la perception de l'environnement. Cela peut paraître logique : si l'effort nécessaire pour réaliser un mouvement influençait la perception de la distance à laquelle se trouve l'objet à atteindre, la perception de l'environnement changerait constamment selon l'état de l'organisme (port de vêtements lourds, d'un bracelet…). Le transport d'un objet plus ou moins lourd, l'état de fatigue, ou encore le niveau de développement musculaire d'un individu ne changent pas la distance à laquelle le bras peut s'étendre, ce qui peut expliquer que les aspects efférents de la motricité intentionnelle ne soient pas déterminants dans la perception spatiale.

La perception des propriétés spatiales de l'environnement serait ainsi davantage liée à la composante sensorielle de la motricité intentionnelle et aux effets de la motricité dans l'environnement. La relation entre la motricité intentionnelle et les effets de cette motricité dans l'environnement serait ainsi à la base de la perception de l'espace et des estimations d'atteignabilité. La théorie des modèles internes stipule que les objets visuels peuvent être codés dans un format moteur (modèle inverse, Gallese, 2007 ; Wolpert & Kawato, 1998) et que ce codage, dans un format moteur, permet d'anticiper les conséquences sensorielles des

actions possibles (modèle direct, Grush, 2004 ; Jeannerod, 2006). Comme suggéré par la théorie des modèles internes, la calibration des correspondances entre localisations visuelles et commandes motrices se généralise aux différentes localisations de l'espace, même si seule une partie de l'espace d'action était concernée par la procédure d'adaptation (Wolpert & Kawato, 1998). Par ailleurs, la détection d'erreurs entre la prédiction des conséquences des productions motrices et leurs effets réels entraîne un mécanisme adaptatif de recalibration visant à réajuster les effets prédits et réels des actions, sans l'intervention de processus cognitifs (Redding & Wallace, 2002 ; Serrien & Spapé, 2011 ; Wong & Henriques, 2009). Dans notre deuxième étude, les sujets s'adaptaient à une modification des conséquences spatiales de leurs actions, en ajustant au cours de quelques essais leurs réponses motrices sur la base de l'erreur spatiale indiquées par le feedback biaisé. L'absence totale de détection de cette manipulation expérimentale par les participants, même lors des phases de débriefing lorsque la question était explicitement abordée, atteste de l'absence d'accès à la conscience des processus de recalibration sensorimotrice. Dans cette deuxième étude, la perception de l'espace péripersonnel changeait de manière concomitante et prédictive avec l'adaptation sensorimotrice, indiquant que cette adaptation sensorimotrice modifie la perception de l'espace péripersonnel alors que l'efférence motrice demeure inchangée au cours des différents essais (l'amplitude des mouvements reste constante). Le décalage progressif de la limite d'atteignabilité perçue en lien avec l'adaptation sensorimotrice, ainsi que l'absence de perception consciente de la manipulation expérimentale de la part des participants, invalident donc l'implication éventuelle de facteurs cognitifs dans les effets observés.

Les résultats complémentaires de notre deuxième étude montrent qu'au-delà de la relation entre motricité intentionnelle et effets de cette motricité dans l'environnement spécifiée par les modèles internes, le niveau de confiance interne des processus sensorimoteurs serait également pris en compte dans les jugements spatiaux. En effet, les

résultats obtenus montrent que lorsque les prédictions faites par les modèles directs sont peu précis (augmentation de la variabilité terminale des productions motrices telle que rapportée par les retours sensoriels), l'incertitude inhérente au système augmente (Barthelmé & Mamassian, 2009, 2010 ; Nagengast, Braun, & Wolpert, 2010). Du fait de l'augmentation du niveau d'incertitude, les processus sensorimoteurs tendraient à réduire les risques d'erreur dans les prédictions, ce qui entraînerait la diminution de l'étendue de la région jugée comme atteignable dans notre deuxième étude, alors même que les pointages moteurs ne sont pas affectés. En effet, les mouvements d'atteinte n'étaient ni plus courts ni plus variables lorsque l'incertitude était artificiellement augmentée, mais correspondaient à une position moyenne, limitant au maximum la dispersion des mouvements. Ceci suggère que l'introduction d'une faible variation dans les feedbacks sensoriels affecterait la perception de la qualité de la performance réalisée sans déclencher de processus de recalibration. A chaque geste de pointage, les modèles internes spécifieraient une commande motrice « moyenne », produisant les retours visuels les moins variables (du fait de la dispersion aléatoire de ces retours visuels, la variabilité reste malgré tout toujours présente). L'anticipation des conséquences sensorielles liées à cette commande motrice serait ainsi affectée par cette variabilité, entraînant un affaiblissement du niveau de confiance dans l'efficacité des processus de prédiction et des transformations sensorimotrices en général. Du fait de l'augmentation de l'incertitude dans les processus sensorimoteurs, l'étendue de l'espace perçu comme atteignable serait réduite, afin de ne pas erronément catégoriser un objet comme atteignable. Comme pour l'adaptation, cette stratégie conservatrice ne serait pas cognitive et se mettrait en place sans accès à la conscience, dans la mesure où aucun rapport verbal de la part des participants concernant la procédure expérimentale utilisée n'a été obtenu. Le paramètre critique pour catégoriser l'espace environnant en tant que péripersonnel ou extrapersonnel serait donc la prédiction des conséquences sensorielles des productions motrices potentielles

(Coello & Delevoye-Turrell, 2007), grâce à la correspondance entre une position de l'espace et le geste associé à cette position. Cependant, le niveau de confiance interne dépendant de l'incertitude liée aux mécanismes d'anticipation sensorimotrice viendrait moduler les estimations perceptives spécifiées par la calibration.

Un autre point crucial à propos de l'implication de représentations motrices dans la perception de l'espace péripersonnel concerne les objets dynamiques, en mouvement dans l'environnement. Un objet en cours de déplacement peut, en effet, éventuellement pénétrer ou sortir de l'espace péripersonnel d'un individu. Si celui-ci désire interagir avec l'objet, il doit pouvoir détecter le moment où il sera à l'intérieur de cet espace, et donc anticiper l'arrivée de l'objet ou son éloignement, tant qu'une action dirigée dessus est encore possible. Comme le suggère Fischer (2000, 2005), un mouvement prend du temps à être effectué, et de ce fait, une cible mobile continue à se déplacer lors de la réalisation du geste. Par conséquent, percevoir le moment où une cible devient atteignable doit prendre en compte ses paramètres dynamiques ainsi que les facteurs qui vont potentiellement affecter la réalisation du mouvement, en particulier au niveau de sa vitesse d'exécution. La question sous-jacente concerne donc la prise en compte du temps de mouvement dans la perception des limites d'atteignabilité. Si le temps de mouvement est bien pris en compte, alors les représentations motrices responsables de la perception de l'espace péripersonnel ne reposeraient pas uniquement sur la correspondance entre une distance visuelle et un mouvement, mais également sur la dynamique des commandes motrices spécifiées par les modèles internes. Dans ce cas de figure, l'intégration du temps de mouvement dans les représentations motrices serait critique pour la survie de l'organisme (pour intercepter ou éviter un objet dirigé vers le corps par exemple). Il parait donc intuitif de penser que la dynamique du mouvement en fonction de celle de la cible soit prise en compte, toujours dans un but d'interaction optimale avec l'environnement.

Notre troisième étude montre ainsi que les propriétés de taille et de vitesse de la cible sont intégrées à la fois au niveau moteur et perceptif, et affectent similairement l'initiation d'un mouvement d'interception situé à la limite d'atteignabilité, et le jugement perceptif d'atteignabilité de cette cible. En effet, les paramètres de taille et de vitesse sont tous deux connus comme affectant les mouvements d'initiation vers une cible en vue de son interception (Carnahan & McFadyen, 1996 ; Chieffi, Fogassi, Gallese, & Gentilucci, 1992 ; De Lussanet, Smeets, & Brenner, 2004 ; Dubrowski, Ham, & Carnahan, 2000 ; Tresilian, Plooy, & Marinovic, 2009 ; Van Donkelaar, Lee, & Gellman, 1992). Nos résultats ont permis de retrouver ces observations sur les performances motrices, mais également de montrer que ces deux facteurs peuvent être combinés en un indice de difficulté basé sur le temps d'exécution du mouvement réalisé. Plus l'index de difficulté était élevé, rendant compte de mouvements rapides, plus les mouvements d'interception à la limite d'atteignabilité étaient initiés tardivement, étant effectués plus vite. Nous avons été en mesure d'observer le même type de relation concernant les jugements perceptifs d'atteignabilité. Plus l'index de difficulté était élevé (donc plus le mouvement potentiel aurait été rapide), moins la surestimation d'atteignabilité des cibles était importante. De plus, l'effet de l'index de difficulté était similaire dans les conditions perceptives et motrices, rendant compte de l'implication des mêmes mécanismes.

