



Université de Strasbourg

Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé

Discipline : Sciences du Vivant

Spécialité : Neurosciences

THESE

Présentée pour obtenir le grade de Docteur de l'université de Strasbourg, par

Pascale TOUZALIN-CHRETIEN

« Etude des liens entre les systèmes visuel et proprioceptif : approche électrophysiologique et comportementale chez le sujet sain et le patient amputé du membre supérieur »

membres du jury :

directeur de thèse : Pr. André Dufour, Université de Strasbourg CNRS

membre invité : Dr. Solange Ehrler

examineur externe : Dr. Alessandro Farnè, CR INSERM

rapporteur externe : Dr. Marie-Hélène Giard, DR INSERM

rapporteur interne : Dr. Anne Giersch, CR INSERM

rapporteur externe : Pr. Angela Sirigu, DR CNRS

à Charles,



1/10 L'apréhension

M
09

Remerciements

En tout premier lieu, je souhaite remercier mon directeur de thèse André DUFOUR qui m'a permis de réaliser ce travail de thèse. Je vous remercie pour votre soutien et votre confiance durant ces 3 années. Vous resterez un modèle pour moi tant pour vos compétences scientifiques que pour vos qualités humaines. J'espère avoir été à la hauteur.

Je suis fière et honorée que Mme Giard, Mme Sirigu et M. Farnè aient accepté de juger mon travail et je les en remercie. J'exprime ma gratitude à Madame Ehrler pour son aide précieuse dans le recrutement des patients amputés et le regard clinique porté sur ce travail. Je remercie également Anne Giersch qui a accepté d'en être le rapporteur interne.

L'ensemble des membres du laboratoire du LINC a largement contribué à faciliter ce travail par ses compétences techniques et sa bonne humeur quotidienne. Merci à toutes les personnes qui ont participé de près ou de loin à ce travail. Merci à Anne et Nadège pour leur soutien solidaire. Je remercie également mes collègues doctorants du laboratoire avec une mention spéciale pour Pierre.

Je remercie Pierre Muckensturm pour la pertinence de sa vision artistique et l'originalité qu'apportent ses illustrations à ce travail scientifique (<http://pierre.muckensturm.free.fr>).

Enfin, cette thèse n'aurait pas pu aboutir sans le soutien de ma famille. Ce travail leur est dédié.

résumé

Le codage de la position et des mouvements des différents segments corporels implique l'intervention coordonnée des systèmes perceptifs visuel et proprioceptif. L'objectif de ce travail de thèse était de caractériser la nature de ces interactions dans le contrôle moteur.

Notre démarche, basée sur une investigation par les potentiels évoqués consistait à mesurer l'activité électrique du cortex moteur primaire lors d'une activité visuomotrice. Nous avons pu montrer que la simple vue d'un effecteur (e.g., main) suffit pour provoquer une planification motrice dans le cortex moteur correspondant, qu'il s'agisse effectivement de l'effecteur ou qu'il s'agisse d'une image reconstituée artificiellement, par le biais d'un miroir reflétant la main opposée, par exemple. Ces résultats attestent de l'influence de la vision sur les processus de planification du mouvement et fournissent une mesure objective des effets de la vision sur le cortex moteur.

Dans un second temps, nous avons étudié l'influence du feedback visuel lorsque le membre est absent, avec des patients amputés du membre supérieur. Cette approche nous a permis d'évaluer l'impact de l'expérience perceptive en comparant les données d'amputés traumatiques avec celles de personnes agénésiques, dont l'origine de l'absence du membre est congénitale. Ainsi nous montrons que l'activation motrice corticale peut être générée par un feedback visuel du membre absent seulement si le système moteur est (sujets sans déficit sensorimoteur) ou a été fonctionnel (amputés traumatiques). De plus, nous montrons que cette activité corticale reflète une programmation motrice en cohérence avec le mouvement à effectuer. En effet, les performances motrices dans une tâche de dessin en miroir sont meilleures chez ces sujets lorsqu'ils ont un feedback sagittal de leur main active (i.e. donnant l'impression de voir leur main absente). Nous proposons que le feedback visuel provoque la réactivation de programmes moteurs existants, en lien avec la main vue et la tâche à réaliser. Ces résultats fournissent une preuve directe de la persistance fonctionnelle des régions dénervées suite à l'amputation traumatique d'un membre.

Sommaire

Remerciements	IV
résumé	VI
Sommaire	VIII
INTRODUCTION	11
PARTIE I – CADRE THEORIQUE	15
1.1 Systeme visuel et contrôle moteur	16
1.1.1 Anatomie des deux voies visuelles de traitement.....	17
1.1.2 Duplicité du système visuel chez l’homme	19
1.1.3 Vision et Action : Le Système des Neurones Miroirs.....	21
1.2 Le système proprioceptif	24
1.2.1 La proprioception : une modalité sensorielle	25
1.2.2 Substratum neurobiologique de la proprioception	26
1.2.3 Proprioception et Action.....	28
1.3 Vision et proprioception dans le contrôle moteur	29
1.3.1 Etude expérimentale chez le sujet sain.....	30
1.3.1.1 Conflit intersensoriel	30
1.3.1.2 Illusions visuo-proprioceptives	32
1.3.2 Les données de la pathologie	35
1.3.2.1 Le modèle de déafférentation	35
1.3.2.2 Amputation et phénomène du membre fantôme	37
1.3.4 Régions cérébrales de convergence visuoproprioceptive	42
1.4 Problématique et Hypothèses de recherche	43
PARTIE II -	49
METHODOLOGIE	49
2.1 Electroencéphalographie et potentiels évoqués	50
2.1.1 Electroencéphalographie	50
2.1.2 Potentiels Evoqués (PE)	51
2.3 Potentiel de préparation latéralisé (Lateralized Readiness Potential)	53
2.4 Matériel et réalisation de la tâche	57
2.5 Recueil et Analyses des données	58
PARTIE III – EXPERIMENTATIONS	63

3.1 Vision et Proprioception dans le Contrôle Moteur	64
3.1.1 Expérience 1A	65
3.1.1.1 Matériel et méthode	65
3.1.1.2 Résultats.....	66
3.1.2 Expérience 1B	67
3.1.2.1 Matériel et méthode	68
3.1.2.2 Résultats.....	68
3.1.3 Discussion	70
3.2 Expérience 2 : Influence du feedback visuel sur le cortex moteur primaire.	73
3.2.1 Procédure	74
3.2.2 Résultats	76
3.2.3 Discussion	79
3.3 Expérience 3 : Effets de la modulation de l'information proprioceptive sur l'activité corticale motrice.....	84
3.3.1 Procédure	84
3.3.2 Résultats	86
3.3.3 Discussion	90
3.4 Expérience 4 : effets de la modulation de l'information visuelle sur l'activité corticale motrice.....	94
3.4.1 Procédure	95
3.4.2 Résultats	96
3.4.3 Discussion	97
3.5 Expérience 5 : influence de la vision sur l'activité corticale motrice chez les patients amputés du membre supérieur.....	99
3.5.1 Procédure	100
3.5.2 Résultats	101
3.5.3 Discussion	104
3.6 Expérience 6 : Influence du feedback visuel sur les performances motrices.	107
3.6.1 Matériel et méthode	108
3.6.2 Procédure	108
3.6.2 Procédure	109
3.6.2 Résultats	110
3.6.3 Discussion	114
PARTIE IV – DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION.....	120
4.1 Cortex moteur primaire : site d'intégration des informations visuelles et proprioceptives ?	121
4.2 Prediction des conséquences sensorielles de nos actions	123
4.3 Feedback visuel artificiel d'un membre amputé	125
CONCLUSION.....	128

REFERENCES	131
ARTICLES.....	144
ARTICLE 1 :.....	145
Modulation de l'activité corticale motrice par l'image de la main.....	145
ARTICLE 2 :.....	152
Activation corticale motrice induite par un miroir.....	152
ARTICLE 3 :.....	159
Importance de la vision ou de la représentation de la main dans l'intégration visuoproprioceptive : étude électrophysiologique.....	159
ARTICLE 4.....	186
Corrélat électrophysiologique et comportemental de l'activation motrice corticale chez des amputés du membre supérieur.....	186

INTRODUCTION

Les différents systèmes sensoriels semblent être, de par la spécificité anatomo-fonctionnelle de leurs récepteurs, des entités relativement indépendantes, chaque modalité sensorielle donnant un point de vue unique sur le monde et les objets qui nous entourent. Cependant, il est aujourd'hui admis que l'expérience perceptive repose sur des interactions complexes entre les différentes modalités sensorielles (Stein & Meredith, 1993). Ainsi percevoir ne correspond pas à un processus de sommation des caractéristiques individuelles d'un objet à plusieurs composantes (couleur, texture, position, bruit...), mais semble plutôt résulter de la mise en relation des stimulations simultanées de différents organes sensoriels pour former un objet unique « multimodal ». La manière dont se combinent les informations sensorielles pour former l'homogénéité de l'expérience perceptive est un sujet d'intérêt grandissant en neurosciences cognitives. Historiquement, les recherches sur les phénomènes d'interaction multimodale se sont d'abord intéressées aux mécanismes neuronaux sous-tendant les liens entre sensibilités extéroceptives (vision/audition, vision/toucher). L'étude des interactions entre sensibilité extéroceptive et proprioceptive est plus récente et concerne plus particulièrement les processus de codage de la position des membres et des mouvements destinés à atteindre les objets. Ces processus s'opèrent de façon quasi continue et sous-tendent l'existence de liens complexes entre les modalités visuelle et proprioceptive. Les études chez l'animal ont permis de montrer qu'il existait des régions cérébrales de convergence visuo-proprioceptives et que certains neurones du cortex prémoteur répondaient à la position vue et ressentie du bras. Les données neurophysiologiques issues de l'imagerie cérébrale fonctionnelle semblent indiquer l'existence de régions semblables chez l'homme. Mais les manifestations les plus surprenantes du lien entre la vision et la proprioception chez l'homme concernent l'étude de patients amputés et les travaux qui ont

été menés sur le phénomène du membre fantôme. Ce phénomène se rapporte à une anomalie perceptive s'exprimant par la sensation de la pérennité d'un membre qui a été amputé. Les patients décrivent des sensations localisées très précises qui sont d'ordre extéroceptif (tactiles, thermiques), et proprioceptif (position : statésthésie, mouvements : kinesthésie), mais les sensations nociceptives engendrées par l'amputation traumatique d'un membre constituent la source principale de douleur chez ces patients. Les études cliniques menées par l'équipe de Ramachandran ont établi que la vision avait une influence sur ces phénomènes perceptifs en montrant que la restitution d'un feedback visuel artificiel du membre absent pouvait, dans certains cas, avoir un effet sur les sensations kinesthésiques. Ces observations constituent l'origine de notre intérêt pour la question des liens entre la vision et la proprioception. Comment la vision du membre absent permet-elle d'intervenir sur les sensations proprioceptives ? Peut-on identifier des mécanismes, qui via le système visuel, sont susceptibles d'agir sur les sensations et la douleur du membre fantôme ? Comment expliquer ces douleurs qui constituent la plainte majeure des patients ayant subi une amputation traumatique ? Le travail de thèse présenté ici a été mené avec l'ambition de donner quelques éléments de réponse à ces questions. Dans un premier temps, nous nous sommes demandés par quels processus la vision intervenait sur le système proprioceptif chez le sujet sans déficit sensorimoteur. De nombreuses études ayant montré que ces deux modalités avaient en commun des implications dans le contrôle moteur, nous avons étudié cette influence par le biais d'une tâche motrice.

Notre démarche est basée sur une investigation par les potentiels évoqués, et plus précisément sur l'observation d'un composant moteur de préparation latéralisée (LRP : Lateralised Readiness Potential, Coles, 1989), qui reflète une activation du cortex moteur primaire (MI). Nous avons réalisé une série d'expériences lors d'une tâche motrice en cohérence ou en conflit entre ces deux modalités sensorielles. Dans un second temps et en relation avec nos questions d'origine, nous avons voulu déterminer l'influence de la vision sur le système proprioceptif chez les patients amputés du membre supérieur. Par cette

seconde approche nous avons voulu mettre en évidence les effets, au niveau central, de la restitution d'un feedback visuel du membre amputé. Elle nous a permis d'évaluer par ailleurs l'impact de l'expérience perceptive en comparant les données d'amputés traumatiques avec celles de personnes agénésiques, dont l'origine de l'absence du membre est congénitale.

PARTIE I – CADRE THEORIQUE

Dans le champ de la perception, les études comportementales et neurophysiologiques ont permis de décrire avec de plus en plus de précision la structure et les caractéristiques anatomo-fonctionnelles propres à chacune des modalités sensorielles. Si la vision a particulièrement été étudiée dans ce domaine, l'étude du système proprioceptif est plus récente. Bien que ces deux modalités sensorielles diffèrent de par leurs récepteurs, le type d'énergie qu'ils codent ou encore le mode de transduction des signaux, ces deux systèmes ont en commun des implications dans le contrôle moteur. Nous proposons d'exploiter cette caractéristique commune pour étudier les liens entre la vision et la proprioception. Dans cette perspective, nous verrons que l'une des fonctions du système visuel est d'accomplir la transformation de données visuelles en mouvements adaptés (Goodale & Milner, 1992). Quant à la sensibilité proprioceptive, nous verrons qu'elle est indissociable de la motricité (Romaiguere, Anton, Roth, Casini, & Roll, 2003).

1.1 SYSTEME VISUEL ET CONTROLE MOTEUR

La vision n'a pas pour seule fonction de percevoir pour reconnaître, mais elle joue également un rôle dans le traitement des informations nécessaires aux actions. L'origine de la question de la duplicité du système visuel est ancienne. Au XIX^{ème} siècle, les premières études fondées sur l'observation des lésions décrivaient le cas de chiens privés de cortex occipital (siège des informations visuelles) incapables de distinguer des morceaux de nourriture parmi d'autres objets, mais capables d'éviter des obstacles en marchant (Luciani, cité par Soury, 1891). Ces capacités résiduelles constituaient une preuve de l'existence d'autres voies visuelles, et a fait émerger l'idée selon laquelle les fibres nerveuses issues de la rétine se distribuaient dans différentes zones cérébrales pour former des sous-systèmes

visuels. Ces données ont été depuis largement corroborées par des données neurophysiologiques et des observations neuropsychologiques.

1.1.1 Anatomie des deux voies visuelles de traitement

Les premières études anatomiques qui ont participé à l'élaboration de la version moderne de l'hypothèse de la duplicité du système visuel datent de la fin des années 60 (Hein & Held, 1967; Schneider, 1969). Depuis, de nombreux travaux anatomiques et électrophysiologiques chez l'animal, et notamment le singe, ont permis de décrire ces deux systèmes de traitement visuel spécialisés. La ségrégation du traitement de l'information visuelle relative au domaine spatial d'une part, et à la reconnaissance des formes d'autre part, commence dès la rétine et se poursuit dans les niveaux de traitement plus élevés. Ainsi, la voie visuelle primaire (ou rétino-géniculo-corticale) se compose d'une voie magnocellulaire et d'une voie parvocellulaire, acheminant en parallèle des informations de nature différente jusqu'aux premiers niveaux de traitement cortical (figure 1). Les contributions respectives de ces voies ont été testées expérimentalement chez le singe en examinant leurs capacités visuelles après une lésion sélective des couches soit magno- soit parvocellulaires du corps genouillé latéral. La lésion des couches magnocellulaires n'a que peu d'effet sur l'acuité visuelle mais elle réduit nettement l'aptitude à percevoir des stimulus en mouvement rapide. A l'inverse, la lésion des couches parvocellulaires n'affecte pas la perception du mouvement mais dégrade sévèrement l'acuité visuelle. Au niveau cortical, ces deux systèmes de traitement se séparent : ils sont sous-tendus par deux voies anatomiques distinctes ayant pour origine commune V1, l'aire visuelle primaire (Mishkin, Lewis, & Ungerleider, 1982). On distingue la voie ventrale centrée sur V4, fournissant des informations sur les propriétés des objets vers le lobe inféro-temporal, et la voie dorsale centrée sur MT (pour Middle Temporal) ou V5, véhiculant les informations spatiales vers le lobe pariétal. Des données comportementales viennent étayer ces découvertes physiologiques. Ainsi, une lésion de l'aire MT s'accompagne, chez le singe, d'une réduction

de la capacité de percevoir dans quel sens se déplace un stimulus complexe, mais laisse intacts d'autres aspects de la perception visuelle.

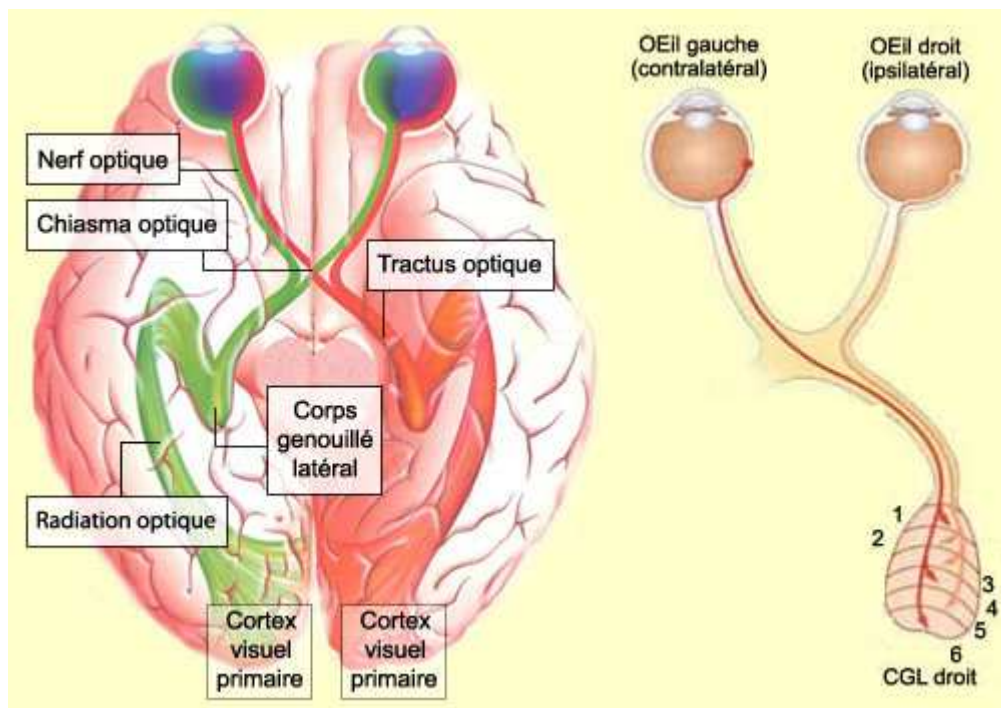


Figure 1 : à gauche, représentation schématisée de la voie visuelle primaire partant de la rétine jusqu'au cortex visuel primaire (voie rétino-géniculo-strié). A droite, organisation des 6 couches de cellules du corps genouillé latéral (CGL). Les couches 1 et 2 reçoivent des signaux qui transitent par la voie magnocellulaire, les couches 3 à 6 reçoivent des informations qui transitent par la voie parvocellulaire.

Notons que les études chez l'animal, et notamment chez le macaque dont l'organisation du cortex pariétal est la plus semblable à celle de l'homme (Von Bonin & Bailey, 1947), ont montré que la voie visuelle dorsale, directement impliquée dans l'organisation des actions, se subdivise elle-même en deux voies anatomiques et fonctionnelles distinctes, une voie ventro-dorsale d'une part et une voie dorso-dorsale d'autre part (Rizzolatti & Matelli, 2003). La voie ventro-dorsale, comprenant la partie inférieure du lobule pariétal (aires 39 et 40 de Brodmann) aurait une fonction dans la perception, notamment la perception de l'espace et dans la compréhension des actions, alors que la voie dorso-dorsale, sous-tendue par le

lobule pariétal supérieur (aires 5 et 7 de Brodmann) aurait des caractéristiques visuomotrices.

1.1.2 Duplicité du système visuel chez l'homme

L'approche neuropsychologique, qui se propose de tirer parti des déficits engendrés par des lésions cérébrales pour mieux comprendre le fonctionnement normal, couplée aux techniques d'imagerie cérébrales ont permis de montrer l'existence de ces deux systèmes visuels chez l'homme. La description clinique de déficits visuels sélectifs après une lésion localisée des différentes régions du cortex extrastrié permet de préciser cette spécialisation fonctionnelle des deux voies de traitement visuel chez l'homme. Ainsi, une atteinte lésionnelle de la voie ventrale (lésion occipito-temporale bilatérale) produit une agnosie visuelle, dont la forme la plus grave est l'agnosie aperceptive. Sur le plan clinique, les troubles se manifestent par une incapacité à traiter les informations visuellement perçues. Les patients ne peuvent reconnaître visuellement la forme, la taille et l'orientation des objets (Cambier, Signoret, & Bolgert, 1989; Goodale, Milner, Jakobson, & Carey, 1991). A ces troubles perceptifs s'opposent des troubles de la coordination visuo-motrice, appelés ataxie optique, consécutifs à une lésion de la voie dorsale, dans la partie supérieure du lobule pariétal (SPL) (Jeannerod, 1986b; Perenin & Vighetto, 1988; Rossetti, et al., 2005). L'ataxie optique est un trouble des mouvements guidés par la vue, caractérisé par l'incapacité d'atteindre un objet perçu dans l'espace - alors qu'il est vu et reconnu, l'objet ne peut être saisi ou pointé. On observe également une modification de la cinématique des mouvements (déterminant les paramètres temporels) ainsi que des difficultés dans la préhension et la manipulation des objets : la pince pouce-index montre une configuration inadaptée par rapport à l'objet (Jakobson, Archibald, Carey, & Goodale, 1991; Jeannerod, 1986a). Par ailleurs, une lésion chez l'homme de la région correspondant à l'analogue de MT chez le singe engendre une incapacité à voir les objets en mouvement, alors que la perception des autres caractéristiques de la scène visuelle (couleurs, formes) est intacte (Zihl, von Cramon,

& Mai, 1983). De ces observations, Goodale et Milner (1992) ont proposé un modèle de duplicité du système visuel basé non plus sur le type d'information (perception des objets versus perception de l'espace), mais sur la manière dont l'information est traitée (vision pour percevoir versus vision pour agir). Pour ces auteurs, dans la voie ventrale, l'information visuelle est traitée à des fins perceptives (forme, taille, identification des objets) alors que dans la voie dorsale l'information visuelle est traitée pour permettre le contrôle des actions manuelles dirigées vers les objets (Goodale & Milner, 1992; Jeannerod, Decety, & Michel, 1994).

Chez le sujet sain, la dichotomie fonctionnelle des deux voies de traitement a été mise en évidence par une dissociation des réponses perceptives et sensorimotrices dans des tâches mettant en jeu des configurations illusoires. Par exemple, dans l'illusion de Titchner, un effet de contraste est engendré par la mise en relation de grandeurs d'éléments d'une configuration (figure 2) : la grandeur apparente des éléments les plus grands est surestimée par comparaison aux plus petits et inversement. Haffenden & Goodale (1998) ont montré que le jugement perceptif de la taille de cercles était biaisée en faveur de la taille apparente illusoire, alors que l'amplitude de l'écartement pouce-index pour un mouvement de saisie des cercles ne l'était pas.

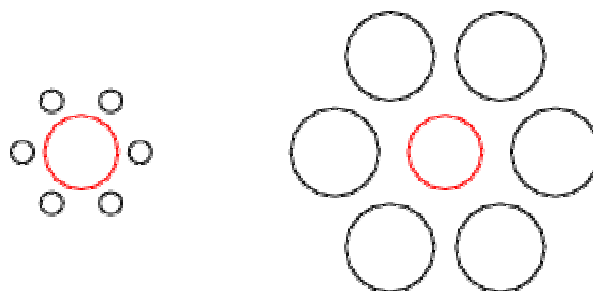


Figure 2 : illusion de Titchner. Le cercle central de la configuration de gauche apparaît plus grand que celui de la configuration de droite alors qu'ils ont la même taille.

Des travaux plus récents utilisant l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) chez des sujets sains ont confirmé ces données en montrant que face à un objet, lorsque la tâche est de l'identifier, ce sont les régions ventrales qui sont activées, alors que si le sujet doit saisir l'objet, c'est la voie dorsale qui manifeste le plus d'activation (Grafton, Mazziotta, Woods, & Phelps, 1992).

Bien que la dichotomie fonctionnelle entre ces deux voies ait largement été décrite, de plus en plus de données semblent mettre en cause un fonctionnement purement parallèle de ces deux voies. Des connections cortico-corticales entre différentes régions appartenant à ces deux voies ont été mises en évidence chez le singe tout comme chez l'homme (Felleman & Van Essen, 1991). Par ailleurs ces travaux ont montré que la voie ventrale avait accès aux informations fournies par les deux voies géniculo-striées parvo- et magnocellulaire. De même, bien que les afférences magnocellulaires y soient prédominantes, la voie dorsale reçoit également des informations de la voie parvocellulaire. Des données neuropsychologiques récentes de patients atteints d'ataxie optique indiquent aussi l'existence dans la voie dorsale de modules fonctionnels participant à la perception, en concordance avec les données anatomo-fonctionnelles de Rizzolatti & Matelli (2003), qui ont proposé une fonction perceptive de la voie ventro-dorsale (Pisella, et al., 2009). L'ensemble de ces éléments semble indiquer que les perceptions visuelles complexes sont sous-tendues par des interactions et la coopération entre les voies ventrale et dorsale.

1.1.3 Vision et Action : Le Système des Neurones Miroirs

Un autre argument majeur en faveur de l'existence de liens étroits entre vision et motricité est la découverte de neurones, initialement identifiés dans le cortex prémoteur du macaque (F5), qui présentent la particularité de s'activer aussi bien lorsque le singe exécute une action que lorsqu'il observe un autre individu exécuter la même action (Rizzolatti, Fadiga, Gallese, & Fogassi, 1996). Des neurones aux propriétés similaires ont ensuite été identifiés dans l'aire pariétale PF (Gallese, Fadiga, Fogassi, & Rizzolatti, 2002; Rizzolatti,

Fogassi, & Gallese, 2001). Cette région fait partie du lobe pariétal inférieur qui appartient à la voie visuelle dorsale, impliquée dans la transformation motrice des informations visuelles. Les études neurophysiologiques ont mis en évidence de nombreuses inter-connexions entre différentes aires de IPL (PF, AIP : aire intraparétale antérieure) avec F5.

Bien qu'il n'existe pas de preuve directe de la présence de ces neurones chez l'homme, de plus en plus de recherches dans ce domaine apportent de solides arguments en faveur de l'existence d'un réseau neuronal (appelé système miroir) qui s'active aussi bien quand on fait un mouvement que quand on l'observe. Les premiers arguments électrophysiologiques (avec l'électroencéphalographie : EEG) en faveur d'un lien possible entre l'exécution d'une action et son observation date des années 50 et ont été largement confirmés depuis (Cochin, Barthelemy, Lejeune, Roux, & Martineau, 1998; Gastaut & Bert, 1954; Hari, et al., 1998). Gastaut et al. (1954) montraient qu'une désynchronisation du rythme mu localisée sur les régions centrales lorsque les sujets exécutaient une action était également enregistrée lorsque ces sujets observaient cette action. Plus récemment, avec la technique de stimulation magnétique transcrânienne (TMS) qui consiste à stimuler le cerveau de façon non-invasive et de manière focale, en induisant un champ magnétique à travers le crâne, on a pu montrer que les potentiels évoqués moteurs enregistrés au niveau de la main étaient plus larges lorsque les sujets observaient un mouvement de saisi (Fadiga, Fogassi, Pavesi, & Rizzolatti, 1995; Gangitano, Mottaghy, & Pascual-Leone, 2001), que l'action observée représente un geste transitif ou intransitif (Maeda, Kleiner-Fisman, & Pascual-Leone, 2002). Ces résultats s'expriment par une augmentation de l'activité du cortex moteur primaire lors de l'observation des mouvements par le biais des aires prémotrices, aires de convergence des informations visuelles et motrices. Enfin, de nombreuses études utilisant l'IRMf ont permis de localiser les régions corticales impliquées dans ce système miroir chez l'homme (Buccino, et al., 2001; Decety, Chaminade, Grezes, & Meltzoff, 2002; Grezes & Decety, 2001; Iacoboni, et al., 1999; Koski, et al., 2002, par exemple). Bien que ces études montrent que le système miroir constitue un réseau largement distribué dans le cortex, trois régions

semblent cependant constituer la base de ce système chez l'homme : la partie rostrale de IPL (ou le gyrus supramarginal), qui pourrait correspondre à PF chez le singe, et au niveau frontal, le gyrus précentral (partie basse) et la partie postérieure du gyrus frontal inférieur. D'un point de vue neuropsychologique, une lésion du gyrus supramarginal engendre effectivement une apraxie idéomotrice. Ce déficit affecte la relation entre la conception d'ensemble d'un geste ou la représentation d'une action avec l'exécution de cette action : le patient est incapable d'effectuer des gestes par imitation ou sur ordre verbal, alors qu'il n'existe pas de déficit sensori-moteur primaire (Séron & Van Der Linden, 2002).

Plusieurs hypothèses (non-exclusives) ont été formulées quant au rôle fonctionnel du système des neurones miroirs, et d'une manière générale, il est admis que ce système joue un rôle dans la reconnaissance des actions (pour une revue voir Aziz-Zadeh & Ivry, 2009). Ainsi, la transcription de l'information visuelle dans le système moteur de l'observateur serait à l'origine de la compréhension de ce qu'il voit (Rizzolatti & Craighero, 2004). L'observation d'une action donne une dimension « expérientielle » à l'observateur étant donné que voir et faire partagent la même base neuronale. Il a été montré que tout comme le système moteur cérébral, le réseau d'activation du système miroir était organisé somatotopiquement, et que des régions corticales différentes à l'intérieur des cortex pariétaux et pré-moteurs étaient activées par l'observation d'actions relatives à la bouche, la main ou au pied (Buccino, et al., 2001). De la même manière, d'autres études ont montré que l'observation d'actions motrices liées à un domaine particulier (e.g. la danse) engendrait une plus grande activation du système des neurones miroirs chez les sujets experts dans ce domaine par rapport à des sujets contrôles (Calvo-Merino, Glaser, Grezes, Passingham, & Haggard, 2005; Cross, Hamilton, & Grafton, 2006).

Des données plus récentes indiquent par ailleurs, que le système des neurones miroirs est également impliqué dans la compréhension des intentions sous-jacentes aux actions observées. Dans une étude IRMf, Iacoboni, et al. (2005) ont montré que pour la même action vue, le système des neurones miroirs était plus actif lorsque le contexte permettait de

déterminer l'intention de l'acteur. De ces observations, il a été proposé que voir une action constituait une forme de simulation de celle-ci, sous-tendue par une logique fonctionnelle commune. Ainsi, chez le sujet sain, lorsqu'une action donnée est planifiée, ses conséquences motrices attendues sont prévues. De par un réseau de base commun d'activation entre ce qui est acté et perçu, la prédiction des conséquences sensorimotrices pourrait également s'appliquer à une action perçue visuellement. Ceci permettrait à l'observateur d'utiliser ses propres ressources pour pénétrer de façon expérientielle le monde des autres au moyen d'un processus de simulation direct, automatique et inconscient.

1.2 LE SYSTEME PROPRIOCEPTIF

*« sans le concours des systèmes kinesthésiques,
il n'y a pas là de corps et pas de choses »
E. Husserl, Chose et espace : leçons de 1907*

Si la vision est considérée comme le sens le plus développé chez l'homme, la proprioception selon Husserl est la modalité sensorielle déterminante pour l'élaboration de la connaissance de soi, la maturation fonctionnelle de toutes les autres modalités sensorielles, leur exercice et leur mise à jour (Husserl, 1907). Cette vision propose que le corps, qui porte tous nos organes sensoriels permet, par le biais de la proprioception, une relation fonctionnelle avec l'espace dans lequel il évolue. Pour certains auteurs, la proprioception constitue un sens à part entière, un « sixième sens », qui se distingue des modalités sensorielles extéroceptives et intéroceptives (Sherrington, 1906). D'autres, soutiennent que proprioception et toucher ne constituent qu'une seule modalité, considérant le corps comme

le milieu du sens tactile, nous permettant l'accès aux propriétés mécaniques du monde extérieur.

Après avoir défini la proprioception, nous allons voir que tout comme la vision, elle entretient des liens anatomiques et fonctionnels forts avec le système moteur.

1.2.1 La proprioception : une modalité sensorielle

La proprioception désigne l'ensemble des récepteurs, voies et centres nerveux impliqués dans la perception, consciente et non-consciente, de la position relative des différentes parties du corps (Delmas, 1981; Sherrington, 1906). Elle regroupe la stathestésie d'une part, qui permet de se rendre compte de la position des différents segments corporels (dimension statique), et la kinesthésie d'autre part, qui correspond à l'aptitude à sentir les mouvements des différentes parties du corps (dimension dynamique). Les récepteurs de la proprioception fournissent donc des informations sur les forces mécaniques qui ont leur origine dans le corps lui-même et spécialement dans le système musculo-squelettique. Les capsules et tendons articulaires contiennent des corpuscules mécanosensitifs qui signalent le mouvement articulaire (récepteurs articulaires). Les fuseaux neuromusculaires participent à la détection de la position et des mouvements, mais aussi, avec les organes tendineux de Golgi, aux mesures des tensions tendinomusculaires (récepteurs musculaires). De plus, lors des mouvements, la peau recouvrant les articulations est comprimée ou étirée. Les récepteurs cutanés ainsi stimulés pourraient participer à la proprioception (Collins, Refshauge, Todd, & Gandevia, 2005). Cependant, leur contribution est peu importante n'intervenant que dans le mouvement mais pas dans le codage de positions statiques ou même des mouvements lorsqu'ils sont lents (Horch, Clark, & Burgess, 1975).

L'ensemble de ces capteurs proprioceptifs informent de façon continue sur la forme du corps lorsqu'il est immobile ainsi que sur les changements d'états au cours de l'action. D'un point de vue fonctionnel, la proprioception regroupe de façon indissociable un aspect sensible d'une part, informant en permanence sur la longueur et le changement de longueur des

muscles, et un aspect contractile d'autre part, permettant la coordination de mouvements cohérents pour la posture et adaptés pour les interactions corps/environnement.

1.2.2 Substratum neurobiologique de la proprioception

La perception d'un mouvement étant directement liée à l'exécution de ce mouvement rend difficile la distinction entre ce qui relève de la sensation motrice de ce qui relève de la commande motrice elle-même dans une tâche 'classique' (e.g. bouger le bras vers une cible). Cependant, des études comportementales ont montré qu'une stimulation vibratoire appliquée sur un muscle alors que le sujet a les yeux fermés, produit une illusion de mouvement (figure 3). Pratiquement, la vibration musculaire consiste en une augmentation de l'activité des fuseaux neuromusculaires, interprétée par le SNC comme une augmentation de la longueur du muscle et qui va se traduire par une perception de mouvement alors que le bras reste immobile.

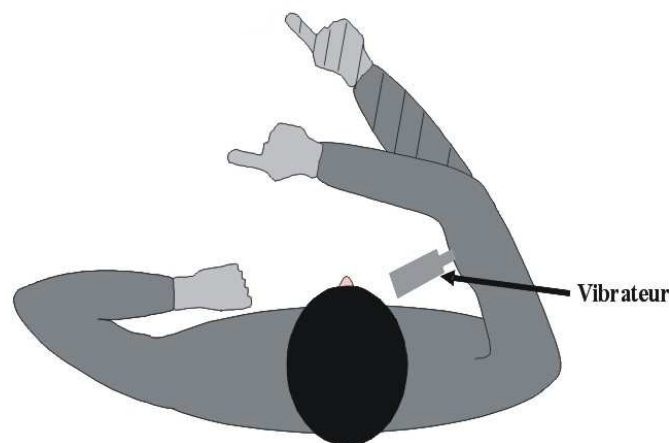


Figure 3 : méthode de vibration appliquée sur le biceps brachii d'un sujet, entraînant l'illusion de l'extension du coude (hachuré) (d'après Sarlégnna, 2007).

Grâce à cette méthode, couplée à l'imagerie cérébrale fonctionnelle (IRMf et PETscan : tomographie par émission de positrons), il a été possible de localiser les régions cérébrales impliquées de façon spécifique à la sensation du mouvement et donc sous-jacentes aux informations proprioceptives musculaires (Naito & Ehrsson, 2001; Naito, Roland, & Ehrsson, 2002; Romaguere, Anton, Roth, Casini, & Roll, 2003). Ces recherches ont mis en évidence que la perception seule du mouvement de la main droite par une vibration du muscle extenseur du poignet, générait une activité corticale dans les régions controlatérales du cortex moteur primaire (M1), de l'aire motrice supplémentaire et des régions motrices du cortex cingulaire (figure 4). De plus, Romaguère et al. (2003) enregistrent une activation dans le cortex somesthésique pariétal postérieur. Cette région de convergence polymodale est impliquée dans la représentation de l'espace corporel et péripersonnel (i.e. l'espace entourant directement le corps). Le cortex pariétal postérieur joue également un rôle dans les transformations sensori-motrices associées aux mouvements dirigés vers les objets.

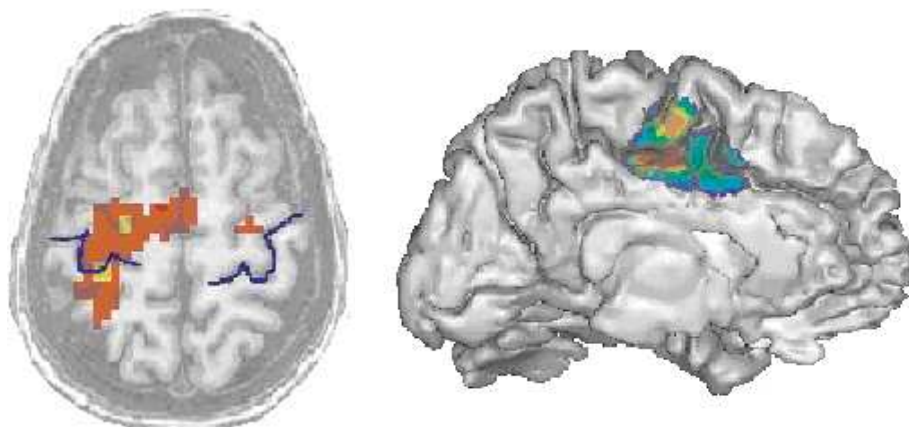


Figure 4 : aires corticales activées lors de la perception d'un mouvement illusoire de la main. A gauche, le trait bleu correspond au sillon central. A droite, activation du gyrus cingulaire lors d'une sensation kinesthésique de la main (d'après Romaguère et al. 2003).

