

Aix-Marseille Université  
Ecole Doctorale 62 – Sciences de la Vie et de la Santé  
Laboratoire de Neurosciences Sensorielles et Cognitives – UMR 7260

Thèse présentée pour obtenir le grade universitaire de docteur  
Discipline : Neurosciences



**Estelle Nakul**

**Bases vestibulaires et multisensorielles de la  
localisation du soi**

**Approches comportementales, cliniques et  
électrophysiologiques chez l'Homme**

Soutenue le 16.12.2019 devant le jury composé de :

- |   |   |
|---|---|
| <b>Dr. Malika AUVRAY</b><br>Rapporteur            | Institut des Systèmes Intelligents et de Robotique<br>Chargé de recherche au CNRS                 |
| <b>Pr. Marion LUYAT</b><br>Rapporteur             | Psychologie expérimentale et neuropsychologie<br>Professeur des Universités – Université de Lille |
| <b>Dr. Christine ASSAIANTE</b><br>Examineur       | Laboratoire de Neurosciences Cognitives<br>Directeur de recherche au CNRS                         |
| <b>Dr. Daniel MESTRE</b><br>Examineur             | Institut des Sciences du Mouvement<br>Directeur de recherche au CNRS                              |
| <b>Dr. Patrice SENOT</b><br>Examineur             | Laboratoire Vision Action Cognition<br>Maître de Conférences - Université Paris Descartes         |
| <b>Dr. Christophe LOPEZ</b><br>Directeur de thèse | Laboratoire de Neurosciences Sensorielles et Cognitives<br>Chargé de recherche au CNRS            |









*A Pépette,  
qui me manque et qui, je l'espère, serait fier de moi.*

La sensation d'être dans son corps ne va pas de soi : elle est construite et maintenue par le cerveau grâce aux informations sensorielles à sa disposition. Comme d'autres aspects de la conscience de soi corporelle – tels que le sentiment d'appartenance et la perspective en première personne – la localisation du soi peut être modifiée par des atteintes neurologiques et des manipulations expérimentales. Bien que la localisation du soi soit particulièrement difficile à étudier, ses bases multisensorielles se dévoilent progressivement. Il est maintenant reconnu que des informations vestibulaires, proprioceptives et intéroceptives sont tout aussi importantes pour la conscience de soi corporelle que les informations visuelles, tactiles ou auditives. Cependant, les mécanismes multisensoriels sous-jacents restent encore à élucider, particulièrement en ce qui concerne la contribution des informations vestibulaires et intéroceptives. Cette thèse a pour but d'approfondir l'étude des bases vestibulaires et multisensorielles de la localisation du soi.

Dans une première étude, nous avons étudié l'influence des informations sensorimotrices liées à la locomotion sur la localisation du soi. En adaptant le paradigme de l'illusion du corps entier en réalité virtuelle, nous avons montré que les informations générées par le mouvement du corps permettent d'ancrer le soi à ce corps. Une tâche de locomotion impliquait en effet un ancrage du soi au corps plus important qu'une tâche d'imagerie mentale chez les mêmes participants immobiles. Ces résultats soulignent la nécessité de développer des mesures efficaces de la localisation du soi. Une deuxième étude chez des patients avec une perte vestibulaire bilatérale ancienne ne révéla pas de changement au niveau de l'intéroception cardiaque, de la force de l'ancrage du soi au corps ni de la localisation du soi dans le corps, bien que les patients montrent une atténuation des sensations corporelles liées aux émotions. Le maintien des représentations corporelles à long terme après une perte vestibulaire ne dépendrait donc pas d'une compensation intéroceptive. Dans une troisième étude, combinant des techniques d'électrophysiologie vestibulaire avec des approches issues des neurosciences cognitives et sociales, nous montrons que l'observation de soi ou d'autrui inhibe le traitement des informations vestibulaires. La conscience de soi corporelle dépendrait donc de l'intégration de signaux multisensoriels eux-mêmes influencés par les contraintes cognitives des représentations du soi et d'autrui.

Mots clés : localisation du soi, système vestibulaire, conscience de soi corporelle, cognition incarnée, réalité virtuelle, intéroception, potentiels évoqués myogéniques vestibulaires.

The feeling of being located in the body is created et maintained by the brain one the basis of available sensory information. Like other aspects of bodily self-consciousness – such as a sense of ownership et first-person perspective – the location of the self can be altered by neurological disorders and experimental manipulations. Although self-location is difficult to study, its multisensory underpinnings are progressively being revealed. It is now acknowledged that vestibular, proprioceptive et interoceptive information are as important to body self-awareness as visual, tactile or auditory information. However, the underlying multisensory mechanisms need to be clarified, particularly with regard to the contribution of vestibular et interoceptive information. This PhD thesis aims to advance the study of the vestibular et multisensory bases of self-location.

A first study measured the influence of sensorimotor signals generated by locomotion on self-location. By adapting the full-body illusion paradigm to virtual reality, we showed a locomotion task involved a stronger anchoring of the self to the body than a mental imaging task in immobile participants. These results highlight the need to develop effective measures of self-location. A second study in patients with a bilateral vestibular loss did not reveal any change in cardiac interoception, perceived self-body closeness or self-location, although patients showed decrease in emotion-related body sensations. Consistent body representations after long-term vestibular loss would therefore not depend on cardiac interoceptive compensation. A third study merged vestibular electrophysiology with approaches from cognitive et social neuroscience. Results show that observing the self et others inhibits vestibular information processing. Bodily self-consciousness would therefore depend on the integration of multisensory signals that are themselves influenced by the cognitive constraints of representations of the self and others.

**Keywords:** self-location, vestibular system, body self-consciousness, embodied cognition, virtual reality, interoception, vestibular-evoked myogenic potentials.



Je souhaite avant tout exprimer ma reconnaissance au Dr. Christophe Lopez, pour avoir partagé sa passion et son expertise avec moi tout au long de ces années. Merci d'avoir été patient, de m'avoir fait confiance et de m'avoir guidée dans le monde académique. J'ai beaucoup grandi durant ces années sous sa direction.

Je remercie le Dr. Malika Auvray et le Pr. Marion Luyat, ainsi que le Dr. Christine Assaïante, le Pr. Daniel Mestre et le Dr. Patrice Senot d'avoir consacré une part de leur temps à évaluer mon travail de thèse. J'en suis honorée.

Cette thèse est le fruit de plusieurs collaborations. Un grand merci au Pr. Bigna Lenggenhager pour nos échanges, son aide, sa bienveillance et son enthousiasme. Merci également aux Dr. Michel Toupet, Charlotte Hautefort et Christian Van Nechel pour ces rendez-vous parisiens avec l'Association Française de Vestibulopathie Bilatérale Idiopathique. Je veux saluer la gentillesse et la motivation des patients qui ont participé à nos projets de recherche.

Un grand merci également au Pr. Jean-Pierre Lavieille et au Dr. Marion Montava pour leur accueil au sein de leur service à l'hôpital de La Conception. Je suis reconnaissante de la chance d'avoir pu observer au plus près la prise en charge des patients atteints de troubles vestibulaires.

Merci chaleureusement à tous les membres du laboratoire de neurosciences sensorielles et cognitives pour leur accueil et leurs conseils tout au long de ces trois ans.

Merci à Messieurs Ali Gharbi et Dany Paleressompoulle pour leur aide technique. Merci à Mesdames Nadia Tir et Nadia Melili pour leur aide et leur patience : nous serions tous perdus sans elles !

Merci bien au Dr. Rochelle Ackerley pour les relectures en anglais et sa gentillesse.

Merci aussi au Dr. Isabelle Virard pour son humour, son aide et son soutien depuis le master, même après avoir déménagé à la Timone.

Plus généralement, merci à toutes les personnes de la communauté des neurosciences qui m'ont aidé dans mes projets de recherche et l'organisation d'événements scientifiques.

Il me tient également à cœur d'exprimer ma reconnaissance envers les Dr. Thomas Pradeu et Alexandre Guilbaud, pour m'avoir admise et accompagnée dans la superbe aventure à la fois humaine et académique qu'est le double cursus « Sciences et Philosophie », et pour continuer de m'aiguiller jusqu'à maintenant, bien au-delà de la licence.

Un grand merci à toute l'équipe de la cellule de culture scientifique d'Aix-Marseille Université pour ces deux belles années de mission complémentaire. Merci à Alix Thuiller, Chloé Landry, Isabelle Galvez et Hannah Robin pour leur formation, leurs conseils, leur bonne humeur et tous les moments partagés. Merci aussi à tous les acteurs de culture scientifique et doctorants du réseau des Expérimentarium pour les découvertes, les discussions et la superbe ambiance des festivals. Merci aussi à toutes les personnes ayant participé aux différents événements que j'ai pu animer : leur intérêt et leur enthousiasme ont été un véritable moteur pour ma thèse.

Je ne peux citer toutes celles et ceux qui ont formé mon petit monde marseillais depuis le master. Les rendez-vous des L5, les bons moments avec « les paysans » et toute la clique du master ainsi que les réunions diverses et variées entre doctorants et post-doctorants de la Fédération 3C ont indéniablement adouci mon adaptation à la cité phocéenne. Je remercie chaque personne ayant contribué à tous ces moments partagés. Petites mentions particulières, tout de même, à Claire, présente depuis le début, Diane et Philippe, ma grande sœur et mon grand frère de recherche, Raphaëlle et Anastasia pour leur bienveillance, Caroline, Mehdi et Mariama, pour me supporter et embellir chaque jour passés à travailler côte à côte. Merci aussi à Camille, toujours pleine d'énergie, et à Fleur, devenues de très bonnes amies puis de supers colocataires. Merci enfin à la petite famille des doubles-cursus, pour ces amitiés extraordinaires qui durent déjà depuis plus de huit ans.