Enfin, et même si ce résultat n'est pas en lien direct avec la thématique de perception de l'espace péripersonnel, cette étude a permis de préciser certains aspects méthodologiques pouvant affecter les analyses prenant en compte la taille des cibles. Les résultats obtenus dans notre étude ont en effet montré que dans une tâche basée sur l'interception d'une cible mobile, les participants n'utilisaient pas le centre de cette cible, mais plutôt son bord proximal. Dans la mesure où la taille des effets observés était relativement réduite, et de même ordre que les

variations de la taille des cibles, il était important de pouvoir sélectionner efficacement les caractéristiques de la cible effectivement utilisés par les processus sensorimoteurs.

Notre troisième étude a donc permis de mettre en évidence l'utilisation de processus sensorimoteurs semblables pour l'initiation de mouvements et la décision d'atteignabilité en présence de cibles en déplacement, avec une prise en compte du temps d'exécution des mouvements d'atteinte. Le contenu de la simulation motrice pertinent pour la perception de l'espace péripersonnel ne serait alors par uniquement l'anticipation des conséquences spatiales de l'action. Les résultats de notre troisième étude confortent l'idée que la simulation traite également la cinématique du geste. En effet, les modèles directs sont capables de prédire les états futurs du membre effecteur de l'action, que ce soit en terme de position ou de vitesse (Wolpert, Ghahramani, & Jordan, 1995 ; Wolpert & Kawato, 1998 ; Wolpert, Miall, & Kawato, 1998). Autrement dit, lors de la simulation d'une action, l'ensemble des caractéristiques spatiotemporelles du geste est accessible. Lors d'une tâche de jugement d'atteignabilité avec des cibles statiques, seules les propriétés spatiales du mouvement simulé sont pertinentes, la décision repose donc sur la prédiction de la position finale de la main. En revanche, dans une tâche de jugement d'atteignabilité avec des cibles dynamiques, la position spatiale terminale ainsi que le temps nécessaire pour effectuer le mouvement sont tous deux à prendre en considération. La théorie des modèles internes stipule que ces informations sont disponibles lors de la simulation, et nos résultats montrent que ces informations sont effectivement utilisées : les paramètres cinématiques des mouvements en fonction des caractéristiques de la cible sont pris en compte lors des tâches de jugements d'atteignabilité, comme lorsque les mouvements sont effectivement réalisés.

IX.2. Rôle des représentations corporelles

Comme cela a été développé dans l'introduction de ce travail de thèse, les propriétés morphologiques, en plus de la spécification des commandes motrices à produire, sont nécessairement cruciales dans la perception de l'espace péripersonnel, dont elles formeraient le squelette (Cardinali, Brozzoli, & Farnè, 2009, 2010). L'utilisation d'un outil pouvant entraîner une altération du schéma corporel, dans le sens d'une élongation de la représentation du membre effecteur selon les propriétés fonctionnelles de l'outil (Cardinali, Brozzoli, & Farnè, 2009 ; Cardinali, Brozzoli, Urquizar, Salemme, Roy, & Farnè, 2011 ; Gozli & Brown, 2011 ; Maravita, Spence, & Driver, 2003), notre quatrième étude a porté sur l'effet de telles modifications sur la catégorisation spatiale.

Nous avons ainsi pu mettre en évidence un effet d'extension de l'étendue de l'espace péripersonnel perçue après l'utilisation d'un outil. Cet effet a pu être retrouvé à la fois lorsque les jugements étaient réalisés en prenant le bout de l'outil comme référence, et lorsque les jugements d'atteignabilité étaient effectués en référence à la main des participants, comme dans des tâches de jugement d'atteignabilité classiques.

Lorsque les participants devaient estimer si une cible était potentiellement atteignable avec l'outil, l'extension observée rendait compte de processus de calibration tels que ceux déjà décrits dans notre deuxième étude avec l'utilisation de feedbacks biaisés. L'utilisation de l'outil dans la troisième étude a conduit à une intégration de ses propriétés au sein du schéma corporel, suite à un apprentissage actif des relations entre mouvement et conséquences du mouvement produit avec l'outil. La nécessité de calibrer le système perceptif à partir de l'utilisation de l'outil explique les résultats que nous avons pu observer, c'est à dire le fait que les participants estimaient la limite d'atteignabilité avec l'outil plus éloignée après son

utilisation qu'avant (en fait, plus proche de la limite réelle, sous-estimée avant l'utilisation), mais aussi de façon plus précise, avec des estimations moins variables.

En revanche, lorsque les participants devaient estimer si une cible était potentiellement atteignable par un simple mouvement de la main, l'intégration de l'outil au sein du schéma corporel n'était plus pertinente. Pourtant, une extension de l'espace péripersonnel perçu a pu être observée après utilisation de l'outil, attestant ainsi de l'élongation de la représentation du bras au sein du schéma corporel. En conséquence, la précision des estimations faite au regard des possibilités d'action avec la main baisse après l'intégration de l'outil au sein de la représentation du bras dans le schéma corporel. Les résultats de cette étude montrent ainsi que bien que les modèles internes responsables de mouvements d'atteinte par la main n'aient pas été réajustés, la modification du schéma corporel provoquée par l'utilisation de l'outil a eu comme conséquence d'étendre l'espace péripersonnel perçu. Le bras étant représenté comme plus long, et donc permettant potentiellement d'atteindre des positions de l'espace plus éloignées, l'espace péripersonnel était alors perçu plus étendu qu'avant l'utilisation de l'outil.

IX.3. Considérations concernant l'espace péripersonnel

Les études réalisées au cours de notre travail de thèse mettent ainsi en lumière deux facteurs majeurs dans la perception de l'espace péripersonnel. Le premier facteur concerne la motricité : la catégorisation de l'espace en tant qu'atteignable ou non atteignable, reposerait en effet sur une représentation des capacités d'action acquise au cours des expériences antérieures. La prédiction du résultat d'une action permettrait de déterminer sa faisabilité, et de manière corolaire, de différencier l'espace péripersonnel de l'espace extrapersonnel. Les mécanismes de prédictions sensorimotrices tiennent également compte de leur propre efficacité dans l'anticipation des conséquences sensorielles d'une action. Lorsque le système

perd en efficacité, les estimations de ce qui est atteignable sont modulées selon une stratégie plus conservatrice, afin de réduire le risque d'erreurs potentielles. Alors que l'effort associé aux actions ne semble pas être pris en compte dans les jugements d'atteignabilité, la dynamique des mouvements à réaliser pour atteindre une cible, particulièrement lorsqu'elle est en déplacement, est utilisée pour produire ces jugements. La limite d'atteignabilité perçue ne sera alors pas une ligne imaginaire fixée à certaine distance dans l'espace et évaluée de manière purement visuelle, mais dépendra bien des propriétés des actions possibles sur les objets, sur le plan spatial autant que dynamique.

Le deuxième facteur majeur impliqué dans la perception de l'espace péripersonnel concerne la morphologie, et en particulier la représentation interne de la taille du membre effecteur. Un bras représenté plus long, dans la même position qu'un bras représenté plus court, conduira à envisager des actions dans une étendue spatiale plus ou moins grande. La représentation structurelle du corps est ainsi bien prise en compte dans les processus perceptifs, et est capable de plasticité au même titre que les représentations motrices.

Il apparaît alors pertinent de préciser que, si elle peut faire preuve d'une importante plasticité, la représentation de l'espace péripersonnel n'est probablement pas malléable à l'extrême. Il est en effet difficilement concevable que des régions de l'espace sans aucune ambiguïté, dont la catégorisation spatiale est restée stable sur de très longues périodes de temps, puissent faire l'objet de changements perceptifs drastiques. Il semblerait donc peu probable d'être en mesure de recalibrer les processus sensorimoteurs, même de façon extrêmement progressive, jusqu'à spécifier une distance de 20 cm comme inatteignable, ou au contraire une distance de 3 mètres comme atteignable directement.