1.2.3 Proprioception et Action

Les études neuro-anatomiques indiquent que la sensation de mouvement, générée par une vibration musculaire, engendre les mêmes activations corticales que lorsqu'un mouvement est effectivement exécuté. Il est intéressant de noter que lorsque la stimulation vibratoire est appliquée à une fréquence qui ne provoque pas de sensation de mouvement, MI n'est plus activé (Naito & Ehrsson, 2001). Par ailleurs, grâce à un dispositif expérimental simple et astucieux, ces auteurs ont montré qu'une activation de MI pouvait être enregistrée même en l'absence de stimulation périphérique, à condition que la sensation de mouvement existe. En effet, une vibration musculaire de la main droite peut engendrer une sensation de mouvement de la main gauche par 'contamination', lorsque les deux mains sont en contact. Dans ces conditions, on observe une activation bilatérale de MI, indiquant que la sensation subjective de mouvement (i.e. l'information proprioceptive) conditionne l'activation de MI. Tout comme il est possible, par la méthode de stimulation vibratoire d'observer les effets de la sensibilité proprioceptive sans solliciter le système moteur, l'étude des patients déafférentés, permet, à l'inverse d'étudier la motricité en l'absence (totale ou partielle) du sens de la proprioception. Forme de neuropathie sensorielle, ce trouble se caractérise par une atteinte spécifique des fibres myélinisées de gros diamètres ayant comme conséquence l'interruption de la transmission des influx sensoriels somesthésiques vers le système nerveux central sans atteindre la commande motrice. Chez ces patients, le contrôle du mouvement reste donc possible mais il est déficitaire. D'un point de vue expérimental, ils commettent des erreurs importantes dans l'amplitude et la direction de leur geste (Ghez, Gordon, & Ghilardi, 1995; Gordon, Ghilardi, & Ghez, 1995; Nougier, et al., 1996). Ils n'arrivent pas non plus à maintenir leur position à la fin du mouvement : leur main dérivent alors qu'ils la croient stable. La localisation des objets dans l'espace ne peut plus être déterminée en utilisant un cadre de référence égocentrique (i.e. localiser en fonction de la position du corps), alors que la localisation allocentrique reste possible (i.e. localiser les objets en fonction de référents visuels environnementaux) (Blouin, et al., 1993). D'un point

de vue clinique, les observations indiquent que ces patients ne peuvent plus exécuter la plupart des tâches motrices quotidiennes (e.g. s'habiller, écrire, marcher) et notamment celles nécessitant une motricité fine, sans le concours de la vision¹ (Cole, 1998). L'ensemble de ces données indique que la proprioception jouerait un rôle central dans la précision de la coordination de nos actions.

Enfin, des études anatomiques chez le primate ont montré, qu'outre l'information de commande reçue par le cortex prémoteur, le cortex moteur primaire reçoit également une information sensorielle somesthésique, principalement proprioceptive, transitant par le cortex pariétal, notamment SPL. Ces données montrent l'existence du lien anatomique direct entre MI et l'aire 2 de Brodmann (siège de l'information proprioceptive primaire).

L'ensemble de ces résultats atteste des implications respectives de la vision et de la proprioception dans le contrôle moteur, tant sur le plan anatomique que fonctionnel. Dans la section suivante nous passerons en revue les données qui ont montré les effets d'une combinaison de ces deux modalités sensorielles sur le contrôle moteur.

1.3 VISION ET PROPRIOCEPTION DANS LE CONTROLE MOTEUR

Pour coder la position et les mouvements des différents segments corporels, et notamment des membres supérieurs, nous utilisons principalement des informations visuelles et des informations proprioceptives. Ce codage est normalement automatique, mais peut nécessiter un traitement conscient dès lors qu'il existe un conflit entre ces deux modalités ou lorsque l'une des modalités est déficitaire. Actuellement, de nombreux arguments issus d'études expérimentales chez le sujet sain (1.3.1) et du domaine de la neuropathologie (1.3.2), confirmés par des données neurophysiologiques (1.3.3) sont en faveur de l'existence de liens anatomiques et fonctionnels entre ces deux modalités.

¹ L'ensemble des études cliniques montre que la vision joue un rôle essentiel dans la rééducation chez les patients déafférentés, notamment dans les processus de compensation. Des résultats expérimentaux traitant de l'importance de l'information visuelle chez ces patients seront exposés dans la section suivante.

1.3.1 Etude expérimentale chez le sujet sain

Au niveau perceptif, on observe une interaction entre deux modalités lorsque la perception d'un stimulus dans une modalité sensorielle est modifiée par une stimulation concomitante dans une autre modalité. C'est le cas par exemple, lorsque l'on fournit au sujet des informations sensorielles contradictoires. Les réactions comportementales enregistrées dans ces situations permettent d'étudier la contribution de chaque modalité dans la perception multimodale.

1.3.1.1 Conflit intersensoriel

Plusieurs techniques ont été élaborées pour créer un conflit entre la vision et la proprioception. Parmi celles-ci, l'exposition prismatique consiste à imposer une déviation de l'ensemble du champ visuel du sujet sur le plan horizontal par le port de lunettes équipées de prismes. Avec ce dispositif, on induit un décalage entre la perception visuelle et la perception proprioceptive de la position de la main.

Dans l'étude des effets immédiats² à une exposition prismatique on demande aux sujets de mettre en concordance spatiale les deux mains, l'une étant visible en face du sujet sur la surface d'un dispositif expérimental, l'autre étant non-visible, en-dessous du dispositif (figure 5). Les résultats montrent qu'il n'existe pas de différence entre le jugement de la position vue de la main du sujet au travers de prismes déviant son champ visuel de 14°, et de sa position ressentie (Hay, Pick, & Ikeda, 1965; Mon-Williams, Wann, Jenkinson, & Rushton, 1997, expérience 1). En effet, la main est localisée préférentiellement par rapport à l'information visuelle. Dans ce contexte, les auteurs parlent de 'capture visuelle' pour exprimer la dominance de la vision sur la proprioception, qui se caractérise par un changement de la position ressentie de la main, imposé par la déviation optique des prismes. Ainsi, en situation

² Il existe un corpus important de la littérature portant sur les effets de l'adaptation prismatique (voir Redding, G.M., Rossetti, Y., & Wallace, B. (2005). Applications of prism adaptation: a tutorial in theory and method. *Neurosci Biobehav Rev*, 29(3), 431-44. pour une revue. Dans ce chapitre nous n'évoquerons que les effets immédiats à cette exposition.

de conflit entre la vision et la proprioception, la vision contribuerait pour 60 à 75% du percept final, alors que la part de la proprioception ne serait que de 16 à 40% (Welch & Warren, 1986 pour une revue). Cependant, il a été montré que la dominance de la vision sur la proprioception était modulée de façon significative par les caractéristiques intrinsèques du stimulus visuel. Ainsi, lorsque la tâche est effectuée dans le noir et que le feedback visuel de la main est restitué par le seul biais d'une diode lumineuse, l'information proprioceptive de la position de la main est préférentiellement utilisée. D'un point de vue cognitif les sujets expriment le sentiment bizarre d'un décalage entre la diode lumineuse fixée sur leur main et leur main elle-même (Mon-Williams, Wann, Jenkinson, & Rushton, 1997, expérience 2).

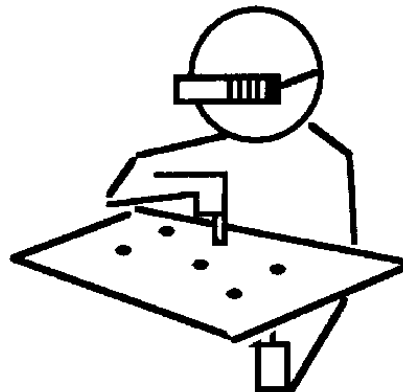


Figure 5 : tâche de localisation de la main visible à travers des prismes, avec la main non-visible sous le dispositif expérimental (d'après Mon-Williams et al., 1997).

L'idée de 'capture' ou de 'dominance visuelle' est également remise en question par d'autres expériences qui ont étudié les interactions entre vision et proprioception dans le contrôle moteur, faisant intervenir l'aspect kinesthésique de la proprioception (Berberovic & Mattingley, 2003; Michel, Rossetti, Rode, & Tilikete, 2003). Rossetti, Desmurget, & Prablanc (1995) par exemple, ont montré que dans le noir les erreurs de pointage d'une cible avec la

main vue par le biais d'une diode lumineuse sur le doigt au travers de prismes juste avant le début du mouvement, étaient de seulement 1/3 par rapport à la déviation optique. Mon-Williams et al. (1997) notent également que les erreurs de localisation de la main diminuent lorsque la tâche implique un mouvement actif, même dans des conditions d'éclairage normal.

Nous noterons que la dominance est visuelle, dans les tâches de localisation de la position statique d'un membre. Or il a été montré que les signaux proprioceptifs statésiques, informant de la position des différents segments corporels, nécessitent une mise à jour dans le temps par le canal visuel (Prablanc, Echallier, Jeannerod, & Komilis, 1979; von Hofsten & Rosblad, 1988) ou par le canal proprioceptif (Wann & Ibrahim, 1992). Au contraire, la dominance est proprioceptive dès lors que la tâche implique un mouvement (i.e. stimulation kinesthésique), même si le feedback visuel préalable de la position de la main est incorrect. Une étude récente suggère qu'il existe un partage de la vision et de la proprioception dans l'exécution d'un mouvement de pointage dirigé vers une cible visuelle : ainsi la programmation du mouvement se ferait sur la base visuelle de la position initiale de la main, alors que la correction en ligne du mouvement se ferait préférentiellement à partir des informations proprioceptives (Bagesteiro, Sarlegna, & Sainburg, 2006).

1.3.1.2 Illusions visuo-proprioceptives

Un autre dispositif expérimental permettant l'étude des liens entre la vision et la proprioception consiste à priver le sujet d'une vision directe de la main active, lors d'une tâche motrice, en positionnant un miroir soit sur son plan sagittal, lui donnant l'impression de voir sa main opposée (Gullaud-Toussaint & Vinter, 2003; Holmes, Crozier, & Spence, 2004; Holmes, Snijders, & Spence, 2006; Holmes & Spence, 2005; Snijders, Holmes, & Spence, 2006), soit sur son plan frontal (Lajoie, et al., 1992; Maravita, Spence, Sergent, & Driver, 2002). La tâche de dessin en miroir a d'abord été utilisée pour étudier et évaluer l'apprentissage et la mémoire des procédures qui sous-tendent les habiletés perceptivo-

motrices chez certains patients neurologiques. Chez le sujet sain, il a été montré que le conflit visuo-proprioceptif généré par un miroir positionné frontalement se traduit par une augmentation du temps total normalement nécessaire à la réalisation du dessin en condition de vision directe de la main, et par une augmentation du nombre des erreurs (i.e. sorties d'un tracé qu'il faut suivre). Avec la pratique, on observe un apprentissage de la procédure qui se caractérise par une diminution du temps total et des erreurs, traduisant le réaligement de l'information visuelle et proprioceptive dans un cadre de référence commun (Lajoie, et al., 1992; Tsao, 1950). Il a été proposé que ce réaligement s'effectuait selon deux stratégies, quelle que soit la position du miroir (frontale ou sagittale) (Gullaud-Toussaint & Vinter, 2003) : Gullaud-Toussaint et collaborateurs (2003), qui ont étudié les séquences de mouvements réalisées pendant la tâche, suggèrent que certains sujets fonctionneraient 'en boucle fermée' privilégiant l'information visuelle pour corriger en ligne la commande motrice. La stratégie des autres sujets serait au contraire un contrôle 'en boucle ouverte' qui suppose que la résolution du conflit se fait lors de la planification du mouvement.

D'autres auteurs ont utilisé le paradigme du miroir pour étudier les facteurs pouvant influencer le sens de la résolution du biais visuo-proprioceptif. Dans ces expériences les sujets ont la consigne de regarder le reflet de leur main dans un miroir positionné sur leur plan sagittal donnant ainsi l'impression de voir leur main opposée, alors que celle-ci est placée hors de leur vue, derrière le miroir. Dans ces conditions, où les attributs du stimulus visuels sont extrêmement riches, les auteurs montrent une influence de la vision (i.e. position de la main vue dans le miroir) sur les performances d'atteinte d'une cible effectuées avec la main non-vue (i.e. derrière le miroir). Les erreurs sont d'autant plus importantes que la position de la vraie main et la position relative de la main vue dans le miroir divergent, avec un effet du temps d'exposition aux informations visuelles et proprioceptives non-congruentes sur les performances (Holmes & Spence, 2005). Dans le conflit visuo-proprioceptif induit par le miroir, le feedback visuel non-congruent engendre des erreurs principalement sur le plan azimutal (gauche/droite) (Snijders, Holmes, & Spence, 2006) indiquant que la contribution de

la vision et de la proprioception diffèreraient selon la direction du mouvement, en concordance avec le modèle d'intégration des informations visuelles et proprioceptives proposé par (van Beers, Sittig, & Gon, 1999) : l'utilisation des messages proprioceptifs est privilégiée par rapport à celle des messages visuels lorsqu'un mouvement de pointage visuo-manuel est effectué dans le plan sagittal. Dans ce cas l'information proprioceptive émanant du membre effecteur serait prépondérante par rapport aux indices visuels de la position initiale de la main. Inversement, la vision interviendrait de façon plus décisive sur la précision du geste dans le plan frontal.

Cependant, il existe une limite de l'effet de divergence des informations visuelles et proprioceptives sur les performances : lorsque la main vue dans le miroir et la vraie main sont en incohérence posturale (e.g. main droite reflétée paume dirigée vers le haut/ main gauche derrière le miroir paume à plat) ou lorsque la main vue n'est pas dans une position proprioceptivement plausible, les sujets utilisent préférentiellement l'information proprioceptive et on observe une amélioration des performances comportementales (Holmes, Snijders, & Spence, 2006; Warren & Cleaves, 1971). Ces études montrent que dans certaines conditions (i.e. miroir positionné sur le plan sagittal, main vue dans le miroir et main derrière le miroir en cohérence posturale), il est difficile, voire impossible d'ignorer la position apparente de la main (Holmes, Crozier, & Spence, 2004; Ro, Wallace, Hagedorn, Farne, & Pienkos, 2004). D'un point de vue cognitif, les sujets indiquent qu'ils ressentent leur main gauche à l'endroit où ils voient le reflet de leur main droite, tout en ayant une parfaite conscience de la présence du miroir. De nombreuses études ont montré la robustesse de cette 'illusion' : par exemple, Ro et al. (2004) ont induit une sensation tactile sur une main (e.g. main gauche positionnée derrière le miroir) alors que la stimulation était appliquée sur l'autre main, exposée au miroir sagittal. Les auteurs ont montré que ce traitement visuel avait un effet sur la sensibilité tactile de la vraie main gauche. En effet une différence de seuil tactile était enregistrée entre le traitement pré- et post- exposition au miroir uniquement chez les sujets ayant fait l'expérience de cette illusion.

L'ensemble de ces données indique que bien que le percept final soit plus représentatif des informations issues d'une modalité par rapport à l'autre, le système perceptif intègre l'ensemble des informations disponibles et qu'il existe une influence réciproque de la vision et de la proprioception. On peut dès lors se demander quels sont les facteurs qui vont influencer le sens de la résolution du biais intersensoriel entre les études qui revendiquent une dominance visuelle, et celles qui soulignent l'importance de la proprioception. Pour répondre à cette question, trois hypothèses ont été formulées (Welch & Warren, 1986). La première postule qu'un biais intersensoriel se résout toujours en faveur de la modalité ayant la plus grande acuité (Howard & Templeton, 1966). Ainsi, la vision étant la modalité ayant la plus grande résolution spatiale, une tâche de localisation se résoudra sous domination visuelle. La seconde hypothèse est attentionnelle et propose que dans une situation de conflit la modalité la moins biaisée soit celle qui a recrutée le plus d'attention. Enfin la dernière hypothèse considère que chaque modalité a une spécialisation fonctionnelle. La résolution du biais intersensoriel sera en faveur de la modalité la plus appropriée pour la tâche en question.

1.3.2 Les données de la pathologie

Outre l'étude chez le sujet sain, les travaux menés sur les troubles liés à la déafférentation (1.3.2.1) ou à l'amputation traumatique d'un membre (1.3.2.2) montrent également l'importance des rétroactions visuelles et proprioceptives et de leur interaction dans le contrôle moteur.

1.3.2.1 Le modèle de déafférentation

Nous avons vu précédemment chez les patients déafférentés, que le contrôle moteur bien que possible, est fortement perturbé par l'absence de feedback proprioceptif. Ces patients sont incapables d'effectuer un mouvement rapide et précis de la main en direction d'une cible mémorisée (Ghez, Gordon, & Ghilardi, 1995). Cependant, la vision peut

compenser ce déficit. En effet, si les patients voient leur main avant d'effectuer le mouvement, les erreurs sont réduites, et si le feedback visuel est possible pendant le mouvement, les performances se normalisent (Blouin, et al., 1993; Gordon, Ghilardi, & Ghez, 1995; Nougier, et al., 1996). Ces résultats ont été confirmés avec d'autres paradigmes. (Stenneken, Prinz, Bosbach, & Aschersleben, 2006), par exemple, ont montré qu'il n'existe pas de différence entre les performances de sujets contrôles et de patients déafférentés dans une tâche de synchronisation du mouvement d'un doigt sur un signal auditif lorsque le mouvement est visible. La restriction de l'information visuelle du mouvement du doigt engendre une différence entre les deux groupes, les patients déafférentés n'étant plus capable de maintenir le rythme. Plusieurs études cliniques ont montré que la vision peut effectivement représenter une modalité de substitution chez des patients handicapés par la perte de sensibilité proprioceptive. Une stratégie rééducative basée sur le support de la vision permet une récupération des habilités motrices chez ces patients (Cole, 1998; Sacks, 1985). Notons que ces stratégies requièrent une importante mobilisation des ressources attentionnelles.

L'ensemble des résultats cités suggèrent qu'outre ses caractéristiques extéroceptives, la modalité visuelle à également une fonction proprioceptive. Stenneken et al. (2006) parlent d'une 'proprioception visuelle' pour exprimer la compensation du déficit somatosensoriel par la vision.

Une conséquence logique de l'absence de sensibilité somatosensorielle est que contrairement aux sujets sains, les patients déafférentés ne sont pas perturbés par un désalignement des référentiels visuels et proprioceptifs. Par exemple, une tâche de dessin en miroir n'induit pas de conflit intersensoriel chez les patients déafférentés. Les performances d'une patiente enregistrées sur 4 essais consécutifs montrent des résultats constants dans la réalisation de la tâche, qui ne lui pose pas de difficulté particulière (Lajoie, et al., 1992). Au contraire, les difficultés éprouvées par les sujets contrôles se traduisent par un temps d'exécution plus long et un nombre d'erreurs plus important que ceux de la

patiente. Une amélioration des performances avec la répétition de la tâche traduit la mise en place de processus de recalibration des informations proprioceptives sur la base d'un feedback visuel dont les coordonnées sont inversées. Une étude récente a montré que le conflit visuo-proprioceptif dû au miroir pouvait être réduit chez le sujet sain par induction d'une déafférentation artificielle (réversible) par le biais de la stimulation magnétique transcorticale répétée (rTMS) du cortex somatosensoriel controlatéral à la main active (Balslev, et al., 2004).

1.3.2.2 Amputation et phénomène du membre fantôme

L'étude des patients amputés avec notamment les travaux de V.S. Ramachandran fournissent également des informations sur la manière dont différentes modalités sensorielles, en l'occurrence la vision et la proprioception, interagissent entre elles.

Presque immédiatement après la perte d'un membre, 90 à 98% des patients éprouvent la sensation du membre fantôme. Ce phénomène se caractérise par l'illusion de la pérennité d'un membre qui a été amputé, s'accompagnant des sensations spécifiques identiques à celles qui pourraient exister avec la présence de ce membre et de ses mouvements potentiels. Le sujet décrit des sensations localisées très précises d'ordre proprioceptives, mais aussi extéroceptives (e.g. tactiles, thermiques) et nociceptives. Si le membre peut être ressenti dans une position cohérente (e.g. position assise, jambe fantôme fléchie ou balancement du bras fantôme lors de la marche), sa position peut également se trouver en inadéquation avec le schéma postural et s'accompagne alors de douleurs liées à l'inconfort de la position du membre fantôme. La présence du membre fantôme peut perdurer des semaines, des années, voire, dans certains cas, des décennies après l'amputation. Certains patients sont capables de faire revivre la sensation par leur seule volonté (Ramachandran & Hirstein, 1998 pour une revue des données phénoménologiques). Après avoir longtemps été considéré comme un phénomène purement psychique de déni de la perte d'un membre, les techniques d'imagerie cérébrales ont permis de mettre ce phénomène en lien avec des

processus de plasticité cérébrale d'une part (Flor, et al., 1998; Karl, Birbaumer, Lutzenberger, Cohen, & Flor, 2001; Ramachandran, Stewart, & Rogers-Ramachandran, 1992), et avec la persistance fonctionnelle des régions correspondant au membre avant l'amputation, d'autre part (Roux, et al., 2003).

Réorganisation cérébrale :

Il existe une correspondance topologique entre les régions sensibles du corps et leur représentation au niveau cérébral. L'étendue des régions cérébrales dépend de la densité d'innervation sensitive au niveau périphérique. Bien que modelée par l'expérience individuelle, leur architecture (localisation et étendue) montre une relative stabilité d'un individu à l'autre. L'homunculus de Penfield est la représentation de cette somatotopie (figure 6). La même représentation existe pour le cortex moteur. Dès les premiers jours qui suivent une amputation on observe une réorganisation au niveau des cortex somesthésique et moteur (Ojemann & Silbergeld, 1995; Pascual-Leone, Peris, Tormos, Pascual, & Catala, 1996; Weiss, et al., 2000) : les aires corticales qui correspondait au membre avant l'amputation sont 'colonisées' par les régions avoisinantes par un remaniement synaptique. Cette modification se traduit par une expansion des zones de représentation des régions adjacentes des régions dénervées.

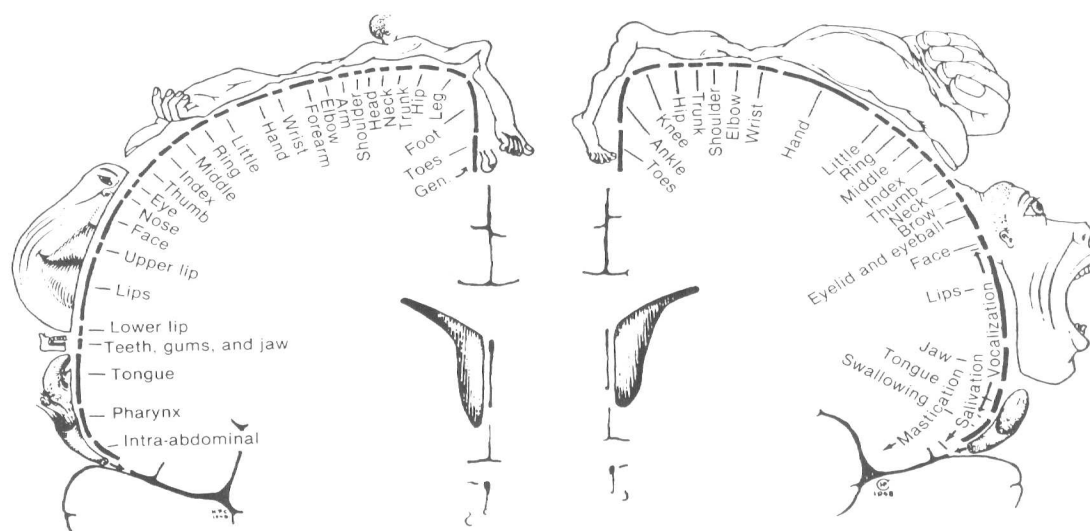


Figure 6 : l'Homunculus de Penfield, illustre l'organisation somatotopique du cortex somesthésique (gauche) et moteur (droite).

Après l'amputation de la main ou de l'avant-bras, les régions corticales correspondantes sont occupées par les afférences provenant des régions intactes du membre et par les afférences originaires du visage, dont les représentations corticales sont contiguës à la représentation du membre dans l'homunculus. Le corrélât perceptif de cette plasticité se traduit par les 'sensations référées' qui correspondent aux sensations ressenties dans le membre amputé lorsqu'une stimulation est appliquée sur les régions dont la représentation cérébrale est adjacente à celle du membre absent (e.g. le visage) (Ramachandran, Stewart, & Rogers-Ramachandran, 1992). Des observations récentes, liées aux progrès des techniques de greffes ont montré une réorganisation tout aussi massive dans les mois qui suivent une transplantation chez un patient amputé des deux mains. Dans ces conditions, les images obtenues par IRMf montrent que les cartes cérébrales adoptent les propriétés structurales et fonctionnelles antérieures à l'amputation (Farne, Roy, Giraux, Dubernard, & Sirigu, 2002; Giraux, Sirigu, Schneider, & Dubernard, 2001).

De nombreuses études ont montré que la plasticité jouait un rôle important dans la récupération fonctionnelle avec notamment des phénomènes d'adaptation compensatoires,

dans lesquels une région du cerveau est affectée d'une nouvelle capacité fonctionnelle (voir Chen, Cohen, & Hallett, 2002 pour une revue). Dans le cas de l'amputation, cette plasticité pourrait avoir des conséquences perceptives négatives. Des études sur des groupes de patients avec et sans douleur du membre fantôme ont montré qu'il existait une corrélation positive entre l'étendue de la réorganisation corticale et l'amplitude de la douleur (Flor, et al., 1995; Grusser, et al., 2001; Karl, Diers, & Flor, 2004).

Persistance fonctionnelle des régions dénervées :

D'autres études ont montré que les régions cérébrales correspondantes au membre avant amputation, conserveraient leur fonction d'origine malgré l'absence des muscles cibles. En 1996, dans une étude de cas, Erland a mis en évidence avec l'IRMf des activations corticales lors de mouvements des doigts fantômes d'un patient amputé, similaires à celles activées dans l'autre hémisphère par les doigts de la main valide (Erland, et al., 1996). Ces résultats ont été répliqués avec la même technique d'imagerie et étendus à des groupes de patients, montrant que ces mouvements fantômes génèrent une activité significativement plus importante qu'un mouvement imaginé chez un sujet sain (Lotze, Flor, Grodd, Larbig, & Birbaumer, 2001; Roux, et al., 2003). D'autres auteurs ont montré, avec la TMS, que la stimulation de régions cibles du cortex moteur provoquait chez le patient des sensations dans le membre amputé, et que l'intensité des sensations étaient corrélées à l'intensité de la stimulation (Mercier, Reilly, Vargas, Aballea, & Sirigu, 2006). Cependant ces études se heurtent à des limitations d'ordre méthodologiques liées au fait que les données reposent sur des facteurs hautement subjectifs (e.g. bouger le membre fantôme, description de la sensation) qui sont difficiles à contrôler pour l'expérimentateur.

Qu'il s'agisse de réorganisation ou de persistance cérébrale, l'ensemble de ces données fournit des pistes cliniques intéressantes pour la réadaptation de patients amputés, notamment ceux qui souffrent de douleur dans leur membre fantôme. Ces douleurs peuvent être une résultante de l'incohérence entre la position du membre fantôme avec le schéma

postural, mais elles concernent également des phénomènes de paralysie du membre fantôme dans une position douloureuse, souvent du à l'état du membre juste avant l'amputation. Dans ces conditions, les patients rapportent des sensations nociceptives prégnantes alors qu'il n'existe ni rétroaction somatosensorielle ni rétroaction visuelle concernant ce membre. Sur la base de ces observations, Ramachandran a imaginé un dispositif dont l'objectif était de restaurer un feedback visuel du membre absent dans une position en cohérence avec le schéma postural du patient. Un miroir est placé sur le plan sagittal du patient et reflète sa main valide. Lorsque le patient regarde dans le miroir, il a une image de son membre absent, qu'il peut faire bouger en décidant de faire des mouvements symétriques avec ses deux mains (valide et fantôme). Pour certains patients, le fait de 'voir' le membre amputé permet un contrôle moteur de celui-ci qui s'avérait impossible ou très difficile sans feedback visuel. L'auteur suggère que la présence du miroir permet une restauration des boucles de rétrocontrôle moteur. En effet, chez un sujet normal, chaque fois qu'un ordre moteur est envoyé de l'aire motrice complémentaire au cortex moteur, il va dans les muscles effecteurs. En même temps, des copies identiques du signal d'ordre (i.e. copies efférentes) sont transmises au cervelet et aux lobes pariétaux pour les informer de l'action programmée. Alors que les muscles effectuent le mouvement, les signaux venant des fuseaux neuromusculaires et des articulations sont renvoyés vers le cerveau via la moelle épinière informant le cervelet et les lobes pariétaux que l'ordre a été correctement exécuté. Chez un patient amputé, cette étape n'existe plus. Les lobes pariétaux ne recevant pas de feedback de l'effecteur indiquant que le mouvement a bien été effectué, l'ordre moteur continue d'être envoyé. Avec le paradigme du miroir, l'objectif de Ramachandran était de pallier l'absence de feedback proprioceptif dû à l'absence des muscles cibles par un feedback visuel artificiel. Cette stratégie est basée sur la possibilité de compenser un déficit proprioceptif par la modalité visuelle, tout comme nous l'avons vu au chapitre précédent avec les patients déafférentés.

D'autres données cliniques indiquent qu'outre la possibilité d'importants remaniements corticaux suite à une lésion périphérique, il semble exister une part innée, génétiquement déterminée de la représentation du corps au niveau central. Cette analyse résulte de l'observation, toutefois rare notons-le, de personnes nées sans membre qui peuvent également ressentir un membre fantôme (Melzack, 1990). L'ensemble de ces observations atteste de la complexité du phénomène du membre fantôme et semble indiquer qu'il se caractérise par l'interaction complexe de facteurs non génétiques comme l'actualisation de la carte somatosensorielle, d'une part, et de facteurs innés, génétiquement déterminés, d'autre part.

1.3.4 Régions cérébrales de convergence visuoproprioceptive

D'un point de vue anatomique, les liens entre la vision et la proprioception sur un plan structural ont été montrés chez l'animal. Des régions de convergence visuo-proprioceptives ont été localisées au niveau du cortex prémoteur (Graziano, 1999; Graziano & Gandhi, 2000). Les neurones de ces régions codent la position vue et ressentie du bras et ont des champs récepteurs visuels et tactiles en correspondance spatiale (Graziano, Hu, & Gross, 1997). Le champ récepteur visuel n'est pas rétinocentré, mais centré sur une partie du corps (e.g. le bras) et suit ses changements de position. Ces neurones répondent aussi à la position ressentie du bras quand celui-ci est recouvert pour ne pas être vu.

Les données neurophysiologiques issues de l'imagerie cérébrale fonctionnelle semblent indiquer l'existence d'un tel système chez l'homme. Ehrsson a mis en évidence une activation au niveau du cortex prémoteur ventral lors de la position vue et ressentie d'un membre (Ehrsson, Spence, & Passingham, 2004). Dans cette étude, les auteurs ont manipulé la sensation de la possession d'un membre avec le paradigme de la fausse main (Botvinick & Cohen, 1998). Par des stimulations en synchronie de la main du sujet hors de sa vue et d'une fausse main placée devant lui, l'expérimentateur crée la sensation de possession de la fausse main. Les images IRMf montrent une réponse hémodynamique

dans le cortex pariétal et prémoteur lors de la sensation de possession du membre. Ces régions ont des propriétés multisensorielles, elles sont connectées aux aires visuelles et somatosensorielles du cortex pariétal postérieur et aires motrices frontales. Par le biais de l'induction d'un conflit visuo-proprioceptif, d'autres auteurs ont observé un niveau d'activation plus important localisé à la jonction temporo-pariétale droite et du cortex prémoteur dans la condition de non-congruence par rapport à la condition de congruence entre les informations visuelles et proprioceptives (Balslev, Nielsen, Paulson, & Law, 2005).

1.4 PROBLEMATIQUE ET HYPOTHESES DE RECHERCHE

Bien que perception et motricité aient été classiquement considérées comme relevant de domaines distincts, les résultats exposés dans les chapitres précédents indiquent que ces deux domaines sont complémentaires voire indissociables. La planification et l'ajustement du geste dans les activités visuomotrices impliquent l'intervention coordonnée des systèmes perceptifs visuel et proprioceptif. Les difficultés rencontrées par certains patients neurologiques dans la production de mouvements d'atteinte de cible reflètent précisément une mauvaise ou une absence de coordination entre la vision et la proprioception (e.g. ataxie optique, déafférentation). L'ensemble de ces données suggèrent que l'étude du contrôle moteur peut permettre de mieux comprendre les mécanismes nerveux de transformation d'entrées multisensorielles (notamment visuelles et proprioceptives) en une réponse motrice. Dans ce travail de thèse, nous proposons donc d'étudier les interactions visuoproprioceptives dans une tâche motrice en observant l'activité du cortex moteur primaire (MI), par le biais du LRP (Lateralized Readiness Potential), qui est un composant électrophysiologique moteur de préparation à l'action.

Les études des interactions visuoproprioceptives ont souvent mis en évidence l'influence et/ou la dominance de la vision par rapport à la proprioception. Par exemple, chez le sujet sain, nous avons vu que lorsque l'on induit un conflit entre ces deux modalités par le

port de lunettes prismatiques déviant latéralement l'ensemble du champ visuel, les références proprioceptives changent pour se conformer aux exigences visuelles (Hay, Pick, & Ikeda, 1965; Mon-Williams, Wann, Jenkinson, & Rushton, 1997, expérience 1). Chez le patient amputé, des sensations proprioceptives peuvent ressurgir dans le membre absent par la restitution d'un feedback visuel artificiel de celui-ci. Les études en imagerie cérébrale fonctionnelle semblent indiquer que ces sensations sont sous-tendues par l'activation des aires motrices controlatérales au membre amputé. Ces études se heurtent cependant à des limitations d'ordre méthodologique liées à l'impossibilité de contrôler l'initiation des mouvements 'virtuels' lors de l'acquisition IRMf. De plus, les résultats montrent de grandes variations inter-individuelles.

Dans les travaux de recherche présentés ici, nous avons voulu mettre en évidence l'influence visuelle sur le cortex moteur de manière objective. A cette fin, nous avons testé, tout d'abord, les effets de la présentation d'une information combinant des signaux visuel et proprioceptif de la position de la main sur l'activité du cortex moteur primaire lors d'une tâche motrice. Bien que l'implication visuelle et proprioceptive dans les activités visuomotrices ait été largement documentée, l'influence de la vision lors d'un mouvement ne nécessitant pas de guidage visuel n'a pas encore été explorée (expérience 1). Nous avons ensuite voulu provoquer, par conditionnement à une stimulation visuelle, la composante motrice de préparation à l'action (le LRP) caractéristique de tout acte moteur, selon plusieurs conditions expérimentales :

- (1) lorsque le mouvement n'est pas effectué : nous avons utilisé le paradigme du miroir pour restituer un feedback visuel d'une main dans une position anatomique possible (i.e. reflet de la main active dans un miroir en position sagittale), en cohérence spatiale avec l'information proprioceptive de la position de la main placée derrière le miroir (expérience 2) ;

- (2) lorsque qu'il existe une disparité spatiale entre l'information visuelle de la main active, vue dans le miroir sagittal, et l'information proprioceptive de la vraie main, positionnée derrière le miroir (expérience 3) ;
- (3) lorsque l'information visuelle du membre effecteur via le miroir sagittal est incomplète. Cette condition devait nous permettre de tester les caractéristiques visuelles du stimulus. Sur la base des résultats obtenus par (Mon-Williams, Wann, Jenkinson, & Rushton, 1997; Rossetti, Desmurget, & Prablanc, 1995; Wann & Ibrahim, 1992) indiquant qu'une information visuelle incomplète du membre effecteur engendre une dominance de la proprioception dans le conflit visuo-proprioceptif, nous pensions qu'un feedback visuel partiel de la main (i.e. dans le noir représentée par des diodes électroluminescentes) ne pouvait pas avoir d'effet sur MI, les caractéristiques visuelles du stimulus étant indispensables (expérience 4) ;
- (4) et enfin, lorsque le membre est absent. Que se passe-t-il si le système moteur n'est pas fonctionnel ? Cette approche avait pour but de contrôler les effets objectifs de la restitution d'un feedback visuel du membre absent chez des amputés, à mettre en lien avec les observations cliniques de Ramachandran & Rogers-Ramachandran (1996), (expérience 5).

Si l'ensemble de ces conditions nous permet de mettre en évidence l'influence du feedback visuel de la main sur l'activité du cortex moteur, nous avons élaboré une dernière expérience pour déterminer quels pouvaient être les effets de ce feedback visuel sur les performances motrices. En d'autres termes, nous nous sommes demandés si une activité corticale induite par un feedback visuel relèvait de mécanismes automatiques de codage de la main vue (opposée/ absente) ou s'il s'agissait de processus plus complexes ? Nous avons fait l'hypothèse que le feedback visuel de la main active dans une position anatomique possible pourrait permettre le déclenchement de programmes moteurs en lien avec la main vue et la tâche à réaliser. Nous pensions que la mise en place d'un tel mécanisme ne pouvait avoir lieu que lorsque le feedback visuel de la main était restitué dans une position

proprioceptivement possible chez les sujets ayant ou ayant eu un système moteur fonctionnel (expérience 6).

Notre démarche, basée sur une investigation par les potentiels évoqués et l'observation d'une composante de préparation motrice latéralisée, nous a permis de mesurer la réponse motrice cérébrale à ces différentes manipulations expérimentales.

Dans la section suivante, nous décrivons la technique de recueil des données électrophysiologiques et de potentiels évoqués ainsi que la tâche que nous avons utilisée pour opérationnaliser ces hypothèses.



2009 / 9 A bras le corps M₁₀₉

PARTIE II - METHODOLOGIE

Les techniques de neuroimagerie ont connu, depuis presque un siècle, un essor considérable. Leur développement a permis des avancées majeures dans notre compréhension du cerveau. Ces techniques détectent des marqueurs physiologiques tels que les séquences temporelles d'activités neuronales, les variations locales du champ électro-magnétique, du métabolisme énergétique ou encore du débit sanguin cérébral. Une ambition des neurosciences cognitives est de faire correspondre à des activités mentales (plus ou moins complexes) les corrélats d'activité physiologique que décrivent ces marqueurs.

L'approche méthodologique que nous avons adoptée pour étudier l'impact de la vision et de la proprioception dans le contrôle moteur repose sur l'analyse des potentiels évoqués. Cette méthode permet d'appréhender la dynamique temporelle de zones d'activations cérébrales tout en offrant de larges possibilités expérimentales.

2.1 ELECTROENCEPHALOGRAPHIE ET POTENTIELS EVOQUES

2.1.1 Electroencéphalographie

L'électroencéphalographie est une mesure dite 'directe' (sans relais) de l'activité électrique du cerveau. L'électroencéphalogramme (EEG) représente la transcription sous forme d'un tracé des variations dans le temps des potentiels électriques recueillis par le biais d'électrodes placées sur le scalp. Les diverses manifestations électriques globales enregistrées sur le scalp proviennent des activités électriques des cellules nerveuses et sont la résultante de la sommation des potentiels d'action post-synaptiques. Ces courants ne sont recueillis en surface que si des milliers de cellules nerveuses sont actives en même temps. Les variations de potentiels ainsi enregistrées et leur sommation sont aléatoires, cependant l'observation de rythmes s'explique par l'existence de phénomènes de synchronisation de certaines populations de neurones présentant une similitude architectonique et fonctionnelle.