Last but not least, merci à ma famille de m'avoir soutenue sans faille tout au long de ces années. Merci également aux Cristofari de m'avoir adoptée et surtout, merci à Paul, pour tout.



<i>Résumé</i> .....	2
<i>Abstract</i> .....	3
<i>Remerciements</i> .....	4
<i>Table des matières</i> .....	6
<i>Préambule</i> .....	8
<b>Cadre théorique</b> .....	<b>9</b>
<b><i>Introduction : Incarnation et localisation du soi</i></b> .....	<b>10</b>
<b><i>I. VERS UNE APPROCHE INTERDISCIPLINAIRE</i></b> .....	<b>11</b>
<b><i>II. CADRE D'INVESTIGATION EN SCIENCES COGNITIVES</i></b> .....	<b>13</b>
1. Conscience de soi corporelle .....	13
2. Localisation du soi en neurosciences cognitives .....	15
2.1. Définition .....	15
2.2. Localiser le soi .....	16
2.2.1. A la recherche de l'organe du soi .....	16
2.2.2. Apports de la réalité virtuelle .....	19
<i>Synthèse</i> .....	23
<b><i>Bases multisensorielles de la localisation du soi</i></b> .....	<b>25</b>
<b><i>I. ETUDE DE LA LOCALISATION DU SOI EN NEUROLOGIE</i></b> .....	<b>26</b>
1. Expériences de sortie du corps .....	26
2. Bases neuroanatomiques .....	27
<b><i>II. PARADIGMES EXPERIMENTAUX : DES MIROIRS A LA REALITE VIRTUELLE</i></b> .....	<b>29</b>
1. Etudes pionnières .....	30
2. Vidéo et visiocasques .....	32
2.1. Développement de l'étude de la localisation du soi .....	32
2.2. Mesures de la localisation du soi .....	36
3. Réalité virtuelle .....	40
<b><i>III. CONTRIBUTION VESTIBULAIRE A LA LOCALISATION DU SOI</i></b> .....	<b>42</b>
1. Le système vestibulaire : rappels anatomiques et fonctionnels .....	42
2. Preuves cliniques de la contribution vestibulaire à l'ancrage du soi au corps .....	45
3. Etude expérimentale : sentiment d'appartenance et perspective spatiale .....	46
<i>Synthèse</i> .....	50

<b>Travaux expérimentaux .....</b>	<b>53</b>
<b>Objectifs des travaux .....</b>	<b>54</b>
<i>Etude 1. Localisation du soi en réalité virtuelle et effet du mouvement de soi.....</i>	<i>56</i>
<i>Etude 2. Perte vestibulaire et intéroception : effets sur l'incarnation et les émotions ....</i>	<i>76</i>
<i>Etude 3. Mécanismes visuo-vestibulaires pendant l'observation de soi et d'autrui .....</i>	<i>96</i>
<b>Note méthodologique .....</b>	<b>96</b>
<b>Discussion générale .....</b>	<b>118</b>
<b><i>I. BASES MULTISENSORIELLES DE L'ANCRAGE CORPOREL DU SOI.....</i></b>	<b><i>118</i></b>
1. Processus sensorimoteurs de la localisation du soi .....	118
2. Contribution vestibulaire à la localisation du soi .....	120
3. Système vestibulaire et ancrage corporel des émotions .....	121
<b><i>II. ROBUSTESSE ET VARIABILITE INTERINDIVIDUELLE DU SOI CORPOREL.....</i></b>	<b><i>122</i></b>
1. Influence des traits personnels sur la conscience de soi corporelle .....	123
2. Résonances sensorimotrices entre soi et autrui .....	124
<b>Perspectives et impact au-delà des neurosciences .....</b>	<b>126</b>
1. Etudes électrophysiologiques des mécanismes vestibulaires de la localisation du soi en réalité virtuelle .....	126
2. Nouvelles perspectives pour l'étude de la conscience de soi et de la cognition sociale en réalité virtuelle .....	127
3. Impact de ces travaux au-delà des neurosciences cognitives .....	128
<b>ANNEXE 1 .....</b>	<b>131</b>
<b>ANNEXE 2 .....</b>	<b>137</b>
<b>Bibliographie .....</b>	<b>149</b>



La sensation d'être localisé dans notre corps est si profondément ancrée dans notre expérience quotidienne que nous considérons que cela va de soi. Or, si cette sensation constitue bien une base essentielle de la conscience de soi, elle est construite en permanence par le cerveau et est paradoxalement malléable. Des troubles neurologiques et psychiatriques, ainsi que des manipulations expérimentales, peuvent en effet donner l'illusion d'être localisé « en dehors » de son propre corps. Sans même atteindre ces cas extrêmes, la plasticité de la localisation du soi se dévoile au quotidien : se revoir agir dans nos souvenirs, se projeter dans un livre, un film ou des jeux vidéo sont autant d'exemples de situations qui peuvent donner l'illusion d'être transporté en dehors de notre corps, voire dans un autre.

C'est le caractère à la fois fondamental et malléable de la localisation du soi qui motive cette thèse. Comment et pourquoi nous sentons-nous localisés dans un corps ? Comment cette sensation peut-elle être perturbée, perdue ou rétablie ? Ces travaux de thèse ont pour objectif de contribuer à une meilleure compréhension de la localisation du soi et de ses mécanismes. L'originalité de ce travail repose sur l'idée d'approcher cet aspect du soi sous l'angle de ses bases vestibulaires et multisensorielles. Longtemps confiné à son rôle dans la posture et l'équilibre, le vestibule – logé dans l'oreille interne – participe en fait à de nombreuses fonctions sensorimotrices et cognitives. L'étude de son rôle dans différents processus cognitifs, tels que la conscience de soi, constitue un champ en plein développement.

Enfin et surtout, cette thèse porte l'empreinte de ma (dé)formation universitaire, celle de l'interdisciplinarité. Les réflexions dévoilées dans ce manuscrit sont aussi bien tributaires des neurosciences que de la philosophie, sans oublier un soupçon de psychologie, de médecine et d'ingénierie. C'est pourquoi, dans un premier chapitre, nous présentons succinctement l'évolution conceptuelle de la localisation du soi, afin de mettre en perspective les travaux issus des sciences cognitives et de défendre une approche réellement interdisciplinaire de tels sujets. Un second chapitre résume l'état des connaissances sur les bases multisensorielles de la localisation du soi, en particulier concernant le rôle des informations vestibulaires. Le cadre de nos travaux ainsi établi, nous les présentons à travers trois études, dont les résultats principaux et les perspectives sont discutés dans deux derniers chapitres.



*« You enter the brain through the eye, march up the optic nerve, round et round in the cortex, looking behind every neuron, et then, before you know it, you emerge into daylight on the spike of a motor nerve impulse, scratching your head et wondering where the self is. »*

Dennett, *The Origins of Selves* (1989)



*« An organism has conscious mental states if and only if there is something that it is to be that organism—something it is like for the organism. »*

Thomas Nagel, *What it is like to be a bat?* (1974)

Les sciences naturelles, maintenant appelées sciences expérimentales, ne se sont distinguées de la philosophie naturelle où elles côtoyaient la métaphysique, la logique et la théologie naturelle, qu'au XVIII<sup>e</sup> siècle. La spécialisation progressive des sciences a permis de se concentrer sur des aspects de plus en plus précis des phénomènes étudiés. Ce faisant, ceux-ci sont souvent sortis de leur contexte. Bien que cela ait permis d'affiner les connaissances sur de nombreux sujets, cette démarche a également conduit à un cloisonnement des approches méthodologiques et conceptuelles. Des théories, chacune limitée à une discipline particulière, et parfois difficilement conciliables, ont pu apparaître sur divers aspects de mêmes phénomènes. Face à ce constat, un nombre croissant de projets pluri- et interdisciplinaires voit le jour afin de réunir les différentes approches de mêmes objets d'étude et de retrouver une vision d'ensemble. Cela passe notamment par l'effort de rétablir la communication entre différents spécialistes, qui utilisent chacun un vocabulaire propre à leur domaine, et de clarifier la définition de concepts communs. L'étude de la conscience de soi se prête particulièrement bien à cette réunification des sciences expérimentales et des sciences humaines, ce qui devrait permettre de former une théorie plus satisfaisante de phénomènes aussi complexes que la conscience et le soi.


Dans cette introduction, nous mettons brièvement en perspective l'étude expérimentale de la conscience de soi corporelle avec les approches philosophiques de la relation corps-esprit. Exposer le cadre d'investigation de l'incarnation en sciences cognitives nous permettra de définir la localisation du soi et de présenter les premières approches expérimentales de ce phénomène.

## I. VERS UNE APPROCHE INTERDISCIPLINAIRE

L'être humain est incarné : il existe à travers un corps. Mais quelles relations existe-t-il entre le corps et l'esprit ? Au-delà des approches mythologiques et religieuses de l'incarnation, le phénomène selon lequel notre subjectivité est fondamentalement liée à un corps bénéficie d'une longue tradition philosophique. La problématique de l'incarnation, ou *embodiment* en anglais, est classiquement abordée d'un point de vue dualiste : l'esprit se distingue du corps. De l'idéalisme platonicien au dualisme cartésien, la pensée occidentale est fortement marquée par la distinction entre le corps et l'esprit. De fait, certains proposent même que l'être humain adopte naturellement un point de vue dualiste (Bloom, 2004).