Carruthers (2008) suggère ainsi que deux types de représentations corporelles coexisteraient : les représentations corporelles online et les représentations corporelles offline. Les représentations online seraient constamment mises à jour par l'action et rendraient

compte de l'état actuel du corps. Les représentations offline, quant à elles, seraient des représentations des propriétés du corps et de ce qu'il est habituellement capable de réaliser. Elles seraient relativement stables, construites sur la base des représentations online, qui les modifieraient très progressivement. De la même façon, l'espace environnant pourrait être représenté en fonction de ce que l'individu est habituellement capable de faire. Des distances très lointaines seraient alors très certainement catégorisées comme inatteignables par l'individu, et ce de façon très robuste. Similairement, les distances très proches seraient catégorisées comme faisant partie « à coup sûr » de l'espace péripersonnel. C'est autour de la limite d'atteignabilité que pourrait exister une certaine zone d'ambiguïté, pour des distances qui, selon les conditions dans lesquelles se trouve l'individu, peuvent être atteignables ou pas.

Le jugement d'atteignabilité concernant un objet dans cette région ambigüe devrait alors reposer sur des mécanismes de prédictions des conséquences d'une action, selon les propriétés corporelles et les capacités motrices de l'individu à ce moment particulier, ainsi que les caractéristiques de l'environnement dans lequel il se trouve. La perception d'atteignabilité dans cette zone serait ainsi dépendante de représentations online, actives. Des adaptations seraient possibles, afin de s'adapter aux contraintes environnementales et aux changements corporels progressifs. En revanche, de par l'existence de représentations robustes acquises par le passé, qui spécifient certaines zones de l'espace comme totalement non ambigües, des distances très lointaines ne nécessiteraient pas l'intervention d'une simulation d'action pour être jugées comme inatteignables, tout comme des distances très proches seraient automatiquement catégorisées comme atteignables (dans une situation sans obstacle ni contrainte spécifique).

Une telle forme de catégorisation spatiale représenterait ainsi un bénéfice certain pour l'organisme. En effet, une quantité importante de ressources seraient préservées, le système

cérébral n'ayant pas à déclencher constamment des simulations motrices pour des objets situés dans des régions de l'espace non ambigües.

Explorer les limites de la plasticité des représentations motrices et corporelles pourrait alors être une problématique cruciale pour progresser dans la compréhension de ces représentations, et leur rôle dans divers phénomènes tels que les membres fantômes ou l'anosognosie de patients hémiplégiques (Coslett, 2005 ; Damasio, 1994). Les recherches futures devront également chercher à investiguer l'ensemble de ce qui est accessible par les simulations des modèles internes, en particulier au niveau de l'anticipation des conséquences sensorielles d'une action potentielle. Une récente étude a en effet mis en évidence le fait que des jugements d'atteignabilité d'objets potentiellement dangereux (par exemple, un couteau dont la pointe est tournée vers le sujet) pouvait affecter l'étendue de l'espace péripersonnel perçu, ce qui n'était pas observé pour des objets inoffensifs (Coello, Bourgeois, & Iachini, 2012). Les conséquences sensorielles prédites par la simulation des gestes d'atteinte intègreraient ainsi la douleur potentielle résultant du contact avec l'objet dangereux. L'objet dangereux serait alors perçu comme plus proche, et les traitements sémantiques le concernant auraient la priorité afin que l'organisme puisse identifier le danger potentiel qu'il représente et réagir correctement.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aglioti, S., DeSouza, J. F. X., & Goodale, M. A. (1995). Size-contrast illusions deceive the eye but not the hand. *Current Biology, 5*, 679-685.

Annett, J. (2005). Motor imagery: Perception or action? *Neuropsychologia, 33*, 1395-1417.

Assaiante, C., Chabeauti, P.-Y., Sveistrup, H., & Vaugoyeau, M. (2011). Updating process of internal model of action as assessed from motor and postural strategies in young adults. *Human Movement Science, 30*, 227-237.

Barsalou, L. W. (2008). Grounded cognition. *Annual Review of Psychology, 59*, 617–645.

Barthelmé, S., & Mamassian, P. (2009). Evaluation of objective uncertainty in the visual system. *PLoS Computational Biology, 5*, e1000504.

Barthelmé, S., & Mamassian, P. (2010). Flexible mechanisms underlie the evaluation of visual confidence. *PNAS, 107*, 20834-20839.

Bartolo, A., Coello, Y., Delepoulle, S., Edwards, M. G., Endo, S., & Wing, A. M. (2009). Neurobiological basis of reachability judgment: An fMRI study, In *Proceedings of the 14th International Conference on Functional Mapping of the Human Brain Mapping*, San Francisco, CA.

Bays, P. M., & Wolpert, D. M. (2007). Computational principles of sensorimotor control that minimize uncertainty and variability. *Journal of Physiology*, *578*, 387-396.

Bedford, F. (1989). Constraints on learning new mappings between perceptual dimensions. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 15*, 232–248.

Bergson, H. (1896/1912). *Matter and memory*. New York: MacMillan. Original work published 1896.

Berkeley, G. (1709/1732). *An Essay Towards a New Theory of Vision*. London, J. Tonson.

Bernier, P.-M., Chua, R., & Franks, I. M. (2005). Is proprioception. calibrated during visually guided movements? *Experimental Brain Research, 167*, 292–296.

Berti, A., & Frassinetti, F. (2000). When far becomes near: Remapping of space by tool use. *Journal of Cognitive Neuroscience, 12*, 415–420.

Bhalla, M., & Proffitt, D. R. (1999). Visual-Motor recalibration in geographical slant perception. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 25,* 1076–1096.

Bidet-Ildei, C., Orliaguet, J.P., & Coello, Y. (2011). Rôle des représentations motrices dans l'identification des mouvements humains. *L'année Psychologique, 111*, 409-445.

Bidet-Ildei, C., Sparrow, L., & Coello, Y. (2011). Reading action word affects the visual perception of biological motion. *Acta Psychologica, 137*, 330–334.

Biguer, B., Jeannerod, M, & Prablanc, C. (1982). The coordination of eye, head, and arm movements during reaching at a single visual target. *Experimental Brain Research, 46*, 301-304.

Bingham, G., Coats, R., & Mon-Williams, M. (2007). Natural prehension in trials without haptic feedback but only when calibration is allowed. *Neuropsychologia, 45*, 288–294.

Bingham, G. P., & Pagano, C. C. (1998). The necessity of a perception/action approach to definite distance perception: Monocular distance perception to guide reaching. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 24,* 145–168.

Bingham, G. P., Zaal, F., Robin, D., & Shull, J. A. (2000). Distortions in definite distance and shape perception as measured by reaching without and with haptic feedback. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 26,* 1436–1460.

Bosbach, S., Cole, J., Prinz, W., & Knoblich, G. (2005). Inferring another's expectation from action: the role of peripheral sensation. *Nature Neuroscience, 8*, 1295–1297.

Bootsma, R. J., Bakker, F. C., van Snippenberg, F., & Tdlohreg, C. W. (1992). The effect of anxiety on perceiving the reachability of passing objects. *Ecological Psychology, 4*, 1–16.

Bootsma, R. J., & Peper, C. E. (1992). Predictive visual information sources for the regulation of action with special emphasis on catching and hitting. In L. Proteau & D. Elliott (Eds.), *Vision and motor control* (pp. 285–314). Amsterdam: North-Holland.

Botvinick, M., & Cohen, J. (1998). Rubber hands 'feel' touch that eyes see. *Nature, 391,* 756.

Bourgeois, J., & Coello, Y. (2009). Role of inertial properties of the upper limb on the perception of the boundary of peripersonal space. *Psychologie Française, 54*, 225–239.

Bourgeois, J., & Coello, Y. (2012). Effect of visuomotor calibration and uncertainty on the perception of peripersonal space. *Attention, Perception, & Psychophysics, 74*, 1268-1283.

Boy, F., Palluel, R., Orliaguet, J.-P., & Coello, Y. (2005). Dissociation between "where" and "how" judgments of one's own motor performance in a video-controlled reaching task. *Neuroscience Letters, 386*, 52–57.

Bridgeman, B. (2010). How the brain makes the world appear stable. *i-Perception, 1*, 69-72.

Brain, W.R. (1941). Visual disorientation with special reference to lesions of the right cerebral hemisphere. *Brain, 64*, 244–272.

Brenner, E., De Lussanet, M.H.E., & Smeets, J.B.J. (2002). Independent control of acceleration and direction of the hand when hitting moving targets. *Spatial Vision, 15*, 129-140.

Brenner, E., & Smeets, J.B.J. (1996). Hitting moving targets: Co-operative control of 'when' and 'where'. *Human Movement Science, 15*, 39-53.