Les phénomènes observés lors d'un enregistrement électroencéphalographique ont une excellente résolution temporelle, de l'ordre de la milliseconde. En revanche, l'enregistrement des potentiels à la surface du crâne ne permet pas de déterminer de façon univoque la localisation des sources électriques qui les engendrent. Ainsi cette technique permet d'apprécier les changements rapides d'activités associés aux processus cognitifs alors qu'il est souvent difficile de déterminer de quelles structures cérébrales provient le signal EEG.

2.1.2 Potentiels Evoqués (PE)

A la différence de l'électroencéphalographie, qui mesure l'activité électrique cérébrale spontanée, les potentiels évoqués étudient la réponse du SNC à une stimulation. Le potentiel évoqué est donc une variation de l'activité électrique cérébrale due à un événement sensoriel, moteur ou cognitif. Ces variations sont de si faible amplitude qu'elles doivent être isolées du bruit de fond et des autres ondes EEG pour être détectées et analysables. Partant de l'hypothèse selon laquelle la modification de l'EEG consécutive à un événement (i.e. stimulation) survient toujours dans le même intervalle temporel, les variations peuvent être mise en évidence par un processus de moyennage d'un grand nombre de portions de tracés obtenus lors de la répétition du stimulus. Par cette technique, le ratio signal/bruit est augmenté et la réponse électrique se produisant en relation temporelle fixe avec le stimulus émerge comme potentiel évoqué par l'apparition du stimulus (figure 7).

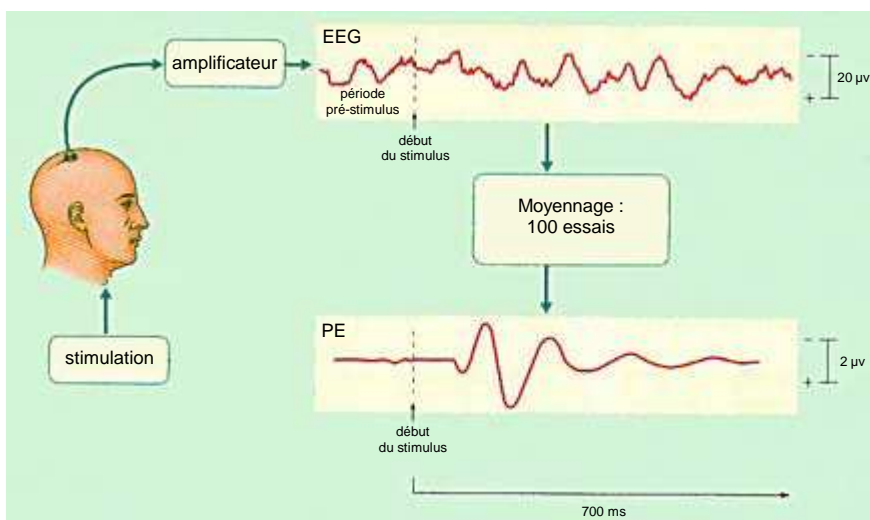


Figure 7 : La mise en évidence des PE nécessite la moyenne d'un grand nombre de segments EEG pour obtenir une estimation fiable de l'activité cérébrale provoquée par le stimulus.

Un PE correspond à une différence de potentiel entre deux électrodes. Pour définir les emplacements des électrodes (identiques pour l'acquisition de l'EEG), le système le plus couramment utilisé est le Système International 10-20 (Jasper, 1958; Klem, Luders, Jasper, & Elger, 1999) (figure 8). Ce système divise la ligne qui réunit le nasion et l'inion en passant par le vertex en 6 parties : 10% de la longueur sont portés au-dessus du nasion pour former le plan frontal et 10% au-dessus de l'inion pour le plan occipital, le reste est divisé en 4 parties égales représentant chacune 20% de la longueur totale. Chaque électrode s'identifie par une lettre et un chiffre. F, C, P, T et O définissent respectivement les régions frontales, centrales, pariétales, temporales et occipitales et le chiffre (pair ou impair) définit l'hémisphère d'emplacement de l'électrode (droit ou gauche). La lettre z indique qu'une électrode se trouve sur la ligne centrale.

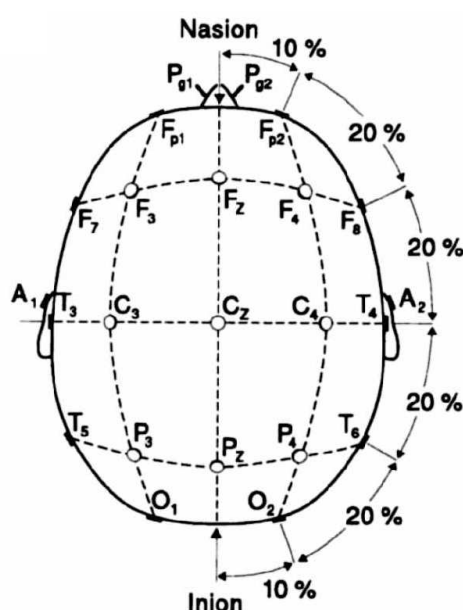


Figure 8 : emplacement des électrodes selon le Système International 10-20 vue de dessus (Jasper 1958).

Si les premiers enregistrements électroencéphalographiques chez l'homme datent des années 30 (Berger, 1929), le recueil des potentiels évoqués est plus récent. Mais depuis les

années 60, cette technique a suscité un intérêt accru et de nombreuses études dans ce domaine ont permis la description d'une grande variété de potentiels évoqués, que l'on nomme 'composants', en relation avec des processus cognitifs. Un composant se définit par la polarité du tracé (Négatif ou Positif) et par sa latence. Il peut s'agir du délai après la stimulation auquel culmine l'onde du potentiel, mais la latence peut également se définir comme le temps entre le stimulus et le début de la variation de l'activité électrique.

2.3 POTENTIEL DE PREPARATION LATERALISE (LATERALIZED READINESS POTENTIAL)

La technique d'étude des potentiels évoqués adoptée pour ce travail de thèse a consisté à comparer les paramètres d'un composant connu et identifié, entre plusieurs conditions expérimentales. Le composant d'intérêt de cette étude, appelé potentiel de préparation latéralisé a été décrit précisément par Kutas & Donchin (1980), Coles, Gratton, & Donchin (1988) puis Coles (1989) et reflète les aspects de la préparation d'une réponse motrice latéralisée. Ce potentiel cérébral trouve son amplitude négative maximale au niveau des électrodes centrales (C3 et C4) situées au-dessus du cortex moteur controlatéral à la main active.

Ce composant, que nous appellerons le LRP (Lateralized Readiness Potential) possède de nombreux avantages : premièrement, étant le seul composant latéralisé³ par rapport à l'effecteur (i.e. main qui produit le mouvement de réponse), il se distingue très facilement des autres potentiels évoqués. Comme nous le verrons, la technique de calcul du LRP permet de rejeter l'ensemble des variations de potentiel bilatérales pour ne conserver que ce qui relève de la préparation latéralisée par rapport à la réponse motrice ;

³ La N400 (relative au langage) sans parler de latéralisation, se caractérise par une négativité plus importante au niveau de l'hémisphère droit (Kutas, 1997). Cette composante ne peut pas avoir d'effet sur le LRP étant donné sa latence tardive. De plus, la N400 apparaît spécifiquement pour les mots rares vs. courants, et en réponse à des associations sémantiques improbables. Par ailleurs, les stimuli de notre étude ne comportent aucun paramètre langagier.

Deuxièmement, le LRP étant le reflet d'une préparation motrice, il précède le début de la réponse motrice ou de la contraction musculaire de plusieurs dizaines de millisecondes. Cette caractéristique implique que le LRP peut s'observer même en l'absence de mouvements de la main (de Jong, Wierda, Mulder, & Mulder, 1988; Galdo-Alvarez & Carrillo-de-la-Pena, 2004; Miller & Hackley, 1992; Minelli, Marzi, & Girelli, 2007). Sa présence indiquant qu'une programmation motrice a eu lieu.

Enfin, les études d'enregistrement uni-cellulaire chez l'animal (Gemba, Sasaki, & Tsujimoto, 1990) et magnétoencéphalographique⁴ chez l'homme (Okada, Williamson, & Kaufman, 1982) convergent pour indiquer que le LRP reflète en particulier une activation du cortex moteur primaire (MI). Un autre argument en faveur de la participation de MI est l'inversion de la polarité du LRP pour les mouvements de pieds. Cette inversion du signal est liée à la localisation de la représentation des mains et des pieds au niveau cortical (voir figure 6 l'homunculus moteur p. 39) : les dipôles étant perpendiculaires à l'écorce cérébrale, lors d'un mouvement de la main gauche dont la représentation est à la surface du cortex de l'hémisphère droit on parlera de dipôle radial par rapport à une électrode placée en C4 (figure 9). Pour un mouvement de pied dont la représentation est à l'intérieur d'un sillon il s'agira d'un dipôle tangentiel par rapport à cette même électrode.

On exclue la participation des autres régions du cortex moteur formées par l'aire motrice supplémentaire et l'aire prémotrice dans l'enregistrement du LRP. En effet, d'une part l'aire motrice supplémentaire s'active bilatéralement, et comme nous le verrons, le calcul du LRP élimine tout potentiel bilatéral. D'autre part, le cortex prémoteur étant situé à la surface du cortex on ne devrait pas observer de LRP lors de mouvements du pied étant donné que l'on aurait des potentiels de polarité opposée, ce qui n'est pas le cas.

⁴ MEG : technique électrophysiologique de mesure des champs magnétiques induit par l'activité électrique des neurones. La MEG offre une information relativement similaire à celle de l'EEG à la différence que les champs magnétiques induits par l'activité cérébrale ne sont pas déformés lors de leur passage au travers des tissus organiques. L'analyse mathématique du signal pour reconstruire les sources du signal électromagnétique va donc être plus précise.

Ainsi, en plus de l'excellente résolution temporelle qu'offre la technique des potentiels évoqués, nous bénéficions également d'une indication spatiale du dipôle à l'origine du LRP. Et l'observation d'un LRP s'interprète comme une modification de la réponse neurophysiologique, et en particulier, dans le cortex moteur primaire (MI).

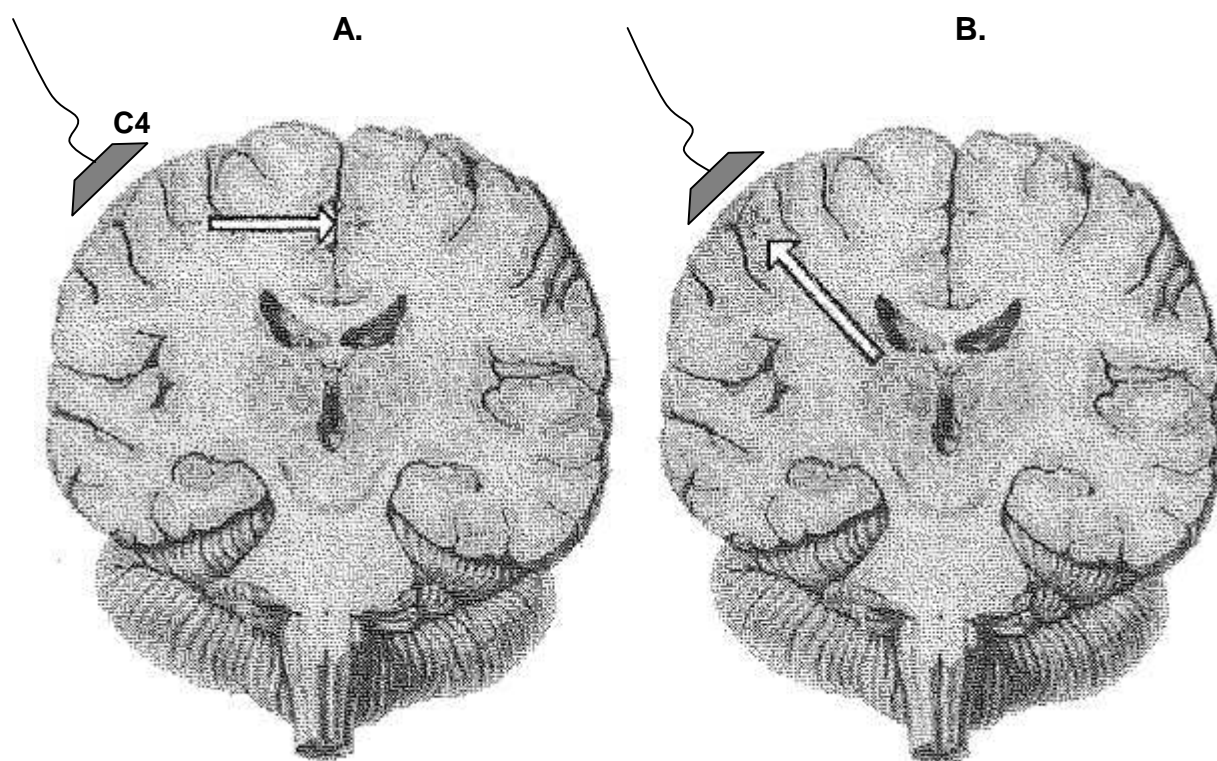


Figure 9 : A. dipôle tangentiel généré par un mouvement du pied gauche. B. dipôle radial généré par un mouvement de la main gauche. La polarité sous l'électrode C4 est inversée selon le membre effecteur (inférieur vs supérieur).

Pratiquement, la tâche permettant l'enregistrement d'un LRP doit compter deux stimuli distincts, l'un associé à une réponse motrice de la main droite, l'autre associé à une réponse motrice de la main gauche. Le LRP se met en évidence à partir du calcul des potentiels recueillis sous les électrodes C3 et C4. Ces électrodes se situent respectivement sur l'hémisphère gauche et droit, sur la ligne transversale réunissant les points pré-auriculaires passant par le vertex (Cz) (voir figure 8 p.52). Pour isoler l'activité qui ne reflète que la préparation latéralisée de la réponse motrice on soustrait les courbes de potentiel issue de

deux conditions (figure 10). Condition 1 : on calcule les différences de potentiels entre C3 et C4 lors des réponses avec la main droite ; condition 2 : on calcule les différences de potentiels entre C3 et C4 lors des réponses avec la main gauche. Le LRP est calculé de la façon suivante :

$$(C3-C4) \text{ main droite} - (C3-C4) \text{ main gauche}$$

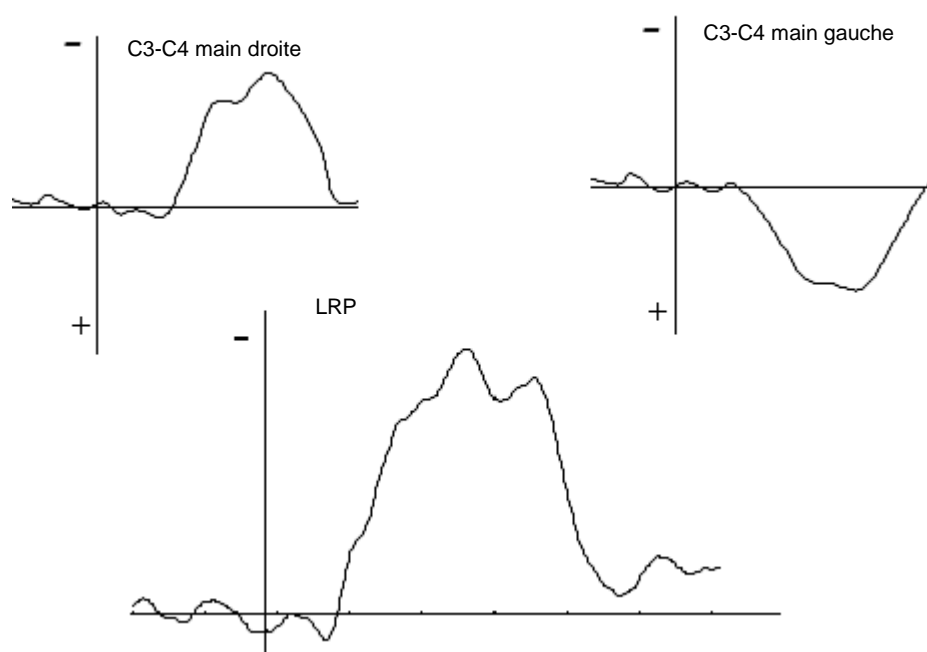


Figure 10 : décomposition schématique du LRP avec les deux potentiels de polarité inverse issue des deux conditions main droite et main gauche. Leur soustraction engendre la négativité caractéristique du composant LRP.

La différence de potentiel C3-C4 présente une amplitude négative lorsqu'il y a une préparation motrice dans l'hémisphère gauche (i.e. pour les réponses effectuées avec la main droite), alors que cette amplitude est positive lorsqu'il y a une préparation motrice dans l'hémisphère droit (i.e. pour les réponses avec la main gauche). La soustraction de ces deux potentiels permet d'éliminer toute différence entre l'hémisphère droit et gauche

(indépendamment de la main de réponse) et toutes les différences entre la main droite et la main gauche (indépendamment de l'hémisphère). Ainsi le LRP reflète une activité hémisphérique controlatérale à la main active, quelle que soit la main active et quel que soit l'hémisphère enregistré.

2.4 MATERIEL ET REALISATION DE LA TACHE

Les sujets des expériences de cette étude ont consenti librement et de façon éclairée aux protocoles qui ont été approuvés par le comité d'éthique régional (Comité de Protection des Personnes CPP).

Dans ce chapitre nous décrivons le dispositif commun aux expériences 2, 3, 4 et 5. Les dispositifs mis en place pour les expériences 1 et 6 seront détaillés en 3.1 et 3.6 respectivement.

Les sujets ont été soumis à une tâche motrice en choix forcé, impliquant une seule main. Le dispositif expérimental, placé sur une table devant le sujet, était composé de deux diodes électro-luminescentes distantes de 3 centimètres et positionnées selon un axe sagittal. Les sujets maintenaient leur regard sur un point de fixation entre les deux diodes. A chaque essai, l'une des 2 diodes flashait pendant 200ms, et le sujet devait répondre en appuyant le plus rapidement possible sur le bouton réponse situé à côté de celle-ci. Cette tâche était effectuée selon plusieurs conditions, en fonction de l'hypothèse théorique, définies par le type de feedback visuel de la main active. Le feedback visuel de la main était soit direct, soit indirect, par le biais d'un miroir positionné sur le plan sagittal du sujet (i.e. donnant l'impression de voir sa main opposée) ou sur son plan frontal (figure 11). Dans les conditions de vision indirecte (avec le miroir), un cache opaque positionné sur la main active empêchait une visualisation directe de l'effecteur. Chaque condition comptait en moyenne 150 essais.

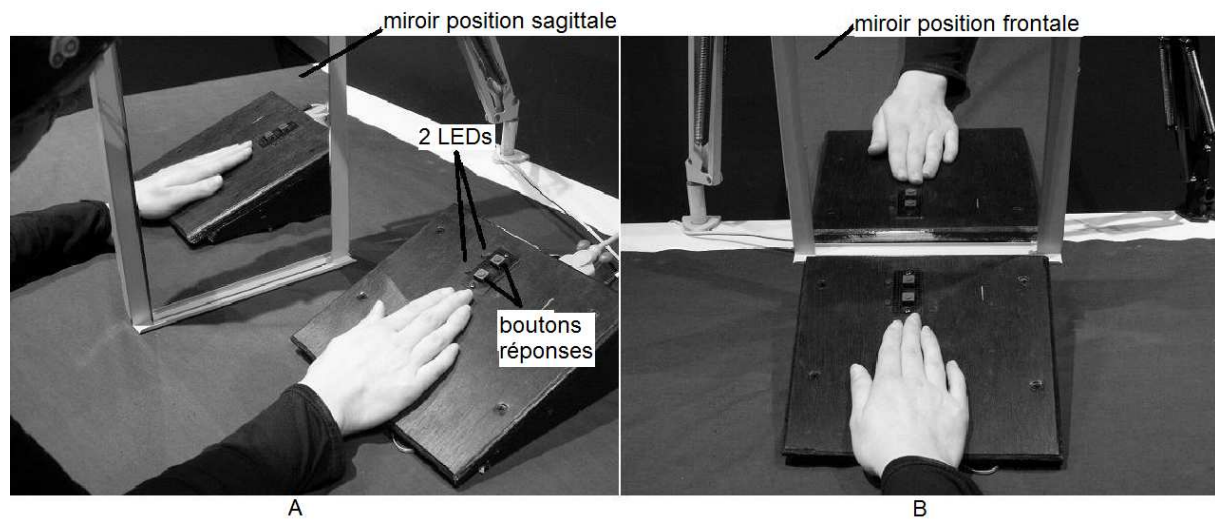


Figure 11 : dispositif expérimental des expériences 2, 3, 4 et 5. **A.** le sujet effectue la tâche avec un feedback visuel sagittal de sa main active, **B.** avec un feedback visuel frontal. Dans ces deux conditions un cache opaque (non représenté sur la figure) empêche une vision directe de la main active.

2.5 RECUEIL ET ANALYSES DES DONNEES

Pendant la tâche, l'EEG, l'électromyographie (EMG) pour l'activité musculaire et l'électrooculographie (EOG) pour les mouvements oculaires ont été enregistrées en continu sur un système d'acquisition Biosemi® (électrodes actives) pour les expériences 1, 2, 3 et 4 et Brain Vision® pour l'expérience 5. L'utilisation du système Brain Vision® implique une préparation préalable du cuir chevelu avec une solution à base d'éther, d'alcool et d'acétone afin de réduire au maximum la résistance de contact des électrodes. Celle-ci a été maintenue en-dessous de 5 k Ω . Les électrodes du système Biosemis® sont dites 'actives' parce que la première étape d'amplification du signal se situe dans le corps de l'électrode. Ce système présente l'avantage de ne pas nécessiter de traitement préalable du cuir chevelu et de délivrer un signal de qualité dès que le contact est établi entre le scalp et l'électrode par le gel conducteur. L'enregistrement de l'EEG a été effectué à partir des électrodes C3 et C4 pour les expériences 2 et 5. Pour les expériences 1, 3 et 4, les 32 emplacements du bonnet à électrodes ont été utilisés lors de l'acquisition du signal (système international 10-20, figure 12).

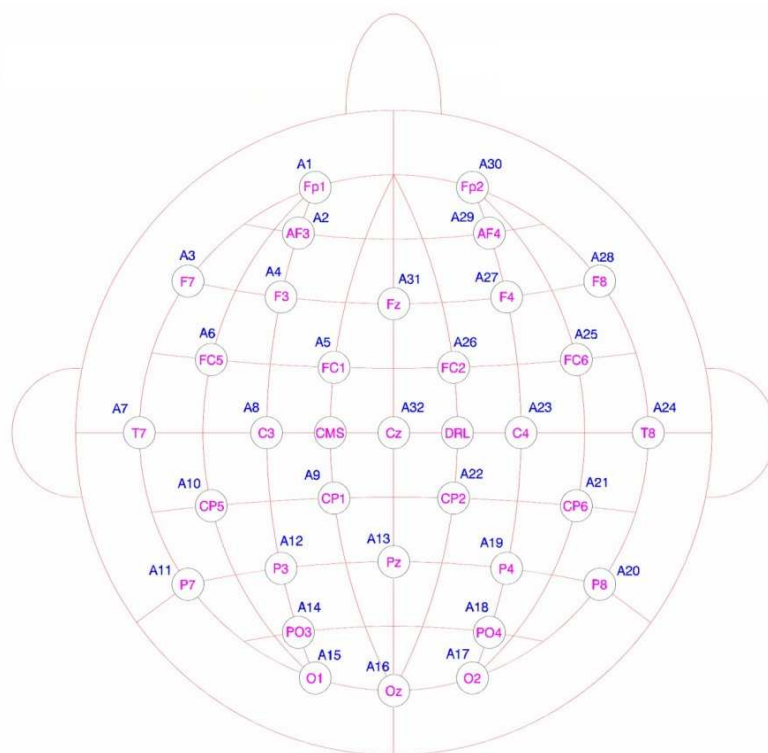


Figure 12 : emplacement des 32 électrodes (CMS correspond à l'électrode de référence par défaut et DRL à la terre).

Les EMGs des mains droite et gauche ont été recueillis à partir de dérivations bipolaires placées sur le muscle *flexor carpi ulnari*, à mi-chemin entre le coude et le poignet. Une seconde dérivation bipolaire placée au-dessus et au-dessous de l'œil droit permettait la détection d'artefacts dus au mouvements oculaires verticaux. Pour l'ensemble des expériences, les signaux EEG ont été échantillonnés à une fréquence de 500 hz avec une bande passante de 0,01 à 100 Hz pour les signaux EEG et de 1 à 100 Hz pour les dérivations bipolaires (EMG et EOGs).

Les données brutes ont été traitées sur le logiciel Vision Analyser®. Après filtrage, segmentation, rejet des artefacts, moyennage et calcul du LRP, les analyses ont porté d'une part sur l'amplitude moyenne des 200 premières ms du composant et d'autre part sur le temps de latence entre le stimulus et le début du composant. Pour déterminer le début du

LRP, nous avons utilisé la technique de régression segmentée proposée par (Mordkoff & Gianaros, 2000).

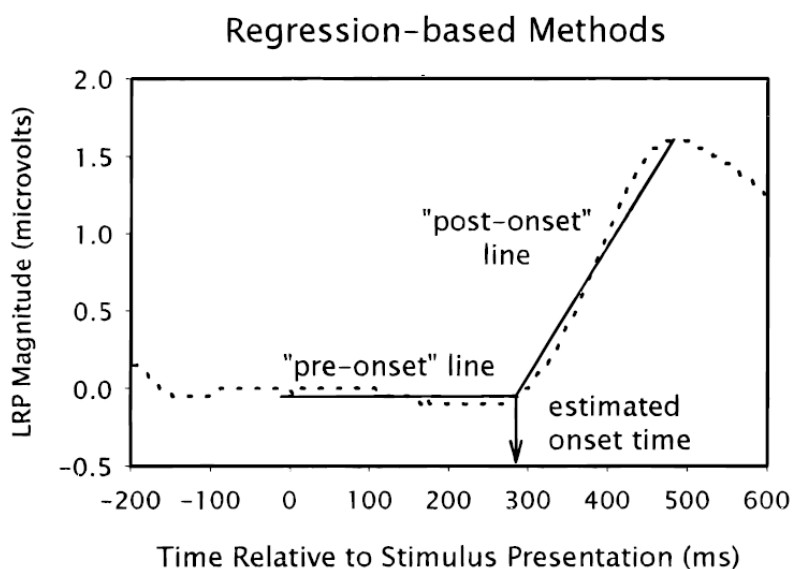


Figure 13 : illustration de l'estimation du début du LRP par la méthode de régression segmentée (d'après Mordkoff et Gianaros 2000).

La régression segmentée a pour principe d'ajuster des droites sur plusieurs segments consécutifs de courbes. Le début du LRP est alors défini comme le point anguleux entre une droite partant du stimulus et s'ajustant au segment de courbe pré-LRP et une droite s'ajustant à la pente du LRP (figure 13).

Les données neurophysiologiques (LRP) et comportementales (temps de réaction) ont ensuite fait l'objet d'analyses de la variance (ANOVAs). Les analyses post-hoc ont été réalisées avec des tests de Newman-Keuls. Dans les expériences 5 et 6, étant donné les petits effectifs des groupes ($n=4$), les conditions d'application de l'analyse de la variance n'ont pu être testées, les analyses ont donc été effectuées avec des tests non-paramétriques (Wilcoxon).



2009 / 12 La Prise de Conscience M 09

PARTIE III – EXPERIMENTATIONS

Toutes les expériences présentées ont fait l'objet d'articles (publiés ou en cours de publication), *NeuroReport* expérience 1, *Journal of Neurophysiology* expérience 2, *Cerebral Cortex* expérience 3 et 4, *Journal of Cognitive Neuroscience* expérience 5 et 6. Ils sont annexés au manuscrit.

3.1 VISION ET PROPRICEPTION DANS LE CONTROLE MOTEUR

Diverses méthodes d'investigations ont permis de mettre en évidence l'existence de liens entre le système visuel et le système proprioceptif. Par exemple, nous avons vu qu'il est possible d'induire une sensation proprioceptive dans une main factice par le biais de la vision (Botvinick et Cohen 1998). Cette sensation est sous-tendue par des activations corticales localisées dans la région prémotrice frontale (Ehrsson, Spence, & Passingham, 2004). En condition non-illusoire, on a montré que les signaux visuels et proprioceptifs convergeaient vers ces régions lors de mouvements visuellement guidés. La coordination œil-main serait ainsi sous-tendue par le cortex prémoteur (avec le cortex pariétal), dont certains neurones codent la position des yeux et la direction du mouvement du bras (voir Jouffrais & Boussaoud 1999, pour une étude chez l'animal). L'objectif principal de ces études est de mettre en évidence les mécanismes d'intégrations des signaux visuels et proprioceptifs dans les processus de transformation visuomotrice. Cependant, l'influence de la présentation simultanée des signaux visuels et proprioceptifs de la position de la main sur le cortex moteur, lorsque le mouvement ne nécessite pas de guidage visuel, n'a pas encore été explorée. Nous avons vu que l'activation du cortex moteur pendant le mouvement reflète à la fois la commande motrice et la perception proprioceptive kinesthésique de ce mouvement (§1.2.2 p. 26). Mais cette activité corticale peut-elle refléter l'intégration de signaux visuels, même lorsque le mouvement ne nécessite pas de guidage visuel ? En d'autres termes, quelle peut être l'influence de la vision sur ces régions motrices dans une situation où seule l'information visuelle de la position de la main active est disponible ? Si le système visuel a une influence sur le cortex moteur, l'activité neuronale dans ces régions devrait être affectée par la présentation de l'information visuelle de la position de la main lors d'une tâche motrice.

3.1.1 Expérience 1A

Pour opérationnaliser cette hypothèse, nous avons observé l'activité du cortex moteur primaire par le biais du LRP lors d'une tâche motrice dans deux conditions. Dans la première, les sujets avaient un feedback visuel et proprioceptif de la position de leur main alors que dans la seconde seule l'information proprioceptive était disponible.

3.1.1.1 Matériel et méthode

Sujets : douze volontaires sains ont participé à cette première expérience (5 hommes et 7 femmes d'une moyenne d'âge de 32,2 ans). Un homme et une femme se sont déclarés gauchers.

Protocole : les sujets étaient installés face à une table dans une pièce non-éclairée. Le dispositif expérimental, placé sur la table, était constitué d'une boîte (80 cm de long et 30 cm de large) ouverte sur le dessus et divisée en deux compartiments (40 x 30 cm). Des ouvertures sur la face avant permettaient aux sujets d'introduire une main dans chacun des compartiments avec la consigne de poser leurs index sur un bouton réponse. A chaque essai un flash lumineux de 50 ms apparaissait dans l'un des compartiments. Les sujets devaient appuyer le plus rapidement possible sur le bouton réponse du côté du flash tout en maintenant leur regard sur un point de fixation central placé à 50 cm. Cette tâche était effectuée sous deux conditions : dans la condition 'visuoproprioceptive', les sujets pouvaient apercevoir leur main en vision périphérique pendant la durée du flash (Figure 14A) alors que dans la condition 'proprioception seule', les mains étaient dissimulées sous le revêtement de la boîte (Figure 14B). Trois cent cinquante essais (175 flashes à droite et 175 flashes à gauche) étaient présentés de façon aléatoire pour chacune des 2 conditions avec un intervalle temporel interstimulus compris entre 2600 et 3000 ms.

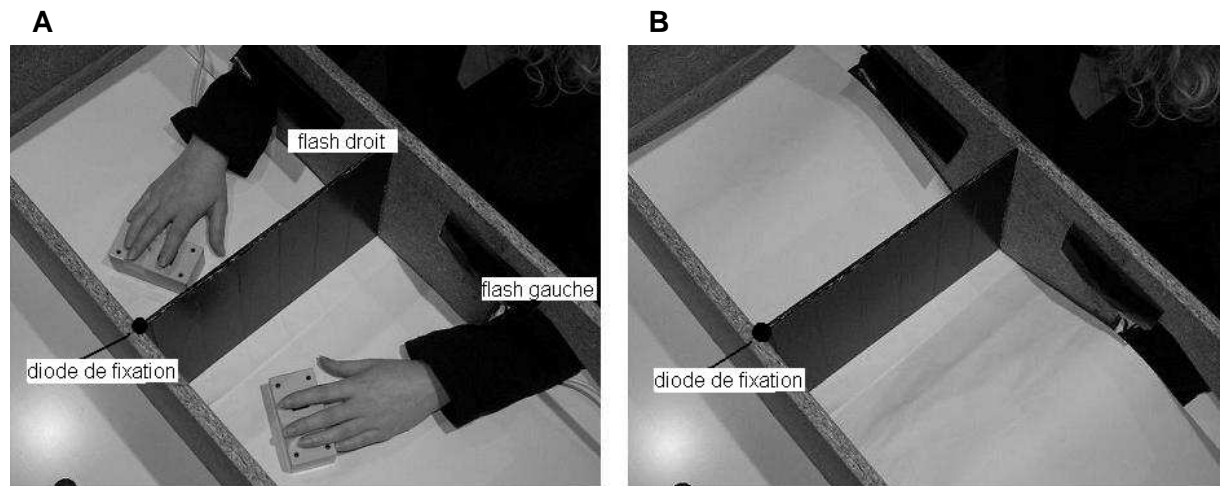


Figure 14 : dispositif expérimental de l'expérience 1, A. en condition visuoproprioceptive (i.e. avec vision de la main pendant la durée du flash) B. en condition proprioceptive seule.

Données électrophysiologiques : la technique de recueil des EEGs, EOGs verticaux et EMGs est décrite dans la partie précédente. Par ailleurs, pour cette expérience, les EOG horizontaux ont également été recueillis avec une dérivation bipolaire placée au niveau des canthi externes des 2 yeux.

Le moyennage a été effectué à partir de segments de 700 ms (de 200 ms pré- à 500 ms post-stimulus) et après rejet des segments bruités (i.e. artéfacts cérébraux, oculaires et/ou musculaires), les analyses ont été effectuées sur une moyenne de 330,2 essais par condition.

3.1.1.2 Résultats

Résultats électrophysiologiques :

Le calcul du LRP a été effectué à partir des essais main droite versus main gauche (figure 10 p. 56), et les LRPs des 2 conditions ont été comparés. La figure 15 représente les deux LRPs en condition 'visuoproprioceptive' et 'proprioceptive seule'.

On n'observe pas de différence significative de latence entre les deux conditions ($F(1,11) = 0,32$, $p = 0,55$), alors que l'analyse de l'amplitude indique qu'en condition 'proprioceptive seule', celle-ci est plus importante qu'en condition 'visuoproprioceptive', $F(1,11) = 4,87$, $p = 0,049$.

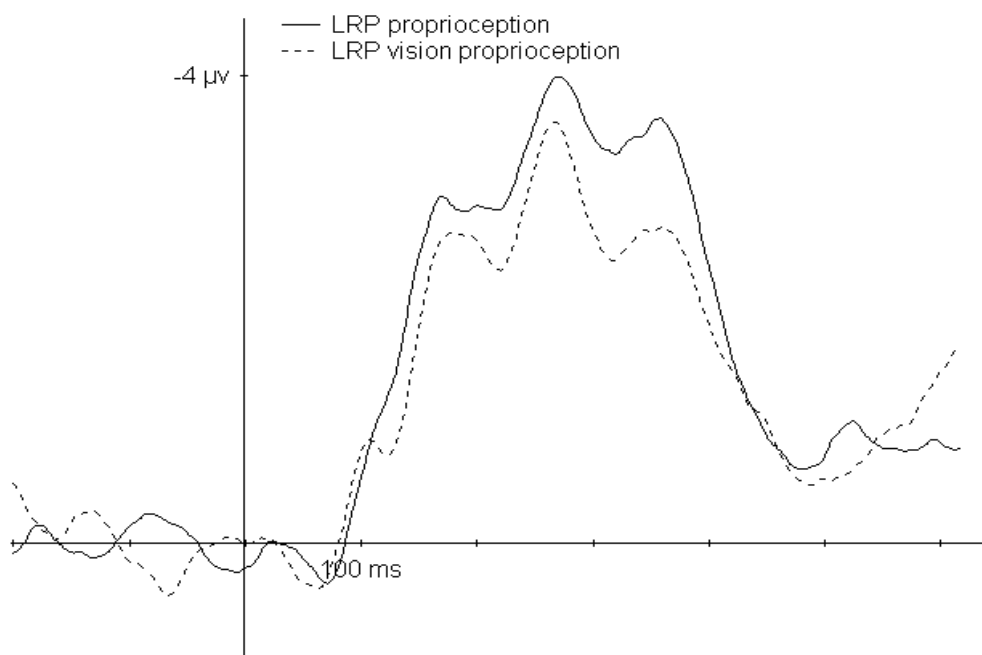


Figure 15 : LRPs moyennes pour les deux conditions expérimentales (N=12).

Résultats comportementaux :

L'analyse à mesures répétées ne montre pas de différence significative des performances entre les deux conditions ($F(1,11) = 1.85, p > 0,2$). Mais ce résultat pourrait refléter un effet plafond dû à la trop grande facilité de la tâche. Ces données ne nous permettent pas de conclure que la vision de la main n'a pas d'effet sur les temps de réaction. En effet, une étude a montré que les réponses étaient plus rapides lorsque le stimulus représentait une main identique à la main de réponse placée dans le même hémichamp (Aziz-Zadeh, Iacoboni, & Zaidel, 2006).

3.1.2 Expérience 1B

Les résultats électrophysiologiques de cette expérience indiquent qu'il existe une modulation de l'onde motrice corticale entre les conditions 'visuoproprioceptive' et 'propriocceptive seule'. Ces données mettent en évidence l'influence du feedback visuel de l'effecteur dans une

tâche motrice sur le cortex moteur primaire. Cependant, le stimulus visuel n'est pas le même dans les deux conditions de cette expérience, et la différence d'amplitude enregistrée pourrait refléter la différence des propriétés physiques du stimulus visuel. En effet, en condition 'visuo-proprioceptive', les sujets voient leur main sur fond blanc alors que dans la condition 'proprioceptive', seul le fond blanc est perçu. Les mesures électrophysiologiques sont très sensibles aux caractéristiques physiques des stimuli, notamment dans les composantes précoces, qui reflètent l'activité directe des récepteurs sensoriels (Luck, 2005). En effet, des différences enregistrées entre 0 et 100 ms après le flash pourraient contaminer les composants plus tardifs, tels que le LRP. L'expérience 1B a été conçue pour évaluer les effets des caractéristiques physiques du stimulus visuel.