Le questionnement de la relation corps-esprit reflète celui de la relation entre le monde objectif, ou monde réel, et le monde subjectif, c'est-à-dire notre façon de percevoir le monde et de le conceptualiser. Dans la *Critique de la raison pure*, Kant (1781) offre une première solution au dualisme entre objectivité et subjectivité. Il introduit le concept de niveau transcendantal pour exprimer le fait que l'homme perçoit le monde, et raisonne, à travers le filtre de ses sens et de sa raison. Cela suggère que l'esprit humain est façonné par le traitement sensoriel propre à l'espèce humaine. Cependant, l'idée selon laquelle l'étude du corps fonde la compréhension de l'expérience subjective provient des travaux phénoménologiques d'Edmund Husserl et Maurice Merleau-Ponty, par exemple. Ce dernier déclare notamment que pour exister, le sujet doit être dans le monde, c'est-à-dire être un corps (Merleau-Ponty, 1945). Il rassemble le corps et l'esprit en faisant de l'incarnation le fondement de l'existence : c'est parce que mon corps ressent, et que je suis ce corps, que j'existe. Ainsi, Merleau-Ponty fonde sa phénoménologie sur l'incarnation. Pour cela, il reprend la distinction terminologique entre le corps-vécu et le corps-objet. Dans le deuxième volume de ses *Idées directrices pour une phénoménologie et une philosophie phénoménologique pures*, Husserl distingue déjà le *Leib*, le corps vivant, et le *Körper*, le corps en tant que chose (Husserl, 1913). Cette distinction apparaît avec l'expérience du touchant-touché : lorsque ma main droite touche ma main gauche, par exemple. Dans ce cas, ma main gauche relève d'une part du corps-objet (*Körper*), car c'est une chose physique que je perçois grâce aux sensations qu'elle procure à ma main droite. D'autre part, elle relève également du corps-vécu (*Leib*) car, comme la droite, elle transmet des sensations particulières au fait d'être touchée. Le corps est le seul objet de perception qui fasse l'objet de cette distinction : il est à la fois le corps perçu, objet de la perception, et le corps qui





perçoit, sujet de la perception. Merleau-Ponty développe cette distinction en appuyant l'idée que le corps-vécu est préréflexif, c'est-à-dire préconscient, dans la mesure où il est condition de toute perception et ne peut donc pas se percevoir lui-même.

Cette distinction entre le corps-vécu et le corps-objet est particulièrement utile pour comprendre l'évolution de l'étude scientifique de la conscience de soi (Bermudez, 2005). Les sciences naturelles ont longtemps étudié le corps-objet avant de s'intéresser au corps-vécu. Or, ce faisant, la spécialisation des domaines du savoir et la recherche d'objectivité ont amené les chercheurs à segmenter un même phénomène en concepts indépendants et à adopter un point de vue détaché sur la conscience. Ce dernier fut notamment désigné comme le « point de vue de nulle part » (*the view from nowhere*) par Nagel (1986). Ainsi, le corps et la conscience de soi apparaissent d'abord comme deux objets scientifiques distincts parmi d'autres, eux-mêmes réduits en différents phénomènes étudiés par différents spécialistes. De fait, le corps-vécu échappe à la science.

Depuis, la distinction entre corps-vécu et corps-objet a pu être opérationnalisée afin de nourrir les théories actuelles de la conscience de soi (Gallagher 1986; Preester et Knockaert 2005; Mandrigin et Thompson 2015; Lesur et al. 2018; Wehrle 2019). Dans la lignée des phénoménologues, les sciences cognitives ont cherché à rassembler le corps-objet et le corps-vécu, les étudiant comme les deux facettes d'une même pièce. Dans ce travail de thèse, nous présentons une approche incarnée de la conscience de soi : nous nous intéressons à la **conscience de soi corporelle**, concept qui tente d'estomper la frontière entre corps et conscience du corps. Nous supposons que pour comprendre la complexité du phénomène subjectif qu'est le soi, il faut d'abord comprendre le sentiment d'être incarné. Il s'agit ici d'utiliser les connaissances sur le corps-objet afin de comprendre les bases neurophysiologiques du corps-vécu. Pour cela, les analyses conceptuelles développées en philosophie permettent de remettre le soi dans son contexte et de clarifier les concepts manipulés. La segmentation conceptuelle qui en découle n'est plus disciplinaire, mais interdisciplinaire : elle ne dépend plus de l'approche particulière d'une discipline, mais cherche plutôt à harmoniser les concepts afin qu'ils puissent être partagés et utilisés par tous les domaines du savoir.

## II. CADRE D'INVESTIGATION EN SCIENCES COGNITIVES


L'étude scientifique de l'incarnation entre dans le cadre des sciences cognitives, à l'intersection de la philosophie et des neurosciences, ainsi que de la psychologie, la linguistique, l'anthropologie et l'informatique. Dans la continuité du modèle dualiste, ces disciplines ont longtemps distingué le corps et la conscience. Par exemple, les behavioristes éludaient tout phénomène subjectif pour expliquer le comportement (Barsalou, 2010), tandis que d'autres négligeaient le corps au privilège des aspects plus cognitifs, réflexifs, voire métacognitifs de la conscience (Koch et al., 2016). Le développement du paradigme de la cognition incarnée, qui conçoit la cognition comme ancrée dans le corps, offre de nouvelles façons de concevoir et d'explorer les liens entre corps et cognition (Matheson & Barsalou 2018). Par ailleurs, l'intérêt pour la notion de soi n'est apparu fondamental dans la compréhension de la conscience que récemment (Zahavi, 2005). Les aspects préréflexifs et corporels du soi sont maintenant considérés comme primordiaux pour la compréhension de la conscience de soi et font l'objet de plus en plus d'études (Gallagher 2005; Ionta, Gassert, et Blanke 2011; Faivre et al. 2017; Riva 2018). Il ne s'agit plus seulement d'étudier la cognition du sujet en général mais aussi la dimension subjective de son incarnation.

### 1. Conscience de soi corporelle

Nous nous concentrons ici sur le soi corporel. Pour affiner sa définition, nous adoptons la distinction entre incarnation et sentiment d'incarnation proposée par Frédérique de Vignemont (2011). L'**incarnation** – ou **embodiment** – est une forme de traitement des informations. De Vignemont (2011) propose que « *E est incarné si et seulement si les propriétés de E sont traitées de la même façon que les propriétés du corps propre* ». Le concept d'incarnation se distingue donc du **sentiment d'incarnation**, qui correspond à *ce que cela fait d'être incarné*, et se rapproche de l'expérience consciente telle que décrite par Nagel (1974). Cette distinction est essentielle pour l'étude expérimentale du soi.

En neurosciences, le sentiment d'incarnation – l'expérience consciente d'un corps – est réduit aux concepts de **conscience de soi corporelle** ou soi minimal. Ces concepts, maintenant aussi très présents en philosophie de l'esprit, se rapportent à la représentation non-conceptuelle et préréflexive des informations relatives au corps (Gallagher 2000; Blanke et Metzinger 2009).





De plus, la conscience de soi corporelle repose sur différentes expériences corporelles. En neurosciences cognitives, la plupart des auteurs distingue le sentiment d'appartenance (*ownership*), l'agentivité (*agency*), la perspective en première personne (*first-person perspective*) et la localisation du soi (*self-location* ; Blanke & Metzinger, 2009; Blanke, 2012). L'appartenance correspond au sentiment que notre corps et ses parties nous appartiennent : cela nous permet de différencier notre corps de celui d'autrui. L'agentivité fait référence au sentiment d'être à l'origine de nos actions et pensées : c'est moi qui décide d'attraper la tasse de café, et c'est moi qui pense aux mots que je dois écrire pour constituer ces phrases. La perspective en première personne est la perspective spatiale du soi sur le monde : j'ai la sensation de percevoir le monde à partir d'un certain point de vue, unique. Enfin, la **localisation du soi** correspond au fait d'occuper un espace donné à un moment donné, généralement dans les limites physiques du corps.

La liste exacte et les relations entre ces différents aspects de la conscience corporelle de soi restent indéterminées. Alors que le sentiment d'appartenance et la localisation du soi sont toujours cités dans la définition de la conscience de soi corporelle, la perspective en première personne et le sentiment d'agentivité sont parfois omis (Dobricki et de la Rosa, 2013; Maselli, 2015). Certains semblent considérer que le sentiment d'appartenance ancre la localisation du soi au corps (de Vignemont 2017), tandis que d'autres proposent que la localisation du soi est fondamentale pour la conscience de soi corporelle (Lenggenhager et Lopez, 2014).

Pour notre propos, il est nécessaire de bien distinguer la localisation du soi de la perspective en première personne. Certains auteurs peuvent confondre ces deux aspects de la conscience de soi corporelle, en identifiant par exemple localisation du soi et localisation de la perspective en première personne (Huang et al., 2017). Bien que ces deux expériences soient souvent colocalisées, il est possible de les dissocier phénoménologiquement. Nous pouvons naturellement nous abstraire de notre perspective pour adopter une perspective en troisième personne, afin de comprendre celle d'autrui (Vogeley et al. 2001; Vogeley et Fink 2003; Deroualle et al. 2015), ce qui n'implique pas nécessairement de confondre la localisation du soi avec celle d'autrui. Par ailleurs, des patients atteints de troubles neurologiques ou psychiatriques peuvent décrire des distorsions de la localisation du soi sans changement de perspective en première personne, et vice-versa (Blanke et Mohr, 2005). Malgré cela, la codétermination de ces expériences reste un sujet de débat dans la littérature. La perspective en première personne pourrait dépendre de la localisation du soi, dans la mesure où son origine se situerait dans le

volume de l'espace défini par celle-ci (Blanke et Metzinger, 2009; Windt, 2010), ou au contraire contribuer à fonder le sentiment de localisation du soi (Huang et al., 2017).

Nous nous concentrons ici sur une des facettes essentielles de la conscience de soi corporelle : **la localisation du soi**.