Brenner, E., & Smeets, J.B.J. (2007). Flexibility in intercepting moving objects. *Journal of Vision, 7*, 1-17.

Bridgeman, B. (1991). Separate visual representations for perception and for visually guided behavior. In Ellis S.R. (Ed.), *Pictorial communication in virtual and real environments* (pp. 316-327). London: Taylor & Francis.

Brown, S., & Cooke, J. (1981). Responses to force perturbations preceding voluntary arm movements. *Brain, 220*, 350–355.

Brown, L. E., Doole, R., & Malfait, N. (2011). The role of motor learning in spatial adaptation near a tool. *PLoS One, 6*, e28999.

Brozzoli, C., Cardinali, L., Pavani, F., & Farnè, A. (2010). Action-specific remapping of peripersonal space. *Neuropsychologia, 48*, 796-802.

Brozzoli, C., Gentile, G., Petkova, V. I., & Ehrsson, H.H. (2011). fMRI-adaptation reveals a cortical mechanism for the coding of space near the hand. *Journal of Neurosciences, 31*, 9023-9031.

Bruno, N. (2001). When does action resist visual illusions? *TRENDS in Cognitive Sciences, 5*(9), 379-382.

Caggiano, V., Fogassi, L., Rizzolatti, G., Their, P., & Casile, A. (2009). Mirror neurons differentially encode the peripersonal and extrapersonal space of monkeys. *Science, 324,* 403–406.

Cardinali, L., Brozzoli, C., Farnè, A. (2009). Peripersonal space and body schema: two labels for the same concept? *Brain Topography, 12*, 252-260.

Cardinali, L., Brozzoli, C., Farnè, A. (2010). Peripersonal space and body schema. *Encyclopedia of Behavioral Neuroscience, 3,* 40-46.

Cardinali, L., Brozzoli, C., Urquizar, C., Salemme, R., Roy, A. C., & Farnè, A. (2011). When action is not enough: tool-use reveals tactile-dependent access to body schema. *Neuropsychologia, 49,* 3750-3757.

Cardinali, L., Frassinetti, F., Brozzoli, C., Urquizar, C., Roy, A. C., & Farnè, A. (2009). Tool-use induces morphological updating of the body schema. *Current Biology, 19,* 478-479.

Cardinali, L., Jacobs, S., Brozzoli, C., Frassinetti, F., Roy, A. C., & Farnè, A. (2012). Grab an object with a tool and change your body: tool-use-dependent changes of body representation for action. *Experimental Brain Research, 218,* 259-271.

Carello, C., Grosofsky, A., Reichel, F. D., Solomon, H. Y., & Turvey, M. T. (1989). Visually perceiving what is reachable. *Ecological Psychology, 1*, 27–54.

Carnahan, H., & McFadyen, B.J. (1996). Visuomotor control when reaching toward and grasping moving targets. *Acta Psychologica, 92*, 17-32.

Carruthers, G. (2008). Types of body representation and the sense of embodiment. *Consciousness and Cognition, 17*, 1302-1316.

Cesari P, Formenti F, & Olivato P. (2003). A common perceptual parameter for stair climbing for children, young and old adults. *Human Movement Science, 22*, 111-124.

Chemero, A. (2003). An outline of a theory of affordances. *Ecological Psychology, 15*, 181-195.

Chieffi, S., Fogassi, L., Gallese, V., & Gentilucci, M. (1992). Prehension movements directed to approaching objects: Influence of stimulus velocity on the transport and the grasp components. *Neuropsychologia, 30,* 877-897.

Chinellato, E., Grzyb, B., Fattori, P., & Del Pobil, A. P. (2009) Toward an Integrated Visuomotor Representation of the Peripersonal Space. In José Mira Mira, José Manuel Ferrández, José R. Álvarez, Félix de la Paz, F. Javier Toledo, editors, *Bioinspired Applications in Artificial and Natural Computation*.

Clark, A. (2009). Perception, action, and experience: Unraveling the golden braid. *Neuropsychologia, 47,* 1460-1468.

Clower, D. M., & Boussaoud, D. (2000). Selective use of perceptual recalibration versus visuomotor skill acquisition. *Journal of Neurophysiology, 84*, 2703–2708.

Coello, Y., Bartolo, A., Amiri, B., Houdayer, E., & Derambure, P. (2008). Perceiving what is reachable depends on motor representations: A study using transcranial magnetic stimulation. *PlosOne, 3*, e2862.

Coello, Y., Bourgeois, J., & Iachini, T. (2012). Embodied perception of reachable space: how do we manage threatening objects? *Cognitive Processing, 13*, 131-135.

Coello, Y., & Delevoye-Turrell, Y. (2007). Embodiment, space categorisation and action. *Consciousness & Cognition, 16,* 667–683.

Coello, Y., & Iwanow, O. (2006). Effect of structuring the workspace on cognitive and sensorimotor distance estimation: no dissociation between perception and action. *Perception and Psychophysics, 68,* 278–289.

Coello, Y., Orliaguet, J. P., & Prablanc, C. (1996). Pointing movement in an artificial perturbing inertial field: A prospective paradigm for motor control study. *Neuropsychologia, 34,* 879–892.

Coello, Y., Richaud, S., Magne, P., & Rossetti, Y. (2003). Vision for spatial perception and vision for action: a dissociation between the left–right and near–far dimensions. *Neuropsychologia, 41,* 622-633.

Collins, T., Doré-Mazars, K., & Lappe, M. (2007). Motor space structures perceptual space : Evidence from human saccadic adaptation. *Brain Research, 1172*, 32-39.

Colby, C. L., Duhamel, J.-R., & Goldberg, M. E. (1993). Ventral intraparietal area of the macaque: Anatomic location and visual response properties. *Journal of Neurophysiology, 69,* 902–914.

Colby, C. L., & Duhamel, J.-R. (1996). Spatial representations for action in parietal cortex. *Cognitive Brain Research, 5,* 105–115.

Coslett, H. B. (2005). Anosognosia and body representations forty years later. *Cortex, 41*, 263–270.

Costantini, M., Ambrosini, E., Sinigaglia, C., & Gallese, V. (2011). Tool-use observation makes far objects ready-to-hand. *Neuropsychologia, 49*, 2658-2663.

Costantini, M., Ambrosini, E., Tieri, G., Sinigaglia, C., & Committeri, G. (2010). Where does an object trigger an action? An investigation about affordances in space. *Experimental Brain Research, 207*, 95–103.

Cowey, A., Small, M., & Ellis, S. (1994). Left visuo-spatial neglect can be worse in far than in near space. *Neuropsychologia, 32,* 1059–1066.

Craighero, L., Fadiga, L., Rizzolatti, G., & Umiltà, C. A. (1999). Movement for perception: a motor-visual attentional effect. *Journal of Experimental Psychology,* 25, 1673-1692.

Cressman, E. K., & Henriques, D. Y. P. (2010). Reach adaptation and proprioceptive recalibration following exposure to misaligned sensory input. *Journal of Neurophysiology, 103,* 1888–1895.

Cutting, J. E., & Vishton, P. M. (1995). Perceiving layout and knowing distances. In W. Epstein & S. Rogers (Eds.), *Perception of space and motion* (pp. 69–117). San Diego, CA: Academic Press.

Damasio, A. R. (1994). *Descartes' error: Emotion, reason and the human brain*. New York: Quill.

Dassonville, P., Bridgeman, B., Bala, J. K., Thiem, P., & Sampanes, A. (2004). The induced Roelofs effect : two visual systems or the shift of a single reference frame? *Vision*

Research, 44, 613-611.

Decety, J., Jeannerod, M., & Prablanc, C. (1989). The timing of mentally represented actions. *Behavioural Brain Research, 34*, 35–42.

Decety, J., & Jeannerod, M. (1996). Mentally simulated movements in virtual reality: does Fitts' law hold in motor imagery? *Behavioural Brain Research, 72*, 127-134.

Degenaar, M. & Lokhorst, G.-J. (2011). *"Molyneux's Problem"*. The Stanford Encyclopedia of Philosophy, *Edward N. Zalta (ed.).*

De Graaf, J. B., Pelisson, D., Prablanc, C., & Goffart, L. (1995). Modifications in end positions of arm movements following short-term saccadic adaptation. *NeuroReport, 6*, 1733–1736.

Delevoye-Turrell, Y., Bartolo, A., Coello, & Y. (2010). Motor representation and the perception of space. In N. Gangopadhyay (Ed.) *Perception, Action and Consciousness*. Oxford University Press.