3.1.2.1 Matériel et méthode

sujets : les mêmes sujets ont participé à cette expérience.

protocole : l'expérience 1B était similaire à l'expérience 1A à l'exception que les sujets ne devaient pas produire de réponse motrice. Ainsi, dans la condition 'visuoproprioceptive', chaque flash dans le compartiment droit(gauche) offrait une vision périphérique de la main droite(gauche), alors que dans la condition 'proprioceptive seule', les mains ne pouvaient être vues.

3.1.2.2 Résultats

Une analyse de l'amplitude a été effectuée pour les 32 électrodes dans une fenêtre temporelle comprise entre 0 (début du flash lumineux) et 100 ms. Les amplitudes de chaque électrode pour les 2 conditions ont été comparées avec des tests t de Student. La figure 16 représente l'ensemble de ces amplitudes. Les analyses montrent des différences significatives sur les électrodes O₁, Oz, O₂ et T₇, T₈ et P₈, CP₁, CP₅. Ce pattern de différence impliquant les régions les plus postérieures est cohérent avec la nature du stimulus testé. En effet, ces résultats indiquent que la différence physique du stimulus visuel entre les deux

conditions est suffisamment importante pour affecter les régions occipitales, où se situent les aires visuelles primaires. Mais la différence physique du stimulus entre les situations 'visuoproprioceptive' et 'propriocceptive seule' est trop faible pour atteindre les régions centrales.

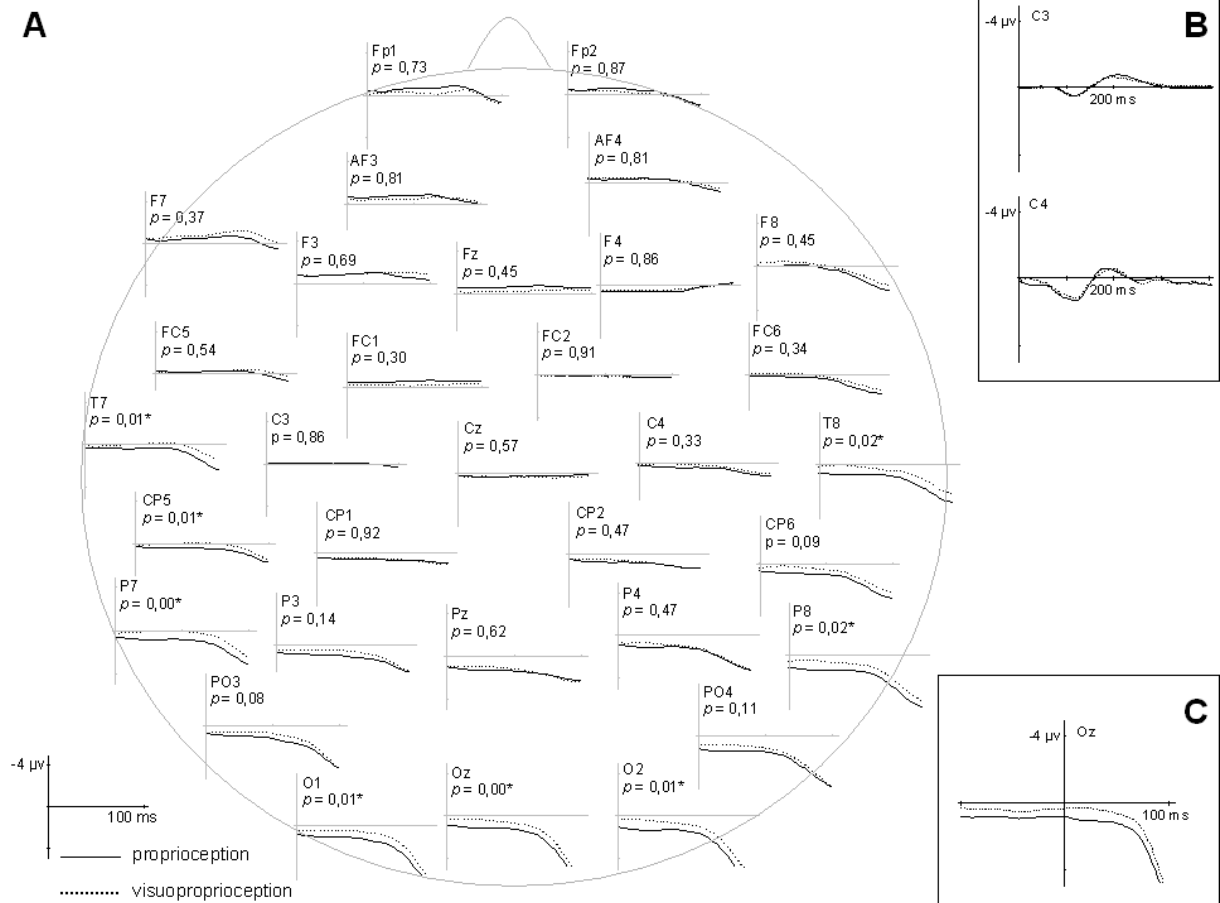


Figure 16 : Potentiels évoqués moyens des conditions proprioceptive et visuo-propricioceptive **A.** pour les 32 électrodes de 0 à 100 ms, **B.** pour les électrodes C3 et C4 de 0 à 400 ms et **C.** pour l'électrode Oz de -100 à +100 ms.

Une analyse supplémentaire a été effectuée afin de comparer les amplitudes des 2 conditions aux sites C3 et C4 (électrodes d'enregistrement du LRP) dans une fenêtre temporelle allant de 100 à 300 ms après la présentation du flash, intervalle dans lequel commence le LRP dans l'expérience 1A. L'analyse n'a pas révélé de différence significative

pour C3 ($F(1,11) = 0.22$, $p = 0,65$) ni pour C4 ($F(1,11) = 0.02$, $p = 0,89$) (figure 16 B). Ces résultats confirment que les différences enregistrées dans l'expérience 1A entre la condition 'visuoproprioceptive' et 'proprioceptive seule' ne reflètent pas la différence des caractéristiques physiques de bas niveau du stimulus visuel.

Notons qu'une inspection des courbes aux sites O1, Oz et O2 où l'on enregistre une différence significative montre que cette divergence semble exister avant la présentation du flash (i.e. différence à l'origine, voir Oz, figure 16 C). La différence constante observée avant 0 ms indique que la divergence physique du stimulus visuel a un effet sur l'ensemble de la condition expérimentale. Cette différence reflète des temps interstimuli trop courts. Etant donné que cette différence ne s'observe que sur les électrodes occipitales, ce biais méthodologique ne remet pas en cause les résultats obtenus sur les électrodes C3 et C4 à partir desquelles le calcul du LRP est effectué.

3.1.3 Discussion

Les résultats de cette expérience indiquent que la combinaison des signaux visuel et proprioceptif engendre une modulation de la réponse électrophysiologique par rapport à une condition où seule l'information proprioceptive est disponible. En tant que reflet de l'activité du cortex moteur primaire, une modulation du LRP dans les conditions de notre expérience indique que l'activité neuronale de M1 est influencée par les signaux visuels de la position de la main, et montre que cette structure n'est pas strictement dédiée aux signaux moteurs. En effet, alors que dans les deux conditions le mouvement est identique, on observe une différence de l'activité neuronale en M1 selon que l'information visuelle de l'effecteur est ou non disponible.

Ces données sont en concordance avec les études comportementales qui ont montré que le traitement de stimuli combinant une information bi-modale est différent de celui de stimuli unimodaux (Giard & Peronnet, 1999 pour une combinaison audio-visuelle, van Beers, Sittig, & Denier van der Gon, 1999, pour des informations visuelles et proprioceptives). Ces études

ont mis en évidence le bénéfice de la plurimodalité, ce que ne reflète cependant pas nos résultats comportementaux. Nous avons vu que la nature de la tâche était vraisemblablement à l'origine de cette absence d'effet, notamment en raison d'une trop grande facilité. D'autres études comportementales ont montré que la combinaison visuoproprioceptive intervenait dans le contrôle en ligne de l'amplitude et de la direction des mouvements (Sainburg, Lateiner, Latash, & Bagesteiro, 2003; Sarlegna, et al., 2003). Ces études postulent qu'un plan moteur serait défini pour initier un mouvement et que les informations afférentes et efférentes (visuelles, proprioceptives, motrices) seraient prises en compte à chaque instant pour affiner ce plan moteur. Dans cette perspective, il semble donc cohérent que le LRP, qui reflète une activité de MI, soit modulé par l'information visuelle et proprioceptive de la position de la main. Ce composant étant observé avant le début du mouvement, nos résultats montrent par ailleurs que ces signaux interviennent dès la planification de celui-ci, et ce, même s'il ne nécessite pas de guidage visuel.

Notons que l'amplitude du LRP était moins importante en condition 'visuo-proprioceptive' par rapport à la condition 'proprioceptive seule'. Les résultats de l'expérience 1B ont montré que cette différence d'amplitude entre les 2 conditions ne reflétait pas les caractéristiques physiques du stimulus visuel. Les données de la littérature indiquent que l'amplitude du LRP peut être modulée par différents aspects de la préparation motrice. Cette amplitude peut varier notamment en fonction de la difficulté des mouvements à effectuer (Hackley & Miller, 1995), ou encore avec des réactions d'anticipation (Gratton, et al., 1990). Or ces paramètres de la préparation à l'action étaient identiques dans les deux conditions de notre expérience. Les données seules de cette étude ne nous permettent pas de déterminer quelle est l'origine des mécanismes neuronaux sous-jacents à cette différence d'amplitude.

Au-delà de cette question, la première expérience de cette étude nous a permis de montrer qu'il existait une influence de la vision sur le cortex moteur lors d'un mouvement ne nécessitant pas de guidage visuel. Les modifications de l'activité motrice corticale ont été mises en évidence avec le LRP, qui reflète l'activité neuronale de MI. Par ces premiers

résultats, nous suggérons que ce composant électrophysiologique constitue un outil valide dans l'étude des liens entre la vision et la proprioception. Nous proposons de poursuivre notre démarche avec la même technique.

3.2 EXPERIENCE 2 : INFLUENCE DU FEEDBACK VISUEL SUR LE CORTEX MOTEUR PRIMAIRE.

Dans l'expérience précédente, nous avons mis en évidence l'influence du système visuel sur le cortex moteur lors d'un mouvement ne nécessitant pas de guidage visuel. Le traitement des signaux visuels par le cortex moteur, malgré l'absence de programmation visuomotrice, suggère une forte implication de la vision dans les processus moteurs. En effet, la différence de l'activité neuronale de MI, révélée par une différence l'amplitude des LRPs, était liée au feedback visuel de la main active (présent vs absent), alors que le mouvement effectué dans ces deux conditions était identique. L'objectif de la deuxième expérience est de tester plus avant l'influence de la vision sur le contrôle moteur : nous voulons observer l'activité de MI lorsqu'il n'y a pas d'activité motrice réelle, alors que l'information perceptive du mouvement est restituée sur un mode visuel.

Plusieurs études comportementales ont examiné l'influence que pouvait constituer le feedback visuel artificiel d'une main sur les performances motrices. Par exemple, Holmes et Spence (2005) ont montré que le mouvement de la main vers une cible est biaisé par une exposition visuelle préalable incorrecte de sa position initiale. La majorité de ces travaux ont utilisé le paradigme du miroir pour montrer cette influence. Ce paradigme consiste à fournir le feedback visuel d'une main par le reflet de la main opposé dans un miroir placé sur le plan sagittal du sujet (§2.4 p.58).

L'utilisation de ce paradigme couplé à l'enregistrement du LRP devrait nous permettre d'étudier l'influence d'un feedback visuel et son corrélat neurophysiologique. Rappelons que le LRP résulte de la soustraction de deux potentiels de polarité opposée liée à l'activation de MI dans chaque hémisphère (i.e. l'activité de MI de l'hémisphère gauche lié aux mouvements de la main droite, et l'activité de MI de l'hémisphère droit lié aux mouvements de la main gauche). Si le cortex moteur est sensible aux signaux visuels, un mouvement de

la main droite en vision directe et un mouvement de la main droite vu dans un miroir (i.e. donnant l'impression de voir sa main gauche) ne devrait pas engendrer la même activation corticale. Bien que le même effecteur soit sollicité, nous faisons l'hypothèse qu'un LRP devrait émerger de ces deux conditions.

3.2.1 Procédure

Sujets : onze volontaires sains ont pris part à cette seconde expérience (5 hommes et 6 femmes d'une moyenne d'âge de 27,7 ans). Deux participants parmi les 11 ont déclaré être gauchers.

Protocole : le dispositif pour cette expérience est décrit dans la section 2.4. Les sujets devaient effectuer la tâche motrice sous 4 conditions différentes définies par le feedback visuel de leur main active. Dans la première condition, les sujets effectuaient la tâche avec la main droite en vision directe (*MD vision directe*). Dans la deuxième condition, les sujets regardaient leur main droite dans un miroir positionné sur leur plan sagittal, donnant l'impression de voir leur main gauche (inactive) effectuer la tâche (*MD miroir latéral*), la main gauche dissimulée derrière le miroir étant en cohérence posturale avec le feedback visuel (figure 11 A p. 58). Dans une troisième condition, le miroir était placé en face du sujet, donnant un feedback visuel frontal de sa main active (main droite) (*MD miroir face*) (figure 11 B p. 58). Dans la dernière condition, les sujets effectuaient la tâche avec leur main gauche en vision directe (*MG vision directe*). L'ordre des conditions était randomisé entre les sujets et chaque condition comptait 150 essais espacés aléatoirement de 2600 à 3000 ms.

Données électrophysiologiques : le moyennage a été effectué sur des segments de 700 ms (de 200 ms avant le stimulus à 500 ms après). Tous les segments contaminés par l'activité motrice de la main inactive ou par des mouvements oculaires étaient automatiquement rejetés. Après rejets de ces artéfacts, les analyses ont porté sur une moyenne de 134 essais par condition et par sujet.

Trois courbes de potentiel issues des 4 conditions décrites ci-dessus ont été calculées à partir des enregistrements des électrodes C3 et C4. Un LRP 'classique' résultant de la soustraction des conditions main droite et main gauche en vision directe a tout d'abord été calculé :

$$(C3-C4)_{MD \text{ vision directe}} - (C3-C4)_{MG \text{ vision directe}}$$

Le second LRP a été calculé en soustrayant les conditions main droite vision directe, main droite miroir latéral. Nous avons vu que le LRP reflétait la préparation motrice et qu'il pouvait par conséquent être enregistré même en l'absence de mouvement de l'effecteur. Nous faisons donc l'hypothèse que l'impression de voir sa main gauche grâce au miroir positionné latéralement peut générer un activation controlatérale à la main vue :

$$(C3-C4)_{MD \text{ vision directe}} - (C3-C4)_{MD \text{ miroir latéral}}$$

si le feedback visuel latéral de la main active a un effet sur les régions corticales motrices, alors nous devrions obtenir un LRP dans ces conditions.

Enfin une dernière soustraction a été effectuée entre les conditions main droite vision directe, main droite vision frontale :

$$(C3-C4)_{MD \text{ vision directe}} - (C3-C4)_{MD \text{ miroir face}}$$

Nous avons nommé la courbe issue de cette soustraction 'potentiel contrôle' étant donné que nous ne nous attendions pas à obtenir de LRP dans ce cas. Bien qu'une main droite vue dans un miroir frontal représente une main gauche, nous pensons que la perspective visuelle allocentrique de la main ne permette pas une activation du cortex moteur lié à la main gauche (vue dans le miroir). Nous faisons l'hypothèse que pour ces deux conditions la préparation motrice a lieu dans le même hémisphère. Le résultat de la procédure de soustraction devrait alors être nul.

3.2.2 Résultats

Résultats électrophysiologiques :

Les 3 courbes de potentiel issues des 4 conditions expérimentales sont représentées dans la figure 17A.

Premièrement, en vision directe, les réponses main droite versus main gauche génère ce que l'on peut appeler un LRP 'classique', de façon identique à ce que nous avons observé dans l'expérience 1A. Rappelons que ce LRP reflète une préparation motrice dans l'hémisphère controlatéral (i.e. dans l'hémisphère gauche pour les mouvements de la main droite, dans l'hémisphère droit pour les mouvements de la main gauche).

Deuxièmement, et conformément à notre hypothèse, les réponses main droite vision directe versus main droite miroir latéral génèrent également un LRP, même si le mouvement a été exécuté par le même effecteur (i.e. main droite). Ce résultat indique que les régions corticales motrices associées à la main gauche (hémisphère droit) peuvent être activées par une réponse motrice de la main droite grâce à un feedback visuel latéral de celle-ci. La figure 17B montre que la présence du LRP n'est pas associée à un mouvement de la main gauche dans cette condition.

Troisièmement, on observe également mais avec une amplitude moindre, un potentiel latéralisé auquel on ne s'attendait pas, lorsque l'on compare les réponses main droite vision directe avec les réponses main droite vision frontale. L'observation d'une déflexion négative dans ces conditions supporte deux hypothèses. Selon la première hypothèse, le tracé que l'on observe pourrait résulter d'un codage automatique du cerveau de la main vue en une main gauche. Selon la deuxième hypothèse, la négativité observée ne reflète pas une préparation latéralisée (i.e. préparation motrice au niveau des deux hémisphères), mais une préparation dans le même hémisphère à des amplitudes différentes. Nous reviendrons sur ces deux hypothèses dans l'expérience suivante.

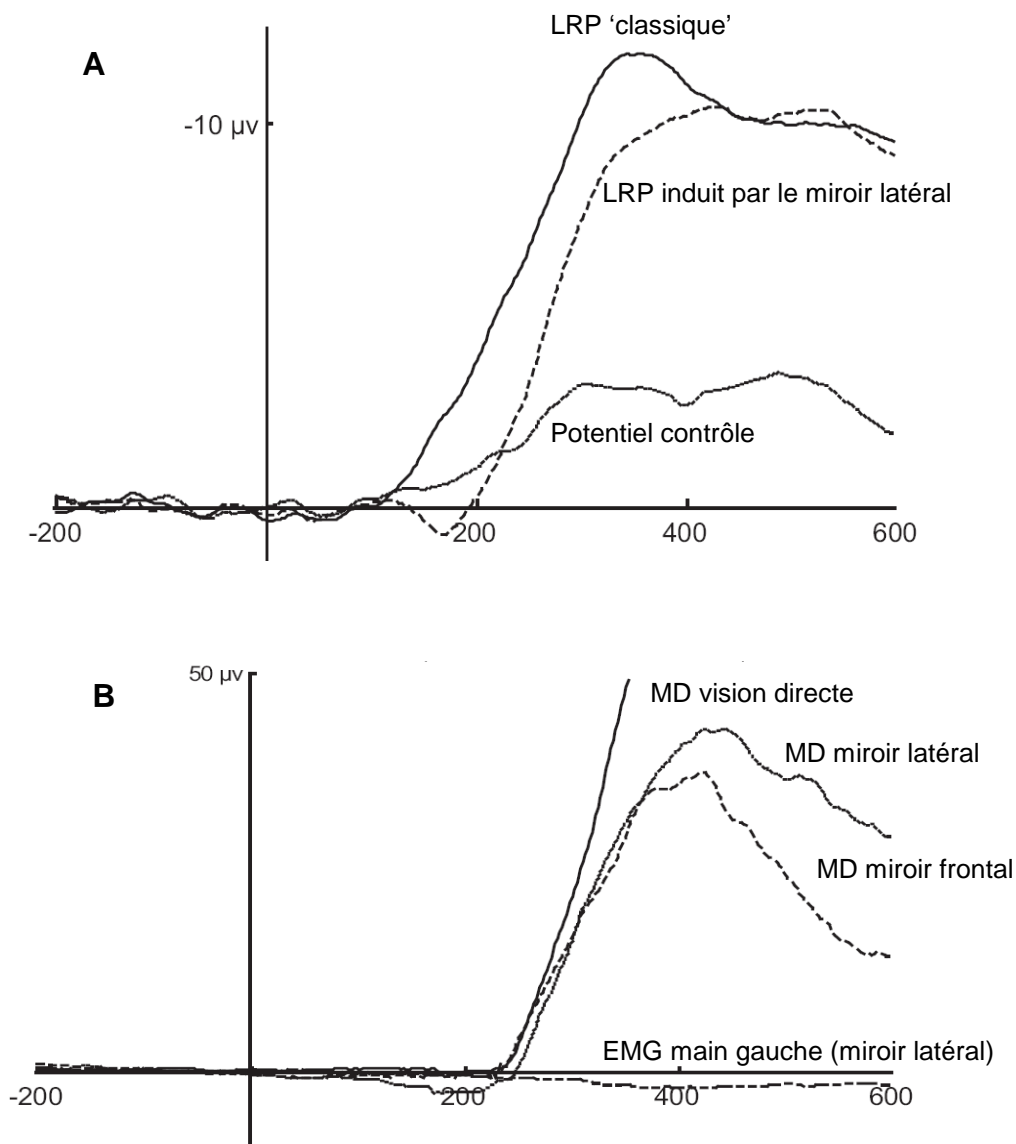


Figure 17 : **A.** potentiels issus des 4 conditions expérimentales, **B.** EMGs

L'analyse statistique de l'amplitude a porté sur les 200 ms suivant le début du LRP 'classique' et du LRP induit par le miroir latéral (voir 2.5). Etant donné que pour certains sujets, le potentiel contrôle ne permettait pas un calcul de latence (absence de déflexion clairement définie), pour ce potentiel, l'analyse de l'amplitude a été effectuée à partir de 160 ms (correspondant à la moyenne des latences du LRP 'classique' et du LRP induit par le miroir) jusqu'à 360 ms. L'analyse statistique a révélé une différence significative des

amplitudes des 3 potentiels ($F(2,20)=9.7$, $p=0,001$). Les tests Neuman-Keuls ont montré que l'amplitude du potentiel contrôle était significativement moins grande que celle du LRP 'classique' et du LRP induit par le miroir latéral (respectivement $p=0,001$ et $p=0,007$), alors que l'amplitude des 2 LRPs ('classique' et induit par le miroir latéral) ne montrait pas de différence significative ($p=0,23$). Cependant, les analyses ont révélé une différence de latence entre le LRP 'classique' (128 ms) et le LRP induit par le miroir latéral (193 ms), $F(1,10)=8,12$, $p=0.017$.

Résultats comportementaux :

Les sujets ont répondu significativement plus rapidement en vision directe ($660 \text{ ms} \pm 105 \text{ ms}$) qu'en vision indirecte avec le miroir en position latérale ($763,4 \text{ ms} \pm 144,9$, $p=0,007$). Et les performances étaient meilleures lorsque le miroir était en position latérale par rapport à la condition frontale ($847,2 \pm 113,8$, $p=0.003$), $F(2,20) = 20,177$, $p < 0,001$. Nous pensons que ces résultats pourraient refléter des différences liées à l'incertitude spatiale de la position du bouton réponse dans les conditions de vision indirecte. En condition frontale, l'incertitude spatiale est maximale étant donné qu'outre l'absence de feedback visuel direct, dans cette condition, les coordonnées haut/ bas sont inversées : le flash de la diode visuellement la plus lointaine requiert une réponse motrice sur le bouton réponse le plus proche du sujet (voir figure 11B, p. 58). L'hypothèse de l'incertitude spatiale pour expliquer ces différences comportementales est confortée par l'inspection des EMGs, qui montrent que pour les 3 conditions, le début du mouvement est le même, alors que les temps de réactions (appui sur le bouton) diffèrent (figure 18).

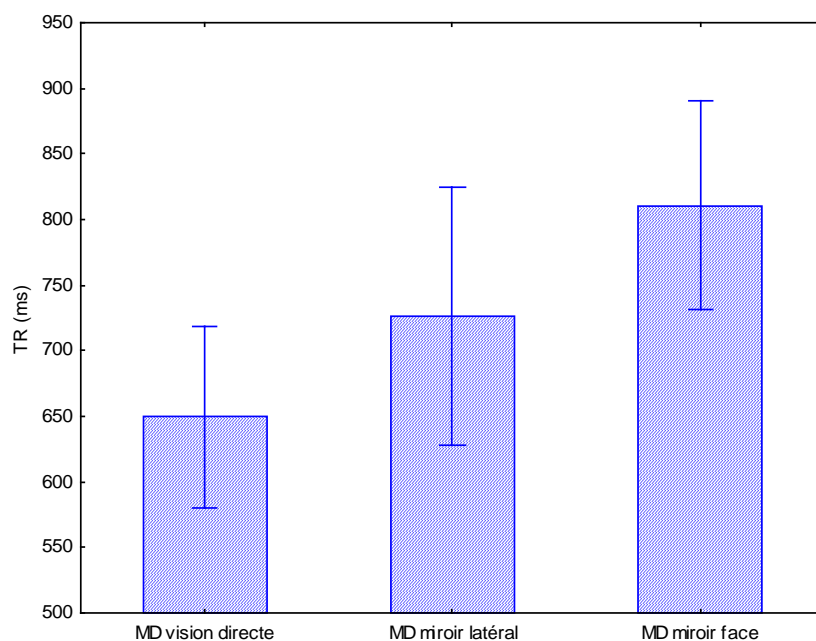


Figure 18 : temps de réactions pour les 3 conditions

3.2.3 Discussion

Le LRP, tel que nous l'avons défini en 2.3 (p. 56) reflète l'activité d'une préparation motrice latéralisée par rapport à son effecteur controlatéral : la présence d'un LRP indique l'occurrence d'une préparation motrice dans l'hémisphère gauche liée aux mouvements de la main droite, et dans l'hémisphère droit liée à ceux de la main gauche. La présence d'un LRP induit par le miroir latéral dans cette expérience indique qu'il y a eu une préparation motrice dans l'hémisphère gauche liée aux mouvements de la main droite, et dans l'hémisphère droit liée aux mouvements de la main droite vue dans le miroir latéral. En d'autres termes, ce LRP indique que voir sa main droite dans un miroir positionné sagittalement (i.e. donnant l'impression de voir sa main gauche), engendre une activité motrice corticale controlatérale à la main vue (i.e. hémisphère droit).

Ces résultats corroborent ceux de la première expérience qui nous avaient permis de montrer que le cortex moteur primaire était modulé par les signaux visuels relatifs à la

position de la main lors d'un mouvement ne nécessitant pas de guidage visuel. Ces résultats vont plus loin puisqu'ils indiquent, que cette influence existe même lorsque le mouvement n'est pas effectué.

L'enregistrement d'un LRP en l'absence de mouvement a été montré plusieurs fois dans la littérature. Etant donné qu'il reflète les caractéristiques de la préparation motrice, un LRP généré par une réponse motrice à un stimulus visuel donné, à également pu être observé lorsque l'intensité du stimulus visuel était subliminale, ne provoquant pas de réponse motrice de la part des sujets (Minelli, Marzi, & Girelli, 2007) : dans ces conditions le stimulus visuel est traité de manière inconsciente. Dans une tâche motrice de type Go/ No-Go, Miller & Hackley (1992) ont enregistré un LRP lors d'essais no-Go, indiquant qu'une préparation motrice peut avoir lieu alors que la commande motrice *per se* est inhibée. Dans les conditions de notre étude, l'enregistrement d'un LRP lorsque le feedback visuel de la main active est latéral indique que la planification du mouvement a pris place dans l'hémisphère controlatéral non pas à l'effecteur, mais à la main vue dans le miroir. Lorsqu'une action est planifiée, ses conséquences sensorielles sont prévues : les résultats de cette expérience indiquent que la prédiction de ces conséquences pourraient se faire sur un mode visuel. L'hypothèse visuelle de la prédiction des conséquences des actions est en concordance avec l'étude de Kilner, Vargas, Duval, Blakemore, & Sirigu (2004), qui ont montré qu'une activation de l'hémisphère controlatérale pouvait être provoquée par l'observation de la main d'un acteur, avant même le début du mouvement vu, si ce mouvement est prédictible par l'observateur. Cette activation n'est provoquée ni par le mouvement, ni par le feedback visuel du mouvement, mais par l'anticipation des conséquences perceptives de celui-ci. Ces résultats sont également en concordance avec les études qui montrent l'existence de liens étroits entre le système visuel et le système moteur. Il est établi aujourd'hui qu'il existe une mise en réseau de perceptions sensorielles (visuelles le plus souvent) avec des représentations motrices d'action. Ainsi observer une personne faire une action engendre des modifications au niveau des régions corticales motrices similaires à celles activées

lorsque le mouvement est effectué (Iacoboni, et al., 1999), il s'agit chez l'homme du système des neurones miroirs (1.1.3 p. 21). Au niveau cérébral, nous avons vu que ce système faisait parti d'un réseau comprenant IPL, le cortex prémoteur ventral et la partie caudale du gyrus frontal inférieur (Fabbri-Destro & Rizzolatti, 2008 pour une revue). Le cortex moteur primaire, que reflète le LRP ne fait pas parti de ce système. Cependant, comme tout composant électrophysiologique, il est vraisemblable que le LRP fasse parti d'un réseau d'activation cortical plus étendu. Dans cette perspective, sa présence pourrait s'inscrire dans un réseau moteur dont feraient parti les régions motrices préfrontales et pariétales qui ont des connections directes avec MI et qui constituent le système miroir. Des divergences des schémas d'activation entre notre étude et le système des neurones miroirs ne sont cependant pas surprenantes. Dans notre étude, l'activation corticale n'est pas en lien avec l'observation d'un mouvement puisqu'elle apparaît juste avant celui-ci. Par ailleurs, l'événement aboutissant à l'action dans un cas est interne (acte délibéré), alors que dans le cas de l'observation, avec le système des neurones miroirs, l'événement est externe.

En effet, dans notre étude le mouvement est un acte volontaire. Dans la condition de feedback visuel sagittal, nous avons interprété la présence du LRP comme une activation du cortex moteur primaire en relation avec la main vue, et non pas avec la main qui fait le mouvement. Or nos connaissances, issues des études neurophysiologiques du contrôle moteur indiquent que c'est de cette région que part l'influx nerveux qui déclenche la contraction musculaire de l'effecteur controlatéral. Dans cette perspective on devrait avoir une activation de MI dans l'hémisphère gauche étant donné qu'un mouvement de la main droite est effectué. Cette observation n'est pas en opposition avec nos résultats. En effet, l'examen des caractéristiques des deux LRPs (en vision direct et induit par le miroir sagittal) indiquent qu'ils ont une amplitude identique. En revanche les caractéristiques temporelles des deux LRPs sont différentes, avec une latence plus importante dans la condition de feedback visuel avec le miroir sagittal. Du point de vue électrophysiologique, ce décalage pourrait refléter une activation bilatérale de MI dans un même intervalle temporel : MI de

l'hémisphère gauche étant donné que la main droite va faire un mouvement et MI de l'hémisphère droit en lien avec le feedback visuel de la main gauche. Nous avons vu que dans le calcul du LRP toute activation bilatérale était éliminée. L'occurrence d'une co-activation des MI dans le même intervalle temporel résulterait sur un potentiel nul (entre 128 ms et 193 ms) et expliquerait la différence de latence.

Par ailleurs, nous avons observé une déflexion négative lorsque le miroir était positionné en face du sujet, renvoyant un feedback visuel frontal de la main active. Cependant, l'amplitude de ce potentiel est significativement moins importante que celle des deux LRPs (vision directe, miroir sagittal). L'occurrence de ce potentiel pourrait être liée à la nature du feedback visuel : le reflet frontal de la main droite représente une main gauche. Un codage automatique de la main vue comme une main gauche pourrait engendrer une préparation motrice dans l'hémisphère controlatéral. Cette hypothèse serait en concordance avec le modèle de Parsons décrivant les processus de reconnaissance de latéralité (Parsons, 1994). Selon ce modèle, il existerait une première étape de reconnaissance de la latéralité d'une main vue, à un niveau pré-attentionnel, qui pourrait jouer un rôle dans les processus de reconnaissance des actions observées. L'auteur suggère que ce mécanisme de reconnaissance implique l'activation des aires motrices relatives aux différentes parties du corps : les temps mis pour reconnaître une main droite ou une main gauche augmentant avec la complexité biomécanique de la posture observée.

Outre les résultats obtenus dans cette expérience, nous avons montré que le paradigme du miroir est un outil valide pour étudier les réactions de la simulation du mouvement d'une main par la réflexion dans un miroir de la main opposée. Dans ces conditions, le feedback visuel proposé aux sujets a des caractéristiques atteignant un degré de similitude proche de celles d'un feedback visuel direct de la main (Franz & Packman, 2004). Le paradigme du miroir a été utilisé à des fins thérapeutiques avec des patients amputés du membre supérieur, afin de restaurer l'image de leur membre absent

(Ramachandran & Rogers-Ramachandran, 1996), notamment chez les personnes souffrant de la douleur du membre fantôme. Le miroir constitue également un outil d'investigation des liens entre la vision et la proprioception chez le sujet sain comme l'ont montré Gullaud-Toussaint & Vinter (2003), Holmes, Crozier, & Spence (2004), Holmes, Snijders, & Spence, (2006), Holmes & Spence (2005), Maravita, Spence, Sergent, & Driver (2002) et Snijders, Holmes, & Spence (2006). Dans les conditions de notre expérience, ce paradigme, associé à une analyse électrophysiologique nous a permis de montrer que le LRP pouvait être considéré comme un indicateur d'une intégration visuelle et proprioceptive. En effet, nous avons vu en introduction que le substratum neurobiologique de la kinesthésie (i.e. sensation proprioceptive relative au mouvement) relevait des régions corticales motrices et que la perception illusoire d'un mouvement de la main par vibration myotendineuse, génèrait des activations dans les régions corticales motrices, en particulier MI, en relation avec ce membre (Naito & Ehrsson, 2001; Naito, Roland, & Ehrsson, 2002; Romaguere, Anton, Roth, Casini, & Roll, 2003). Dans notre expérience, nous montrons la présence d'un indicateur d'activation de ces régions corticales motrices, le LRP, par le feedback visuel de la main inactive. Nous proposons d'exploiter cette caractéristique d'intégration visuelle et proprioceptive du LRP pour étudier plus avant l'influence de la vision sur la proprioception et le contrôle moteur.

3.3 EXPERIENCE 3 : EFFETS DE LA MODULATION DE L'INFORMATION PROPRIOCEPTIVE SUR L'ACTIVITE CORTICALE MOTRICE.

Les mouvements visuellement guidés témoignent de l'incroyable complexité des mécanismes de coordination entre un compartiment sensoriel d'une part qui permet la prise d'information de l'état du sujet et de son environnement, et la commande motrice d'autre part. Dans l'expérience précédente, nous avons décrit une situation dans laquelle ces deux compartiments fournissaient des informations contradictoires (i.e. mouvement effectué par une main, feedback visuel de la main opposée). Les résultats observés montrent que dans ces conditions, la préparation motrice prend également place dans l'hémisphère controlatéral à la main vue dans le miroir positionné sagittalement. Dans cette condition, outre les caractéristiques visuelles réalistes du stimulus, on a une superposition du reflet de la main active sur la position de la vraie main, placée derrière le miroir : les signaux visuels et proprioceptifs de la position de la main coïncidaient spatialement. Afin de déterminer si l'activité du cortex moteur observé dans l'expérience précédente reflète cette coïncidence spatiale entre les signaux visuels et proprioceptifs, dans la troisième expérience, nous avons testé l'effet de la vision sur le contrôle moteur lorsque la position de la main ne coïncide pas avec sa position vue dans le miroir.

3.3.1 Procédure

Sujets : huit volontaires sains ont pris part à la troisième expérience (2 hommes et 6 femmes d'une moyenne d'âge de 32,2 ans). Un participant parmi les 8 a déclaré être gaucher.

Protocole : le dispositif, identique à l'expérience précédente est décrit dans la section 2.4 (p.58). Les sujets devaient effectuer la tâche motrice sous 6 conditions différentes définies par le feedback visuel de leur main active. Les quatre conditions de l'expérience 2 ont été reprises (*MD vision directe*, *MG vision directe*, *MD miroir latéral* et *MD miroir face*). Dans les

deux dernières conditions nous avons introduit une divergence entre le feedback visuel de la position de la main vue dans le miroir latéral et les signaux proprioceptifs de la position de la vraie main gauche : dans la cinquième condition, les sujets devaient fermer le poing de leur main gauche, placée derrière le miroir (*MD miroir poing*), et dans la dernière condition, ils avaient pour consigne de maintenir leur bras gauche derrière leur dos (*MD miroir dos*). L'ordre des conditions était randomisé entre les sujets et chaque condition comptait 130 essais espacés aléatoirement de 2600 à 3000 ms.

Données électrophysiologiques : le moyennage a été effectué sur des segments de 700 ms (de 200 ms avant le stimulus à 500 ms après). Tous les segments contaminés par l'activité motrice de la main inactive ou par des mouvements oculaires étaient automatiquement rejetés. Après rejets de ces artefacts, les analyses ont porté sur une moyenne de 119 essais par condition et par sujet.

Pour cette expérience, cinq potentiels issus des 6 conditions expérimentales décrites ci-dessus ont été calculés. Un LRP 'classique' :

$$(C3-C4)_{MD \text{ vision directe}} - (C3-C4)_{MG \text{ vision directe}}$$

Un LRP induit par le miroir positionné latéralement :

$$(C3-C4)_{MD \text{ vision directe}} - (C3-C4)_{MD \text{ miroir latéral}}$$

Un potentiel contrôle :

$$(C3-C4)_{MD \text{ vision directe}} - (C3-C4)_{MD \text{ miroir face}}$$

Et deux potentiels avec, d'une part, divergence 'faible' des informations visuelle et proprioceptive étant donné que seule la posture de la main était divergente :

$$(C3-C4)_{MD \text{ vision directe}} - (C3-C4)_{MD \text{ miroir poing}}$$

Et d'autre part, divergence 'forte' des informations visuelle et proprioceptive :

$$(C3-C4)_{MD \text{ vision directe}} - (C3-C4)_{MD \text{ miroir dos}}$$

3.3.2 Résultats

résultats électrophysiologiques :

La figure 19 représente les 5 courbes issues des 6 conditions décrites ci-dessus. Outre la présence d'un LRP classique issu des essais main droite versus main gauche, les résultats indiquent l'émergence d'un LRP pour toutes les conditions de feedback visuel latéral (miroir positionné sagittalement, donnant l'impression de voir sa main gauche), quelle que soit la position de la main gauche.

L'analyse statistique montre une différence significative des amplitudes ($F(4,28) = 14.31, p < 0.001$). Les comparaisons post-hoc indiquent une différence significative entre tous les LRPs d'une part et le potentiel contrôle d'autre part ($p < 0.05$) alors qu'elles n'indiquent pas de différence entre le LRP 'classique' et les 3 LRPs induits par le miroir sagittal.

De façon similaire à l'expérience précédente, on observe une déflexion négative dans la condition contrôle (feedback visuel frontal). Bien que l'amplitude de ce potentiel semble moins importante dans cette expérience que dans la précédente, elle diffère significativement de 0 (ligne de base, $t_7 = -4.89, p = 0.002$). La différence entre les deux études pourrait résulter du fait que nous n'avons que 8 sujets dans cette expérience alors que nous en avons 11 dans l'expérience précédente.