## 2. Localisation du soi en neurosciences cognitives

### 2.1. Définition

Définissons la localisation du soi comme **le sentiment que le soi occupe un volume de l'espace donné à un instant t** (Blanke et Metzinger, 2009). La localisation du soi telle que nous l'entendons ne doit pas se confondre avec la localisation du corps dans l'environnement. La localisation *du soi* désigne ici le phénomène subjectif qui ancre le soi dans un certain espace à un moment donné. La localisation *du corps* dans l'environnement correspond à l'évaluation de la position et de l'orientation du corps dans l'espace. Bien que ces deux aspects ne soient pas totalement indépendants, d'autres mécanismes entrent en jeu dans le second cas, qui font appel aux notions de repérage dans l'espace, mémoire spatiale et cellules de lieu ou de grille, que nous n'aborderons pas ici (Barry et Burgess, 2014; Moser et al., 2015).

La conception de la localisation du soi que nous développons dans cette thèse se différencie notamment d'une tendance à étendre la localisation du soi à l'espace péripersonnel – l'espace d'action entourant le corps (Noel et al., 2015; Bellan et al., 2017) – voire à confondre localisation du soi, perspective en première personne et espace péripersonnel. Certains rassemblent en effet ces différents aspects sous un concept plus général de structure spatiale de la conscience de soi corporelle (Legrand et al., 2007; Maselli, 2015). Or, l'espace péripersonnel peut s'étendre relativement loin de l'espace corporel (Maravita et Iriki, 2004) et être modulé par les informations sociales (di Pellegrino et Làdavas, 2015). Cette plasticité implique des processus sensorimoteurs et cognitifs différents de ceux liés à l'ancrage du soi au corps. Ainsi, ces différences de définition influencent l'approche méthodologique et l'analyse des processus sensoriels et neurophysiologiques sous-jacents.

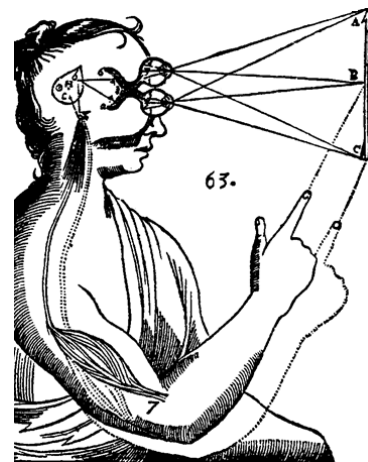


Ici, nous nous concentrons sur la localisation du soi en tant qu'ancrage du soi au corps. Notre définition réconcilie les observations selon lesquelles le soi est généralement localisé dans les limites physiques du corps (Blanke, 2012), tout en acceptant que le degré d'ancrage corporel peut s'étendre ou que le volume occupé par le soi puisse varier et s'étendre à l'espace péripersonnel par exemple. Nous distinguons donc la localisation du soi, l'espace corporel et l'espace péripersonnel, la première pouvant recouvrir tout ou partie des deux autres.

## 2.2. Localiser le soi

### 2.2.1. A la recherche de l'organe du soi

La localisation du soi fait partie intégrante du questionnement sur la relation entre le corps et l'esprit (Parent, 2009). Aristote associait l'âme au cœur tandis que Descartes la logeait dans la glande pinéale (**Figure 1**). De nos jours, de nombreux philosophes et scientifiques localisent l'esprit et le soi dans l'encéphale, considérant que l'expérience subjective provient de mécanismes cérébraux (Dolan, 2007; Berlucchi et Aglioti, 2010).



**Figure 1.** Glande pinéale et fonctionnement de la conscience selon Descartes (1641).

Notons que jusqu'ici, étudier la localisation du soi équivaut à chercher une région ou un organe spécifique dans le corps. De fait, le soi semblerait pouvoir être intuitivement localisé en un point unique (Bertossa et al., 2008; Limanowski et Hecht, 2011; Starmans et Bloom, 2012).

A l'exception des exercices d'introspection par quelques scientifiques au début du XX<sup>e</sup> siècle (Claparède, 1924; Funaishi, 1926; Hofmann, 1926), les premières études empiriques de la localisation du soi sont récentes. Leurs auteurs ont développé des entretiens guidés (Bertossa et al., 2008) visant à localiser le soi par introspection ou des tâches de pointage vers une silhouette humaine (Limanowski et Hecht, 2011). Ces études montrent qu'en majorité, nos contemporains localisent leur soi au centre de la tête, entre les yeux, ce qui pourrait s'expliquer de plusieurs façons.

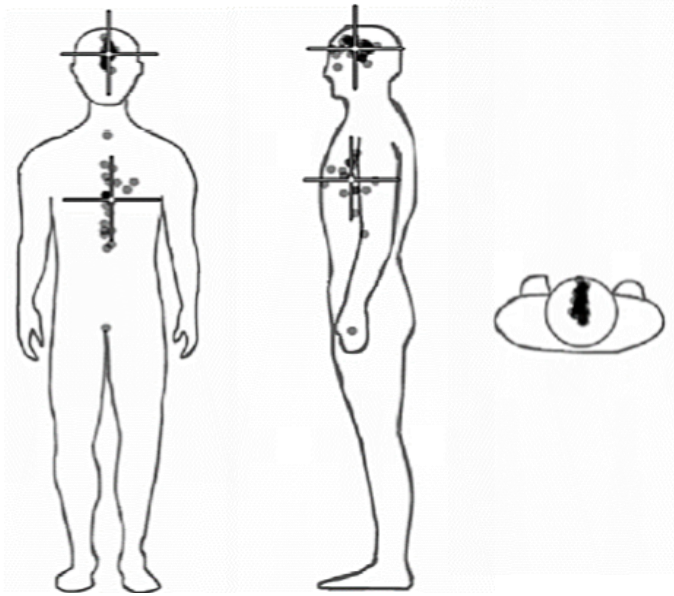


Les participants européens pourraient être influencés par l'idée selon laquelle la conscience est construite par le cerveau (Bloom, 2004). Bien que la culture d'origine ne semble pas influencer la localisation du soi (Bertossa et al., 2008), celui-ci est largement associé au cerveau ou à la tête en général à travers le monde, aussi bien d'un point de vue scientifique que religieux. Or, les jeunes enfants, considérés comme moins influencés par les idées scientifiques et religieuses, ont encore plus tendance que les adultes à associer le soi aux yeux (Starmans et Bloom, 2012). L'influence culturelle ne suffirait donc pas à expliquer la localisation du soi.

Une autre interprétation propose que le soi est naturellement associé à la perspective visuo-spatiale de l'individu, dont l'origine est centrée sur la tête et les yeux. Or, même des personnes aveugles ont tendance à localiser leur soi au niveau de la tête (Bertossa et al., 2008), suggérant que ce phénomène repose sur plusieurs informations sensorielles. En effet, la tête est non seulement le centre des informations visuelles, mais aussi des informations gustatives, olfactives, auditives et vestibulaires. Malgré cela, les études et hypothèses présentées ci-dessus semblent confondre localisation du soi et perspective en première personne. A cause du flou conceptuel entourant le soi, il se peut donc que, dès le plus jeune âge, les participants rattachent naturellement ce concept à leur perspective visuo-spatiale.

Par ailleurs, bien que la tête représente une région de prédilection pour la localisation du soi, le tronc est la deuxième région préférentiellement désignée à cet effet (Limanowski et Hecht, 2011; Starmans et Bloom, 2012). Là encore, cette position peut être interprétée par une influence culturelle, ou par la personnalité des individus : les personnes plus émotives se localiseraient plutôt au niveau du cœur tandis que les personnes plus rationnelles se localiseraient au niveau de la tête (Fetterman et Robinson, 2013). Au-delà des liens entre métaphores et localisation du soi, ces résultats pourraient indiquer que les personnes plus émotives seraient plus influencées par des sensations intéroceptives, notamment cardiaques et viscérales. Par ailleurs, une étude a montré que des participants localisaient plutôt leur esprit au niveau de la tête et leur âme au niveau du tronc (Anglin, 2014). Ceux-ci associaient plus leur soi à leur esprit, certains précisant que leur soi n'était pas nécessairement associé à un seul point dans l'espace. Le concept utilisé ou l'interprétation personnelle qu'en font les participants peuvent donc influencer la recherche de la localisation du soi.





**Figure 2. Résultats d'une tâche de pointage.** Les participants doivent localiser leur soi en un point unique sur une silhouette humaine vue de face, de profil ou de dessus. Le soi est majoritairement localisé dans la tête, puis le tronc. Adapté de Limanowski & Hecht (2011).

Enfin, des études plus récentes utilisant des tâches de pointage, vers le corps des participants cette fois, et non sur une représentation de corps humain, suggèrent une répartition égale de la localisation du soi au niveau de la tête ou du tronc (Alsmith et Longo, 2014; van der Veer et al., 2018). L'étude plus approfondie de ces résultats suggère que la localisation du soi et l'origine de la perspective spatiale dépendent d'une pondération de cadres de référence centrés sur la tête et le tronc (Alsmith et al., 2017). Le cadre de référence spatial égocentré ne dépend donc pas d'une région du corps en particulier. D'ailleurs, les mêmes participants immergés en réalité virtuelle – grâce au port d'un casque ou à des écrans géants – relocaliseraient leur soi vers la tête même s'ils le localisent plutôt vers le tronc lorsqu'ils sont dans le monde réel (van der Veer et al., 2018, 2019). L'immersion en réalité virtuelle ou les signaux sensoriels disponibles pourraient donc moduler la localisation du soi.

Ensemble, ces études montrent que la localisation du soi est plastique et remettent en cause l'a priori selon lequel le soi serait cantonné à un point unique de l'espace et constant chez un même individu. Ainsi, les points indiqués par les participants dans la plupart des études pourraient correspondre au centre géométrique ou expérientiel d'un volume étendu plus représentatif du sentiment de localisation de soi.