Delevoye-Turrell, Y., Vienne, C., & Coello, Y. (2011). Space boundaries in schizophrenia: Voluntary action for improved judgments of social distances. *Journal of Social Psychology, 42*, 193–204.

De Lussanet, M.H.E., Smeets, J.B.J., & Brenner, E. (2004). The quantitative use of velocity information in fast interception. *Experimental Brain Research, 157*, 181-196.

Desmurget, M., Pelisson, D., Urquizar, C., Prablanc, C., Alexander, G. E., & Grafton, S. T. (1998). Functional anatomy of saccadic adaptation in humans. *Nature Neuroscience, 1*, 524–528.

De Sperati, C., & Stucchi, D. (1997). Recognizing the motion of a graspable object is guided by handedness. *NeuroReport, 8*, 2761-2765.

De Vignemont, F. (2009). Body schema and body image – Pros and cons. *Neuropsychologia*.

Dewar, M. T., & Carey, D. P. (2006). Visuomotor 'immunity' to perceptual illusion: A mismatch of attentional demands cannot explain the perception–action dissociation. *Neuropsychologia*.

Di Pellegrino, G., Làdavas, E., & Farnè, A. (1997). Seeing where your hands are. *Nature, 388,* 730.

Dubrowski, A., Lam, J., & Carnahan, H. (2000). Target velocity effects on manual interception kinematics. *Acta Psychologica, 104,* 103-118.

Duhamel, J.R., Colby, C.L., & Goldberg, M.E. (1998). Ventral intraparietal area of the macaque: Congruent visual and somatic response properties. *Journal of Neurophysiology, 79,* 126-136.

Ehrsson, H.H., Rosén, B., Stockselius, A., Ragnö, C., Köhler, P., & Lundborg, G. (2008). Upper limb amputees can be induced to experience a rubber hand as their own. *Brain, 131*, 3443-3452.

Elbert, T., Flor, H., Birbaumer, N., Knecht, S., Hampson, S., Larbig, W., & Taub, E. (1994). Extensive reorganization of the somatosensory cortex in adult humans after nervous system injury. *NeuroReport, 5*, 2593–2597.

Ernst, M. O., & Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature, 415,* 429–433.

Evans, G. (1982). The Varieties of Reference. Oxford: Oxford University Press.

Fajen, B. R. (2005). Perceiving possibilities for action: On the necessity of calibration and perceptual learning for the visual guidance of action. *Perception, 34*, 717–740.

Farnè, A., Bonifazi, S., Làdavas, E. (2005). The role played by tool-use and tool-length on the plastic elongation of peri-hand space: a single case study. *Cognitive Neuropsychology, 22,* 408-418.

Farnè, A., Iriki, A., & Làdavas, E. (2005). Shaping multisensory action-space with tools: Evidence from patients with cross-modal extinction. *Neuropsychologia, 43*, 238-248.

Farnè, A., & Làdavas, E. (2000). Dynamic size-change of hand peripersonal space following tool use. *NeuroReport, 11*, 1645–1649.

Felleman, D. J., & Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in primate visual cortex. *Cerebral Cortex, 1*, 1-47.

Field, D.T., & Wann, J.P. (2005). Perceiving time to collision activates the sensorimotor cortex. *Current Biology, 15,* 453-458.

Fischer, M.H. (2000). Estimating reachability: Whole-body engagement or postural stability? *Human Movement Science, 19*, 297–318.

Fischer, M.H. (2005). Action simulation for others is not constrained by one's own postures. *Neuropsychologia, 43*, 28–34.

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.

Flanagan, J.R., Vetter, P., Johansson, R.S., & Wolpert, D.M. (2003). Prediction precedes control in motor learning. *Current Biology, 13,* 146-150.

Flor, H., Elbert, T., Muhlnickel, W., Pantev, C., Wienbruch, C., & Taub, E. (1998). Cortical reorganization and phantom phenomena in congenital and traumatic upper-extremity amputees. *Experimental Brain Research, 119*, 205–212.

Fogassi, L., Gallese, V., Fadiga, L., Luppino, G., Matelli, M., & Rizzolatti, G. (1996). Coding of peripersonal space in inferior premotor cortex (area F4). *Journal of Neurophysiology, 76,* 141-157.

Fourneret, P., & Jeannerod, M. (1998). Limited conscious monitoring of motor performance in normal subjects. *Neuropsychologia, 36*, 1133-1140.

Fourneret, P., Paillard, J., Lamarre, Y., Cole, J. , & Jeannerod, M. (2002). Lack of conscious recognition of one's own actions in a hapically deafferented patient. *Neuroreport, 13*, 541–547.

Franz, V. H., Gegenfurtner, K. R., Bülthoff, H. H., & Fahle, M. (2000). Grasping visual illusions: No evidence for a dissociation between perception and action. *Psychological Science, 11,* 20–25.

Gabbard, C., Ammar, D., & Lee, S. (2006). Perceived reachability in single- and multiple-degree-of-freedom workspaces. *Journal of Motor Behavior, 38*, 423–429.

Gabbard, C., Ammar, D., & Rodrigues, L. (2005). Perceived reachability in hemispace. *Brain and Cognition, 58,* 172–177.

Gabbard, C., Cordova, A., & Lee, S. (2007). Examining the effects of postural constraints on estimating reach. *Journal of Motor Behavior, 39*, 242–246.

Gallese, V. (2005). Embodied simulation: From neurons to phenomenal experience. *Phenomenology and the Cognitive Sciences, 4*, 23-48.

Gallese, V. (2007). The "conscious" dorsal stream: Embodied simulation and its role in space and action conscious awareness. *Psyche, 13*, 1–20.

Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain, 119*, 593–609.

Gallivan, J. P., Cavina-Pratesi, C., & Culham, J. C. (2009). Is that within reach? fMRI reveals that the human superior parieto-occipital cortex encodes objects reachable by the hand. *Journal of Neuroscience, 29*, 4381-4391.

Gentilucci, M., Fogassi, L., Luppino, G., Matelli, M., Camarda, R., & Rizzolatti, G. (1988). Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey: I. Somatotopy and the control of proximal movements. *Experimental Brain Research, 71*, 475–490.

Gerardin, E., Sirigu, A., Lehéricy, S., Poline, J. B., Gaymard, B., Marsault, C., Agid, Y., & Le Bihan, D. (2000). Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cerebral Cortex, 10*, 1093–1104.

Gibson, J. J. (1977). The theory of affordances. In R. E. Shaw & J. Bransford (Eds.), *Perceiving, acting, and knowing: Toward an ecological psychology* (pp.67-82). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.

Gibson, J. J. (1979). *The ecological approach to visual perception*. Boston, MA: Houghton-Mifflin. (réédité en 1986: Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates).

Giummarra, M. J., Gibson, S. J., Georgiou-Karistianis, N., & Bradshaw, J. L. (2007). Central mechanisms in phantom limb perception: The past, present and future. *Brain Research Reviews, 54*, 219-232.

Goethe, J. W. (1964). *Faust,* Paris, Gallimard.

Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neuroscience, 15*, 20-25.

Goodale, M. A., Milner, A. D., Jakobson, L. S., & Carey, D. P. (1991). A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them, *Nature, 349*, 154-156.

Goodale, M. A., Meenan, J. P., Bülthoff, H. H., Nicolle, D. A., Murphy, K. J., & Racicot, C. I. (1994). Separate neural pathways for the visual analysis of object shape in perception and prehension. *Current Biology, 4*, 604-610.

Gordon, J., & Ghez, C. (1987). Trajectory control in targeted force impulses. III. Compensatory adjustments for initial errors. *Experimental Brain Research, 67*, 253–269.

Gozli, D.G., & Brown, L.E. (2011). Agency and control for the integration of a virtual tool into the peripersonal space. *Perception, 40,* 1309-1319.

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 XIX*. Eds. W. Prinz and B. Hommel. Oxford University Press, Oxford England, pp. 136-157.

Graziano, M. S. A., & Gross, C. G. (1993). A bimodal map of space: Somatosensory receptive fields in the macaque putamen with corresponding visual field receptive fields. *Experimental Brain Research, 97*, 96–109.

Graziano, M. S. A., & Gross, C. G. (1995). The representation of extrapersonal space: A possible role for biomodal, visual–tactile neurons. In M. S. Gazzaniga (Ed.), *Cognitive Neurosciences* (pp. 1021–1034). Cambridge: MIT Press.

Graziano, M. S. A., Hu, X. T., & Gross, C. G. (1997). Coding the locations of objects in the dark. *Science, 277*, 239–241.