Par ailleurs et de la même manière que ce que nous avons obtenu dans l'expérience 2, une différence significative de la latence à été observée entre les 4 LRPs. Le LRP 'classique' commence à 145 ms et est significativement plus précoce que les 3 LRPs induits par le miroir latéral (246, 208 et 221 ms pour les LRPs miroir sagittal, poing et dos respectivement).

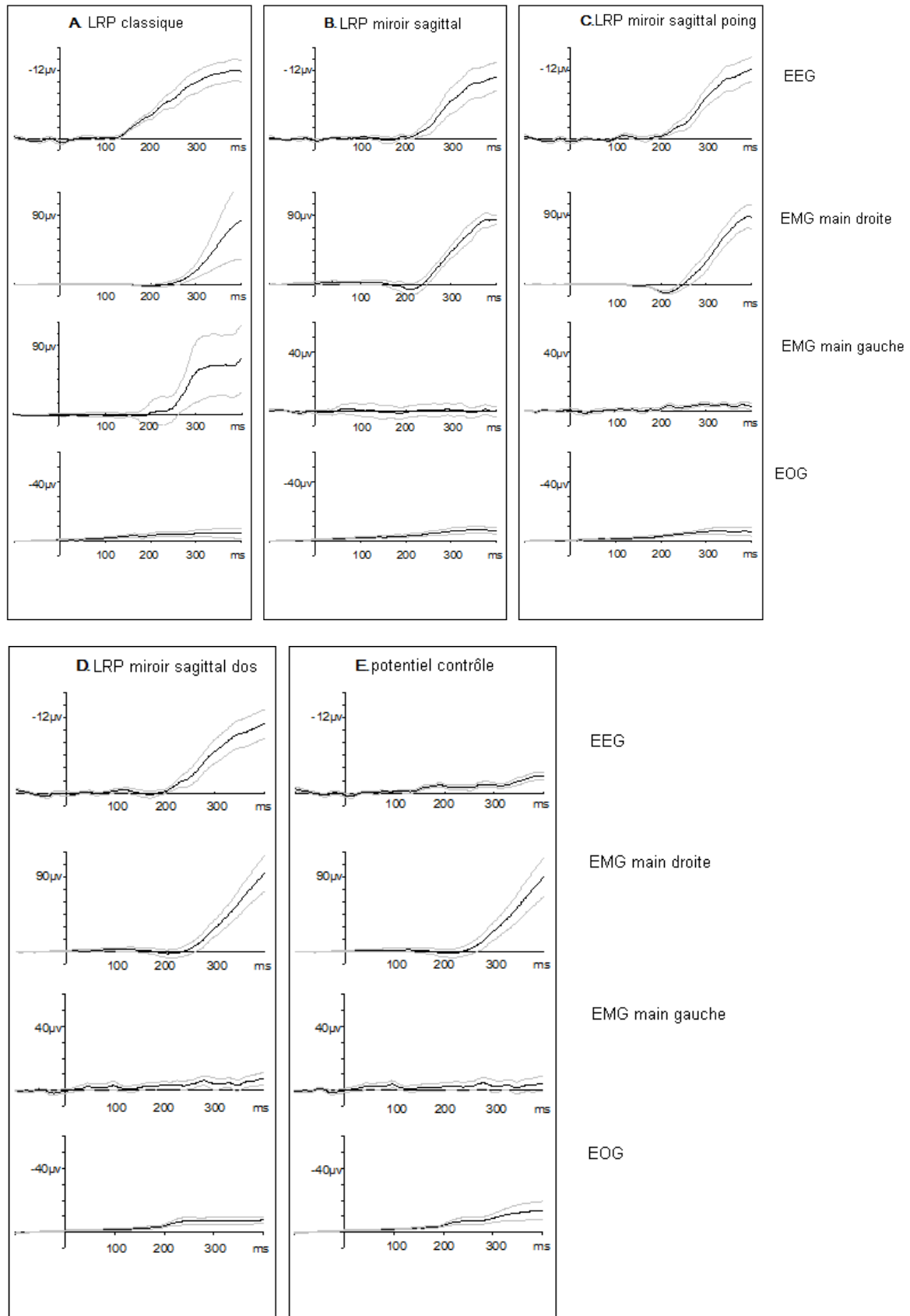


Figure 19 : représentation des 5 courbes (et erreur-type) issues des 6 conditions définies par le feedback visuel de la main active, avec les EMGs et EOG correspondants. **A.** LRP 'classique', **B.** LRP induit par le miroir latéral, **C.** LRP induit par le miroir latéral en conflit visuo-proprioceptif faible, la main gauche est fermée **D.** LRP induit par le miroir latéral en conflit visuo-proprioceptif fort, le bras est dans le dos et **E.** potentiel contrôle (avec le miroir positionné frontalement).

Par ailleurs, dans cette expérience nous avons adopté un autre niveau d'observation des résultats électrophysiologiques. En effet, le LRP indique l'occurrence d'une préparation motrice dans l'hémisphère gauche liée aux mouvements de la main droite, et dans l'hémisphère droit liée à ceux de la main gauche. L'inspection a posteriori des courbes (C3-C4) pour chaque condition avant la procédure de soustraction permet d'observer l'activité électrophysiologique dans chacun des deux hémisphères cérébraux.

L'analyse de la figure 20 nous permet de faire plusieurs observations.

(1) La figure 20 A indique qu'il existe une asymétrie hémisphérique de la réponse électrophysiologique. La préparation motrice dans l'hémisphère gauche est de plus grande amplitude que la préparation motrice dans l'hémisphère droit. Nous pensons que cette différence pourrait être liée au fait que dans cette expérience, 7 sujets sur les 8 sont droitiers. Dans ce contexte, la réponse corticale moyenne générée par un mouvement de la main droite pourrait être plus importante que celle générée par la main gauche. Cependant, cette asymétrie a été montrée avec la MEG chez les droitiers tout comme chez les gauchers (Pollock et al. 2006).

(2) Les courbes de la figure 20 B, C et D confirment sans équivoque que le feedback visuel d'une main génère une activité contralatérale à la main vue, même si la main opposée effectue le mouvement. Par ailleurs, l'hypothèse formulée dans l'expérience précédente quant aux différences de latences des LRPs induits par le miroir sagittal par rapport au LRP classique est confirmée. Lorsque le feedback visuel est latéral, on observe que le potentiel est dans un premier temps négatif, en concordance avec l'effecteur. A partir de 200ms, on observe une inversion de la polarité du potentiel, en concordance avec le feedback visuel de la main. Ce mécanisme crée les différences de latence observées figure 19 B, C et D.

(3) La figure 20 E, semble indiquer que dans le potentiel contrôle, la préparation motrice s'effectue dans le même hémisphère cérébral pour les deux conditions de comparaison (feedback visuel direct et feedback visuel frontal). Ainsi la déflexion négative ne

correspondrait pas à un LRP, mais à une activation dans le même hémisphère à des amplitudes différentes, liée à l'utilisation de la main droite.

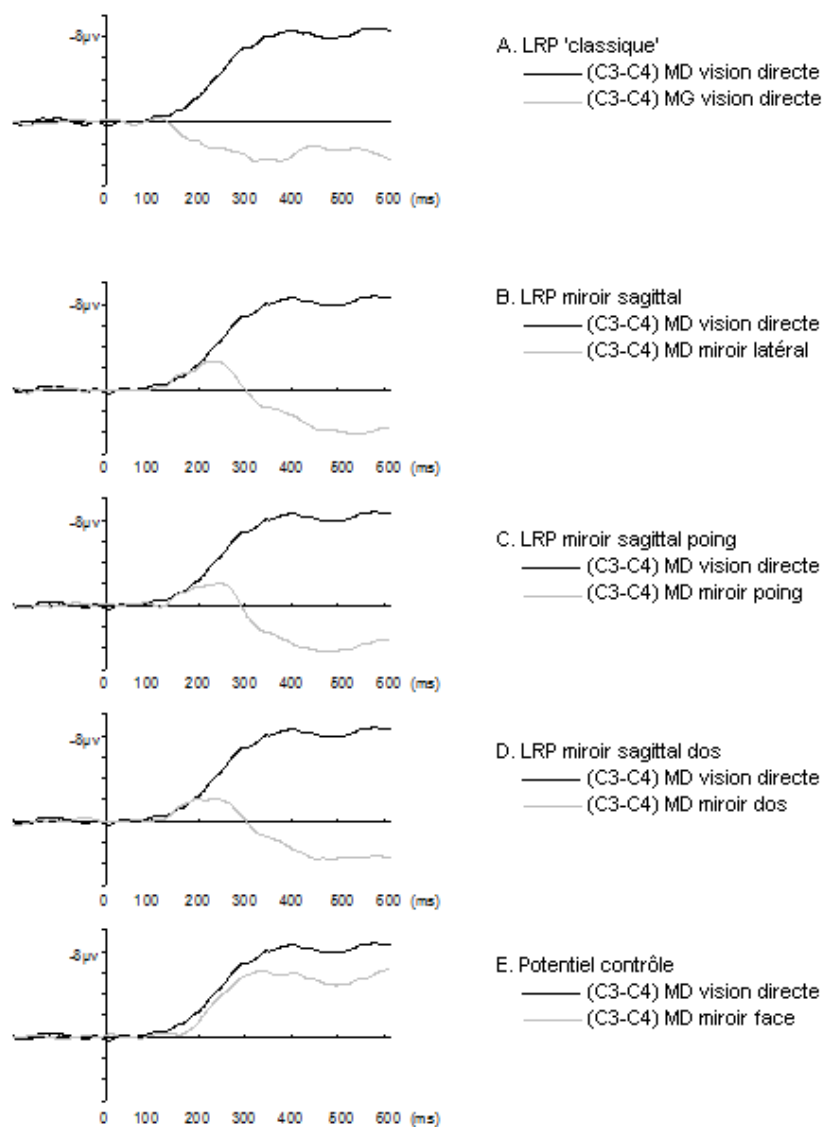


Figure 20 : courbes (C3-C4) avant la procédure de soustraction pour les 5 potentiels.

Résultats comportementaux :

L'analyse statistique montre une différence significative des temps de réactions entre les 5 conditions ($F(4,28) = 4,5, p = 0,006$). Les comparaisons post-hoc indiquent une différence entre les conditions 1 (*MD vision direct*) et 6 (*MD miroir face*) d'une part, et les conditions 4 (*MD miroir latéral* et main gauche fermée derrière le miroir) et 6 d'autre part (respectivement $p = 0,004$ et $p = 0,03$ Neuman-Keuls). Les autres comparaisons ne sont pas significatives, mais la tendance observée est celle d'une augmentation des temps de réaction pour toutes les conditions par rapport à la condition de vision directe. Ces résultats sont difficilement interprétables notamment en raison d'une trop grande facilité de la tâche.

3.3.3 Discussion

L'objectif de cette expérience était de tester les effets du feedback visuel de la main lorsque les signaux visuel et proprioceptif ne coïncidaient pas spatialement. Les résultats de cette expérience corroborent les résultats obtenus dans l'expérience précédente puisqu'ils confirment que la vision de la main engendre une activation corticale en lien avec la main vue, même si le mouvement est effectué avec la main opposée. Cette expérience montre en plus, que cette activation est indépendante de l'information proprioceptive de la main inactive. En effet, l'amplitude et la latence des LRPs ne diffèrent pas selon que la main vue dans le miroir en position sagittale et la vraie main dissimulée derrière le miroir sont ou non en cohérence posturale. Notons également que le LRP n'est pas affecté par les différents niveaux de non-congruence induits par la procédure expérimentale.

Ces résultats sont en faveur de l'hypothèse d'une dominance visuelle dans les mécanismes d'intégration visuo-proprioceptive. Cette dominance a largement été démontrée au niveau comportemental dans des tâches de localisation spatiale de la position d'une main du sujet : lorsque l'on induit un biais visuo-proprioceptif par le port de lunettes prismatiques par exemple, les sujets localisent leur main préférentiellement par rapport à l'information visuelle (Hay, Pick, & Ikeda, 1965; Mon-Williams, Wann, Jenkinson, & Rushton, 1997). De même, un

biais visuo-proprioceptif entre la position de la main dissimulée derrière un miroir sagittal et son feedback visuel provoque des erreurs dans l'atteinte de cibles avec la main dissimulée derrière le miroir, les sujets se basant dans ces conditions sur le cadre de référence visuel (Holmes & Spence, 2005).

D'autre part, le niveau de lecture des résultats électrophysiologiques adopté pour cette expérience nous a fourni quelques éléments concernant la nature du potentiel contrôle (figure 19E. p.87). L'inspection séparée des courbes issues des deux conditions par lesquelles ce potentiel est calculé indique que sa déflexion semble plus relever d'une préparation motrice dans le même hémisphère, plutôt que d'une activité latéralisée. Cette observation devrait nous conduire à rejeter l'hypothèse selon laquelle la main droite présentée frontalement serait codée automatiquement par le SNC en une main gauche. Cependant, la technique électrophysiologique que nous avons utilisée ne nous permet pas de déterminer l'origine de cette différence d'amplitude.

Par ailleurs, il est important de noter que lorsque le feedback visuel de la main active est restitué par le biais du miroir frontal, les signaux visuel et proprioceptif ne sont pas en coïncidence spatiale. Cette divergence spatiale de l'information visuelle et proprioceptive est comparable dans la condition de feedback visuel latéral lorsque la consigne est de placer la main inactive dans le dos. Or un LRP n'est enregistré que dans la deuxième situation. La principale différence entre ces deux conditions concerne la nature du feedback visuel restitué par le miroir. Dans la condition sagittale, la main est vue dans une position anatomique possible, alors qu'elle ne l'est pas dans la condition de feedback visuel frontal. Nous pensons que cette différence de point de vue est à l'origine de la différence entre le potentiel obtenu avec le miroir en position frontale et le LRP avec le miroir en position sagittal. Pour enregistrer un LRP, une vision de la main dans une position proprioceptivement possible serait ainsi nécessaire, alors que l'information posturale (i.e. proprioceptive) de la vraie main gauche n'interférerait pas sur l'activité motrice corticale, dans les conditions de notre expérience. Ces résultats sont en concordance avec les études

IRMf qui ont montré une latéralisation de la réponse hémodynamique des régions sensori-motrice en fonction du point de vue de l'observateur. L'aire 2 (Brodmann) de l'hémisphère gauche, qui traite les signaux proprioceptifs de la main droite est activée lorsque la vision du mouvement de la main droite d'un acteur est présentée du point de vue de l'observateur (Oouchida, et al., 2004). De manière plus générale, Jackson, Meltzoff, & Decety (2006), enregistrent une activation dans le cortex sensori-moteur controlatéral à la main vue en train de faire un mouvement d'un point de vue égocentrique, alors que les activations sont localisées dans le gyrus frontal inférieur droit et dans les régions temporo-occipitales bilatéralement lorsque le point de vue est allocentrique.

Comme nous l'avons vu précédemment, le stimulus visuel (i.e. main vue dans le miroir sagittal) partage de nombreuses propriétés avec celui de la vraie main qu'il représente. Les effets d'un tel stimulus visuel ont été montrés dans une étude comportementale où les performances bi-manuelles (taille de cercles tracés simultanément avec les deux mains) étaient identiques lorsque les sujets avaient une vision directe de leurs deux mains et lorsqu'ils avaient une vision directe d'une main et indirecte de l'autre main par le biais d'un miroir positionné sagittalement. Ces performances étaient significativement moins bonnes lorsque les sujets ne pouvaient voir qu'une seule main en train de faire ces mouvements (Franz & Packman, 2004). Dans cette étude tout comme dans notre expérience, les sujets étaient conscients de la présence du miroir alors qu'il semble que dans ces conditions, le cerveau code la main qu'il voit dans le miroir comme la vraie main.

Comme nous l'avons remarqué, dans la condition où le miroir est positionné sagittalement, le stimulus visuel représente la main dans une position proprioceptivement possible. La représentation de la position de la main est en cohérence avec le schéma postural du sujet, d'un point de vue égocentrique. Le LRP enregistré dans cette expérience exprime l'importance de ce point de vue sans permettre de dissocier les aspects visuels du stimulus (vision de la main dans une position proprioceptivement possible) de ses aspects représentationnels (position de la main dans une position proprioceptivement possible). Un

moyen de dissocier les caractéristiques visuelle et représentationnelle serait de fournir un feedback de la position de la main sous forme schématique, dénué de caractéristiques physiques explicites. Tester les caractéristiques visuelles du stimulus sur l'activité motrice corticale est l'objectif de l'expérience 4.

3.4 EXPERIENCE 4 : EFFETS DE LA MODULATION DE L'INFORMATION VISUELLE SUR L'ACTIVITE CORTICALE MOTRICE.

Les résultats de l'expérience 3 montrent que l'influence du feedback visuel sur l'activité du cortex moteur existe même lorsque la position de la main ne coïncide pas avec sa position vue dans le miroir sagittal. En effet, nous avons montré que l'induction d'une divergence, même importante, des signaux proprioceptifs par rapport au feedback visuel n'avait pas d'effet sur le LRP. Il semble que l'information visuelle de la main reflétée dans le miroir (vision d'une main gauche), prévale sur l'information proprioceptive. Cette observation concorde avec les études comportementales qui ont montrées que lorsqu'il existe un décalage des perceptions visuelles et proprioceptive de la position de la main (décalage induit par le port de lunettes prismatiques par exemple), les sujets localisent leur main préférentiellement par rapport à l'information visuelle. Cependant, ces études montrent que lorsque l'information visuelle de la position de la main est incomplète, l'influence visuelle diminue, avec de moindres erreurs de localisation (Mon-Williams, Wann, Jenkinson, & Rushton, 1997; Plooy, Tresilian, Mon-Williams, & Wann, 1998). D'après ces résultats, nous pourrions faire l'hypothèse qu'une réduction de l'information visuelle du feedback sagittal de la main active devrait entraîner une réduction de son influence sur le cortex moteur.

Afin de déterminer si le LRP observé dans les expérience 2 et 3 était dû aux caractéristiques visuelles du feedback de la position de la main, dans l'expérience 4 nous l'avons restitué par le biais du miroir et de diodes électro-luminescentes placées sur la main des sujets plongés dans l'obscurité. Dans ces conditions, le degré de réalisme du feedback visuel est fortement diminué, la main étant représentée sous une forme schématique.

3.4.1 Procédure

Sujets : dix volontaires sains ont participé à cette troisième expérience (5 hommes et 5 femmes d'une moyenne d'âge de 26,6 ans). Cinq d'entre eux comptaient parmi les participants de l'expérience 2. Un seul sujet parmi les 10 était gaucher.

Protocole : le dispositif était identique aux expériences 2 et 3 (décrit dans la section 2.4 p.58), excepté pour les points suivants :

les sujets devaient effectuer la tâche motrice dans le noir. Le feedback visuel de leur main active était restitué par le biais de 16 diodes électroluminescentes fixées sur un gant que devait porter le sujet. (3 diodes par doigt et la seizième sur le dos de la main) ;

Les sujets ont effectué la tâche motrice sous les 4 mêmes conditions définies par le feedback visuel de leur main active que dans l'expérience 2 : *MD vision directe*, *MG vision directe*, *MD miroir latéral*, *MD miroir frontal*.

Avant chaque condition, les sujets effectuaient une série de mouvements en regardant les diodes, afin d'augmenter la représentation de leur main dans le noir. L'ordre des conditions était randomisé entre les sujets et chaque condition comptait 130 essais espacés aléatoirement de 2600 à 3000 ms.

Données électrophysiologiques : Trois courbes de potentiel issues des 4 conditions ont été calculées :

un LRP 'classique' résultant de la soustraction des conditions main droite et main gauche en vision directe :

$$(C3-C4)_{MD \text{ vision directe}} - (C3-C4)_{MG \text{ vision directe}}$$

un potentiel issu de la soustraction des conditions main droite vision directe, main droite vision sagittal, donnant l'impression de voir sa main gauche :

$$(C3-C4)_{MD \text{ vision directe}} - (C3-C4)_{MD \text{ miroir latéral}}$$

et un potentiel contrôle, résultant de la soustraction des conditions main droite vision directe et main droite vision frontale :

$$(C3-C4)_{MD\ vision\ directe} - (C3-C4)_{MD\ miroir\ face}$$

3.4.2 Résultats

résultats électrophysiologiques :

Après rejets des artéfacts, les analyses ont porté sur une moyenne de 113 essais par condition et par sujet. La figure 20 donne une représentation graphique des 3 courbes issues des 4 conditions. Conformément à notre hypothèse, nous avons observé un LRP uniquement lorsque les mouvements ont été effectués avec la main droite et la main gauche. Dans le noir, la représentation de la position de la main par le biais des diodes électroluminescentes n'était pas suffisante pour générer une préparation motrice en condition de feedback visuel latéral. L'analyse n'a porté que sur l'amplitude. En effet, étant donné que sur les 3 courbes un seul potentiel a été enregistré, une comparaison des latences était impossible.

Amplitude : pour la comparaison des amplitudes, les analyses ont porté sur les 200 ms à compter du début du LRP enregistré en condition main droite et main gauche avec feedback visuel direct (129 à 329 ms). La différence était significative ($F(2,18) = 9.78, p = 0.001$), l'amplitude du LRP différant significativement des 2 autres courbes (respectivement $p = 0.001$ et $p = 0.02$).

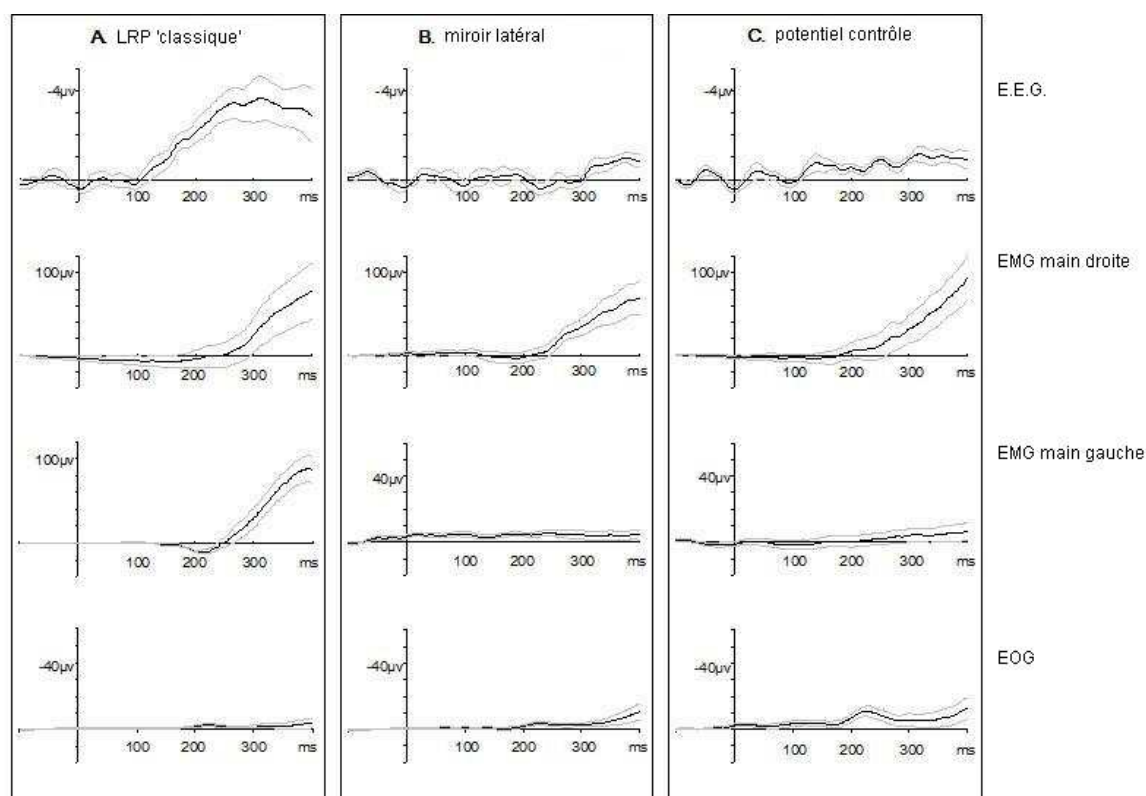


Figure 20 : représentation des 3 courbes (et erreur-type) issues des 4 conditions définies par le feedback visuel de la main active, avec les EMGs et EOG correspondants. **A.** LRP 'classique', **B.** potentiel issu de la condition miroir latéral et **C.** potentiel contrôle (avec le miroir positionné frontalement).

Résultats comportementaux :

Une analyse des temps de réactions n'a montré aucune différence entre les conditions ($F(2,18) = 0,26, p = 0,7$). De la même façon que l'expérience précédente, ces données ne peuvent être exploitées en raison de leur faible puissance statistique liée à la facilité de la tâche.

3.4.3 Discussion

Les résultats de cette expérience indiquent, conformément à notre hypothèse qu'une représentation de la position de la main est insuffisante pour générer une préparation

motrice controlatérale. En effet, la restitution du feedback visuel de la main par le biais de diodes électroluminescentes n'a pas permis d'observer de LRP.

La configuration de points lumineux dans le noir est un procédé traditionnellement utilisé pour restituer les mouvements biologiques (Johansson, 1973). Cette technique a largement été utilisée pour montrer que nous sommes capables non seulement de reconnaître le mouvement d'un corps en train de marcher, courir ou danser mais aussi de discriminer les mouvements d'un homme de ceux d'une femme et même de distinguer nos propres mouvements de ceux d'autres individus (Beardsworth & Buckner, 1981; Johansson, 1973; Kozlowski & Cutting, 1977; Loula, Prasad, Harber, & Shiffrar, 2005). Cette auto-reconnaissance kinesthésique concerne également des mouvements de parties du corps tels que ceux de la main (Knoblich & Prinz, 2001). Cependant, dans son expérience princeps, Johansson a montré que les sujets sont incapables de reconnaître les images fixes des points lumineux, alors qu'ils n'ont besoin que de quelque dixième de secondes pour reconnaître une silhouette humaine en mouvement. L'absence de LRP dans les conditions de notre expérience est cohérente avec cette observation. En effet, rappelons que le LRP reflète une préparation motrice. Sa présence indique l'existence d'une programmation et précède le mouvement de plusieurs millisecondes i.e. alors que la main est en position fixe. Se pourrait-il que le cerveau n'identifie pas les points lumineux vus dans le miroir comme la représentation de la main, lorsque celle-ci est en position fixe, avant chaque mouvement vers la cible ? A cet argument on pourrait répondre que la répétition du mouvement imposée par la procédure de recueil des potentiels évoqués aurait pu générer une représentation de la main tout au long de la tâche, même lorsque celle-ci était en position fixe. Nous pensons que la stimulation physique d'une configuration de points lumineux dans un espace bi-dimensionnel n'est pas suffisante pour engendrer une activation motrice controlatérale lorsque le miroir est en position sagittale. En effet, les caractéristiques visuelles du stimulus semblent être indispensables à l'émergence d'un LRP.

3.5 EXPERIENCE 5 : INFLUENCE DE LA VISION SUR L'ACTIVITE CORTICALE MOTRICE CHEZ LES PATIENTS AMPUTES DU MEMBRE SUPERIEUR

L'ensemble des expériences précédentes nous a permis de montrer qu'il existe une influence du feedback visuel et de ses caractéristiques sur les régions corticales motrices. Nous avons vu que le feedback visuel sagittal de la main active engendre une préparation motrice (1) bien que l'effecteur controlatéral ne fait pas le mouvement (expérience 2), et (2) même lorsque sa position est différente de celle vue dans le miroir sagittal (expérience 3). Dans l'expérience 5 nous avons voulu tester l'influence du système visuel lorsque le membre est absent.

Au niveau comportemental, les effets perceptifs liés au feedback visuel artificiel d'un membre qui a été amputé ont été décrits par Ramachandran (Ramachandran & Rogers-Ramachandran (1996), 1.3.2.2, p. 37) : chez 6 patients sur 10, le feedback visuel sagittal de la main valide effectuant des mouvements engendre une perception kinesthésique dans le membre fantôme. Par ailleurs, de nombreux travaux se sont accumulés ces dernières années pour montrer qu'outre l'importante plasticité cérébrale que provoque l'amputation d'un membre, les régions cérébrales correspondantes au membre avant l'amputation conservent leur fonction d'origine, malgré l'absence des muscles cibles. Cependant, qu'il s'agisse des études comportementales ou neurophysiologiques, il existe une grande hétérogénéité des résultats, sans doute liée aux multiples conséquences perceptives que peut engendrer l'amputation traumatique d'un membre.

L'observation répétée d'un LRP dans les expériences précédentes signe la robustesse de l'effet du feedback visuel via le miroir sagittal. Aussi, nous faisons l'hypothèse que quelque soient les conséquences perceptives liées à l'amputation, une activité controlatérale peut être obtenue dès lors que le système moteur a été opérationnel chez des personnes amputées. Ainsi, si l'origine de l'absence du membre est congénitale (i.e. absence de

formation d'un membre au cours du développement embryonnaire), nous ne devrions pas observer d'activité corticale motrice controlatérale à la main absente.

3.5.1 Procédure

sujets : trois groupes de sujets ont participé à cette expérience. Un groupe de 4 amputés traumatiques de l'un des membres supérieurs et un groupe de 4 personnes agénésiques (absence congénitale du membre). Les caractéristiques cliniques des 8 sujets amputés sont décrites dans le tableau 1.

Sujets et sexe	âge (ans)	Côté de l'amputation	Année de l'amputation	Latéralité avant l'amputation	sensations	douleur	prothèse
NB – F	37	main droite	2000	droitier	oui	parfois	esthétique
FV – M	29	main gauche	1998	droitier	oui	oui	esthétique
JM – M	46	bras gauche	1978	droitier	oui	parfois	esthétique
GS – M	59	bras droit	1968	droitier	oui	parfois	non
LF – F	22	Avant-bras G	-	-	jamais	jamais	non
MA – M	33	avant-bras D	-	-	parfois	jamais	non
NT – F	34	avant-bras G	-	-	jamais	jamais	non
SR – F	30	bras droit	-	-	jamais	jamais	non

Tableau 1 : caractéristiques du handicap sensori-moteur des 8 sujets amputés de l'expérience 5.

Huit volontaires sains (i.e. sans déficit sensorimoteur), dont un s'est déclaré gaucher, ont été recrutés pour constituer le groupe contrôle (4 hommes et 4 femmes d'une moyenne d'âge de 31,5 ans).

Protocole : le dispositif pour cette expérience, identique aux expériences précédentes est décrit dans la section 2.4 (p.58), le protocole réplique celui de l'expérience 2 : les sujets devaient effectuer la tâche motrice, dans une pièce normalement éclairée sous 4 conditions définies par le feedback visuel de leur main active. Dans la première condition, les sujets contrôles effectuaient la tâche avec la main droite et les sujets amputés avec leur main valide en vision directe (*vision directe*). Dans la deuxième condition, le miroir était positionné

sur le plan sagittal des sujets, donnant l'impression de voir leur main opposée (inactive/absente) (*miroir latéral*). Pour les sujets du groupe contrôle, la main gauche était hors de vue positionnée derrière le miroir, en cohérence posturale avec le feedback visuel. Dans une troisième condition, le miroir était placé en face du sujet, donnant un feedback visuel frontal de sa main active/valide (*miroir face*). Dans une dernière condition les sujets sains effectuaient la tâche avec leur main gauche en vision directe (*MG vision directe*). L'ordre des conditions était randomisé entre les sujets et chaque condition comptait 200 essais espacés aléatoirement de 2600 à 3000 ms.

Données électrophysiologiques : de la même manière que les expériences précédentes, 3 courbes de potentiel issues des 4 conditions ont été calculées pour le groupe de sujets contrôles :

Un LRP 'classique' :

$$(C3-C4)_{\text{vision directe}} - (C3-C4)_{\text{MG vision directe}}$$

Un LRP induit par le miroir en position latérale :

$$(C3-C4)_{\text{vision directe}} - (C3-C4)_{\text{miroir latéral}}$$

Un potentiel contrôle issu de la soustraction suivante :

$$(C3-C4)_{\text{vision directe}} - (C3-C4)_{\text{miroir face}}$$

Pour les 2 groupes de patients amputés seules les deux dernières courbes ont pu être calculées.

3.5.2 Résultats

Après rejet des artefacts, les analyses ont porté sur une moyenne de 186 essais par condition et par sujet.

Amplitude : on observe les mêmes résultats que ceux des expériences précédentes. Ceux-ci montrent que l'utilisation de la main droite et de la main gauche chez les sujets contrôles, engendre un LRP. De la même manière, les réponses main droite versus vision de la main gauche génèrent également un LRP. Lorsque les essais main droite en vision frontale étaient soustraits aux essais main droite en vision directe (potentiel contrôle) il n'y avait plus de déflexion négative (Figure 21 a). La comparaison statistique de l'amplitude a indiqué que le LRP 'classique' et le LRP induit par le miroir latéral différaient significativement du potentiel contrôle (respectivement $z = 2,52$, $p = 0,012$ et $z = 2,38$, $p = 0,017$, Wilcoxon). Par ailleurs, une troisième comparaison mettait en évidence une différence significative entre les deux LRP ($z = 2,52$, $p = 0,012$, Wilcoxon). Cette différence n'a pas été observée dans les expériences précédentes. Nous pensons que cette divergence est liée à l'utilisation d'un système d'acquisition des données EEG différent dans la présente expérience et à un effectif plus faible dans le groupe de sujets sans déficit sensorimoteur (voir chapitre 2.5 p.58).

De la même manière que dans les expériences précédentes, des différences de latences ont été enregistrées chez les sujets sains avec un début plus précoce pour le LRP 'classique' par rapport au LRP induit par le miroir sagittal ($z = 2.38$, $p = 0.02$, Wilcoxon). Cette différence a été interprétée de la même manière que pour les expériences 2 et 3, à savoir une réponse électrophysiologique en lien avec la main efférente dans la condition de miroir latérale qui s'inverse sous l'effet du feedback visuel.

La figure 21 b) représente les deux courbes pour les patients amputés traumatiques. Tout comme les sujets contrôles et conformément à notre hypothèse, nous avons observé un LRP induit par le miroir en position latérale. Le potentiel enregistré est significativement différent du potentiel contrôle ($z = 1.82$, $p = 0.31$, Wilcoxon). Ces résultats indiquent que la vision de la main absente par le biais du miroir engendre une préparation motrice malgré l'absence de l'effecteur. Une analyse des latences du LRP 'classique' du groupe contrôle (123 ms) avec le LRP induit par le miroir sagittal du groupe de patients amputés traumatiques (124 ms) a montré qu'il n'existait pas de différence significative. Ainsi, le LRP

induit par le miroir en position latérale chez les patients amputés a les mêmes caractéristiques temporelles que le LRP 'classique' des sujets sans déficit sensorimoteur. Enfin, chez les sujets agénésiques, la vision de la main absente n'a pas généré de préparation motrice dans l'hémisphère controlatéral (figure 21 c), et il n'existe pas de différence entre le potentiel contrôle et la courbe de la soustraction vision direct vs miroir latéral.

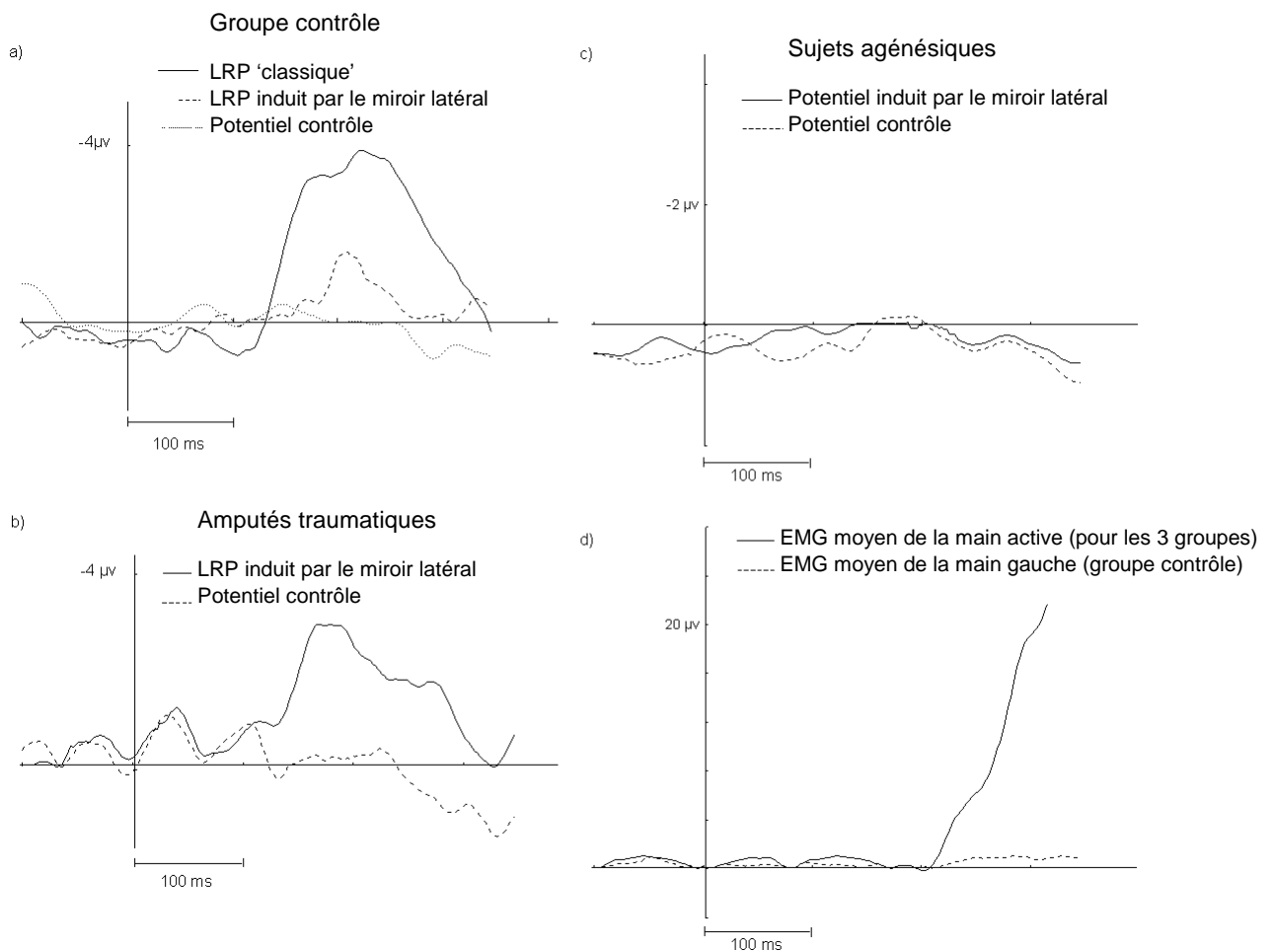


Figure 21 : moyenne des potentiels EEG a) pour le groupe contrôle et b), c) les deux groupes de patients amputés traumatiques et agénésiques. d) EMGs moyen.