### 2.2.2. Apports de la réalité virtuelle


De plus en plus accessible, la réalité virtuelle génère des stimulations visuelles, auditives et somesthésiques au sein d'environnements immersifs complexes et écologiques, ce qui en fait une technologie de choix pour étudier les bases multisensorielles de la localisation du soi. Elle permet également de développer des mesures de la localisation du soi plus à même d'exprimer la complexité de cette sensation, qui peuvent par exemple prendre en compte la possibilité de se sentir localisé dans plusieurs espaces simultanément. D'ailleurs, dès les débuts de la réalité virtuelle, les ingénieurs et informaticiens se sont intéressés à ce que cela fait d'être immergé dans un environnement virtuel. Ils ont pour cela développé la notion de **présence**, qui soulève la possibilité pour le soi d'être bilocalisé.

#### a. Sentiment de présence

Le concept de présence développé en informatique et en ingénierie trouve son origine dans celui de téléprésence qui désigne, pour un opérateur humain, le sentiment d'être présent « à l'intérieur » de la machine qu'il contrôle à distance (Minsky, 1980). Nous nous concentrerons ici sur le **sentiment de présence en réalité virtuelle**, c'est-à-dire l'illusion d'être présent dans l'environnement virtuel qui induit des réponses comportementales et physiologiques similaires à celles qui auraient lieu face à des stimulations équivalentes dans le monde réel (Biocca 1997; Lombard et Ditton 1997; Slater et Wilbur 1997; Sanchez-Vives et Slater 2005; Mestre 2018). La présence en réalité virtuelle comprend une coupure avec le monde réel et la projection dans le monde virtuel : les stimulations virtuelles « remplacent » les stimulations réelles (Sadowsky et Stanley, 2002; Sanchez-Vives et Slater, 2005).

Ce phénomène peut également être appelé présence *spatiale* dans un environnement médié. Ainsi, il s'agit bien du sentiment d'être dans un certain environnement, et non du sentiment que le soi possède une localisation particulière (Weibel et al., 2011). La présence se distingue donc de la localisation du soi, qui est indépendante de l'environnement dans lequel le soi se localise : le sentiment de localisation du soi existe aussi bien dans le monde réel que dans le monde virtuel, tandis que le sentiment de présence n'existe par définition que dans le second (Mestre & Vercher, 2011). Le sentiment de présence est illusoire : le sujet a la sensation que l'environnement virtuel est réel, même s'il sait que ce n'est pas le cas (Slater, 2018).





La présence en réalité virtuelle est une illusion du lieu (*place illusion*), perceptive et non cognitive : les sens sont trompés, le corps réagit en conséquence, bien que le sujet ait conscience qu'il n'est pas vraiment dans l'environnement virtuel (Slater, 2009). L'illusion de présence ne peut s'appliquer au monde réel dans la mesure où le sujet est réellement dans l'environnement qu'il perçoit. Notons que, bien que distinctes, présence et localisation du soi en réalité virtuelle semblent liées (Kilteni et al., 2012). Le sentiment de présence influencerait la perception de la localisation et de l'orientation du soi en les plaçant dans le cadre spatial de l'environnement médié (Mestre & Vercher, 2011).

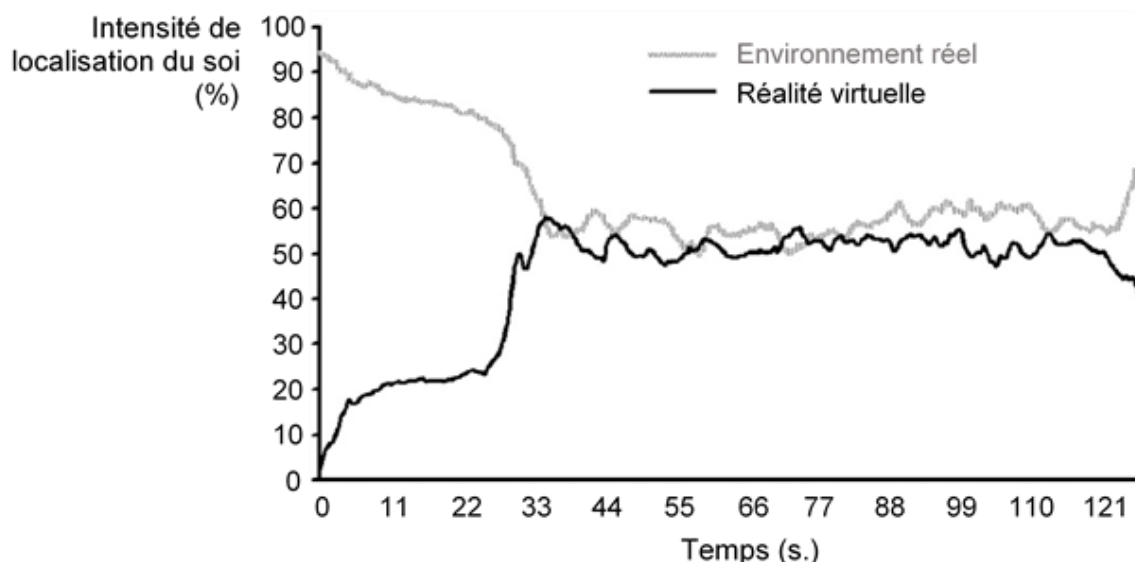
L'intérêt récent des neurosciences cognitives pour le sentiment d'incarnation et les opportunités offertes par le développement de la réalité virtuelle tendent à confondre sentiment de présence en réalité virtuelle et localisation du soi. Cette confusion peut notamment être due à la définition de la localisation du soi comme une expérience de présence dans un environnement plutôt que dans un corps (par exemple, Wirth et al., 2007). Cependant, même lorsque la distinction est claire, que mesurons-nous lorsque nous étudions la localisation du soi en réalité virtuelle ? La présence en réalité virtuelle influence-t-elle la localisation du soi, est-ce l'inverse, ou peut-il s'agir des deux faces d'une même pièce ? Là encore, le manque de consensus et de définitions claires complexifie l'interprétation des résultats empiriques. Le sentiment de présence peut aussi bien être identifié au sentiment d'incarnation dans le monde réel, faisant de la localisation du soi un de ses sous-composants (Herbelin et al., 2015), qu'apparaître comme un aspect parmi d'autres du sentiment d'incarnation (Kilteni et al., 2012). Bien que ces deux phénomènes dépendent de l'intégration cohérente des informations sensorimotrices, il n'est pas clair s'ils recouvrent les mêmes processus, ou pas exactement (Herbelin et al., 2015).

Ces considérations sont à prendre en compte pour l'interprétation des résultats des études, toujours plus nombreuses, qui utilisent la réalité virtuelle pour étudier la localisation du soi. Il s'agit notamment de savoir si le soi peut être bilocalisé, c'est-à-dire s'il peut être associé simultanément à plusieurs localisations distinctes.

### **b. Bilocalisation du soi**


De nombreuses études partent du principe que le soi est localisé en un seul point de l'espace à un moment donné, généralement dans les limites physiques du corps (cf. Paragraphe 2.2.1.). D'autres proposent que le soi peut être distribué dans plusieurs espaces en même temps (Wissmath et al., 2011; Furlanetto et al., 2013; Aymerich-Franch et al., 2016). Or, s'il est possible que l'être humain se sente localisé à plusieurs endroits en même temps, il reste à déterminer si la localisation du soi est étendue ou distribuée aux différents espaces, s'il s'agit d'une bilocalisation simultanée du soi dans deux espaces distincts, ou si le soi alterne rapidement entre plusieurs localisations (Blanke et Metzinger, 2009).

Quelques études en réalité virtuelle ont tenté de répondre à cette interrogation. Par exemple, des participants exposés à des montagnes russes en réalité virtuelle devaient indiquer, en continu lors de deux expositions successives, dans quelle mesure ils se sentaient présents dans l'environnement virtuel ou réel, respectivement (Wissmath et al., 2011). Les résultats indiquent qu'au cours du temps, les degrés de distribution de la localisation du soi des participants pour chaque environnement s'additionnent pour atteindre les 100% (**Figure 3**).



**Figure 3. Localisation du soi dans les environnements réel et virtuel au cours du temps.** Le degré de localisation du soi dans chaque environnement a été obtenu chez les mêmes participants, au cours de deux sessions successives : une dans laquelle ils jugeaient de leur localisation dans l'environnement réel et une autre concernant l'environnement virtuel. Adapté de Wissmath et al. (2011).





Ces résultats sont interprétés comme une distribution du soi entre l'environnement réel et la réalité virtuelle, suggérant que le soi peut être localisé à deux endroits simultanément. Or, ces résultats pourraient plutôt concerner l'intensité du sentiment de présence en réalité virtuelle, exprimé comme la combinaison d'un niveau d'interaction avec l'environnement réel d'une part et l'environnement virtuel d'autre part. Dans ce cas, les auteurs auraient mesuré le degré de détachement avec l'environnement réel et le niveau de présence illusoire dans le monde virtuel, sans que cela indique nécessairement un changement de localisation du soi.

Si ces résultats montrent la possibilité d'une certaine forme de bilocalisation, celle-ci ne concerne pas nécessairement la localisation du soi telle que nous l'entendons. En effet, Furlanetto et collaborateurs (2013) proposent plusieurs formes de bilocalisation mentale, dont les caractéristiques varieraient selon les trois aspects fondamentaux du soi minimal : la localisation du soi, l'identification du soi – assimilée au sentiment d'appartenance – et la perspective en première personne. A ce stade, il semble donc plus prudent de définir la localisation du soi dans un volume donné de l'espace : le soi pourrait être localisé ou distribué dans un ou plusieurs volumes de l'espace à un instant  $t$ .

Ces questionnements sont complexes à analyser de façon empirique et continuent à faire débat au sein de plusieurs disciplines. Des observations cliniques et de nouveaux paradigmes d'étude de la conscience de soi corporelle en réalité virtuelle enrichissent toutefois les théories neuroscientifiques et interdisciplinaires à ce sujet.