Graziano, M. S. A., Reiss, L. A. J., & Gross, C. G. (1999). A neuronal representation of the location of nearby sounds. *Nature, 397*, 428-430.

Grezes, J., & Decety, J. (2001). Functional anatomy of execution, mental simulation, observation, and verb generation of actions: A meta-analysis. *Human Brain Mapping, 12*, 1-19.

Grezes, J., Tucker, M., Armony, J. L., Ellis, R., & Passingham, R. E. (2003). Objects automatically potentiate action: an fMRI study of implicit processing. *European Journal of Neuroscience, 17*, 2735-2740.

Grush, R. (2004). The emulation theory of representation: Motor control, imagery, and perception. *Behavioral and Brain Sciences, 27*, 377-442.

Halligan, P. W., & Marshall, J. C. (1991). Left neglect for near but not far space in man. *Nature, 350*, 498–500.

Hasan, Z. (2005). The human motor control system's response to mechanical perturbation: should it, can it, and does it ensure stability? *Journal of Motor Behavior, 37*, 484–493.

Head, H., & Holmes, G. (1911). Sensory disturbances from cerebral lesions. *Brain, 34*, 102–254.

Heber, I. A., Siebertz, S., Wolter, M., Kuhlen, T., & Fimm, B. (2010). Horizontal and vertical pseudoneglect in peri- and extrapersonal space. *Brain and Cognition, 73*, 160-166.

Heft, H. (1993). A methodological note on overestimates of reaching distance: distinguishing between perceptual and analytical judgments. *Ecological Psychology, 5*, 255-271.

Held, R., & Hein, A. (1963). Movement-produced stimulation in the development of visually guided behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology, 56*, 872-876.

Helmholtz, H. v. (1866). Handbuch der physiologischen Optik, Leipzig, Voss.

Hesslow, G. (2002). Conscious thought as simulation of behaviour and perception. *Trends in Cognitive Sciences, 6*, 242–247.

Hirose, S., Hagura, N., Matsumura, M., & Naito, E. (2010). Human rostral dorsal premotor cortex mediates graspability judgment of external objects by evaluating hand motor capability. *Brain Research, 1313*, 134-142.

Hoffmann, M., & Pfeifer, R. (2011). The implications of embodiment for behavior and cognition: animal and robotic case studies, in *"The Implications of Embodiment: Cognition and Communication"*, Exeter: Imprint Academic, W. Tschacher & C. Bergomi, ed., pp. 31-58.

Holmes, N. P. (2012). Does tool use extend peripersonal space? A review and re-analysis. *Experimental Brain Research, 218*, 273-282.

Holmes, N. P., & Spence, C. (2004). The body schema and multisensory representation(s) of peripersonal space. *Cognitive Processing, 5*, 94–105.

Husserl, E. (1907/1973). *Thing and space*. The Hague, Netherlands: Martinus Nijhoff. Original work published 1907.

Hutchison, J. J., & Loomis, J. M. (2006). Does energy expenditure affect the perception of egocentric distance? A failure to replicate Experiment 1 of Proffitt, Stefanucci, Banton, and Epstein (2003). *Spanish Journal of Psychology, 9,* 332-339.

Iacoboni, M. (2006). Visuo-motor integration and control in the human posterior parietal cortex: Evidence from TMS and fMRI. *Neuropsychologia, 44,* 2691-2699.

Iriki, A., Tanaka, M., & Iwamura, Y. (1996). Coding of modified body schema during tool use by macaque postcentral neurones. *Neuroreport, 7,* 2325-2330.

Ishibashi, H., Hihara, S., & Iriki, A. (2000). Acquisition and development of monkey tool-use: Behavioral and kinematic analyses. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology, 78,* 958-966.

James, W. (1892/2003). *The principles of psychology*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Jeannerod, M. (1975). Déficit visuel persistant chez les aveugles-nés opérés. Données cliniques et expérimentales. *L'année psychologique, 75,* 169-195.

Jeannerod, M. (1994). The representing brain. Neural correlates of motor intention and imagery. *Behavioral and Brain Sciences, 17,* 187–245.

Jeannerod, M. (1995). Mental imagery in the motor context. *Neuropsychologia, 33,* 1419-1432.

Jeannerod, M. (2001). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage, 14,* S103–S109.

Jeannerod, M. (2003). The mechanism of self-recognition in humans. *Behavioural Brain Research, 142,* 1–15.

Jeannerod, M. (2006). *Motor cognition*. Oxford: Oxford University Press.

Jeannerod, M. (2006). The origin of voluntary action: history of a physiological concept. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences - Biologies, 329,* 354–362.

Jeannerod, M., Decety, J., & Michel, F. (1994). Impairment of grasping movements following a bilateral posterior parietal lesion. *Neuropsychologia, 32*, 369-380.

Jeannerod, M., & Frak, V. (1999). Mental imaging of motor activity in humans. *Current Opinion in Neurobiology, 9*, 735-739.

Jordan, M. I., & Rumelhart, D. E. (1992). Forward models: supervised learning with a distal teacher *Cognitive Science, 16*, 307–354.

Kaas, J. H., & Lyon, D.C. (2001). Visual cortex organization in primates: theories of V3 and adjoining visual areas. *Progress in Brain Research, 134*, 285–295.

Kaas, J. H., & Lyon, D. C. (2007). Pulvinar contributions to the dorsal and ventral streams of visual processing in primates. *Brain Research Reviews*.

Kagerer, F.A., Contreras-Vidal, J.L., & Stelmach, G.E. (1997). Adaptation to gradual as compared with sudden visuo-motor distorsions. *Experimental Brain Research, 115*, 557-561.

Kammers, M.P.M., de Vignemont, F., Verhagen, L., & Dijkerman, H.C. (2009). The rubber hand illusion in action. *Neuropsychologia, 47*, 204-211.

Kawato, M., Furukawa, K., & Suzuki, R. (1987). A hierarchical neural network model for the control and learning of voluntary movements. *Biological Cybernetics, 57*, 169–185.

Kennedy, D. P., Gläscher, J., Tyszka, J. M., & Adolphs, R. (2009). Personal space regulation by the human amygdala. *Nature Neuroscience, 12*, 1226–1227.

Knill, D. C. (2005). Reaching for visual cues to depth: The brain combines depth cues differently for motor control and perception. *Journal of Vision, 5*, 103-115.

Króliczak, G., Heard, P., Goodale, M. A., & Gregory, R. L. (2006). Dissociation of perception and action unmasked by the hollow-face illusion. *Brain Research, 1080*, 9-16.

Lackner, J. R. (1988). Some proprioceptive influences on the perceptual representation of body shape and orientation. *Brain, 111*, 281-297.

Lackner, J. R., & Taublieb, A. B. (1983). Reciprocal interactions between the position sense representations of the two forearms. *Journal of Neuroscience, 3*, 2280-2285.

Làdavas, E. (2002). Functional and dynamic properties of visual peripersonal space. *Trends in Cognitive Science, 6,* 17-22.

Làdavas, E., & Farnè, A. (2006). *Multisensory representation of peripersonal space*. In G. Knoblich, I. M. Thornton, M. Grosjean, & M. Shiffrar (Eds.), Human body perception from the inside out (pp. 89–104). New York: Oxford University Press.

Lafargue, G., & Sirigu, A. (2006). The nature of the sense of effort and its neural substratum. *Revue Neurologique, 162,* 703-712.

Longo, M. R., & Lourenco, S. F. (2006). On the nature of near space: Effects of tool use and the transition to far space. *Neuropsychologia, 44,* 977-981.

Longo, M. R., & Lourenco, S. F. (2007). Space perception and body morphology: extent of near space scales with arm length. *Experimental Brain Research, 177,* 285-290.

Magescas, F., & Prablanc, C. (2006). Automatic drive of limb motor plasticity. *Journal of Cognitive Neuroscience, 18,* 75–83.

Magescas, F., Urquizar, C., & Prablanc, C. (2009). Two modes of error processing in reaching. *Experimental Brain Research, 193,* 337–350.

Magosso, E., Ursino, M., di Pellegrino, G., Làdavas, E., & Serino, A. (2010). Neural bases of peri-hand space plasticity through tool-use: Insights from a combined computational experimental approach. *Neuropsychologia, 48,* 812-830.

Makin, T. R., Holmes, N. P., & Zohary, E. (2007). Is that near my hand? Multisensory representation of peripersonal space in human intraparietal sulcus. *Journal of Neuroscience, 27,* 731-740.