3.5.3 Discussion

Les résultats de cette expérience confirment l'hypothèse de la persistance de la représentation corticale d'un membre absent chez les sujets dont la fonction motrice a été fonctionnelle. En effet, les résultats électrophysiologiques des amputés traumatiques et des sujets sans déficits sensorimoteurs ne montrent pas de différences. Un feedback visuel de la main amputée en cohérence avec le schéma postural abouti à une activation des régions motrices contralatérales à la main absente. L'émergence du LRP avec seulement 4 individus témoigne de la robustesse de l'effet du feedback visuel de la main, restitué par le biais du miroir en position sagittale. Malgré l'hétérogénéité des manifestations perceptives liées à l'amputation traumatique d'un membre nos résultats suggèrent qu'il existe une persistance fonctionnelle de la représentation corticale du membre.

Comme nous l'avons vu en introduction, l'hypothèse de la persistance de cette représentation au niveau cortical a été montrée en imagerie. Des études IRMf ont mis en évidence des activations corticales dans l'hémisphère contralatéral à l'amputation lors de mouvements imaginés du membre fantôme. Ces activations étaient similaires à celles observées dans l'autre hémisphère par les mouvements de la main valide (Ersland, et al., 1996). De plus, cette activité est significativement plus importante qu'un mouvement de la main imaginé chez un sujet sain (Lotze, Flor, Grodd, Larbig, & Birbaumer, 2001; Roux, et al., 2003). Dans ces protocoles, seuls les patients capables de bouger leur membre fantôme volontairement peuvent être testés. D'autres auteurs ont montré, avec la TMS, que la stimulation de régions cibles du cortex moteur provoquait chez le patient des sensations dans le membre amputé, et que l'intensité des sensations étaient corrélées à l'intensité de la stimulation (Mercier, Reilly, Vargas, Aballea, & Sirigu, 2006). Cependant, l'ensemble de ces études est confronté à des limites d'ordre méthodologique en rapport avec la subjectivité des facteurs étudiés (mouvements fantômes, description des sensations). Nos résultats corroborent les données de l'imagerie mais ils fournissent en plus un indicateur neurophysiologique objectif et direct de la persistance au niveau cortical de la représentation

d'un membre amputé. Dans l'expérience que nous venons de décrire, l'activité corticale mesurée vient en réponse à un stimulus, ne dépendant pas de la volonté ou des sensations des sujets. Cette observation suggère que l'activation corticale déclenchée par le système visuel dépendrait de processus automatiques.

D'autres données neurophysiologiques indiquent que la perte d'un membre engendre une importante réorganisation corticale (1.3.2.2 p. 37). Cette plasticité s'exprime par l'expansion des zones de représentation des régions contiguës aux zones déafférentées (Ojemann & Silbergeld, 1995; Pascual-Leone, Peris, Tormos, Pascual, & Catala, 1996; Weiss, et al., 2000). Nos données ne reflètent pas ces conséquences mais il semble que les phénomènes de plasticité d'une part, et de persistance corticale d'autre part, ne s'excluent pas. Les phénomènes de plasticité s'expriment par le démasquage d'un réseau de connectivité latente de ces régions, auparavant non exprimé. Dans le même temps, la dénervation des régions correspondant au membre amputé ne serait qu'une « mise au silence », c'est pourquoi la résurgence des perceptions dans ce membre reste possible, comme le montre l'expérience de Ramachandran, lorsqu'un feedback visuel artificiel du membre est restitué par le miroir. Nos données suggèrent que la persistance fonctionnelle des régions déafférentées s'exprime par l'activité, au niveau cérébral, des aires motrices correspondant au membre avant l'amputation.

Cette expérience montre, par ailleurs, que les personnes agénésiques ne génèrent pas cette activation corticale lorsqu'elles perçoivent le feedback de leur main active à l'emplacement de leur membre absent. Ces résultats sont cohérents si l'on considère que ces personnes n'ont jamais eu d'expérience perceptive de ce membre, ni visuelle, ni proprioceptive. Cependant la littérature décrit des cas, bien que rares, de personnes nées sans membre ayant des sensations fantômes (Brugger, et al., 2000). Pour expliquer ces observations, Melzack en 1990, a proposé que la représentation du corps aurait une origine génétique. Dans son modèle, il a donné le terme de 'neuromatrice' pour décrire le schéma corporel, un méta-réseau neuronal largement distribué dans différentes aires du cerveau, un assemblage

cellulaire génétiquement déterminé et modulé par les expériences du sujet (Melzack, 1990). Selon ce modèle, l'absence d'expérience ne permet pas l'engrammation neurobiologique du schéma corporel, sans empêcher la perception du membre fantôme chez les personnes agénésiques. L'étude de Brugger a montré que les mouvements fantômes de la main d'une personne agénésique généraient une activité des régions frontales et pariétales contralatérales, mais pas de MI. Nos résultats sont en cohérence avec ceux de cette étude. Si la sensation du membre fantôme peut être présente chez les personnes agénésiques, elle relève vraisemblablement de réseau d'activation différents de ceux des patients amputés traumatiques.

3.6 EXPERIENCE 6 : INFLUENCE DU FEEDBACK VISUEL SUR LES PERFORMANCES MOTRICES.

Outre le fait qu'elle confirme l'intégrité du cortex moteur chez les patients amputés, l'étude électrophysiologique que nous venons de décrire a permis une avancée intéressante sur le plan méthodologique. En effet, contrairement aux études précédentes, reposant sur la capacité du sujet à imaginer un mouvement du membre amputé pour observer l'activité du cortex moteur correspondant, la présente étude a permis d'observer cette activité corticale sans que le sujet ait reçu la consigne d'imaginer un mouvement de son bras amputé. Toutefois, ni les études antérieures qui ont montré cette activité ni les expériences décrites ci-dessus ne permettent de déterminer la nature de l'activité motrice mesurée. En effet, cette activité motrice observée aussi bien chez les sujets contrôles que chez les amputés traumatiques reflète-t-elle une programmation motrice en cohérence avec le mouvement à effectuer ? En d'autres termes, lorsque le sujet observe la main qui apparaît effectuer la tâche l'activité corticale mesurée au niveau de M1 correspond-elle à un programme moteur en cohérence avec cette tâche motrice ?

Pour répondre à cette question nous avons fait l'hypothèse que les performances motrices pourraient témoigner de l'existence d'un programme moteur initié et contrôlé par le système visuel. Si l'activité corticale motrice observée, lorsque le sujet voit sa main active dans le miroir sagittal, correspond à un programme moteur en cohérence avec la tâche à effectuer, les performances motrices dans cette condition devraient être meilleure que lorsque le feedback visuel de la main ne permet pas la mise en place d'un programme moteur en cohérence avec la tâche (e.g., miroir dans le plan frontal).

Trois groupes de sujets (i.e. amputés traumatiques, personnes agénésiques et sujets sans déficit-sensorimoteur) ont effectué une tâche de dessin en miroir dans des conditions de feedbacks visuels similaires à ceux des expériences précédentes.

3.6.1 Matériel et méthode

Le dispositif expérimental pour la réalisation de la tâche du dessin en miroir était constitué d'une plaque de bois horizontale sur laquelle une étoile à 6 branches était fixée, et d'un miroir placé verticalement, faisant face au dessin (figure 22). L'étoile était formée de 12 segments mesurant chacun 36 millimètres de long et 5 millimètres de large. Chaque segment était entouré de plaques métalliques permettant le recueil des erreurs (i.e. sortie de la zone de traçage, entre les plaques métalliques). Le dessin était réalisé à l'aide d'un stylet à pointe métallique (ne laissant pas de marque visible) connecté à un ordinateur. Les données recueillies étaient le temps total nécessaire pour suivre le contour de l'étoile ainsi que le nombre et la durée de chaque erreur. Un cache masquait le dessin pour éviter une vision directe de la main et de l'étoile pendant la réalisation de la tâche.

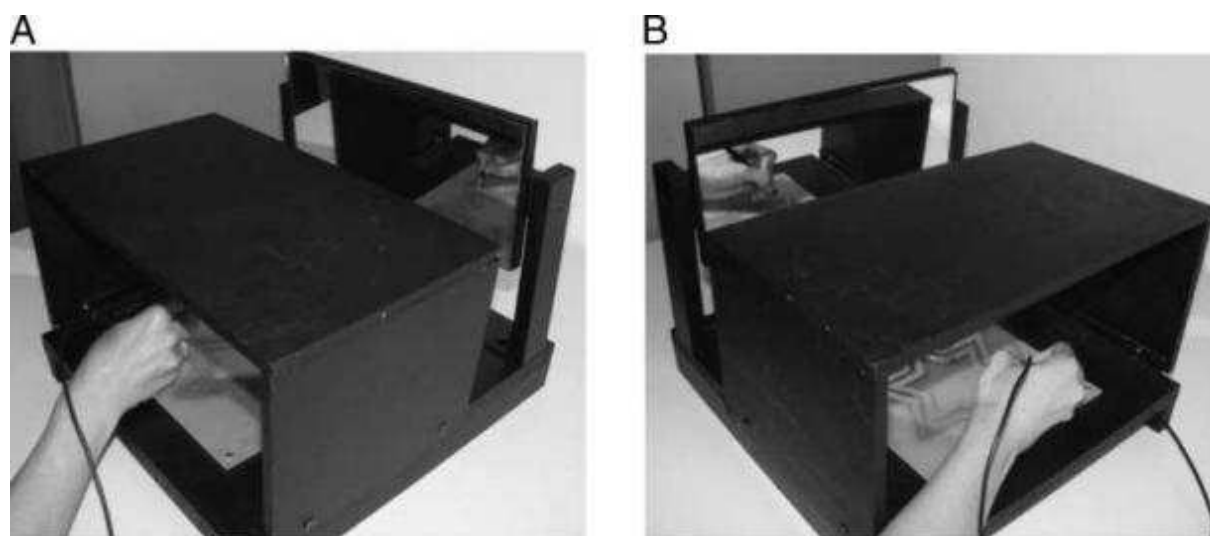


Figure 22 : dispositif de la tâche de dessin en miroir A. avec un feedback visuel frontal de la main, et B. un feedback visuel latéral (i.e. donnant l'impression de voir sa main opposée).

3.6.2 Procédure

sujets : trois groupes de sujets ont participé à cette expérience. Un groupe de 4 patients amputés traumatiques, un groupe de 4 personnes agénésiques et un groupe contrôle de 26 volontaires sans déficit sensorimoteur (20 hommes et 6 femmes, d'une moyenne d'âge de 33.6 ans). Une description du handicap des 8 sujets amputés de cette expérience est donnée dans le tableau 2.

Sujets et sexe	age (ans)	Côté de l'amputation	année de l'amputation	Latéralité avant l'amputation	Sensations	douleur	prothèse
FV – M	29	main gauche	1998	droitier	oui	oui	esthétique
SS – M	50	bras droit	2003	droitier	oui	oui	non
EP – M	44	bras droit	1998	droitier	oui	parfois	non
DT – M	50	bras gauche	1997	droitier	parfois	parfois	myoelec.
SR – F	30	bras droit	-	-	jamais	jamais	non
LF – F	22	avant-bras G	-	-	jamais	jamais	non
NT – F	34	avant-bras G	-	-	jamais	jamais	non
TO – F	28	bras droit	congenitale	-	parfois	jamais	esthétique

Tableau 2 : caractéristiques du handicap sensori-moteur des 8 sujets amputés de l'expérience 5.

protocole : Assis à une table face au dispositif, les sujets devaient suivre avec leur main dominante/valide le contour de l'étoile avec la pointe du stylet métallique, sans le lever et en le maintenant dans la zone de traçage, tout en regardant dans le miroir. Chaque sujet effectuait deux conditions : dans la première le miroir était placé sur le plan sagittal du sujet (feedback visuel latéral), dans la deuxième condition le miroir était placé en face du sujet (feedback visuel frontal), le sujet voyait sa main valide/active et le dessin uniquement grâce au reflet du miroir (pas de vision directe). La main opposée des sujets contrôles était placée sur la table, symétrique à la main active. Les sujets avaient pour consigne de suivre le tracé le plus rapidement possible en commettant le moins d'erreurs possible. L'ordre de passation des deux conditions était contrebalancé dans chaque groupe.

3.6.2 Résultats

Groupe contrôle

Le choix d'un effectif plus important pour le groupe contrôle a été motivé par l'éventuelle existence d'un effet d'ordre de passation des 2 conditions. Il a été clairement démontré que deux essais consécutifs suffisaient à améliorer de façon significative les performances de dessin des sujets sains, lorsque le miroir se trouvait dans la position frontale (Lajoie, et al., 1992). Bien que dans notre étude, le miroir change de position entre les deux essais, un effet d'apprentissage ne serait cependant pas à exclure selon l'ordre de passation des deux conditions. L'analyse montre que chez les sujets contrôles, l'ordre de passation n'a pas d'effet sur le temps total de la réalisation du dessin, $t_{[24]} = 1.51$, $p = 0.14$, ni sur les erreurs, $t_{[24]} = -0.82$, $p = 0.42$.

Indices de temps et d'erreur

Les performances de dessin ont été évaluées d'une part par le temps total nécessaire pour la réalisation de la tâche, et d'autre part par le nombre d'erreurs pondéré par leur durée (i.e. sorties du tracé qu'il faut suivre) :

$E = \text{nombre d'erreurs} \times \text{temps total des erreurs}$

Prendre en compte dans un indice unique le nombre des erreurs et le temps total de ces erreurs permettait d'abolir d'éventuelles différences interindividuelles de stratégie que peut susciter ce type de tâche (voir Gullaud-Toussaint & Vinter, 2003). Ainsi, un grand nombre d'erreurs d'une faible durée (i.e. beaucoup de sorties brèves), affecte la performance de la même manière qu'un faible nombre d'erreurs mais ayant une durée plus importante (i.e. peu de sorties de plus longue durée).

Transformation des données

Pour chaque sujet, nous avons calculé la différence entre le temps total d'exécution de l'étoile lorsque le miroir était en face et lorsqu'il était positionné sur le plan sagittal (indice Δt). Un Δt positif signifiait que le temps d'exécution de l'étoile était plus long lorsque le miroir était en face du sujet par rapport au positionnement latéral. Le même calcul de différence a été effectué pour l'erreur (indice Δe). Deux raisons majeures ont motivé l'utilisation de ces indices pour les analyses statistiques. Premièrement, en raison de l'inégalité des effectifs des groupes et plus particulièrement de la petite taille des deux groupes expérimentaux (4 amputés traumatiques et 4 personnes agénésiques), l'homogénéité des variances et la normalité des populations n'ont pu être testées. L'utilisation de tests non-paramétriques semblait plus appropriée dans ces circonstances. Or ces tests ne permettent pas l'analyse des interactions. Deuxièmement, les données relatives au temps total d'exécution de la tâche montraient une grande variabilité intra-groupe. La transformation des deux scores en un score unique permettait de diminuer les degrés de liberté et d'augmenter la puissance statistique.

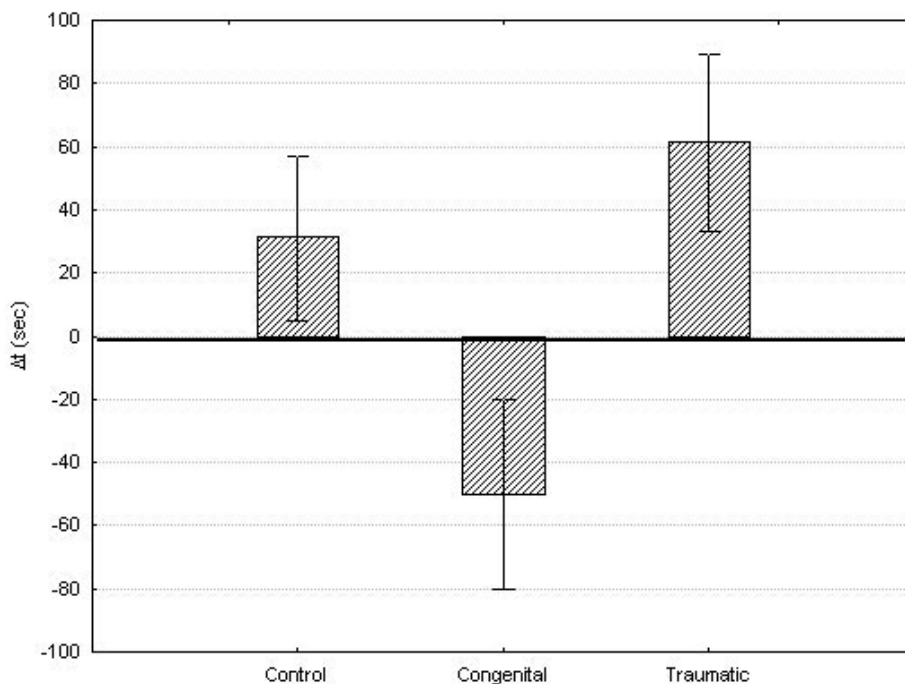


Figure 23 : Δt moyen pour les 3 groupes, indicateur du temps.

La figure 23 montre les valeurs moyennes de Δt pour chaque groupe. Δt est positif pour le groupe contrôle ainsi que pour le groupe d'amputés traumatiques indiquant que ces sujets ont mis plus de temps à dessiner l'étoile lorsque le miroir était en position frontale par rapport à la condition où le miroir était en position latérale. La différence entre les 3 groupes est significative, $H_{[2,34]} = 8.47$, $p = 0.014$ (ANOVA de Kruskal-Wallis). Les comparaisons par paires (Test de Mann-Whitney) montrent une différence significative entre le groupe contrôle et le groupe d'agénésiques, $z = 2.56$, $p = 0.01$, ainsi qu'une tendance significative entre le groupe d'amputés traumatiques et le groupe d'agénésiques, $z = -2,31$, $p = 0.02$ (pour 3 comparaisons le seuil est de 0,016). Il n'y a pas de différence significative entre le groupe contrôle et le groupe des amputés traumatiques. L'examen des données à l'échelle individuelle confirme l'importance de l'effet de la position du miroir : dix-huit sujets sur les 26 du groupe contrôle ont été plus rapide dans la condition latérale. Cette proportion est significative, $p = 0.02$ au test binomial, ce qui indique que dans la population contrôle on est significativement plus rapide lorsque le feedback visuel est latéral (les temps moyens en seconde pour ce groupe sont de $\bar{X}_{\text{feedback latéral}} = 77.74$ et $\bar{X}_{\text{feedback frontal}} = 109.44$). Les temps des 4 amputés traumatiques sont plus courts lorsque le miroir est en position latérale (temps moyens : $\bar{X}_{\text{feedback latéral}} = 97.53$, $\bar{X}_{\text{feedback frontal}} = 159.14$), alors que les 4 amputés congénitaux ont tous les quatre des résultats inverses (temps moyens : $\bar{X}_{\text{feedback latéral}} = 169.11$ et $\bar{X}_{\text{feedback frontal}} = 118.96$).

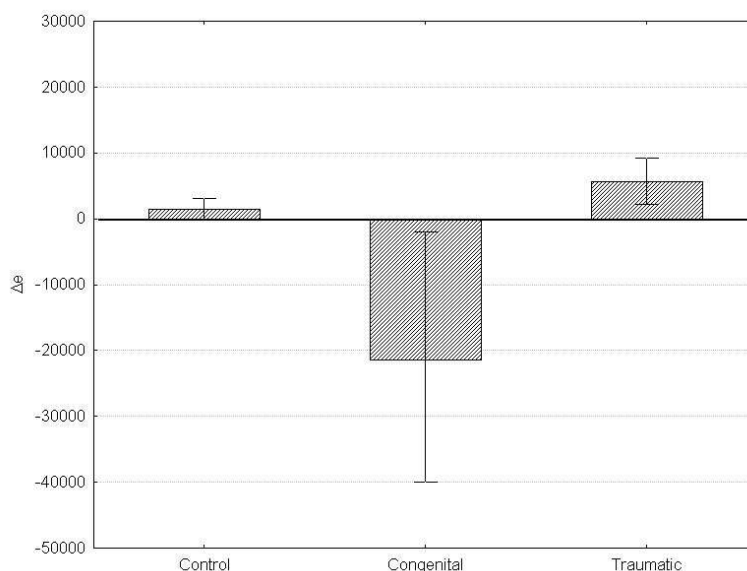


Figure 24 : Δe moyen pour les 3 groupes, indicateur de l'erreur

La figure 24 montre les valeurs moyennes de Δe pour chaque groupe. L'indice d'erreur montre le même pattern de résultat que Δt discuté ci-dessus ; l'indice d'erreur diffère significativement entre les groupes, $H_{[2,34]} = 6.02$, $p = 0.048$ (ANOVA de Kruskal-Wallis). Les comparaisons par paires (test de Mann-Whitney) montrent une tendance significative de la différence entre le groupe contrôle et le groupe de personnes agénésiques, $z = 1.89$; $p = 0.058$, mais pas entre le groupe contrôle et le groupe d'amputés traumatiques. L'inspection des données à l'échelle individuelle montre les mêmes caractéristiques que celles de Δt décrites ci-dessus.

L'inspection de la composition des groupes de patients montre que les 4 amputés traumatiques sont des hommes alors que les 4 personnes agénésiques sont des femmes. Une analyse a été effectuée afin de contrôler un éventuel effet du genre sur les performances de dessin en miroir. Ce facteur a été testé chez les sujets contrôles, l'analyse

montre que le genre n'intervient ni sur le temps total de la réalisation du dessin, $t_{24}=0.96$; $p=0.34$, ni sur les erreurs $t_{24}=0.69$, $p=0.624$.

3.6.3 Discussion

Dans cette dernière expérience, nous avons voulu mettre en évidence le bénéfice au niveau comportemental que pouvait constituer l'activation motrice que nous avons observée dans l'hémisphère controlatéral au membre amputé/inactif grâce au paradigme du miroir. L'objectif de cette expérience était de déterminer la nature de l'activation de MI provoquée par la vision dans une tâche de dessin en miroir chez des sujets sans déficit sensorimoteur et des patients ayant subi une amputation du membre supérieur d'une part, et des personnes agénésiques d'autre part. Les résultats de cette expérience concordent avec nos données électrophysiologiques et montrent que le niveau de difficulté de cette tâche diffère en fonction du type de feedback visuel de la main active (latéral ou frontal) et selon l'origine de l'absence du membre (traumatique ou congénitale). En effet, pour les personnes agénésiques (absence congénitale du membre) le niveau de difficulté dans la condition où le miroir est en position latérale est plus important que lorsqu'il est en position frontale, le feedback visuel renvoyant une partie du corps dont ils n'ont jamais fait l'expérience perceptive, ni sur le plan de la vision, ni sur le plan de la proprioception. Dans cette même condition (i.e. vision de la main absente/opposée), la tâche est plus facile pour les patients amputés traumatiques et pour les sujets contrôles. Ces résultats semblent indiquer que le conflit visuo-proprioceptif induit par le miroir dans cette tâche est résolu de la même manière dans ces deux groupes de sujets. Nous pensons que de meilleures performances avec le miroir en position latérale chez les amputés traumatiques et les sujets sains, reflètent l'activité des régions motrices de l'hémisphère controlatéral à la main amputée/opposée que nous avons observée dans l'expérience précédente, cette activation étant possible grâce au feedback visuel de la main active donné par le miroir. Le bénéfice de cette activation s'observe lorsque le feedback visuel reflète une image en cohérence posturale (i.e. dans une

position proprioceptivement possible). Dans la condition où le miroir est en position frontale, les performances sont moins bonnes dans ces deux groupes, en cohérence avec nos résultats électrophysiologiques. Ces données expérimentales offrent une mesure objective des effets d'un feedback visuel de la main à l'emplacement de la main absente chez les amputés traumatiques en concordance avec les études cliniques qui ont montré ses effets d'un point de vue perceptif avec la 'boîte miroir' (Ramachandran & Rogers-Ramachandran, 1996). Ces auteurs ont montré que la vision du membre amputé, grâce à un miroir placé sur le plan sagittal, a un effet instantané sur les sensations proprioceptives chez certains patients qui ressentaient une douleur liée à la paralysie dans une posture douloureuse de leur membre fantôme. Le feedback visuel à l'emplacement du membre absent a permis à ces patients une décrispation du membre fantôme : la vision permettrait un contrôle moteur, rétablissant une cohérence entre ce qui est vu et ce qui est ressenti.

Les performances du groupe d'amputés traumatiques et du groupe contrôle pourraient également refléter la mise en place d'une stratégie d'imagerie mentale motrice de la part des sujets. L'imagerie motrice se définit comme la représentation mentale d'une action sans production concomitante de mouvement. Il a été montré chez le sujet sain qu'imaginer une action prenait le même temps que de faire l'action (Decety, 1996a; Decety, 1996b). Pour résoudre le conflit lié à l'inversion des coordonnées visuelles et proprioceptives induites par le miroir en position latérale, cette stratégie consisterait à imaginer la main absente/opposée suivre les contours du dessin de l'étoile. Ainsi, les amputés traumatiques conserveraient les mêmes capacités d'imagerie mentale motrice liée au membre qui a été amputé que les sujets sains. Ces résultats pourraient constituer une exception aux différentes observations qui ont montré qu'il existait une équivalence entre le système moteur et l'imagerie motrice. En effet, lorsque le système moteur est déficitaire, les mêmes difficultés du système d'imagerie motrice sont observées. Par exemple, les mêmes types de troubles ont été mis en évidence dans ces deux systèmes chez des patients atteints de la maladie de Parkinson (Dominey, Decety, Broussolle, Chazot, & Jeannerod, 1995), ou encore chez des patients

hémiparésiques (Sirigu, et al., 1995). Chez les amputés traumatiques, le système moteur cérébral serait toujours fonctionnel malgré l'absence physique du membre et il semble que ce système pourrait être activé avec un feedback visuel en cohérence avec la représentation du schéma corporel. Le lien entre l'imagerie motrice et le feedback visuel a été démontré dans des tâches où l'on demandait aux sujets de dire si le dessin d'une main présenté sur un écran était une main droite ou une main gauche (Parsons, 1987; Shenton, Schwoebel, & Coslett, 2004). Les temps de décision sont plus courts lorsque le dessin de la main est dans une position identique à la position réelle de la main du sujet, par rapport à une condition où la position du dessin de la main ne correspond pas à la position réelle. Ces temps de réactions s'accroissent proportionnellement avec l'augmentation de la discordance entre le stimulus et la position réelle de la main (Shenton, Schwoebel, & Coslett, 2004). Ces données indiquent que pour répondre, les sujets effectuent une rotation mentale de leur main jusqu'à ce qu'elle soit en concordance avec le stimulus. Les mêmes résultats ont été enregistrés chez les amputés traumatiques quelle que soit la latéralité du dessin de la main (Nico, Daprati, Rigal, Parsons, & Sirigu, 2004). L'analyse des temps de réponse de ces patients reflète la préservation de leur capacité d'imagerie motrice malgré l'absence du membre, alors que pour les personnes agénésiques, les temps sont globalement plus longs lorsque le stimulus représente la main absente. Ces données indiquent que pour mettre en place les stratégies d'imagerie motrice de la main, la représentation corticale du segment corporel impliqué doit être ou avoir été fonctionnelle. Nous pensons que les performances dans cette tâche de dessin en miroir des amputés traumatiques et des sujets sans déficit sensorimoteur pourraient être liées à leurs capacités d'imagerie motrice. Ainsi, s'imaginer effectuer le dessin avec la main vue dans le miroir en position latérale serait lié à l'activation des aires sensorimotrices correspondant au membre absent/opposé. Cette activité motrice pourrait refléter la mise en place de programme moteurs existants en lien avec la tâche à effectuer, et réactivés par le miroir sagittal. Des échanges inter hémisphériques moteurs par le biais du corps calleux pourraient être à l'origine des meilleures performances enregistrées dans la

condition sagittale. L'existence de ces échanges a été montré principalement dans le domaine du transfert d'apprentissage d'une main vers l'autre (Morton, Lang, & Bastian, 2001). Chez les personnes agénésiques, l'absence d'expérience sensitive et motrice suggère qu'il n'existe pas de programme moteur en lien avec le membre absent. Le bénéfice du feedback visuel latéral n'existe pas chez ces sujets.



2009 / no

V'enjambée

AK 09

PARTIE IV – DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION

4.1 CORTEX MOTEUR PRIMAIRE : SITE D'INTEGRATION DES INFORMATIONS VISUELLES ET PROPRIOCEPTIVES ?

L'ensemble des résultats de cette étude a été obtenu entre autre grâce à la mise en place d'un outil méthodologique combinant le paradigme du miroir emprunté à la clinique, et le recueil des données électrophysiologiques avec le LRP. Ce composant offre le double avantage de fournir une excellente résolution temporelle du déroulement de l'activité motrice et de donner une indication de la localisation au niveau cérébral des phénomènes observés. En effet, plusieurs méthodes ont permis de montrer que le LRP correspondait à une activation du cortex moteur primaire (MI) (§ 2.3). Notons que les structures cérébrales impliquées dans le contrôle moteur sont nombreuses et ne se limitent pas au cortex moteur dont MI fait parti. Le cortex moteur est composé des aires de Brodmann 6 (aire prémotrice et aire motrice supplémentaire) et 4 (MI) ainsi que du cortex pariétal postérieur, responsable de la transformation de l'information visuelle en commande motrice. Il est admis que dans la séquence d'activation des aires motrices, MI constitue la dernière étape de la chaîne. Son rôle fonctionnel est d'activer les groupes de muscles par le biais des motoneurons de la moelle épinière et reçoit ses ordres de l'aire 6. Ainsi, l'observation d'un LRP ne peut exclure l'activation d'autres régions motrices telles que l'aire prémotrice et l'aire motrice supplémentaire, mais ce composant ne reflète pas ces activations.

Les études sur le contrôle moteur ont mis en évidence la relation réciproque qui existe entre la commande motrice et les signaux sensoriels (Wolpert & Ghahramani, 2000). En effet, la réalisation des actions sous-tend des processus de programmation et de contrôle des mouvements fortement dépendants des signaux visuels et proprioceptifs (Sainburg, Lateiner, Latash, & Bagesteiro, 2003; Sarlegna, et al., 2003). L'implication de ces signaux a été montrée, notamment dans les études où les sujets sont face à des situations sensorielles conflictuelles (Hay, Pick, & Ikeda, 1965; Holmes, Crozier, & Spence, 2004). Nos résultats

coïncident avec ces études et montrent les effets d'une modulation de ces informations en situation non-conflictuelle. En effet, nous avons vu que l'amplitude du LRP était modulée selon que l'information proprioceptive était présentée seule ou combinée à l'information visuelle lors d'un mouvement ne nécessitant pas de guidage visuel (§ 3.1).

Par ailleurs, nous avons montré qu'un LRP pouvait être enregistré même en l'absence de mouvements de l'effecteur (§ 3.2, 3.3, 3.4, 3.5). Ce point, qui a déjà été montré par plusieurs auteurs (de Jong, Wierda, Mulder, & Mulder, 1988; Galdo-Alvarez & Carrillo-de-la-Pena, 2004; Miller & Hackley, 1992; Minelli, Marzi, & Girelli, 2007) signifie que l'on peut avoir une activité dans MI sans activation des muscles cibles, et confirme l'implication de cette structure dans les processus de préparation motrice (Deecke, Lang, Heller, Hufnagl, & Kornhuber, 1987; Pfurtscheller & Berghold, 1989). Dans nos expériences, nous avons observé une activité de MI avant le début d'un mouvement dans l'hémisphère controlatéral à la main vue. De la même manière que Naito & Ehrsson, 2001; Naito, Roland, & Ehrsson (2002) ont montré qu'une activation de MI pouvait être engendrée par la seule sensation proprioceptive du mouvement, nous montrons, que dans certaines circonstances, il peut également être activé par des signaux strictement visuels. Le lien entre la proprioception et MI a été mis en évidence d'un point de vue structurel. Les études anatomiques chez l'animal ont montré que MI recevait des afférences directes de l'aire 2 de Brodmann, l'aire proprioceptive primaire. Nous pensons que MI pourrait avoir une influence directe des informations visuelles par le biais des régions multisensorielles du cortex pariétal. L'ensemble de ces données indique que le cortex moteur primaire, traditionnellement décrit comme une simple structure de contrôle moteur, pourrait refléter des processus plus complexes comme notamment l'influence de l'information perceptive relative au mouvement qui va être effectué : elle peut être visuelle, proprioceptive ou les deux.

4.2 PREDICTION DES CONSEQUENCES SENSORIELLES DE NOS ACTIONS

Les liens entre le système visuel et le système moteur ont été largement décrits dans la littérature avec le système des neurones miroirs. Les régions cérébrales impliquées dans ce système forment un réseau pariéto-frontal qui appartient au système moteur dont l'activation est déterminée par différents paramètres de l'action observée. Par exemple, il a été montré que le cortex prémoteur avait une organisation somatotopique d'activation selon que le mouvement observé impliquait une main, une jambe ou bien la bouche (Sakreida, Schubotz, Wolfensteller, & von Cramon, 2005). Nous avons vu en introduction qu'il était généralement admis que la fonction de ce système était de reconnaître les actions d'autrui par un mécanisme de résonance motrice entre les mouvements d'un agent et le répertoire moteur⁵ de l'observateur. L'une des conséquences de cette capacité de reconnaissance serait que l'on puisse prédire les effets des actions que l'on observe (Iacoboni, et al., 2005). Ainsi, il a été montré avec l'IRMf que lorsque le contexte permettait de prédire une action perçue visuellement, le système des neurones miroirs était plus actif que lorsque les sujets voyaient une action en dehors de son contexte. Par ailleurs, un marqueur électrophysiologique de préparation motrice (RP) présent plusieurs centaines de millisecondes avant le début d'un mouvement volontaire a également été enregistré avant l'observation de ce mouvement effectué par un acteur, lorsque le contexte présentait une situation où l'action était prévisible (Kilner, Vargas, Duval, Blakemore, & Sirigu, 2004). Bien que dans nos expériences le mouvement vu soit celui du sujet lui-même, nos résultats sont en concordance avec ceux de Kilner et al., et permettent en plus d'indiquer que cette activité reflète celle de MI grâce à l'observation du LRP.

⁵ Cette notion sous-tend l'existence d'une mémoire motrice (ou procédurale), mise en évidence en neuropsychologie avec certains patients amnésiques qui sont incapables de fixer des souvenirs événementiels alors qu'ils conservent des capacités d'apprentissages moteurs. Par exemple, dans une tâche de dessin en miroir, de tels patients améliorent leurs performances avec les essais, sans pouvoir se remémorer avoir déjà fait l'épreuve.

A la différence de l'ensemble des données issues des travaux sur le système des neurones miroirs, dans notre étude le mouvement observé est celui du sujet lui-même. Si la perception des actions, et de fait la prédiction de leurs conséquences futures, partagent des régions cérébrales communes avec la réalisation de ces actions, alors la prédiction devrait être meilleure pour les mouvements observés effectués par soi-même, que les mouvements observés d'une autre personne. En effet, l'observation de ses propres mouvements et actions implique l'engagement du même système. Cette hypothèse a été vérifiée au niveau comportemental dans une étude où des sujets devaient prédire la position d'une flèche sur une cible à partir du visionnage de films soit des sujets eux-mêmes entrain de lancer la flèche, soit d'acteurs faisant le mouvement (Knoblich & Flach, 2001). Les résultats indiquaient que les positions prédites par les sujets étaient effectivement plus précises lorsqu'ils émettaient un jugement sur leurs propres lancers. Ces données s'accordent avec les études sur la perception visuelle des mouvements biologiques, montrant que les sujets sont capables d'auto-reconnaissance sur la seule base d'une information visuelle kinesthésique (Johansson, 1973). Ces données indiquent qu'il existe un traitement particulier de l'observation de nos propres actions, en lien, comme le suggèrent Knöblich et Flach, avec un réseau d'activation commun impliqué dans l'observation et l'exécution d'une action. Nos expériences montrent que ce traitement pourrait prendre place avant l'observation/exécution du mouvement, le LRP précédant l'action. L'activation de MI que nous avons mis en évidence dans cette étude pourrait refléter une planification motrice en lien à la main vue dans le miroir, mais où la commande finale d'exécution est inhibée.

Ce mécanisme d'inhibition de la commande motrice a été décrit par Blakemore, Wolpert, & Frith (2002) pour rendre compte des anomalies liées à l'action dans certaines pathologies. Lorsque l'on exécute un mouvement, la copie efférente de ce mouvement permet de prédire les conséquences sensorielles des commandes motrices engagées. Ces auteurs proposent qu'il existe une équivalence fonctionnelle entre la génération de l'action et la perception de l'action. D'après ce modèle, étant donné que la position d'un membre est basée sur

l'information sensorielle (principalement visuelle et proprioceptive) et sur les commandes motrices envoyées aux muscles, la sensation du membre fantôme serait le résultat d'une discordance entre les conséquences prédites et réelles de ces commandes. Avec le temps, les modèles d'anticipation sont modifiés afin de réduire ces discordances, et à la fin aucun mouvement du membre n'est prédit lorsque les commandes motrices sont envoyées. Cette adaptation des modèles d'anticipation pourrait expliquer d'une part la perte progressive de la sensation du membre fantôme chez les amputés. D'autre part elle explique que certains sujets puissent réinitier un mouvement volontaire du membre fantôme grâce au feedback visuel du membre absent (via un miroir dans le plan sagittal). Ce modèle permettrait par ailleurs d'expliquer pourquoi les personnes agénésiques n'ont pas d'activation motrice en lien avec le membre absent. Etant donné l'absence de programmes moteurs en lien avec ce membre, la copie efférente liée à la perception d'un mouvement de ce membre ne sollicite pas les régions motrices controlatérales.

4.3 FEEDBACK VISUEL ARTIFICIEL D'UN MEMBRE AMPUTE

Il est important de noter que le choix de l'outil méthodologique, combinant le paradigme du miroir et l'enregistrement électrophysiologique du LRP, que nous avons mis en place pour ce travail nous a permis de recueillir des mesures objectives (neurophysiologiques et comportementales) relatives au membre absent chez des patients amputés traumatiques et des personnes agénésiques.

Etant donné la prégnance des sensations perceptives décrites par les patients amputés traumatiques, et malgré les importants mécanismes de plasticité cérébrale décrits dans la littérature, il semble, paradoxalement, que la représentation neurobiologique du schéma corporel ait des caractéristiques relativement rigides. En effet, nous avons montré que les personnes ayant subi une amputation traumatique résolvaient le conflit visuoproprioceptif

induit par un miroir de la même manière que les sujets sains. Par ailleurs, nous avons vu que les personnes nées sans membre se comportaient de façon « cohérente » par rapport à leur schéma corporel, le feedback visuel de leur membre absent n'engendrant ni la présence d'un LRP, ni l'amélioration des performances dans une tâche de dessin en miroir. Ces résultats sont en concordance avec l'idée selon laquelle la représentation corporelle se construit avec l'expérience sensorielle et motrice du corps. En effet, l'étude des patients amputés permet de décrire comment de nouvelles connexions se forment dans le cerveau adulte avec la réorganisation des cartes somatosensorielles, et comment interagissent les informations issues de différents sens notamment visuelles et proprioceptives. Mais elle montre aussi comment l'activité du cortex somesthésique et moteur est liée à l'expérience et plus globalement comment le cerveau ne cesse de mettre à jour son modèle de réalité en réponse à des influx sensoriels nouveaux.