La localisation du soi est un sujet d'étude interdisciplinaire, développé d'abord en philosophie, psychologie et informatique. Or, le manque d'échanges entre différentes disciplines et l'utilisation de concepts, définitions et méthodes propres à chacune d'elles rendent sa définition incertaine. Dans le cadre des neurosciences cognitives, nous définissons ici la localisation du soi comme le sentiment d'être présent dans un corps, ce qui la distingue du sentiment de présence, le sentiment d'être situé dans un certain environnement. Les premières tentatives de localiser le soi empiriquement montrent surtout des différences interindividuelles, celui-ci pouvant être aussi bien associé à la tête qu'au tronc, et suggèrent une certaine plasticité de la localisation du soi. Toutefois, ces informations sont précieuses pour l'approche neuroscientifique et interdisciplinaire du sentiment d'incarnation.

**Nous définissons la localisation du soi comme le sentiment que le soi est présent dans un – voire plusieurs – volume(s) de l'espace à un instant t.** Malgré cela, la localisation du soi est un phénomène difficile à étudier et ses caractéristiques restent indéterminées. Ce concept désigne-t-il un espace restreint ou plutôt étendu ? Le soi est-il cantonné à l'espace corporel ou peut-il recouvrir une partie de l'environnement – tel que l'espace péripersonnel ? Le soi peut-il être complètement localisé en dehors du corps, ou dans plusieurs espaces distincts simultanément ? Surtout, quels sont les processus sensoriels et cérébraux sous-jacents ? Enfin, le soi est-il généralement localisé dans le corps parce qu'il provient de ce corps ou simplement parce que les informations sensorielles et un système de codage prédictif le placent généralement dans le corps ?

Depuis peu, la **réalité virtuelle** offre de nouvelles possibilités pour étudier la localisation du soi. Grâce au développement et à l'utilisation croissante de cette technologie pour la recherche en sciences cognitives, il est maintenant possible d'étudier la conscience de soi corporelle dans des environnements contrôlés riches, reproduisant des situations quotidiennes (Sanchez-Vives et Slater, 2005).







*« Ce qui importe pour l'orientation du spectacle, ce n'est pas mon corps tel qu'il est en fait, comme chose dans l'espace objectif, mais mon corps comme système d'actions possibles, un corps virtuel dont le « lieu » phénoménal est défini par sa tâche et par sa situation. Mon corps est là où il y a quelque chose à faire. »*

(Merleau-Ponty, 1945)

La localisation du soi varie facilement au quotidien, comme en témoigne l'usage de la technologie (Clark, 2007; Won et al., 2015). Par exemple, les joueurs de jeux vidéo connaissent bien la sensation de posséder, et de se localiser dans, le corps de l'avatar qu'ils contrôlent. Ainsi, le soi corporel se caractérise par la localisation subjective du corps et ses interactions avec l'environnement (Neisser, 1991). D'un point de vue évolutif, la capacité de se localiser dans le corps d'un avatar de jeu vidéo peut s'expliquer par l'avantage de se représenter ce corps dans l'espace pour organiser ses perceptions et ses actions (Fabbro et al, 2015).

Les premières études visant à manipuler le sentiment d'incarnation se concentraient sur les signaux en provenance de l'espace extracorporel et négligeaient l'idée d'un fondement proprioceptif et intéroceptif de la conscience de soi, pourtant déjà présente en philosophie et en psychologie dès la fin du XIX<sup>e</sup> siècle (James, 1890; Merleau-Ponty, 1945). La relocalisation illusoire du soi lors de ces expériences était expliquée par un phénomène de capture visuelle, les signaux visuels prenant le pas sur les autres modalités sensorielles (Pavani et al., 2000; Blanke, 2012). Des cas cliniques et des illusions induites expérimentalement aident maintenant à mieux comprendre comment la localisation du soi peut être aussi malléable et explorent les bases sensorimotrices de cette plasticité (Pfeiffer et al., 2011).

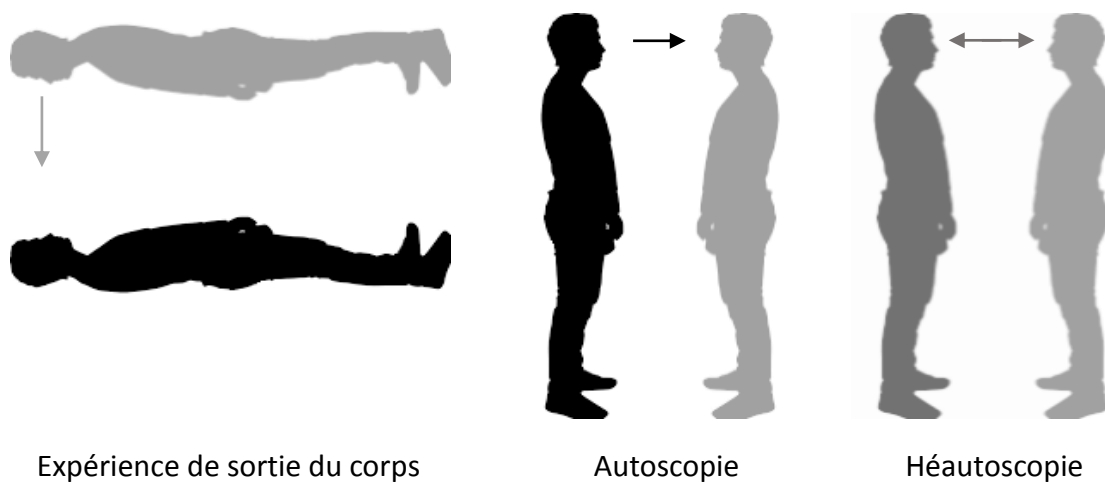
Dans ce chapitre, nous présentons les études qui ont permis de dévoiler les bases multisensorielles et les facteurs cognitifs qui fondent et modulent de la localisation du soi. Nous appuyons ensuite le rôle des informations vestibulaires dans la conscience de soi et les indices qui suggèrent sa contribution à la localisation du soi tout en soulignant le manque d'études qui s'intéressent spécifiquement aux bases vestibulaires de l'ancrage du soi au corps.



## I. ETUDE DE LA LOCALISATION DU SOI EN NEUROLOGIE

### 1. Expériences de sortie du corps

Diverses pathologies neurologiques et psychiatriques se manifestent par des distorsions de la conscience de soi corporelle (Lopez, Halje, & Blanke, 2008; Dieguez & Blanke, 2011). En particulier, les **phénomènes d'autoscopie** correspondent à l'hallucination de percevoir un double de soi dans l'espace extracorporel, que ce soit d'un point de vue incarné ou désincarné (**Figure 4**; Blanke et al., 2002, 2004). Bien que ces phénomènes soient présents depuis longtemps dans la littérature ésotérique et la parapsychologie, leur exploration scientifique, leur caractérisation et leur classification sont relativement récentes (Hecaen et Ajuriaguerra, 1952; Brugger, Regard, & Landis, 1997; Blanke et al. 2005). L'étude de ces phénomènes a largement contribué au modèle neuroscientifique actuel de la conscience de soi corporelle (Blanke et Mohr, 2005). Par exemple, pendant les phénomènes d'héautoscopie, le soi semble parfois localisé à deux endroits en même temps, ce qui suggère la possibilité d'être bilocalisé (Heydrich et al. 2013). Le soi ne serait donc pas nécessairement restreint à un unique volume de l'espace.



**Figure 4. Différents phénomènes d'autoscopie.** Pendant une expérience de sortie du corps, le patient rapporte être localisé en dehors de son corps (en noir) et observer ce dernier à partir de ce nouvel emplacement (en gris clair). L'autoscopie désigne la sensation d'observer, à partir du corps réel (en noir), un double du soi dans l'espace extracorporel (en gris clair), tandis que les patients souffrant d'héautoscopie rapportent que leur localisation et leur perspective visuo-spatiale alternent entre ou se bilocalisent dans leur corps réel (en gris foncé) et un double (en gris clair). Les flèches représentent l'orientation de la perspective visuo-spatiale adoptée.