Mamassian, P. (2008). Overconfidence in an objective anticipatory motor task. *Psychological Science, 19,* 601–606.

Maravita, A., & Iriki, A. (2004). Tools for the body (schema). *Trends in Cognitive Sciences, 8,* 79-86.

Maravita, A., Spence, C., & Driver, J. (2003). Multisensory integration and the body schema: Close to hand and within reach. *Current Biology, 13,* R531-R539.

Maravita, A., Spence, C., Kennett, S., & Driver, J. (2002). Tool-use changes multimodal spatial interactions between vision and touch in normal humans. *Cognition, 83,* B25–B34.

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.

Mark, L. S., Baillet, J. A., Craver, K. D., Douglas, S. D., & Fox, T. (1990). What an actor must do in order to perceive the affordance for sitting. *Ecological Psychology, 2,* 325–366.

Mark, L. M., Nemeth, K., Gardner, D., Dainoff, M. J., Paasche, J., Duffy, M., & Grandt, K. (1997). Postural dynamics and the preferred critical boundary for visually guided reaching. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 23,* 1365-1379.

Marr, D. (1982). Vision. A Computational Investigation into the Human Representation and Processing of Visual Information. New York: W.H. Freeman.

Martel, L., Grealy, M. A., & Coello, Y. (2006). Contribution of retinal and non retinal sources of visual information in egocentric object localisation for action. Current Psychology Letters 19.

McGurk, H. & MacDonald, J. (1976). Hearing lips and seeing voices. *Nature, 264,* 746-748.

Merleau-Ponty, M. (1945/2005). *Phénoménologie de la perception.* Paris, NRF, Gallimard.

Milner, A. D., & Goodale, M. A. (1995). The visual brain in action. Oxford: Oxford Press.

Milner, A. D., Perrett, D. I., Johnston, R. S., Benson, P. J., Jordan, T. R., Heeley, D. W., Bettucci, D., Mortara, R., Terazzi, E., & Davidson, D. L. W. (1991). Perception and action in visual form agnosia. *Brain, 114,* 405-428.

Mon-Williams, M., & Bingham, G. P. (2007). Calibrating reach distance to visual targets. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 33,* 645–656.

Morrone, M.C., Tosetti, M., Montanaro, D., Fiorentini, A., Cioni, G., & Burr, D.C. (2000). A cortical area that responds specifically to optic flow, revealed by fMRI. *Nature Neuroscience, 3,* 1322–1328.

Mossio, M., & Taraborelli, D. (2008). Action-dependent perceptual invariants: from ecological to sensorimotor approaches. *Consciousness and Cognition, 17,* 1324-1340.

Mountcastle, V. B. (1976). The world around us: Neural command functions for selective attention. *Neurosciences Research Program Bulletin, 14,* 1-47.

Nagengast, A.J., Braun, D.A., & Wolpert, D.M. (2010). Risk-sensitive optimal feedback control accounts for sensorimotor behavior under uncertainty. *PLoS Computational Biology, 6,* e1000857.

Noë, A. (2004). Action in Perception, in: The MIT Press.

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.

Obayashi, S., Tanaka, M., & Iriki, A. (2000). Subjective image of invisible hand coded by monkey intraparietal neurons. *Neuroreport, 11,* 3499-505.

Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia, 9,* 97–113.

Osiurak, F., Morgado, N., & Palluel-Germain, R. (2012). Tool use and perceived distance: when unreachable becomes spontaneously reachable. *Experimental Brain Research, 218,* 331-339.

Oudejans, R. R., Michaels, C. F., van Dort, B., & Frissen, E. J. P. (1996). To cross or not to cross: The effect of locomotion on street-crossing behavior. *Ecological Psychology,* 8, 259-267.

Palluel-Germain, R., Boy, F., Orliaguet, J. P., & Coello, Y. (2004). Visual and motor constraints on trajectory planning in a pointing task. *Neuroscience Letters, 372,* 235–239.

Parkinson, A., Condon, L., & Jackson, S. R. (2010). Parietal cortex coding of limb posture: In search of the body-schema. *Neuropsychologia, 48,* 3228-3234.

Parsons, L. (1994). Temporal and kinematic properties of motor behavior reflected in mentally simulated action. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 20,* 709–730.

Pegna, A.J., Petit, L., Caldara-Schnetzer, A.S., Khateb, A., Annoni, J.M., Sztaijzel, R., et al. (2001). So near yet so far: Neglect in far or near space depends on tool use. *Annals of Neurology, 50,* 820-822.

Pélisson, D., Prablanc, C., Goodale, M. A., & Jeannerod, M. (1986). Visual control of reaching movements without vision of the limb. II. Evidence of fast unconscious processes correcting the trajectory of the hand to the final position of a double-step stimulus. *Experimental Brain Research, 62*, 303-311.

Pellijeff, A., Bonilha, L., Morgan, P. S., McKenzie, K., & Jackson, S. R. (2006). Parietal updating of limb posture: An event-related fMRI study. *Neuropsychologia, 44*, 2685–2690.

Poincaré, H. (1905). *La valeur de la science.* Paris, Ernest Flammarion.

Poincaré, H. (1907/1921). *The foundations of science*. New York: Science Press.

Previc, E. H. (1990). Functional specialization in the lower and upper visual fields in humans: Its ecological origins and neurophysiological implications. *Behavioral and Brain Sciences, 13,* 519-542.

Previc, E. H. (1993). Functional interactions in 3-D visual space: Implications for visual displays. *Society for Information Display International Symposium Digest of Technical Papers* (Vol. 24, pp. 188-190). Playa del Rey, CA: Society for Information Display.

Previc, F. H. (1998). The neuropsychology of 3-D space. *Psychological Bulletin, 124*, 123–164.

Proffitt, D. R. (2006a). Distance perception. *Current Directions in Psychological Science, 15,* 131–135.

Proffitt, D. R. (2006b). Embodied perception and the economy of action. *Perspective on Psychological Science, 1*, 110–122.

Proffitt, D. R., Stefanucci, J., Banton, T., & Epstein,W. (2003). The role of effort in perceiving distance. *Psychological Science, 14*, 106–112.

Ramachandran, V. S., & Hirstein, W. (1998). The perception of phantom limbs: the D.O. Hebb lecture. *Brain, 121*, 1603–1630.

Ramachandran, V. S., Rogers-Ramachandran, D., & Cobb, S., 1995. Touching the phantom limb. *Nature, 377*, 489–490.

Rao, R. P. N., & Ballard, D. H. (1999). Predictive coding in the visual cortex: a functional interpretation of some extra-classical receptive field effects. *Nature Neuroscience, 2*, 79–87.

Redding, G. M., Rossetti, Y., & Wallace, B. (2005). Applications of prism adaptation: A tutorial in theory and method. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews, 29*, 431–444.

Redding, G. M., & Wallace, B. (1996). Adaptative spatial alignment and strategic perceptual-motor control. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 22*, 379-394.

Redding, G. M., & Wallace, B. (1997). *Adaptive spatial alignment*. Erlbaum, Mahwah, NJ.

Redding, G. M., & Wallace, B. (2002). Strategic calibration and spatial alignment: A model from prism adaptation. *Journal of Motor Behavior, 34*, 126-138.

Redding, G. M., & Wallace, B. (2006). Generalization of prism adaptation. *Experimental Psychology: Human Perception & Performance, 32*, 1006–1022.

Rizzolatti, G., Camarda, R., Fogassi, L., Gentilucci, M., Luppino, G., & Matelli, M. (1988). Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. II. Area F5 and the control of distal movements. *Experimental Brain Research, 71*, 491-507.

Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research, 3*, 131-141.

Rizzolatti, G., Fogassi, L., & Gallese, V. (2002). Motor and cognitive functions of the ventral premotor cortex. *Current Opinion in Neurobiology, 12*, 149-154.

Rizzolatti, G., Gentilucci, M., & Matelli, M. (1985). Selective spatial attention: One center, one circuit, or many circuits? In M. I. Posner & O. S. M. Marin (Eds.), *Attention and performance 11* (pp. 251-265). Hillsdale, NJ: Erlbanm.

Rizzolatti, G., & Luppino, G. (2001). The cortical motor system. *Neuron*, 31, 889-901.

Rizzolatti, G., Luppino, G., & Matelli, M. (1998). The organization of the cortical motor system: Newconcepts. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 106*, 283–296.

Rizzolatti, G., & Matelli, M. (2003). Two different streams form the dorsal visual system: anatomy and functions. *Experimental Brain Research, 153*, 146-157.