En 1990, Melzack a proposé un modèle du schéma corporel conçu comme un réseau neuronal, largement distribué dans les différentes aires du cortex, qu'il nomme la neuromatrice (Melzack, 1990). La neuromatrice se construit sur la base des expériences du sujet et une fois le développement terminé, sa stabilité assurerait les interactions avec le monde extérieur. La suppression d'une source d'afférence par l'amputation ne serait pas suffisante pour altérer substantiellement le fonctionnement de la neuromatrice. Les résultats des amputés traumatiques de notre étude coïncident avec ce modèle, nos conditions expérimentales engendrant, dans cette population, l'activation du réseau cortical en lien avec le membre absent.

Nous proposons que chez les amputés traumatiques, le miroir positionné sagittalement provoque la réactivation de programmes moteurs existants. Cette hypothèse est confirmée par les résultats de l'expérience comportementale qui ont montrés un bénéfice du feedback visuel sur les performances. Ainsi, l'activation motrice que nous avons enregistrée correspondrait à la mise en place d'un programme moteur adapté à la situation et pourrait refléter un fonctionnement d'adaptation du SNC lorsqu'il est confronté à des situations

exceptionnelles. Nos données suggèrent que l'adaptation à ces situations dépend du type de signaux visuels. Lorsque feedback visuel de la main est en cohérence avec le schéma postural du sujet, le SNC recrute les régions motrices liées à la main vue pour améliorer les performances. Blackemore et al. (2002) ont proposé que le contrôle moteur sous-tendait deux types de composants, l'un conscient et l'autre inconscient. Ainsi, lorsque nous voulons faire un mouvement, le but et les conséquences sont accessibles à la conscience alors que l'ensemble des ajustements liés aux contractions musculaires afin d'atteindre ce but ne le sont pas. Le feedback visuel de la main, donné par le miroir en position sagittal générant une activation corticale en lien avec la main vue pourrait refléter l'aspect inconscient du contrôle moteur décrit par Blackemore, s'exerçant de façon automatique. Cette activation est possible si le système moteur est ou a été fonctionnel. Bien que plusieurs arguments postulent qu'il existe une part génétique dans la construction de la représentation corporelle, sans renforcement de la trace neurobiologique, cette activation ne peut pas être observée.

CONCLUSION

L'étude du phénomène du membre fantôme démontre que l'élaboration de la représentation corporelle ne consiste pas seulement à détecter, analyser et intégrer des stimuli exogènes. Il est admis que l'activité endogène participe à la construction de cette représentation dans une mesure qui reste inconnue. Ainsi, les observations cliniques et expérimentales des patients amputés contribuent à alimenter le débat de l'inné et de l'acquis. Si les sensations fantômes des personnes agénésiques illustrent sans équivoques les facteurs génétiques dans la détermination de l'image du corps, les capacités de réorganisation des cartes somesthésiques et motrices montrent l'importance de l'expérience individuelle. L'exploration de cette illusion devrait permettre de mieux comprendre comment s'élaborent, se maintiennent et se modifient les représentations du corps en relation avec leur substratum neurobiologique. Son étude devrait également permettre de déterminer les mécanismes responsables des sensations perceptives aberrantes tels que celles qui s'expriment par la douleur du membre fantôme. Nous avons montré que les signaux visuels étaient capables de réguler une activité motrice centrale chez des sujets sains et des patients amputés traumatiques. Si l'activation de régions motrices cérébrales liées à un membre amputé semble surprenante, celle liée au reflet d'un membre vu dans un miroir (sujets sans déficit sensorimoteur) l'est tout autant. Ces résultats reflètent le fonctionnement du SNC face à des situations exceptionnelles, où des entrées sensorielles sont conflictuelles.



209 / M Un membre à part *NT*₀₉

REFERENCES

- Aziz-Zadeh, L., Iacoboni, M., & Zaidel, E. (2006). Hemispheric sensitivity to body stimuli in simple reaction time. *Exp Brain Res*, *170*(1), 116-21.
- Aziz-Zadeh, L., & Ivry, R.B. (2009). The human mirror neuron system and embodied representations. *Adv Exp Med Biol*, *629*, 355-76.
- Bagesteiro, L.B., Sarlegna, F.R., & Sainburg, R.L. (2006). Differential influence of vision and proprioception on control of movement distance. *Exp Brain Res*, *171*(3), 358-70.
- Balslev, D., Christensen, L.O., Lee, J.H., Law, I., Paulson, O.B., & Miall, R.C. (2004). Enhanced accuracy in novel mirror drawing after repetitive transcranial magnetic stimulation-induced proprioceptive deafferentation. *J Neurosci*, *24*(43), 9698-702.
- Balslev, D., Nielsen, F.A., Paulson, O.B., & Law, I. (2005). Right temporoparietal cortex activation during visuo-proprioceptive conflict. *Cerebral Cortex*, *15*(2), 166-9.
- Beardsworth, T., & Buckner, T. (1981). The ability to recognize oneself from a video recording of one's movements without seeing one's body. *Bulletin of the Psychonomic Society*, *18*, 19-22.
- Berberovic, N., & Mattingley, J.B. (2003). Effects of prismatic adaptation on judgements of spatial extent in peripersonal and extrapersonal space. *Neuropsychologia*, *41*(4), 493-503.
- Berger, H. (1929). Über das Elektroenkephalogramm des Menschen. *Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten*, *87*, 527-570.
- Blakemore, S.J., Wolpert, D.M., & Frith, C.D. (2002). Abnormalities in the awareness of action. *Trends Cogn Sci*, *6*(6), 237-242.
- Blouin, J., Bard, C., Teasdale, N., Paillard, J., Fleury, M., Forget, R., & Lamarre, Y. (1993). Reference systems for coding spatial information in normal subjects and a deafferented patient. *Exp Brain Res*, *93*(2), 324-31.
- Botvinick, M., & Cohen, J. (1998). Rubber hands 'feel' touch that eyes see. *Nature*, *391*(6669), 756.
- Brugger, P., Kollias, S.S., Muri, R.M., Crelner, G., Hepp-Reymond, M.C., & Regard, M. (2000). Beyond re-membering: phantom sensations of congenitally absent limbs. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *97*(11), 6167-72.
- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G.R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R.J., Zilles, K., Rizzolatti, G., & Freund, H.J. (2001). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *Eur J Neurosci*, *13*(2), 400-4.
- Calvo-Merino, B., Glaser, D.E., Grezes, J., Passingham, R.E., & Haggard, P. (2005). Action observation and acquired motor skills: an fMRI study with expert dancers. *Cereb Cortex*, *15*(8), 1243-9.
- Cambier, J., Signoret, J.L., & Bolgert, F. (1989). [Visual object agnosia: current conceptions]. *Rev Neurol (Paris)*, *145*(8-9), 640-5.
- Chen, R., Cohen, L.G., & Hallett, M. (2002). Nervous system reorganization following injury. *Neuroscience*, *111*(4), 761-73.

- Cochin, S., Barthelemy, C., Lejeune, B., Roux, S., & Martineau, J. (1998). Perception of motion and qEEG activity in human adults. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *107*(4), 287-95.
- Cole, J. (1998). Rehabilitation after sensory neuronopathy syndrome. *J R Soc Med*, *91*(1), 30-2.
- Coles, M.G. (1989). Modern mind-brain reading: psychophysiology, physiology, and cognition. *Psychophysiology*, *26*(3), 251-69.
- Coles, M.G., Gratton, G., & Donchin, E. (1988). Detecting early communication: using measures of movement-related potentials to illuminate human information processing. *Biol Psychol*, *26*(1-3), 69-89.
- Collins, D.F., Refshauge, K.M., Todd, G., & Gandevia, S.C. (2005). Cutaneous receptors contribute to kinesthesia at the index finger, elbow, and knee. *J Neurophysiol*, *94*(3), 1699-706.
- Cross, E.S., Hamilton, A.F., & Grafton, S.T. (2006). Building a motor simulation de novo: observation of dance by dancers. *Neuroimage*, *31*(3), 1257-67.
- de Jong, R., Wierda, M., Mulder, G., & Mulder, L.J. (1988). Use of partial stimulus information in response processing. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, *14*(4), 682-92.
- Decety, J. (1996a). Do imagined and executed actions share the same neural substrate? *Brain Res Cogn Brain Res*, *3*(2), 87-93.
- Decety, J. (1996b). The neurophysiological basis of motor imagery. *Behav Brain Res*, *77*(1-2), 45-52.
- Decety, J., Chaminade, T., Grezes, J., & Meltzoff, A.N. (2002). A PET exploration of the neural mechanisms involved in reciprocal imitation. *Neuroimage*, *15*(1), 265-72.
- Deecke, L., Lang, W., Heller, H.J., Hufnagl, M., & Kornhuber, H.H. (1987). Bereitschaftspotential in patients with unilateral lesions of the supplementary motor area. *J Neurol Neurosurg Psychiatry*, *50*(11), 1430-4.
- Delmas, J. (1981). *voies et centres nerveux*. Paris.
- Dominey, P., Decety, J., Broussolle, E., Chazot, G., & Jeannerod, M. (1995). Motor imagery of a lateralized sequential task is asymmetrically slowed in hemi-Parkinson's patients. *Neuropsychologia*, *33*(6), 727-41.
- Ehrsson, H.H., Spence, C., & Passingham, R.E. (2004). That's my hand! Activity in premotor cortex reflects feeling of ownership of a limb. *Science*, *305*(5685), 875-7.
- Erslund, L., Rosen, G., Lundervold, A., Smievoll, A.I., Tillung, T., Sundberg, H., & Hugdahl, K. (1996). Phantom limb imaginary fingertapping causes primary motor cortex activation: an fMRI study. *Neuroreport*, *8*(1), 207-10.
- Fabbri-Destro, M., & Rizzolatti, G. (2008). Mirror neurons and mirror systems in monkeys and humans. *Physiology (Bethesda)*, *23*, 171-9.

- Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., & Rizzolatti, G. (1995). Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *J Neurophysiol*, *73*(6), 2608-11.
- Farne, A., Roy, A.C., Giraux, P., Dubernard, J.M., & Sirigu, A. (2002). Face or hand, not both: perceptual correlates of reafferentation in a former amputee. *Curr Biol*, *12*(15), 1342-6.
- Felleman, D.J., & Van Essen, D.C. (1991). Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb Cortex*, *1*(1), 1-47.
- Flor, H., Elbert, T., Knecht, S., Wienbruch, C., Pantev, C., Birbaumer, N., Larbig, W., & Taub, E. (1995). Phantom-limb pain as a perceptual correlate of cortical reorganization following arm amputation. *Nature*, *375*(6531), 482-4.
- Flor, H., Elbert, T., Muhn timer, W., Pantev, C., Wienbruch, C., & Taub, E. (1998). Cortical reorganization and phantom phenomena in congenital and traumatic upper-extremity amputees. *Exp Brain Res*, *119*(2), 205-12.
- Franz, E.A., & Packman, T. (2004). Fooling the brain into thinking it sees both hands moving enhances bimanual spatial coupling. *Exp Brain Res*, *157*(2), 174-80.
- Galdo-Alvarez, S., & Carrillo-de-la-Pena, M.T. (2004). ERP evidence of MI activation without motor response execution. *Neuroreport*, *15*(13), 2067-70.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (2002). Action representation and the inferior parietal lobule. In W. Prinz & B. Hommel (Eds.), *Common Mechanisms in Perception and Action: Attention and Performance* (Vol. XIX, pp. 247-266). Oxford: Oxford University Press.
- Gangitano, M., Mottaghy, F.M., & Pascual-Leone, A. (2001). Phase-specific modulation of cortical motor output during movement observation. *Neuroreport*, *12*(7), 1489-92.
- Gastaut, H.J., & Bert, J. (1954). EEG changes during cinematographic presentation; moving picture activation of the EEG. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *6*(3), 433-44.
- Gemba, H., Sasaki, K., & Tsujimoto, T. (1990). Cortical field potentials associated with hand movements triggered by warning and imperative stimuli in the monkey. *Neurosci Lett*, *113*(3), 275-80.
- Ghez, C., Gordon, J., & Ghilardi, M.F. (1995). Impairments of reaching movements in patients without proprioception. II. Effects of visual information on accuracy. *J Neurophysiol*, *73*(1), 361-72.
- Giard, M.H., & Peronnet, F. (1999). Auditory-visual integration during multimodal object recognition in humans: a behavioral and electrophysiological study. *J Cogn Neurosci*, *11*(5), 473-90.
- Giroux, P., Sirigu, A., Schneider, F., & Dubernard, J.M. (2001). Cortical reorganization in motor cortex after graft of both hands. *Nat Neurosci*, *4*(7), 691-2.
- Goodale, M.A., & Milner, A.D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci*, *15*(1), 20-5.

- Goodale, M.A., Milner, A.D., Jakobson, L.S., & Carey, D.P. (1991). A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them. *Nature*, 349(6305), 154-6.
- Gordon, J., Ghilardi, M.F., & Ghez, C. (1995). Impairments of reaching movements in patients without proprioception. I. Spatial errors. *J Neurophysiol*, 73(1), 347-60.
- Grafton, S.T., Mazziotta, J.C., Woods, R.P., & Phelps, M.E. (1992). Human functional anatomy of visually guided finger movements. *Brain*, 115 (Pt 2), 565-87.
- Gratton, G., Bosco, C.M., Kramer, A.F., Coles, M.G., Wickens, C.D., & Donchin, E. (1990). Event-related brain potentials as indices of information extraction and response priming. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 75(5), 419-32.
- Graziano, M.S. (1999). Where is my arm? The relative role of vision and proprioception in the neuronal representation of limb position. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 96(18), 10418-21.
- Graziano, M.S., & Gandhi, S. (2000). Location of the polysensory zone in the precentral gyrus of anesthetized monkeys. *Experimental Brain Research*, 135(2), 259-66.
- Graziano, M.S., Hu, X.T., & Gross, C.G. (1997). Visuospatial properties of ventral premotor cortex. *J Neurophysiol*, 77(5), 2268-92.
- Grezes, J., & Decety, J. (2001). Functional anatomy of execution, mental simulation, observation, and verb generation of actions: a meta-analysis. *Hum Brain Mapp*, 12(1), 1-19.
- Grusser, S.M., Winter, C., Muhl nickel, W., Denke, C., Karl, A., Villringer, K., & Flor, H. (2001). The relationship of perceptual phenomena and cortical reorganization in upper extremity amputees. *Neuroscience*, 102(2), 263-72.
- Gullaud-Toussaint, L., & Vinter, A. (2003). The effect of discordant sensory information in graphic production: two distinct subject groups. *Psychol Res*, 67(4), 291-302.
- Hackley, S.A., & Miller, J. (1995). Response complexity and precue interval effects on the lateralized readiness potential. *Psychophysiology*, 32(3), 230-41.
- Haffenden, A.M., & Goodale, M.A. (1998). The effect of pictorial illusion on prehension and perception. *J Cogn Neurosci*, 10(1), 122-36.
- Hari, R., Forss, N., Avikainen, S., Kirveskari, E., Salenius, S., & Rizzolatti, G. (1998). Activation of human primary motor cortex during action observation: a neuromagnetic study. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 95(25), 15061-5.
- Hay, J.C., Pick, H.L., Jr, & Ikeda, K. (1965). Visual capture produces by prism spectacles. *Psychonomic Science*, 2(8), 215/216.
- Hein, A., & Held, R. (1967). Dissociation of the visual placing response into elicited and guided components. *Science*, 158(799), 390-2.
- Holmes, N.P., Crozier, G., & Spence, C. (2004). When mirrors lie: "visual capture" of arm position impairs reaching performance. *Cogn Affect Behav Neurosci*, 4(2), 193-200.

- Holmes, N.P., Snijders, H.J., & Spence, C. (2006). Reaching with alien limbs: visual exposure to prosthetic hands in a mirror biases proprioception without accompanying illusions of ownership. *Percept Psychophys*, 68(4), 685-701.
- Holmes, N.P., & Spence, C. (2005). Visual bias of unseen hand position with a mirror: spatial and temporal factors. *Exp Brain Res*, 166(3-4), 489-97.
- Horch, K.W., Clark, F.J., & Burgess, P.R. (1975). Awareness of knee joint angle under static conditions. *J Neurophysiol*, 38(6), 1436-47.
- Howard, I.P., & Templeton, W.B. (1966). *Human spatial orientation*. New-York.
- Husserl, E. (1907). *Chose et Espace. Leçon de 1907*. Paris.
- Iacoboni, M., Molnar-Szakacs, I., Gallese, V., Buccino, G., Mazziotta, J.C., & Rizzolatti, G. (2005). Grasping the intentions of others with one's own mirror neuron system. *PLoS Biol*, 3(3), e79.
- Iacoboni, M., Woods, R.P., Brass, M., Bekkering, H., Mazziotta, J.C., & Rizzolatti, G. (1999). Cortical mechanisms of human imitation. *Science*, 286(5449), 2526-8.
- Jackson, P.L., Meltzoff, A.N., & Decety, J. (2006). Neural circuits involved in imitation and perspective-taking. *Neuroimage*, 31(1), 429-39.
- Jakobson, L.S., Archibald, Y.M., Carey, D.P., & Goodale, M.A. (1991). A kinematic analysis of reaching and grasping movements in a patient recovering from optic ataxia. *Neuropsychologia*, 29(8), 803-9.
- Jasper, H.H. (1958). The ten-twenty electrode system of the International Federation. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol Suppl*, 10, 371-375.
- Jeannerod, M. (1986a). The formation of finger grip during prehension. A cortically mediated visuomotor pattern. *Behav Brain Res*, 19(2), 99-116.
- Jeannerod, M. (1986b). Mechanisms of visuomotor coordination: a study in normal and brain-damaged subjects. *Neuropsychologia*, 24(1), 41-78.
- Jeannerod, M., Decety, J., & Michel, F. (1994). Impairment of grasping movements following a bilateral posterior parietal lesion. *Neuropsychologia*, 32(4), 369-80.
- Johansson, G. (1973). Visual perception of biological motion and a model of its analysis. *Percept & Psychophys*, 14, 202-211.
- Jouffrais, C., & Boussaoud, D. (1999). Neuronal activity related to eye-hand coordination in the primate premotor cortex. *Exp Brain Res*, 128(1-2), 205-9.
- Karl, A., Birbaumer, N., Lutzenberger, W., Cohen, L.G., & Flor, H. (2001). Reorganization of motor and somatosensory cortex in upper extremity amputees with phantom limb pain. *J Neurosci*, 21(10), 3609-18.
- Karl, A., Diers, M., & Flor, H. (2004). P300-amplitudes in upper limb amputees with and without phantom limb pain in a visual oddball paradigm. *Pain*, 110(1-2), 40-8.
- Kilner, M.J., Vargas, C., Duval, S., Blakemore, S.J., & Sirigu, A. (2004). Motor activation prior to observation of a predicted movement. *Nature Neuroscience*, 7(12), 1299-1301.

- Klem, G.H., Luders, H.O., Jasper, H.H., & Elger, C. (1999). The ten-twenty electrode system of the International Federation. The International Federation of Clinical Neurophysiology. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol Suppl*, 52, 3-6.
- Knoblich, G., & Flach, R. (2001). Predicting the effects of actions: interactions of perception and action. *Psychol Sci*, 12(6), 467-72.
- Knoblich, G., & Prinz, W. (2001). Recognition of self-generated actions from kinematic displays of drawing. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 27(2), 456-65.
- Koski, L., Wohlschlager, A., Bekkering, H., Woods, R.P., Dubeau, M.C., Mazziotta, J.C., & Iacoboni, M. (2002). Modulation of motor and premotor activity during imitation of target-directed actions. *Cereb Cortex*, 12(8), 847-55.
- Kozlowski, L., & Cutting, J.E. (1977). Recognizing the sex of a walker from dynamic point-light displays. *Perception and Psychophysics*, 21, 575-580.
- Kutas, M., & Donchin, E. (1980). Preparation to respond as manifested by movement-related brain potentials. *Brain Res*, 202(1), 95-115.
- Lajoie, Y., Paillard, J., Teasdale, N., Bard, C., Fleury, M., Forget, R., & Lamarre, Y. (1992). Mirror drawing in a deafferented patient and normal subjects: visuoproprioceptive conflict. *Neurology*, 42(5), 1104-6.
- Lotze, M., Flor, H., Grodd, W., Larbig, W., & Birbaumer, N. (2001). Phantom movements and pain. An fMRI study in upper limb amputees. *Brain*, 124(Pt 11), 2268-77.
- Loula, F., Prasad, S., Harber, K., & Shiffrar, M. (2005). Recognizing people from their movement. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 31(1), 210-20.
- Luck, S.J. (2005). The Design and Interpretation of ERP Experiments. In Gazzaniga (Ed.), *An Introduction to the Event-Related Potential Technique* (pp. pp 51-98). London: The MIT Press.
- Maeda, F., Kleiner-Fisman, G., & Pascual-Leone, A. (2002). Motor facilitation while observing hand actions: specificity of the effect and role of observer's orientation. *J Neurophysiol*, 87(3), 1329-35.
- Maravita, A., Spence, C., Sergent, C., & Driver, J. (2002). Seeing your own touched hands in a mirror modulates cross-modal interactions. *Psychol Sci*, 13(4), 350-5.
- Melzack, R. (1990). Phantom limbs and the concept of a neuromatrix. *Trends Neurosci*, 13(3), 88-92.
- Mercier, C., Reilly, K.T., Vargas, C.D., Aballea, A., & Sirigu, A. (2006). Mapping phantom movement representations in the motor cortex of amputees. *Brain*, 129(Pt 8), 2202-10.
- Michel, C., Rossetti, Y., Rode, G., & Tilikete, C. (2003). After-effects of visuo-manual adaptation to prisms on body posture in normal subjects. *Exp Brain Res*, 148(2), 219-26.
- Miller, J., & Hackley, S.A. (1992). Electrophysiological evidence for temporal overlap among contingent mental processes. *J Exp Psychol Gen*, 121(2), 195-209.

- Minelli, A., Marzi, C.A., & Girelli, M. (2007). Lateralized readiness potential elicited by undetected visual stimuli. *Exp Brain Res*, 179(4), 683-90.
- Mishkin, M., Lewis, M.E., & Ungerleider, L.G. (1982). Equivalence of parieto-preoccipital subareas for visuospatial ability in monkeys. *Behav Brain Res*, 6(1), 41-55.
- Mon-Williams, M., Wann, J.P., Jenkinson, M., & Rushton, K. (1997). Synaesthesia in the normal limb. *Proc Biol Sci*, 264(1384), 1007-10.
- Mordkoff, J.T., & Gianaros, P.J. (2000). Detecting the onset of the lateralized readiness potential: a comparison of available methods and procedures. *Psychophysiology*, 37(3), 347-60.
- Morton, S.M., Lang, C.E., & Bastian, A.J. (2001). Inter- and intra-limb generalization of adaptation during catching. *Exp Brain Res*, 141(4), 438-45.
- Naito, E., & Ehrsson, H.H. (2001). Kinesthetic illusion of wrist movement activates motor-related areas. *Neuroreport*, 12(17), 3805-9.
- Naito, E., Roland, P.E., & Ehrsson, H.H. (2002). I feel my hand moving: a new role of the primary motor cortex in somatic perception of limb movement. *Neuron*, 36(5), 979-88.
- Nico, D., Daprati, E., Rigal, F., Parsons, L., & Sirigu, A. (2004). Left and right hand recognition in upper limb amputees. *Brain*, 127(Pt 1), 120-32.
- Nougier, V., Bard, C., Fleury, M., Teasdale, N., Cole, J., Forget, R., Paillard, J., & Lamarre, Y. (1996). Control of single-joint movements in deafferented patients: evidence for amplitude coding rather than position control. *Exp Brain Res*, 109(3), 473-82.
- Ojemann, J.G., & Silbergeld, D.L. (1995). Cortical stimulation mapping of phantom limb rolandic cortex. Case report. *J Neurosurg*, 82(4), 641-4.
- Okada, Y.C., Williamson, S.J., & Kaufman, L. (1982). Magnetic field of the human sensorimotor cortex. *Int J Neurosci*, 17(1), 33-8.
- Oouchida, Y., Okada, T., Nakashima, T., Matsumura, M., Sadato, N., & Naito, E. (2004). Your hand movements in my somatosensory cortex: a visuo-kinesthetic function in human area 2. *Neuroreport*, 15(13), 2019-23.
- Parsons, L.M. (1987). Imagined spatial transformations of one's hands and feet. *Cogn Psychol*, 19(2), 178-241.
- Parsons, L.M. (1994). Temporal and kinematic properties of motor behavior reflected in mentally simulated action. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 20(4), 709-30.
- Pascual-Leone, A., Peris, M., Tormos, J.M., Pascual, A.P., & Catala, M.D. (1996). Reorganization of human cortical motor output maps following traumatic forearm amputation. *Neuroreport*, 7(13), 2068-70.
- Perenin, M.T., & Vighetto, A. (1988). Optic ataxia: a specific disruption in visuomotor mechanisms. I. Different aspects of the deficit in reaching for objects. *Brain*, 111 (Pt 3), 643-74.

- Pfurtscheller, G., & Berghold, A. (1989). Patterns of cortical activation during planning of voluntary movement. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 72(3), 250-8.
- Pisella, L., Sergio, L., Blangero, A., Torchin, H., Vighetto, A., & Rossetti, Y. (2009). Optic ataxia and the function of the dorsal stream: Contributions to perception and action. *Neuropsychologia*.
- Plooy, A., Tresilian, J.R., Mon-Williams, M., & Wann, J.P. (1998). The contribution of vision and proprioception to judgements of finger proximity. *Exp Brain Res*, 118(3), 415-20.
- Prablanc, C., Echallier, J.E., Jeannerod, M., & Komilis, E. (1979). Optimal response of eye and hand motor systems in pointing at a visual target. II. Static and dynamic visual cues in the control of hand movement. *Biol Cybern*, 35(3), 183-7.
- Ramachandran, V.S., & Hirstein, W. (1998). The perception of phantom limbs. The D. O. Hebb lecture. *Brain*, 121 (Pt 9), 1603-30.
- Ramachandran, V.S., & Rogers-Ramachandran, D. (1996). Synaesthesia in phantom limbs induced with mirrors. *Proc Biol Sci*, 263(1369), 377-86.
- Ramachandran, V.S., Stewart, M., & Rogers-Ramachandran, D.C. (1992). Perceptual correlates of massive cortical reorganization. *Neuroreport*, 3(7), 583-6.
- Redding, G.M., Rossetti, Y., & Wallace, B. (2005). Applications of prism adaptation: a tutorial in theory and method. *Neurosci Biobehav Rev*, 29(3), 431-44.
- Rizzolatti, G., & Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annu Rev Neurosci*, 27, 169-92.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain Res Cogn Brain Res*, 3(2), 131-41.
- Rizzolatti, G., Fogassi, L., & Gallese, V. (2001). Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nat Rev Neurosci*, 2(9), 661-70.
- Rizzolatti, G., & Matelli, M. (2003). Two different streams form the dorsal visual system: anatomy and functions. *Exp Brain Res*, 153(2), 146-57.
- Ro, T., Wallace, R., Hagedorn, J., Farne, A., & Pienkos, E. (2004). Visual enhancing of tactile perception in the posterior parietal cortex. *J Cogn Neurosci*, 16(1), 24-30.
- Romaiguere, P., Anton, J.L., Roth, M., Casini, L., & Roll, J.P. (2003). Motor and parietal cortical areas both underlie kinaesthesia. *Brain Res Cogn Brain Res*, 16(1), 74-82.
- Rossetti, Y., Desmurget, M., & Prablanc, C. (1995). Vectorial coding of movement: vision, proprioception, or both? *J Neurophysiol*, 74(1), 457-63.
- Rossetti, Y., Revol, P., McIntosh, R., Pisella, L., Rode, G., Danckert, J., Tilikete, C., Dijkerman, H.C., Boisson, D., Vighetto, A., Michel, F., & Milner, A.D. (2005). Visually guided reaching: bilateral posterior parietal lesions cause a switch from fast visuomotor to slow cognitive control. *Neuropsychologia*, 43(2), 162-77.
- Roux, F.E., Lotterie, J.A., Cassol, E., Lazorthes, Y., Sol, J.C., & Berry, I. (2003). Cortical areas involved in virtual movement of phantom limbs: comparison with normal subjects. *Neurosurgery*, 53(6), 1342-52; discussion 1352-3.

- Sacks, O. (1985). *L'Homme qui prenait sa femme pour un chapeau*.
- Sainburg, R.L., Lateiner, J.E., Latash, M.L., & Bagesteiro, L.B. (2003). Effects of altering initial position on movement direction and extent. *J Neurophysiol*, *89*(1), 401-15.
- Sakreida, K., Schubotz, R.I., Wolfensteller, U., & von Cramon, D.Y. (2005). Motion class dependency in observers' motor areas revealed by functional magnetic resonance imaging. *J Neurosci*, *25*(6), 1335-42.
- Sarlegna, F., Blouin, J., Bresciani, J.P., Bourdin, C., Vercher, J.L., & Gauthier, G.M. (2003). Target and hand position information in the online control of goal-directed arm movements. *Exp Brain Res*, *151*(4), 524-35.
- Schneider, G.E. (1969). Two visual systems. *Science*, *163*(870), 895-902.
- Séron, X., & Van Der Linden, M. (2002). *Traité de neuropsychologie clinique* (Vol. 1).
- Shenton, J.T., Schwoebel, J., & Coslett, H.B. (2004). Mental motor imagery and the body schema: evidence for proprioceptive dominance. *Neurosci Lett*, *370*(1), 19-24.
- Sherrington, C.S. (1906). *The integrative action of the nervous system*. New Haven.
- Sirigu, A., Cohen, L., Duhamel, J.R., Pillon, B., Dubois, B., Agid, Y., & Pierrot-Deseilligny, C. (1995). Congruent unilateral impairments for real and imagined hand movements. *Neuroreport*, *6*(7), 997-1001.
- Snijders, H.J., Holmes, N.P., & Spence, C. (2006). Direction-dependent integration of vision and proprioception in reaching under the influence of the mirror illusion. *Neuropsychologia*, aheadofprint.
- Soury, J. (1891). *Les fonctions du cerveau. Doctrines de l'Ecole de Strasbourg, doctrine de l'Ecole italienne*. Paris.
- Stein, B.E., & Meredith, M.A. (1993). *The merging of the senses*. Cambridge, Massachusetts, London, England: The MIT Press.
- Stenneken, P., Prinz, W., Bosbach, S., & Aschersleben, G. (2006). Visual proprioception in the timing of movements: evidence from deafferentation. *Neuroreport*, *17*(5), 545-8.
- Tsao, J.C. (1950). Mixed distribution of practice in mirror drawing. *J Exp Psychol*, *40*(6), 572-5.
- van Beers, R.J., Sittig, A.C., & Denier van der Gon, J.J. (1999). Localization of a seen finger is based exclusively on proprioception and on vision of the finger. *Exp Brain Res*, *125*(1), 43-9.
- van Beers, R.J., Sittig, A.C., & Gon, J.J. (1999). Integration of proprioceptive and visual position-information: An experimentally supported model. *J Neurophysiol*, *81*(3), 1355-64.
- Von Bonin, G., & Bailey, P. (1947). The neocortex of *Macaca mulatta*. In U.o.I. Press (Ed.), (pp. 136). Urbana Il.

- von Hofsten, C., & Rosblad, B. (1988). The integration of sensory information in the development of precise manual pointing. *Neuropsychologia*, 26(6), 805-21.
- Wann, J.P., & Ibrahim, S.F. (1992). Does limb proprioception drift? *Exp Brain Res*, 91(1), 162-6.
- Warren, D.H., & Cleaves, W.T. (1971). Visual-proprioceptive interaction under large amounts of conflict. *J Exp Psychol*, 90(2), 206-14.
- Weiss, T., Miltner, W.H., Huonker, R., Friedel, R., Schmidt, I., & Taub, E. (2000). Rapid functional plasticity of the somatosensory cortex after finger amputation. *Exp Brain Res*, 134(2), 199-203.
- Welch, R.B., & Warren, D.H. (1986). Intersensory interactions. In J.P. Thomas (Ed.), *Handbook of Perception and Human Performance* (Vol. 1: Sensory Processes and Perception, pp. 25-21 - 25-36). New-York.
- Wolpert, D.M., & Ghahramani, Z. (2000). Computational principles of movement neuroscience. *Nat Neurosci*, 3 Suppl, 1212-7.
- Zihl, J., von Cramon, D., & Mai, N. (1983). Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage. *Brain*, 106 (Pt 2), 313-40.



2009/1 Poursuivre par la perte M/09

ARTICLES

ARTICLE 1 :

Modulation de l'activité corticale motrice par l'image de la main.

Pascale TOUZALIN-CHRETIEN, Solange EHRLER and André DUFOUR (sous presse)

Visual feedback of a static hand prepared to move modulates subsequent cortical motor activity. *NeuroReport*

Signalement bibliographique ajouté par le :

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG
Service Commun de Documentation

Visual feedback of a hand prepared to move modulates cortical motor activity

TOUZALIN-CHRETIEN Pascale, EHRLER Solange, DUFOUR André

NeuroReport, 2009, vol. 20, n° 15, pages 1361-1365

Copyright: © 2009 Lippincott Williams & Wilkins, Inc.

Pages 146-150 :

La publication présentée ici dans la thèse est soumise à des droits détenus par un éditeur commercial.

Les utilisateurs de l'UdS peuvent consulter cette publication sur le site de l'éditeur :

<http://dx.doi.org/10.1097/WNR.0b013e3283313e9e>

La version imprimée de cette thèse peut être consultée à la bibliothèque ou dans un autre établissement via une demande de prêt entre bibliothèques (PEB) auprès de nos services :

<http://www-sicd.u-strasbg.fr/services/peb/>

ARTICLE 2 :

Activation corticale motrice induite par un miroir

Pascale TOUZALIN-CHRETIEN and André DUFOUR (2008) Motor cortex activation induced by a mirror : evidence from lateralized readiness potential. *Journal of Neurophysiology*, Jul. 100 (1): 19-23.

Signalement bibliographique ajouté par le :

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG
Service Commun de Documentation

Motor Cortex Activation Induced by a Mirror: Evidence From Lateralized Readiness Potentials

Pascale TOUZALIN-CHRETIEN and André DUFOUR

Journal of Neurophysiology, 2008, vol. 100, pages 19-23

© 2008 by the The American Physiological Society

Pages 153-157 :

La publication présentée ici dans la thèse est soumise à des droits détenus par un éditeur commercial.

Les utilisateurs de l'UdS peuvent consulter cette publication sur le site de l'éditeur :

<http://dx.doi.org/10.1152/jn.90260.2008>

La version imprimée de cette thèse peut être consultée à la bibliothèque ou dans un autre établissement via une demande de prêt entre bibliothèques (PEB) auprès de nos services :

<http://www-sicd.u-strasbg.fr/services/peb/>

ARTICLE 3 :

Importance de la vision ou de la représentation de la main dans l'intégration visuoproprioceptive : étude électrophysiologique

Pascale TOUZALIN-CHRETIEN, Solange EHRLER and André DUFOUR (sous presse).

Importance of vision and representation of the hand in visuoproprioceptive integration :
evidence from ERP

Cerebral Cortex.

Dominance of vision over proprioception on motor programming: Evidence from ERP

Pascale Touzalin-Chretien¹, Solange Ehrler² & André Dufour¹

*¹Laboratoire d'Imagerie et de Neurosciences Cognitives,
CNRS-UdS, 21 rue Becquerel, 67087 Strasbourg, France*

Tel.: +33 3 88 10 67 35, fax: +33 3 88 10 62 45

*²Centre de Réadaptation Fonctionnelle Clémenceau, 45 bvd Clémenceau, 67000
Strasbourg, France.*

Corresponding author: Pascale Touzalin-Chretien (pascale.touzalin@linc.u-strasbg.fr)

*Running title: **visual influence on motor control***

Abstract

The brain determines positions and movements of body parts from inputs arising at least from vision and proprioception. Using the brain event-related potential called the lateralized readiness potential, which reflects motor cortical activity during motor programming, we showed in a motor task that viewing one hand in a sagittal mirror – giving the impression to see the opposite hand– generated activity in the motor cortex of the seen hand (i.e., of the nonmoving hand hidden behind the mirror). The visual influence on cortical motor region occurred even when the proprioceptive input related to the real opposite effector was not aligned on the visual feedback of the hand given by the mirror. This dominance vision over proprioception was greatly reduced when the task was executed in the dark with hand position represented by small lights fixed on the moving hand, with no motor activity being recorded in the cortical area of the inactive hand. These results give new insights into how the brain weights and integrates visual and proprioceptive information in motor control.

Keywords: LRP, mirror paradigm, motor control, perception.

The brain determines the position and movements of the hand from inputs from at least two senses: vision (the viewed position of the hand initially in an eye-centered reference frame) and proprioception (the felt position of the hand via muscle and joint receptors). Interactions between these two sensory inputs have been described in experiments inducing conflicts between vision and proprioception (Berberovic and Mattingley 2003; Hay et al. 1965; Michel et al. 2003; Michel et al. 2003; Rossetti et al. 1993) and in experiments with sensory-deficit patients, such as deafferented subjects and amputees (*Lajoie et al. 1992; Nico et al. 2004; Stenneken et al. 2006; Stenneken et al. 2006*).