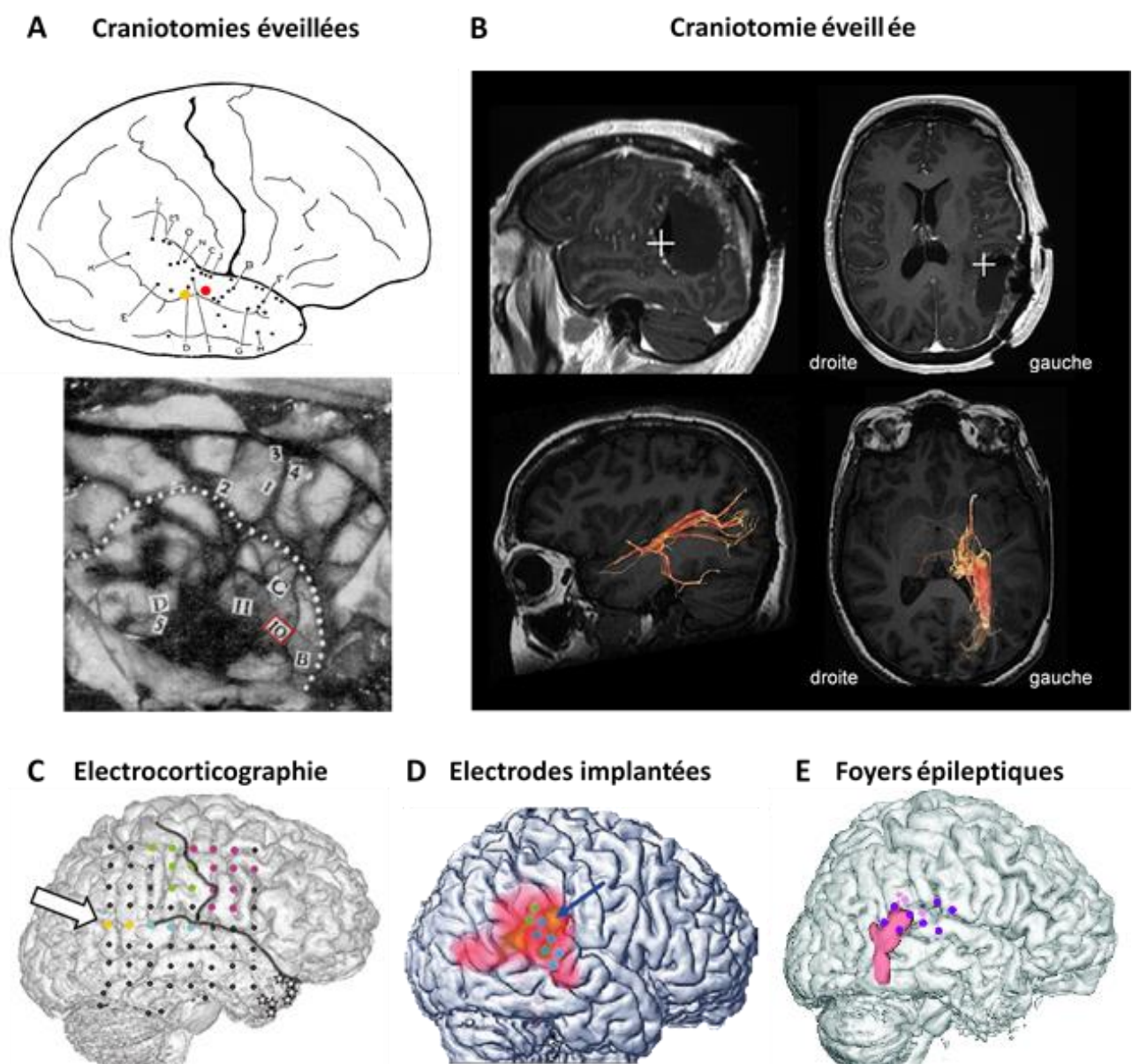
Parmi les phénomènes d'autoscopie, les **expériences de sortie du corps** (*out-of-body experiences*) se caractérisent par une **dissociation spatiale entre le soi et le corps** (Mandrigin et Thompson, 2015). Elles sont donc particulièrement intéressantes pour l'étude de la localisation du soi (Blanke et Mohr, 2005). Les descriptions cliniques associent ces hallucinations à des troubles neurologiques temporaux et pariétaux, tels que des épilepsies (Penfield, 1947; 1955; Todd & Dewhurst 1955; Devinsky et al. 1989; Blanke et al. 2004; Blanke & Mohr, 2005; Lopez et al. 2010). Lors d'une expérience de sortie du corps, le soi est localisé en dehors de l'espace corporel. Cela s'accompagne généralement d'un changement de perspective en première personne, et de l'illusion d'observer l'environnement et parfois le corps (autoscopie) d'un point de vue extracorporel, souvent élevé. L'origine de la perspective visuo-spatiale et le soi restent colocalisés, bien que séparés du corps. Les patients peuvent également rapporter des déformations et des positions corporelles illusoire, ainsi que des sensations de mouvement et de flottement (pour des exemples de témoignages, voir la légende de la Figure 5 et Blackmore, 2017). Les hallucinations associées aux expériences de sortie du corps peuvent donc être visuelles, mais aussi somesthésiques et vestibulaires, suggérant un trouble d'intégration multisensorielle. La manifestation d'expériences de sortie du corps chez des participants sains est d'ailleurs associée à une intégration multisensorielle anormale, avec par exemple une combinaison visuo-tactile si forte que les participants éprouvent par exemple l'illusion de la main en caoutchouc pour des stimulation visuo-tactiles asynchrones (Braithwaite et al., 2017). Dans la population générale, des expériences de sortie du corps peuvent être déclenchées par une anesthésie générale, des privations sensorielles, l'utilisation de drogues, une peur extrême ou la paralysie du sommeil (Blanke et al., 2009). Des scores de dépersonnalisation élevés sont associés à une probabilité accrue de faire une expérience de sortie du corps (Lopez & Elzière, 2018).

## 2. Bases neuroanatomiques

L'étude des bases neuroanatomiques des expériences de sortie du corps dans un cadre médical contrôlé est précieuse pour la compréhension des bases neurales du sentiment d'incarnation. Nous avons rassemblé et commenté ces études afin de souligner l'importance de rapporter systématiquement de tels cas dans la littérature (Nakul & Lopez, 2017, cf. **Annexe 1**).



Les rares cas que nous avons recensés montrent qu’une stimulation électrique de la jonction temporo-pariétale – aussi bien droite que gauche – peut induire des expériences de sortie du corps chez des patients éveillés (**Figure 5A-D**; Penfield, 1947, 1955; Blanke et al., 2002; De Ridder et al., 2007; Bos et al., 2016). Par ailleurs, une étude des lésions et foyers épileptiques chez six personnes rapportant des expériences de sortie du corps met en évidence une superposition anatomique au niveau de la **jonction temporo-pariétale droite** (**Figure 5E**; Blanke et al., 2004; Blanke & Arzy, 2005). La jonction temporo-pariétale joue un rôle important dans l’intégration multisensorielle et la conscience de soi corporelle, appuyant le lien entre ces deux phénomènes (Blanke et Arzy, 2005; Ionta et al., 2011b; Grivaz et al., 2017).



**Figure 5. Bases neuroanatomiques des expériences de sortie du corps. (Voir légende ci-contre)**


(Légende Figure 5.) **A. Cas d'expériences de sortie du corps pendant des stimulations électriques.** Descriptions pionnières d'expériences de sortie du corps au cours de craniotomies éveillées. L'image du haut illustre le cas de G.A. qui, pendant la stimulation au point I (en jaune), rapporta : « *Je me sens bizarre, comme si je flottais au loin* » (Penfield, 1947). La stimulation au point J (en rouge) évoqua « *une sensation étrange comme si je n'étais pas là* » et « *comme si j'étais à moitié ici* ». L'image du bas illustre le cas de V.F. (Penfield, 1955), lors d'une opération visant à retirer une partie de la région temporale droite, proche de l'insula. Après avoir été stimulé au point 10, V.F. s'exclama « *Oh mon Dieu ! Je quitte mon corps.* » **B.** La stimulation de la jonction temporo-pariétale (TPJ) gauche évoqua chez la patiente des expériences de sortie du corps « *comme si elle flottait juste en dessous du plafond et qu'elle voyait son propre corps allongé sur la table d'opération* ». Rangée du haut : imagerie par résonance magnétique postopératoire montrant l'emplacement de la stimulation (croix blanche) qui évoquait les expériences de sortie du corps. Rangée du bas : tractographie d'imagerie par tenseur de diffusion des radiations thalamiques postérieures. La région stimulée était proche des fibres allant du thalamus postérieur au lobe occipital (Bos et al., 2016). **C.** Lors d'une électrocorticographie, la patiente, stimulée à faible intensité entre les points jaunes du gyrus angulaire droit (flèche) décrit des sensations vestibulaires et des illusions de déformation du corps. Une intensité de stimulation plus élevée évoqua des expériences de sortie du corps : « *Je me vois allongée dans mon lit, d'en haut, mais je ne vois que mes jambes et le bas du tronc* » (Blanke et al., 2002). **D.** La stimulation de la TPJ d'un patient implanté induit une sensation de dissociation entre le soi et le corps, comme s'il était situé à environ 50 cm derrière son corps sur la gauche. Cette expérience ne s'accompagnait pas d'autoscopie et l'environnement visuel était perçu à partir d'une perspective centrée sur le corps (De Ridder et al., 2007). **E.** Localisation des lésions chez 3 patients épileptiques rapportant des expériences de sortie du corps, impliquant la TPJ droite (Blanke et Arzy, 2005). Adapté de Nakul et Lopez (2017).

Blanke et collaborateurs (2004) ont proposé que les expériences de sortie du corps proviendraient d'une mauvaise intégration des informations visuelles avec les informations tactiles et proprioceptives d'une part, et avec les informations vestibulaires d'autre part. Cette hypothèse est soutenue par le rôle de la jonction temporo-pariétale dans la détection de conflits multisensoriels (Papeo et al., 2010).

## **II. PARADIGMES EXPERIMENTAUX : DES MIROIRS A LA REALITE VIRTUELLE**

Malgré l'apport considérable des cas cliniques à l'étude de la conscience de soi corporelle, ceux-ci ne peuvent suffire à décrire le fonctionnement et les bases cérébrales de ces phénomènes. Les cas pertinents sont encore trop peu nombreux et leurs caractéristiques trop hétérogènes, aussi bien concernant la localisation des lésions ou des stimulations, leurs étiologies que leurs descriptions phénoménologiques.





Par ailleurs, les conclusions qui en sont tirées ne se généralisent pas facilement au fonctionnement d'un cerveau sain. Il faut donc se tourner vers des études plus maîtrisées, chez plus de participants – lesquels répondant à certains critères d'inclusion – afin d'éliminer toute pathologie qui pourrait affecter les processus étudiés.