Rizzolatti, G., Matelli, M., & Pavesi, G. (1983). Deficits in attention and movement following the removal of postarcuate (area 6) and prearcuate (area 8) cortex in macaque monkeys. *Brain, 106,* 655-673.

Robinovitch, S. N. (1998). Perception of postural limits during reaching. *Journal of Motor Behavior, 30*, 352–358.

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.

Rodríguez-Herreros, B., & López-Moliner, J. (2011). Proprioception improves temporal accuracy in a coincidence-timing task. *Experimental Brain Research*, 210, 409-417.

Sakata, H., & Kusunoki, M. (1992). Organization of space perception: neural representation of three-dimensional space in the posterior parietal cortex. *Current opinion in Neurobiology, 2*, 170-174.

Sarlegna, F. (2007). La main vers la cible: intégration multi-sensorielle et contrôle en ligne du mouvement de pointage. *L'Année psychologique*, *107*, 303–336.

Scannell, J. W., & Young, M. P. (1999). Primary visual cortex within the cortico-cortico-thalamic network, in: Cerebral Cortex, Vol. 15. Cat Primary Visual Cortex, Peters, A., Jones, E. G. and Payne, B. R. (Eds). Plenum, New York.

Schneider, G. E. (1969). Two visual systems. *Science, 163*, 895-902.

Schomaker L. (2004). Anticipation in cybernetic systems: a case against mindless antirepresentationalism. In W. Thissen, P. Wieringa, M. Pantic, & M. Ludema, (eds.), *Proc International Conference on Systems, Man and Cybernetics. Vol. 2* (pp. 2037–45). Den Haag.

Schwenkreis, P., Witscher, K., Janssen, F., Pleger, B., Dertwinkel, R., Zenz, M., Malin, J.P., & Tegenthoff, M. (2001). Assessment of reorganization in the sensorimotor cortex after upper limb amputation. *Clinical Neurophysiology, 112*, 627-635.

Serino, A., Bassolino, M., Farnè, A., & Làdavas, E. (2007). Extended multisensory space in blind cane users. *Psychological Science, 18*, 642-648.

Serrien, D. J., & Spapé, M. M. (2011). Motor awareness and dissociable levels of action representation. *Neuroscience Letters, 494*, 145–149.

Shibata, K., Yamagishi, N., Ishii, S., & Kawato, M. (2009). Boosting perceptual learning by fake feedback. *Vision Research, 49*, 2574–2585.

Sirigu, A., & Duhamel, J. R. (2001). Motor and visual imagery as two complementary but neurally dissociable mental processes. *Journal of Cognitive Neuroscience, 13*, 910-919.

Sirigu, A., Duhamel, J. R., Cohen, L., Pillon, B., Dubois, B., & Agid, Y. (1996). The mental representation of hand movements after parietal cortex damage. *Science, 273*, 1564–1568.

Slachevsky, A., Pillon, B., Fourneret, P., Pradat-Diehl, P., Jeannerod, M., & Dubois, B. (2001). Preserved adjustment but impaired awareness in a sensory-motor conflict following prefrontal lesions. *Journal of Cognitive Neuroscience, 13*, 332-340.

Stock, A., & Stock, C. (2004). A short history of ideo-motor action. *Psychological Research, 68*, 176–188.

Stroop, M., Turvey, M. T., Fitzpatrick, P., & Carello, C. (2000). Inertia tensor and weight percept models of length perception by static holding. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 26*, 1133-1147.

Tresilian, J. R., Mon-Williams, M., & Kelly, B. M. (1999). Increasing confidence in vergence as a cue to distance. *Proceedings of the Royal Society of London Biological Sciences, 266*, 39–44.

Tresilian, J.R., Plooy, A.M., & Marinovic, W. (2009). Manual interception of moving targets in two dimensions: Performance and space-time accuracy. *Brain Research, 1250*, 202-217.

Trevarthen, C. B. (1968). Two mechanisms of vision in primates. *Psychological Research, 31*, 299-337.

Tsakiris, M., & Haggard, P. (2005). The rubber hand illusion revisited: visuotactile integration and self-attribution. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance, 31,* 80–91.

Ullman, S. (1980). Against direct perception. *Behavioral and Brain Sciences*.

Ungerleider, L.G., Courtney, S.M., Haxby, J.V. (1998). A neural system for human visual working memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 95,* 883-890.

Ungerleider, L. G., & Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. In : Ingle, D. J., Goodale, M. A., Mansfield, R. J. W. (Eds.), *Analysis of visual behavior*. Cambridge, M. A.: MIT Press, 549-586.

Van De Kamp, C., Bongers, R.M., & Zaal, F.T.J.M. (2010). Getting hold of approaching objects: In search of a common control of hand-closure initiation in catching and grasping. *Human Movement Science, 29,* 518-528.

Van Donkelaar, P., Lee, R.G., & Gellman, R.S. (1992). Control strategies in directing the hand to moving targets. *Experimental Brain Research, 91,* 151-161.

von Holst, E., & Mittelstaedt, H. (1950). Das Reafferenzprinzip. Wechselwirkungen zwischen Zentralnervensystem und Peripherie. *Naturwissenschaften, 27*, 464–476.

Wann, J. P., & Ibrahim, S. F. (1992). Does limb proprioception drift? *Experimental Brain Research, 91,* 162-166.

Warren, W. H. (1984). Perceiving affordances: Visual guidance of stair climbing. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 10,* 683–703.

Warren, W. H., & Whang, S. (1987). Visual guidance of walking through apertures: Body-scaled information for affordances. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 13*, 371–383.

Welch, R.B. (1978). Perceptual Modification: Adapting to Altered Sensory Environments, Academic Press, New York.

Wexler, M., Kosslyn, S. M., & Berthoz, A. (1998). Motor processes in mental rotation. *Cognition, 68*, 77–94.

Witt, J. K., & Proffitt, D. R. (2005). See the ball, hit the ball: Apparent ball size is correlated with batting average. *Psychological Science, 16*, 937–938.

Witt, J. K., & Proffitt, D. R. (2008). Action-specific influences on distance perception: A role for motor simulation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 34*, 1479–1492.

Witt, J. K., Proffitt, D. R., & Epstein, W. (2004). Perceiving distance: A role of effort and intent. *Perception, 33*, 570–590.

Witt, J.K., Proffitt, D.R., Epstein, W. (2005). Tool use affects perceived distance, but only when you intend to use it. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 31*, 880-888.

Wolpert, D. M. (1997). Computational approaches to motor control. *Trends in Cognitive Sciences, 1*, 209-216.

Wolpert, D.M., & Flanagan, J.R. (2001). Motor prediction. *Current Biology, 11*, 729-732.

Wolpert, D.M., Ghahramani, Z. & Jordan, M.I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science, 269*, 1880–1882.

Wolpert, D.M., Goodbody, S.J., & Husain, M. (1998). *Nature Neuroscience, 1*, 529-533.

Wolpert, D. M., & Kawato, M. (1998). Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural Network, 11*, 1317–1329.

Wolpert, D.M., Miall, R.C., & Kawato, M. (1998). Internal models in the cerebellum. *Trends in Cognitive Sciences, 2*, 338-347.

Wong, T., & Henriques, D. Y. P. (2009). Visuomotor adaptation does not recalibrate kinesthetic sense of felt hand path. *Journal of Neurophysiology, 101*, 614–623.

Woods, A.J., Philbeck, J.W., & Danoff, J.V. (2009). The various perceptions of distance: an alternative view of how effort affects distance judgments. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 35*, 1104-1117.

Young, M. P. (2000). The architecture of visual cortex and inferential processes in vision. *Spatial Vision, 13*, 137-146.

Young, M. P., Scannell, J. W., O'Neill, M. A., Hilgetag, C. C., Burns, G., & Blakemore, C. (1995). Non-metric multidimensional scaling in the analysis of neuroanatomical connection data and the organization of the primate cortical visual system, *Philosophical Transactions of the Royal Society, 348,* 281– 308.

Zhai, S., Kong, J., Ren, X. (2004). Speed-accuracy tradeoff in Fitts' law tasks: on the equivalency of actual and nominal pointing precision. *International Journal of Human-Computer Studies, 61,* 823-856.

Zivotofsky, A. Z. (2005). A dissociation between perception and action in open-loop smooth-pursuit ocular tracking of the Duncker Illusion. *Neuroscience Letters, 376,* 81-86.

Zwickel, J., Grosjean, M., & Prinz, W. (2008). A contrast effect between the concurrent production and perception of movement directions. *Visual Cognition, 26,* 953−978.