It has been shown in healthy subjects that combined visual and proprioceptive information (when both are available) improves the performance of hand localization tasks relative to an unimodal condition of only vision or proprioception (van Beers et al. 1999). The weighting given to vision and proprioception in the central nervous system is still debated, but it has often been proposed that estimating the hand position relies more on vision than on proprioception (Hay et al. 1965; Mon-Williams et al. 1997; Rossetti et al. 1995). Indeed, incorrect visual feedback on the position of one hand, such as induced using prism spectacles, has been shown to bias the feeling of where that hand is in space. Prisms disrupt the usual congruence between proprioceptive and visual information by deviating the visual field unilaterally. However, it has also been shown that the role of proprioception in hand localization increases in a degraded viewing environment, such as when the task is completed in darkness with the limb position indicated only by a light-emitting diode (LED) taped to the finger (Mon-Williams et al. 1997). Vision and proprioception participate also in motor control and in guiding limb movements. Thus, using prisms to change the visual input leads also to reaching and pointing errors due to misperception of the location of visual targets relative to the limb (Rossetti et al. 1995). Motor control has also been shown to be affected by incongruent visuoproprioceptive inputs produced by a frontal mirror (Lajoie et al., 1992). Interestingly, differences have been noted in the behaviors of a deafferented patient without proprioception and normal controls in a mirror-based drawing task in which subjects

had to trace a six-pointed star pattern as fast and accurately as possible while viewing the image of the drawing hand in a frontal mirror. Under this condition, Lajoie et al. (1992) showed that healthy subjects required several trials to attain the performance of a patient suffering a total loss of proprioception. For normal subjects, the inversion of visual coordinates induced by the mirror produced the need for a visual recalibration of proprioception, whereas it appeared to be a simple visual tracking task to the deafferented patient. Fascinating clinical observations in upper limb amputees have also been reported by Ramachandran and Rogers-Ramachandran (1996). In their studies, a mirror was oriented in the midsagittal plane of traumatic amputees with the reflective surface facing the intact limb. In that scenario, the hand in the mirror occupied the place of the amputated hand. Some patients described vivid kinesthetic sensations in the missing hand when movements of the valid one were visually superimposed at the place of the missing hand using a lateral mirror. These observations have led to use the mirror as a therapeutic tool that has shown efficiency in accelerating recovery of function from a wide range of neurological disorders such as phantom pain and peripheral nerve injury (see Ramachandran and Altschuler 2009 for a review). It has been shown in normally limbed subjects that illusions of ownership of a hand seen in a mirror is not required to bias proprioception (Holmes et al. 2006) and even that a discrepancy between proprioception and vision of the body, enabled by the means of two mirrors, allows one to feel as if his is standing outside himself (Altschuler and Ramachandran 2007). These observations question the extent to which the felt position of a body part is influenced by visual input. Holmes et al. (2004, 2006) addressed this question by manipulating the position of the right hand hidden behind a mirror while controlling visual cues concerning either its position or appearance using a lateral mirror reflection of the real hand, a rubber hand, or a wooden block. The results indicated that the visual cue strongly affected the reaching performance: a proprioceptive bias was evident when the apparent position of the hand in the mirror and the actual position of the hidden hand were incongruent, but also when a rubber hand was viewed in the mirror. The reaching bias recorded when viewing a wooden block was significantly smaller than in hand and rubber

hand conditions, indicating the importance of vision itself and the features of the available visual information. These results confirm that reaching movements are guided by a combination of visual and proprioceptive cues, and highlight the role that vision may play as a kinesthetic surrogate in the human sensory system. In the mirror situation, visual cues may have influenced the representation of the arm position. Pointing and reaching errors in the mirror and prism paradigms provide a behavioral measure of variations of proprioceptions weighting relative to that of vision, but there is little physiological evidence of this phenomenon. Anatomically, some areas of convergence of visual and proprioceptive information have been localized in both animal and human brains (Ehrsson et al. 2004; Graziano 1999). Neurophysiological studies using fMRI in healthy humans have associated activity in the premotor cortex with the feeling of ownership of a seen limb (Ehrsson et al., 2004), and have localized right temporoparietal cortex activation during visuoproprioceptive conflict (Balslev et al. 2005). More importantly, activation of the primary motor cortex (M1) has been observed during the proprioceptive perception of limb movement, even if the limb itself is not moving (Naito et al. 2002). The aim of the present study is to determine if this motor cortical activation can be shown when the perception of limb movement is given by vision.

If the motor areas receive visual and proprioceptive information to match tight temporal constraints of visuomotor control when executing a voluntary movement, and if vision plays a dominant role over the representation of the arm position, it could be hypothesized that the image of one hand that will execute a movement would lead to cortical motor programming related to the viewed hand, even if the real one will not move. We tested this hypothesis using experiments in which subjects performed movements with their right hand, which could only be seen in a sagittal mirror, thereby giving the impression that the left hand was performing the task. The hidden real left hand was in either a congruent or a completely incongruent position with respect to the viewed hand in the mirror. Activation of motor cortices related to the active and observed hands was assessed by analyzing the brain event-related potential (ERP) called the lateralized readiness potential (LRP), which reflects only movement-related parameters and effectively isolates activities that reflect only

lateralized response preparation. More importantly, neuroanatomical data from surface- and deep-electrode recordings have shown that the LRP is at least partly generated in the primary motor cortex (MI) (Gemba et al. 1990; Okada et al. 1982; Vaughan et al. 1968). In addition, the LRP component reflects response preparation and commences before muscle contraction begins, and therefore can occur in the absence of an overt response (de Jong et al. 1988; Galdo-Alvarez and Carrillo-de-la-Pena 2004; Miller and Hackley 1992; Minelli et al. 2007).

We hypothesized that observing movements of one's own hand in a mirror, giving the impression of movements of the opposite, nonmoving hand, will generate an LRP in relation to activations in the cortical motor regions of the nonmoving hands independently of its position (proprioceptive information). The critical observation is whether LRPs are observed or not under lateral visual feedback condition.

EXPERIMENT 1

Experiment 1 investigated whether the view of a left hand executing an action induces motor preparatory activity in the right motor cortex. We examined the influence of viewing the reflection of the right hand in a sagittal mirror (giving the impression of seeing the left hand) while the real left hand was in either a congruent or an incongruent position related to the image of the reflected hand in the mirror.

Materials and Methods

Participants

Eight healthy paid volunteers (two males, six females; mean age 32.2 years) were enrolled in the experiment. Seven of the participants reported that they were right-handed. The experiment was approved by the local ethics committee, and the subjects gave their informed consent prior to participation.

Procedures

Subjects performed a forced-choice task unimanually under six different and randomly presented conditions, defined by different views of the responding hand and positions of the inactive hand. Participants were seated at a table in the experimental room. Depending on the experimental condition, a mirror was placed either vertically (in the middle of the table on the midsagittal plane of the subject with the reflective surface facing the right arm) or frontally (with the reflective surface facing the subject's right hand), or was absent (no-mirror condition). Two LEDs were placed on the table 3 cm apart, 50 cm from the subject, and on the side of the responding hand, with two response keys placed beside the LEDs (figure 1). Subjects were instructed to maintain eye fixation between the two target lights. The LEDs were switched on randomly for 200 ms, and subjects were asked to press – as quickly as possible – the upper (lower) button when the upper (lower) LED was switched on under the following six conditions:

1. Participants had a direct view of the right (performing) hand (no-mirror condition).
2. The task was performed using the left hand as per condition 1 (i.e., with a direct view of the performing hand, corresponding to the no-mirror condition).
3. Subjects performed the task with the right hand with the sagittal mirror, which gave the impression of a direct view of the left (inactive) hand. The real left hand was placed on the table symmetrically to the responding hand (in congruence with the image in the mirror).
4. Similar to condition 3, but participants kept their left hand closed (fist) behind the mirror (in an incongruent position compared to the image in the mirror).
5. Similar to condition 3, but the left arm was positioned behind the back of the subject (in an incongruent position).
6. The mirror was placed frontally, giving visual feedback on the right hand in a frontal view.

An opaque cover was used to prevent direct vision of the right performing hand in all conditions involving a mirror (conditions 3–6). One hundred and thirty trials randomly spaced

from 2600 to 3000 ms (from the subject's response to onset of the next trial) were performed under each condition.

[Insert Figure 1 about here please]

Electrophysiological recordings

Electroencephalographs (EEG) were recorded using Ag/AgCl active electrodes (BioSemi) mounted in an elastic cap. The electrodes were placed at sites C3 and C4 according to the 10-20 system (Klem et al. 1999) above the hand area of the left and right motor cortices, and sampled at 512 Hz (bandpass filtered from 0.02 to 100 Hz, with off-line digital smoothing with a 10-Hz cutoff). To monitor ocular artifacts, vertical electrooculographic (VEOG) potentials were recorded from bipolar derivations using Ag/AgCl electrodes placed above and below the right eye, and filtered with the same parameters as the EEG data. These artifacts related to the task and could reflect either eye blinks or visual displacement to the hand or target lights. Horizontal electrooculographic potentials were not recorded because a) no lateral distractor was present and b) vertical electrooculographic derivations were sensitive enough to detect horizontal eye movements. The muscle activity of both hands was recorded by electromyography (EMG) using bipolar derivations placed at sites on the ventral forearm that roughly trisected the wrist–elbow distance and bandpass filtered from 0.3 to 500 Hz..

Ocular, cerebral and muscular artifact rejection and the duration of the averaging epoch ranged from 200 ms before stimulus onset to 500 ms after stimulus onset. Segments containing any eye movements or muscular movements from the non-performing hand were excluded from the analysis. After rejecting invalid trials data analyses were performed on a mean of 119.5 trials per condition and subject.

EEG analysis: To calculate response-specific lateralization according to the viewed hand, event related potentials (ERPs) were computed separately for each of the six conditions defined by the visual feedback of the performing hand, and were subjected to the following two-step subtraction procedure that accounted for unilateral motor activity evoked by voluntary movements: (1) the difference in waveforms between sites C3 and C4 was calculated for each trial and condition, and (2) the averaged waveform for trials under conditions 2-5 was subtracted from the averaged waveform for trials under condition 1, leading to five different waveforms. This analysis meant that a comparison of conditions 1 and 2 should measure the classic LRP (i.e., response preparation/execution for either the left or right hand), and can be written as:

$$\text{LRP} = (\text{C3} - \text{C4})_{\text{right hand (condition 1)}} - (\text{C3} - \text{C4})_{\text{left hand (condition 2)}}$$

Comparison of conditions 1 and 3 should measure the LRP due to hand vision in the lateral mirror in the congruent visuoproprioceptive condition; comparison of conditions 1 and 4 should measure the LRP due to hand vision in the lateral mirror in the presence of weak visuoproprioceptive incongruency (only the posture of the left and viewed hands differed); and comparison of conditions 1 and condition 5 should measure the LRP due to hand vision in the lateral mirror in the presence of strong visuoproprioceptive incongruency (spatial positions differing between the left and viewed hands). Conditions 1 and 6 were also compared as a control waveform, in which no LRP was expected. Indeed, subtracting a negative waveform induced by the movement of the right hand (condition 1) from a similar negative waveform induced by the movement of the right hand seen in the frontal mirror (condition 6) should result in a baseline waveform, and this was termed the control potential.

Electrophysiological results

Analysis of presubtracted and lateralized waveforms recorded by electrodes at sites C3 and C4 has been shown to be redundant (Miller and Hackley 1992). Consequently, we performed statistical analyses only on LRPs. The five waveforms from the six conditions are illustrated in Figure 2). ERP amplitudes were analyzed for 200 ms following LRP onset. The onset of

LRP was estimated for each subject using a segmented regression method, based on averaged ERPs (Mordkoff and Gianaros 2000). In this method the LRP onset was defined as the point of intersection between two straight lines fitted to the LRP waveform: one line fitted to the putative preonset segment of the LRP, and the other fitted to the segment that rose to the peak. Right and left hand movements under direct-view conditions yielded an LRP (condition 1 versus condition 2). In addition, and as anticipated, LRPs were observed when electrophysiological activity under lateral mirror view conditions – giving the impression that the left hand was performing the task – were subtracted from activity under direct view conditions (condition 1 versus condition 3, condition 1 versus condition 4, and condition 1 versus condition 5). This observation indicates that activation of the left hand motor areas (right hemisphere) were associated with a right hand response that was independent of the position of the hidden real left hand. Unexpectedly, a small lateralized potential was also present with a frontal view of the moving hand (control potential: condition 1 versus condition 6), suggesting activity in the right hemisphere, although it was significantly lower than the classic and lateral-mirror-induced LRPs.

[Insert Figure 2 A, B, C, D and E about here please]

Inspections of waveforms (C3-C4) before the subtraction of conditions confirmed the hypothesis that activation of the left hand cortical motor areas (right hemisphere) were associated with a right hand response when viewed in the sagittally placed mirror. Figure 3B, C and D (grey lines) show that performance of a right hand movement under lateral mirror conditions (giving the impression that the left hand is performing the task) generates a signal that resembles the signal recorded when the left hand is performing the task (Figure 3A grey line). However, the effect of the right hand motor execution on the left cortical motor area is not abolished under lateral mirror conditions. Hence, a small negativity preceding the movement is observed over the contralateral hemisphere of the right hand under lateral

mirror conditions; this would be expected because M1 is an output motor area and a right hand movement has been executed. Figure 3E indicates that the negativity observed in the control potential (condition 1 vs condition 6), which is more than a motor lateralization (ipsilateral enhancement), may be due to a modulation of the contralateral motor activity of M1 owing to the frontal visual feedback of the right hand.

This negative signal (related to the control potential, see Figure 2E) was not clearly visible for each subject, so the mean amplitude of the control potential waveform was computed for 200 ms after the mean latency between the LRP and the three LRPs induced by the mirror (which was 205 ms). The control potential differed significantly from the 0 baseline, $t_7 = -4.89$, $p = 0.002$. Analysis of variance showed a significant difference in amplitudes ($F(4,28) = 14.31$, $p < 0.001$, Figure 2), and the post-hoc Newman-Keuls test showed a significant difference between all LRPs (classic LRP and the three lateral mirror induced LRPs) and the control potential ($p < 0.05$), whereas amplitudes of the classic and lateral-mirror-induced LRPs did not differ significantly. Importantly, in the lateral-mirror conditions, even when the EEG deflection was observed in the hemisphere contralateral to the viewed hand, EMG records indicated that no actual movements were executed by this hand (i.e., the left hand placed behind the mirror, Figure 2B, C, D and E, EMG left hand). An ANOVA on EMG data indicates no difference between the amplitude between the baseline amplitude (defined by 200 ms preceding LRP onset for each of the four conditions) and the EMG amplitude recorded from the LRP onset to 200 ms after ($F(1,7) = 3.87$, $p = 0.09$).

In addition, it has to be noticed that different amplitudes are observed between the right hand cortical response and the left hand cortical response (figure 3A, black line and grey line respectively). This difference is significant, and is most likely due to the fact that almost all the participant of the study were right handed (7/8). Hence, the mean cortical response generated by a right hand movement could therefore be more important than the mean cortical response generated by a left hand movement.

[Insert Figure 3A, B, C, D and E about here please]

Latency measures: A repeated measures analysis revealed a significant difference between onsets of the four LRPs. The classic LRP began at a mean of 145 ms following stimulus onset. This latency was shorter than that for all three LRPs induced by the lateral-mirror view (246 ms for the LRP induced by the lateral mirror, 208 ms for the LRP with left hand fist ed LRP and 221 ms for the LRP with left hand in the back, $p < 0.05$ for the three post-hoc comparisons, Newman-Keuls test). Inspection of the (C3-C4) curves plotted in figure 3 B, C and D shows that in conditions 3, 4 and 5 (grey lines), the initial response is in the direction expected from a motor output signal (of the actually moving hand) to decrease only after 250ms. This explains the longer latency of the LRP for these conditions.

Behavioral results

Average reaction times (RT) for each condition are shown in Table 1. Although reaction times differed significantly among conditions ($F(4, 28) = 4.5, p = 0.006$), significant differences were only observed between conditions 1 (direct view of the right hand) and 6 (frontal mirror view) and between conditions 4 (lateral mirror view with the left hand close behind the mirror) and 6 ($p = 0.004$ and $p = 0.03$, respectively, Newman-Keuls test). These differences may reflect levels of difficulty linked to the spatial uncertainty of the positions of the response keys under mirror conditions, with the easiest condition being condition 1 (direct view of the right hand, mean = 649 ms), and most difficult being condition 6 (frontal mirror view, mean = 760 ms). All other comparisons were not significant, but a trend in increased RT was observed for almost all other conditions when compared with the direct view condition. However, care should be taken in drawing conclusions about the absence of differences among conditions because only eight subjects participated in the present experiment, yielding low statistical power.

[Insert Table 1 about here please]

Discussion

The results of experiment 1 indicate that vision of an image of one's own hand is sufficient to generate cortical activity related to that hand, even if the opposite hand actually performs the movement. Furthermore, we observed a lateralized motor activation even when the proprioceptive information of the hidden hand was not aligned with the visual information of the image of the hand in the lateral mirror. Indeed, when the real left hand was positioned behind the participant's back, the vision of that hand in a proprioceptively possible (but different) position generated activity in the right hemisphere. The sole difference between the classic LRP and the sagittal mirror-induced LRPs was in term of latency, explained by the fact that the sagittal mirror conditions generated first a cortical motor activity in the direction expected from a motor output signal (emerging in the left hemisphere) before changing direction (in the right hemisphere). Moreover, the reversion of the potential occurred before any visual information of movement was available, indicating not only that a motor potential was recorded in absence of an overt movement (de Jong et al. 1988; Galdo-Alvarez and Carrillo-de-la-Pena 2004; Miller and Hackley 1992; Minelli et al. 2007), but also that the brain can makes predictions of expected sensory consequences of actions (Blakemore et al. 2002), even in the mirror condition. Forward models have been proposed to explain the causal relationship between actions and their sensory consequences by using an efference copy of the motor command to make a prediction of the sensory consequences of the movement. Thus, in the present study a motor activation related to the visual feedback of the hand could reflect a process aimed to reduce the discrepancy resulting form the comparison between the predicted and actual sensory feedback.

Frontal viewing of the right hand – even though it appears as a left hand – did not generate a motor activity in the right hemisphere. In the frontal and sagittal mirror conditions, the positions of the hidden real left hand and the viewed left hand (either in the frontal or sagittal mirror) were incongruent. The clear presence of an LRP for the sagittal mirror but not for the frontal mirror might be due to coherence of the visual information of a left hand in an anatomically plausible position, even if the real left hand is not in that position: the viewed

hand is in a proprioceptively possible position in the lateral condition but not in the frontal condition. Postural information relating to the hidden left hand does not appear to interfere with motor activity that reflect the LRP. This is confirmed by the similarity of the LRPs in the visuoproprioceptive congruent and incongruent conditions; that is, motor activity appeared to be independent of the position of the inactive hand. This observation underlines the strength of the visual feature of the stimulus and questioned the extend to which the motor activity related to the hidden hand following a lateral-mirror view is exclusively based on visual information about the hand position. In order to determine whether the visual information about the hand is mandatory to record an LRP in the sagittal mirror condition, a second experiment was conducted. A way to give a feedback of hand position without relying on visual input is to reduce the intensity or resolution of visual information of the hand. Providing an incomplete visual information of the hand (induced by using only LEDs on the hand, in darkness) will allow to determine if visual features stimuli (hand) are necessary to obtain an LRP, that is, the activation of motor cortical areas through visual inputs of the *hand*.

EXPERIMENT 2

We conducted a second experiment to determine whether vision of the hand is crucial to generate a motor activity of a seen limb. Based on previous experimental findings (Mon-Williams et al. 1997; Plooy et al. 1998) that have shown that in a sparse visual environment visual dominance over proprioception decrease, we hypothesized that the privation of acute visual information about the hand would reduce the visual influence on motor regions. As a consequence, a poor visual information of the active hand through the lateral mirror would not be enough to elicit motor activity in the controlateral hemisphere, and no LRP would be expected. Information about the hand position and movement was restituted by the means of LEDs fixed on the active hand of participants placed in a dark experimental room.

Materials and Methods

Experiment 2 was completed in total darkness, and was identical to experiment 1 except as described below.

Participants

Ten healthy paid volunteers (five males, five females; mean age 26.6 years) were enrolled in experiment 2. Nine of the participants reported that they were right-handed, five of whom had participated in experiment 1.

Procedures

Visual information of the participant's performing hand was provided by 16 LEDs fixed to a black glove worn on the hand (three LEDs per finger, plus one on the back of the hand). The task in experiment 2 was performed under the following four randomly presented conditions defined by different views of the LEDs on the responding hands:

1. Participants performed the task with their right hand whilst receiving direct visual feedback on the position of this hand from the LEDs.
2. The task was performed using the left hand as per condition 1.
3. Subjects performed the task with the right hand with a sagittal mirror. The LEDs on the performing hand viewed in the mirror appeared to be at the position of the left hand.
4. The mirror was placed frontally, giving visual feedback on the positions of the LEDs in a frontal view.

In experiment 1, lateral mirror induced LRPs did not differ in amplitude or latency, and no LRP was expected in the darkness in the lateral mirror condition; therefore, this experiment did not include left hand close and left hand in participants back conditions. Before each condition, subjects actively moved their hand for 2 minutes while viewing the LEDs on the glove, in order to enhance the representation of their hand in the dark.

One hundred and thirty trials randomly spaced from 2600 to 3000 ms were performed under each condition. Subjects had to perform the same task as in experiment 1.

EEG recording

The recording method was the same as in experiment 1, except that data analyses were performed on a mean of 113.5 trials after artifact rejections. This mean did not differ significantly from the mean number of trials in experiment 1 (119.5), $F(4,13) = 0.89$, $p > 0.05$. Consequently, the number of artifact rejections was similar in both experiments.

Electrophysiological results

The same procedure as for experiment 1 was used to calculate response-specific lateralization depending on visual feedback. Average waveform outcomes from (C3-C4) for condition 2, 3 and 4 trials were subtracted from the average waveform outcomes from (C3-C4) for the condition 1 trials, which yielded the three waveforms illustrated in Figure 4.

[Insert Figure 4A, B and C about here please]

Right and left hand movements yielded a classic LRP (condition 1 versus condition 2), whereas no LRP was observed when the electrophysiological activity under lateral or frontal mirror-view conditions was subtracted from the activity under the direct-view condition (condition 1 versus condition 3 and condition 1 versus condition 4). The amplitude of the LRP was determined as described in experiment 1. For the two waveforms that did not exhibit an LRP, the amplitude was calculated from 129 ms (mean onset latency for LRP) to 329 ms. Statistical analysis showed significant differences among amplitudes of the three waveforms ($F(2,18) = 9.78$, $p = 0.001$). However, only the classic LRP differed significantly from the two waveforms for the lateral and frontal conditions ($p = 0.001$ and $p = 0.02$, respectively).

Although electrophysiological data can not be compared between experiment 1 and 2 because of experimental differences, we observe a notable difference between the two experiments in the amplitude of classic LRPs (right and left hand conditions). In experiment 2, the magnitude of the LRP was only 40% of that observed in experiment 1. This difference reflect the different lighting conditions in the two experiments; in experiment 1, the task was performed in a lit room, whereas in experiment 2, the task was conducted in darkness. Electrophysiological measurements are highly sensitive to the physical properties of the stimulus, including the luminance, which may have affected the global amplitude of the EEG trace (see Luck for the ERP technique, 2005). Hence, luminance has a global effect on electrophysiological data. The fact that we recorded a classic LRP in both experiments whereas we recorded a mirror induced LRP only in experiment 1 can not be explained by a luminance effect.

Behavioral results

Repeated measures analysis of reaction times showed no difference between conditions ($F(2,18) = 0,26, p = 0.77$, see table 1).

Discussion

In experiment 2, performed in total darkness, we degraded the visual information of the hand in order to test whether motor cortex activation related to one limb relies more on body representation or visual information of the limb. Visual information about the hand position was provided by a set of LEDs fixed to a glove worn on the participant's performing hand. In this condition, a classic LRP was observed for right and left hand movements. It should be noted that this LRP could be due solely to hand movements (i.e., not be related to any visual feedback), since it has been shown that vision of the hand is not necessary for generating this component (Coles 1989; Miller and Hackley 1992; Minelli et al., 2007) and, more importantly, since no LRP was observed in the lateral-view condition, in contrast to experiment 1. Hence, our results support our hypothesis since a representation of the hand,

which was achieved by a structure-from-motion process, was not sufficient to yield cortical motor activity. These results are consistent with previous findings that have shown that the performance of a hand localization task differs with the amount of visual information provided about the position of the hand (Mon-Williams et al. 1997).

GENERAL DISCUSSION

The aim of the present study was to determine if this motor cortical activation can be observed when the perception of limb movement is given by vision. Using an electrophysiological correlate of motor activation, partially generated in the primary motor cortex (namely the LRP), we found that viewing the position of one hand is sufficient to generate a cortical activity related to this hand, even if it is not the one that actually moves. Indeed, in experiment 1 we detected LRPs related to a hand seen in a sagittal mirror – indicating the presence of neural activity in the contralateral hemisphere related to this hand – while the other hand was active. Furthermore, we showed that this cortical activity does not depend on proprioceptive information, since LRPs were recorded even when the apparent position of the hand in the mirror and the real position of the hidden hand were incongruent.

The present study also showed that this cortical motor activation only occurs when acute visual information about the hand is available. When the visual information of the hand in the mirror was reduced to small lights (experiment 2), yielding its representation by means of a structure-from-motion process, no motor activity was recorded in the cortical area of the inactive hand. These results indicate that cortical motor activity relies on the viewed image of the hand rather than on its actual position, and that this cortical motor activity can be modulated by visual information.

The point along the perceptual processing pathway where cross-modal interactions take place is currently of great interest. Although some areas of convergence of multisensorial information have been localized in parietal areas, recent data from brain imaging studies suggest that cross-modal interactions occur at brain sites that were previously considered to be modality-specific (Calvert et al. 1999; Calvert et al. 1997). For example, an fMRI study

has shown that tactile stimulation of a hand enhances activity in the visual cortex when the touched hand is on the same side as the visual stimulus (Macaluso et al. 2000). Based on the connectivity of brain areas, these authors argue that this enhancement is mediated via back-projections from multimodal cortical areas. In the present study, activity modulation in the motor cortex could have been generated through the visual system via parietal areas (dorsal visual stream) where visual and kinesthetic inputs converge. Interestingly, similar activity was recorded in the motor cortex when the viewed and actual positions were incongruent. In accordance with our hypothesis, the motor cortex activity appeared to rely strongly on visual information. These results are in agreement with those of electrophysiological studies in monkeys, in that neurons with visual receptive fields centered on the animal's arm can be activated by illusory visual information about hand position achieved with a fake arm (Graziano 1999). Data indicates that neurons in the premotor cortex are influenced by the position of the arm and that this influence is both visual and proprioceptive and that the two influences converge in single neurons. Our results are also in line with the action/observation matching process, well known as the neuron mirror system. First described in monkeys area F5 (supposed to correspond to the Broca area, in the frontal premotor cortex in humans), neurons have been shown to become active both when the animal performs a specific motor action and when it observes a similar act done by others (Rizzolatti et al. 1996).

Although, evidence indicate that the LRP reflect activity only in the primary motor cortex, the presence of this component do not exclude an activation of premotor area in the condition of our experiment. Our results may also account for the presence of neuron within MI that are activated when observing one own's movements. This would be in accordance with studies that have shown greater motor evoked potentials recorded on hand muscles when MI is stimulated with TMS (Transcranial Magnetic Stimulation) while observing hands in a natural orientation to one's own (Maeda et al. 2002).

It should be noted that none of the motor cortex activities related to a seen limb in the mirror conditions (presence of LRPs) depended on illusions of ownership of the hand seen in the

mirror. Indeed, although participants did not have direct visual feedback on their real left hand (in the lateral-mirror conditions), no ambiguity was possible and all participants were aware of the presence of the mirror. A behavioral study has recently demonstrated that illusion of ownership is not a condition to bias proprioception (Holmes et al. 2006). Using a similar mirror paradigm to induce a conflict between vision and proprioception, these authors measured bias on reaching movements made with the hand hidden behind the mirror. They found that illusion of ownership of the seen hand was not strongly correlated with reaching performance. Thus, in the present study, the motor activity recorded in the contralateral brain area of the seen hand could reflect a relatively automatic process of adaptation to visual stimuli. In an other hand, our experimental set-up with the lateral mirror may also induce some processes of motor imagery, that is, mental rehearsals of movements without actual execution. There is behavioral and neuropsychological evidence that motor sequence imagery and execution share common neural structures (Decety 1996; Dominey et al. 1994). Combined to these data, our results indicate that MI could be among these shared structures.

The absence of an LRP in the lateral-mirror condition when the task was executed in experiment 2 is in agreement with previous behavioral studies that have found that subjects rely on what they feel rather than on what they see under dark conditions (Mon-Williams et al. 1997; Plooy et al. 1998). Degraded visual information about the hand might disrupt interaction between vision and proprioception, and thus the image in the mirror would not be interpreted as a left hand by the central nervous system. The absence of an LRP in this particular condition supports our hypothesis, suggesting the importance of specific visual features (e.g., shape), and that visual capture is not possible when these specific features are not available.

The present study has revealed an electrophysiological correlate of visuoproprioceptive integration. To determine the position of the hand, one uses at least two types of cues: the felt position (proprioception) and the seen position (vision). When visual information concerning the apparent position of the hand is provided, the brain appears to automatically

integrate that information even if it is not congruent with the proprioceptive information, suggesting that vision can bypass the peripheral information about limb position specified by muscle and joint receptors under certain circumstances. Unrestrained cortical motor activity due to visual information of hand position could be interpreted as an automatic process of recalibration that increases efficiency in particular visuomotor situations. This visual capture of proprioception has often been interpreted as the dominance of vision over proprioception. However, our results favor the presence of flexibility in the importance given to each modality (van Beers et al. 1999).

References

- Altschuler EL, Ramachandran VS. 2007. A simple method to stand outside oneself. *Perception*. 36: 632-634.
- Balslev D, Nielsen FA, Paulson OB, Law I. 2005. Right temporoparietal cortex activation during visuo-proprioceptive conflict. *Cereb Cortex*. 15: 166-169.
- Berberovic N, Mattingley JB. 2003. Effects of prismatic adaptation on judgements of spatial extent in peripersonal and extrapersonal space. *Neuropsychologia*. 41: 493-503.
- Blakemore SJ, Wolpert DM, Frith CD. 2002. Abnormalities in the awareness of action. *Trends Cogn Sci*. 6:237-242.
- Calvert GA, Brammer MJ, Bullmore ET, Campbell R, Iversen SD, David AS. 1999. Response amplification in sensory-specific cortices during crossmodal binding. *Neuroreport*. 10: 2619-2623.
- Calvert GA, Bullmore ET, Brammer MJ, Campbell R, Williams SC, McGuire PK, Woodruff PW, Iversen SD, David AS. 1997. Activation of auditory cortex during silent lipreading. *Science*. 276: 593-596.
- Coles MG. 1989. Modern mind-brain reading: psychophysiology, physiology, and cognition. *Psychophysiology*. 26: 251-269.
- Daprati E, Wriessnegger S, Lacquaniti F. 2007. Kinematic cues and recognition of self-generated actions. *Exp Brain Res*. 117: 31-34.
- de Jong R, Wierda M, Mulder G, Mulder LJ. 1988. Use of partial stimulus information in response processing. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*. 14: 682-692.
- Ehrsson HH, Spence C, Passingham RE. 2004. That's my hand! Activity in premotor cortex reflects feeling of ownership of a limb. *Science*. 305: 875-877.
- Galdo-Alvarez S, Carrillo-de-la-Pena MT. 2004. ERP evidence of MI activation without motor response execution. *Neuroreport*. 15: 2067-2070.
- Gemba H, Sasaki K, Tsujimoto T. 1990. Cortical field potentials associated with hand movements triggered by warning and imperative stimuli in the monkey. *Neurosci Lett*. 113: 275-280.
- Graziano MS. 1999. Where is my arm? The relative role of vision and proprioception in the neuronal representation of limb position. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 96: 10418-10421.
- Hay JC, Pick HL, Jr, Ikeda K. 1965. Visual capture produced by prism spectacles. *Psychon Sci*. 2: 215/216.
- Holmes NP, Crozier G, Spence C. 2004. When mirrors lie: 'visual capture' of arm position impairs reaching performance. *Cogn Affect Behav Neurosci*. 4: 193-200.
- Holmes NP, Snijders HJ, Spence C. 2006. Reaching with alien limbs: visual exposure to prosthetic hands in a mirror biases proprioception without accompanying illusions of ownership. *Percept Psychophys*. 68: 685-701.

- Klem GH, Luders HO, Jasper HH, Elger C. 1999. The ten-twenty electrode system of the International Federation. *The International Federation of Clinical Neurophysiology. Electroencephalogr Clin Neurophysiol Suppl.* 52: 3-6.
- Lajoie Y, Paillard J, Teasdale N, Bard C, Fleury M, Forget R, Lamarre Y. 1992. Mirror drawing in a deafferented patient and normal subjects: visuoproprioceptive conflict. *Neurology.* 42: 1104-1106.
- Luck SJ. 2005. The design and interpretation of ERP experiments. In: Gazzaniga MS: editor. *An introduction to the event-related potential technique.* London: The MIT press. p. 51-98.
- Macaluso E, Frith CD, Driver J. 2000. Modulation of human visual cortex by crossmodal spatial attention. *Science.* 289: 1206-1208.
- Michel C, Pisella L, Halligan PW, Luauté J, Rode G, Boisson D, Rossetti Y. 2003. Simulating unilateral neglect in normals using prism adaptation: implications for theory. *Neuropsychologia.* 41: 25-39.
- Michel C, Rossetti Y, Rode G, Tilikete C. 2003. After-effects of visuo-manual adaptation to prisms on body posture in normal subjects. *Exp Brain Res.* 148: 219-226.
- Miller J, Hackley SA. 1992. Electrophysiological evidence for temporal overlap among contingent mental processes. *J Exp Psychol Gen.* 121: 195-209.
- Minelli A, Marzi CA, Girelli M. 2007. Lateralized readiness potential elicited by undetected visual stimuli. *Exp Brain Res.* 179: 683-690.
- Mon-Williams M, Wann JP, Jenkinson M, Rushton K. 1997. Synaesthesia in the normal limb. *Proc Biol Sci.* 264: 1007-1010.
- Mordkoff JT, Gianaros PJ. 2000. Detecting the onset of the lateralized readiness potential: a comparison of available methods and procedures. *Psychophysiology.* 37: 347-360.
- Naito E, Roland PE, Ehrsson HH. 2002. I feel my hand moving: a new role of the primary motor cortex in somatic perception of limb movement. *Neuron.* 36: 979-988.
- Nico D, Daprati E, Rigal F, Parsons L, Sirigu A. 2004. Left and right hand recognition in upper limb amputees. *Brain.* 127: 120-132.
- Okada YC, Williamson SJ, Kaufman L. 1982. Magnetic field of the human sensorimotor cortex. *Int J Neurosci.* 17: 33-38.
- Plooy A, Tresilian JR, Mon-Williams M, Wann JP. 1998. The contribution of vision and proprioception to judgements of finger proximity. *Exp Brain Res.* 118: 415-420.
- Press C, Heyes C, Haggard P, Eimer M. 2008. Visuotactile learning and body representation: An ERP study with rubber hand and rubber objects. *J Cog Neurosci.* 20:312-323;
- Ramachandran VS, Altschuler EL. 2009. The use of visual feedback, in particular mirror visual feedback, in restoring brain function. *Brain.* 132: 1693-1710.
- Ramachandran VS, Rogers-Ramachandran D. 1996. Synaesthesia in phantom limbs induced with mirrors. *Proc Biol Sci.* 263: 377-386.

Rossetti Y, Desmurget M, Prablanc C. 1995. Vectorial coding of movement: vision, proprioception, or both? *J Neurophysiol.* 74: 457-463.

Rossetti Y, Koga K, Mano T. 1993. Prismatic displacement of vision induces transient changes in the timing of eye-hand coordination. *Percept Psychophys.* 54: 355-364.

Stenneken P, Prinz W, Bosbach S, Aschersleben G. 2006. Visual proprioception in the timing of movements: evidence from deafferentation. *Neuroreport.* 17: 545-548.

Stenneken P, Prinz W, Cole J, Paillard J, Aschersleben G. 2006. The effect of sensory feedback on the timing of movements: evidence from deafferented patients. *Brain Res.* 1084: 123-131.

van Beers RJ, Sittig AC, Gon JJ. 1999. Integration of proprioceptive and visual position-information: An experimentally supported model. *J Neurophysiol.* 81: 1355-1364.

Vaughan HG, Jr., Costa LD, Ritter W. 1968. Topography of the human motor potential. *Electroencephalography and clinical neurophysiology* 25: 1-10.

TABLE 1

Behavioral results:

Experiment 1: mean RTs in ms (sd)

Direct view of the Right hand (condition 1)	Lateral mirror view in visuoproprioceptive congruence (condition 3)	Lateral mirror view in weak visuoproprioceptive incongruence (condition 4)	Lateral mirror view in strong visuoproprioceptive incongruence (condition 5)	Frontal mirror view (condition 6)
649 (85 ms)	717 (120 ms)	677 (117 ms)	715 (119 ms)	760 (83 ms)

Experiment 2: mean RTs in ms (sd)

Direct view of the Right hand	Lateral mirror view	Frontal mirror view
932 (198 ms)	922 (189 ms)	940 (207 ms)

FIGURE CAPTIONS

Figure 1

Experimental set-up for the mirror task. a) lateral-mirror condition: the mirror was placed sagittally and provided a view of the nonmoving hand, hidden behind the mirror. b) frontal-mirror condition: the subject faced the mirror to obtain frontal visual feedback of the performing hand. An opaque cover (not shown) positioned over the performing hand prevented the subject from having a direct view.

Figure 2

A, B, C, D and E The five grand averaged waveforms and s.e.m. ($N = 8$) from the six experimental conditions defined by the visual feedback on the performing hand in experiment 1 and their corresponding EMG (right and left hand) and EOG activity. Negative is plotted upward.

Figure 3

(C3-C4) values for each condition before the subtraction procedure. A. Classic LRPs, B. LRPs induced by the sagittally placed mirror, C. LRPs induced by the sagittally placed mirror when the left hand is closed behind the mirror, D. LRPs induced by the sagittally placed mirror when the left hand is behind the subject and E. LRPs for the control potential when the mirror is placed frontally.

Figure 4

A, B, and C The three grand averaged waveforms and s.e.m. ($N = 10$) from the four experimental conditions defined by the visual feedback on the performing hand in experiment 2 and their corresponding EMG (right and left hand) and EOG activity. Negative is plotted upward.

ARTICLE 4

Corrélat électrophysiologique et comportemental de l'activation motrice corticale chez des amputés du membre supérieur

Pascale TOUZALIN-CHRETIEN, Solange EHRLER and André DUFOUR (2009) Behavioral and electrophysiological evidence of motor cortex activation related to an amputated limb : a multisensorial approach. *Journal of Cognitive Neuroscience*, Nov; 21 (11): 2207-16.

Signalement bibliographique ajouté par le :

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG
Service Commun de Documentation

Behavioral and Electrophysiological Evidence of Motor Cortex Activation Related to an Amputated Limb: A Multisensorial Approach

Pascale TOUZALIN-CHRETIEN, Solange EHRLER, André DUFOUR

Journal of Cognitive Neuroscience, 2009, vol. 21, n° 11, Pages 2207-2216

© 2009 Massachusetts Institute of Technology

Pages 187-196 :

La publication présentée ici dans la thèse est soumise à des droits détenus par un éditeur commercial.

Les utilisateurs de l'UdS peuvent consulter cette publication sur le site de l'éditeur :

<http://dx.doi.org/10.1162/jocn.2009.21218>

La version imprimée de cette thèse peut être consultée à la bibliothèque ou dans un autre établissement via une demande de prêt entre bibliothèques (PEB) auprès de nos services :

<http://www-sicd.u-strasbg.fr/services/peb/>