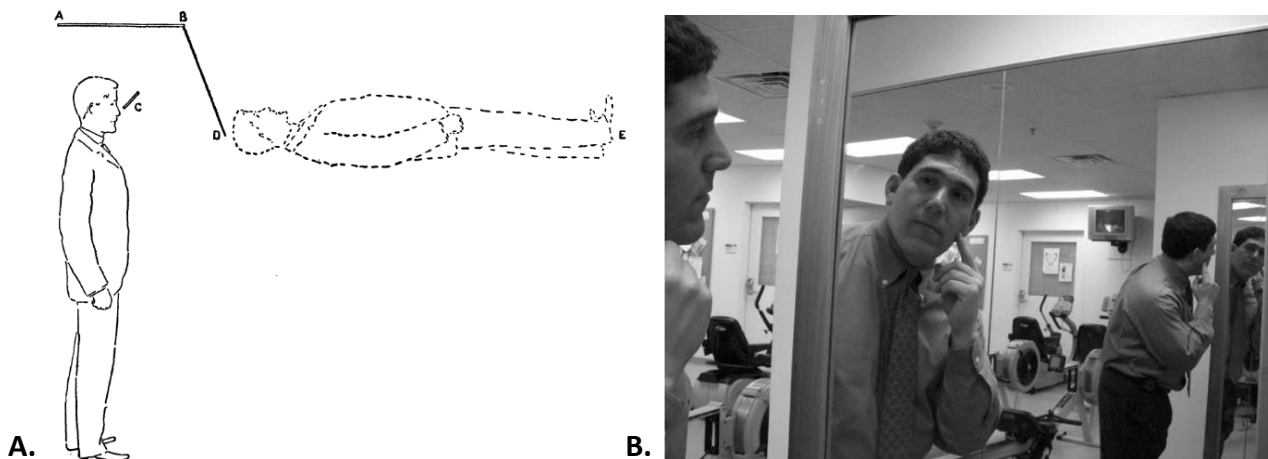
L'étude du sentiment d'incarnation et de la localisation de soi chez les participants sains reste cependant un défi, le corps des participants étant toujours présent, et perçu de l'intérieur. Pour cela, les neurosciences ont recours aux illusions, qui jouent sur l'ambiguïté de différentes informations sensorielles de sorte à perturber leur intégration. Par exemple, la célèbre « illusion de la main en caoutchouc » (*rubber hand illusion*; Botvinick & Cohen, 1998) manipule la congruence entre les informations visuelles et tactiles afin de donner l'illusion de posséder une main en caoutchouc. Observer une fausse main être touchée de façon synchrone avec le toucher ressenti sur leur vraie main cachée amène les participants à s'approprier la fausse main et à relocaliser leur véritable main vers la fausse. En adaptant cette illusion au corps entier, plusieurs groupes ont développé des paradigmes qui manipulent la perception et les représentations corporelles globales. Ces illusions manipulent la localisation du soi, la perspective en première personne et le sentiment d'appartenance, sans induire de phénomène d'autoscopie. Elles offrent ainsi un moyen d'étudier le fonctionnement d'un système sain pour répondre à diverses interrogations : Sur quelles informations sensorielles la localisation du soi repose-t-elle ? Comment le système nerveux central intègre-t-il différentes informations afin de créer une représentation cohérente du soi et de sa localisation ? Certaines modalités sensorielles sont-elles plus importantes que d'autres ?

## 1. Etudes pionnières

L'étude de la conscience de soi corporelle grâce à des illusions sensorielles chez des participants sains a commencé dès la fin du XIX<sup>e</sup> siècle. Stratton utilisa un assemblage de trois miroirs, de sorte qu'il pouvait observer son corps devant lui avec une rotation de 90° selon l'axe transversal (**Figure 6A**; Stratton, 1899). Trois jours d'utilisation de ce dispositif créèrent l'illusion que son corps était localisé en face de lui et que les sensations de toucher étaient relocalisées sur ce corps distant. Stratton explique ces effets par l'association de la vue de son corps à l'horizontale avec des stimulations tactiles, principalement générées par le contact de ses pieds sur le sol mais, aussi par l'interaction avec d'autres objets.



De même, Altschuler et Ramachandran (2007) ont utilisé deux miroirs positionnés face à face pour induire des sensations de dissociation entre le corps et le soi (**Figure 6B**). Les participants avaient l'illusion de se localiser en dehors de leur corps lorsqu'ils se touchaient le visage tout en s'observant eux-mêmes de dos.



**Figure 6. Jeux de miroirs pour induire des illusions de relocalisation du soi.** A. Illustration de l'assemblage de miroirs utilisé par Stratton (1899). B. Dispositif expérimental de Altschuler et Ramachandran (2007).

En plus de montrer que la conscience de soi corporelle peut facilement et rapidement être modifiée, Stratton (1899) notait déjà que cette plasticité repose sur le fait que les expériences sensorielles correspondent à nos attentes perceptives. Cette hypothèse est maintenant au cœur des modèles prédictifs de la conscience de soi, d'après lesquels l'intégration multisensorielle, les états mentaux et le comportement reposent sur l'expérience et les a priori du système qui cherche à minimiser les erreurs de prédiction, grâce à un codage prédictif bayésien (Friston, 2010, 2012; Clark, 2013; Seth, 2013; Apps et Tsakiris, 2014; Tajadura-Jiménez et Tsakiris, 2014; Allen et Friston, 2018; Newen, 2018; Riva, 2018). Le système nerveux traiterait les signaux sensoriels de sorte à déterminer quels objets de la perception ont la plus forte probabilité d'être associés au soi. Ainsi, le toucher observé et ressenti étant généralement révélateur d'une interaction de notre corps avec l'environnement, les expériences décrites ci-avant induiraient le système en erreur en créant une congruence spatiale illusoire entre les informations visuelles et tactiles (Stratton, 1899; Altschuler et Ramachandran, 2007). Le cerveau, habitué à localiser le soi en fonction de la congruence spatiale entre informations visuelles et tactiles, relocaliserait le soi en fonction de ces nouvelles informations.

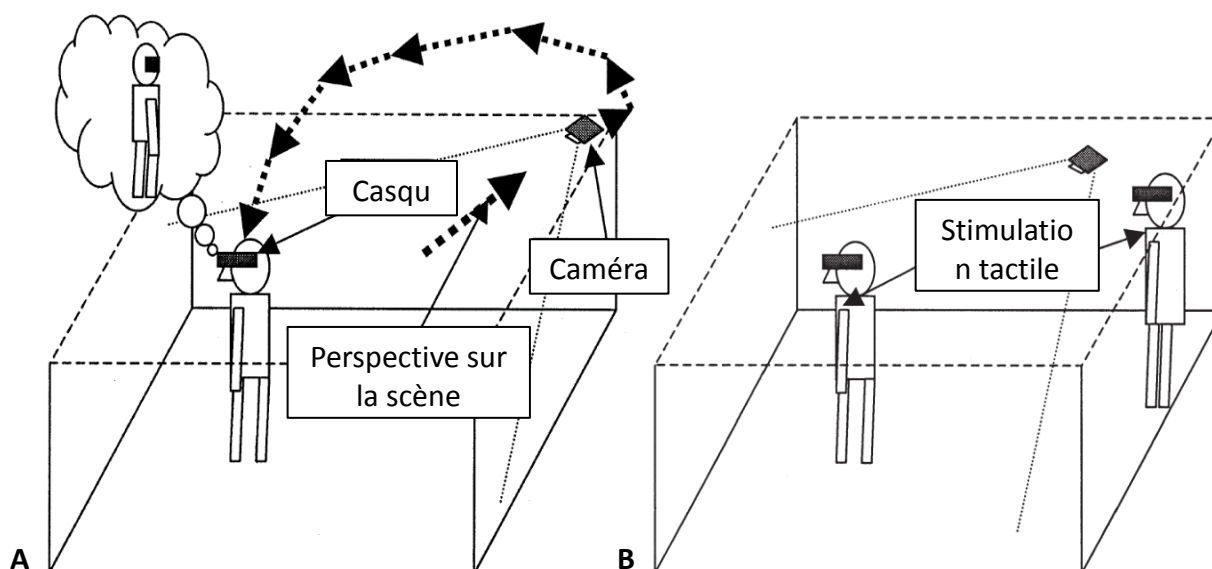


## 2. Vidéo et visiocasques

### 2.1. Développement de l'étude de la localisation du soi

L'utilisation de visiocasques (*head-mounted displays*) a dynamisé l'étude de la localisation du soi, offrant un meilleur contrôle et une manipulation plus fine des stimulations sensorielles. Les philosophes japonais M. Mizumoto et M. Ishikawa semblent être les premiers à avoir exploité cette technologie afin de modifier la conscience de soi corporelle (Mizumoto et Ishikawa, 2005). Leurs participants observaient leur corps à travers un visiocasque qui retransmettait en direct l'enregistrement d'une caméra positionnée en hauteur dans un coin de la pièce (**Figure 7A**). Dans une première expérience, chaque participant, seul dans la pièce, exécutait différentes tâches nécessitant son mouvement. Sentant leur corps bouger, et l'observant à distance, les participants avaient alors l'illusion que leur soi était relocalisé à l'origine de la perspective visuo-spatiale de la caméra. Dans une seconde expérience, deux participants étaient présents dans la même pièce, l'un à l'intérieur et l'autre à l'extérieur du champ de la caméra. Le participant à l'extérieur du champ de la caméra observait alors, à travers son visiocasque, le corps de l'autre personne tandis qu'un expérimentateur leur tapotait simultanément la même épaule (**Figure 7B**). Les participants qui observaient un autre corps que le leur avaient la sensation que celui-ci était le leur, bien qu'ils sachent que ce n'était pas le cas. L'illusion était si forte que, lorsqu'un deuxième expérimentateur entrait dans la pièce et prétendait frapper soudainement la personne présente dans le champ de la caméra à la tête, un observateur sur quatre tenta de se protéger avec ses mains. Dans ces deux expériences, la cohérence spatio-temporelle entre les informations visuelles, proprioceptives et tactiles permit de modifier l'identification au corps, la localisation du soi et la perspective visuo-spatiale des participants.





**Figure 7. Dispositif expérimental de l'expérience de Mizumoto et Ishikawa (2005).** **A.** Une caméra placée en hauteur dans un coin de la pièce permettait au participant d'observer, dans un visiocasque, la pièce et son propre corps d'un point de vue désincarné, c'est-à-dire avec une perspective en troisième personne. **B.** Un expérimentateur appliquait une stimulation tactile (tapotement) en même temps sur l'épaule de deux participants, l'un étant à l'intérieur du champ de vision de la caméra, et l'autre non.

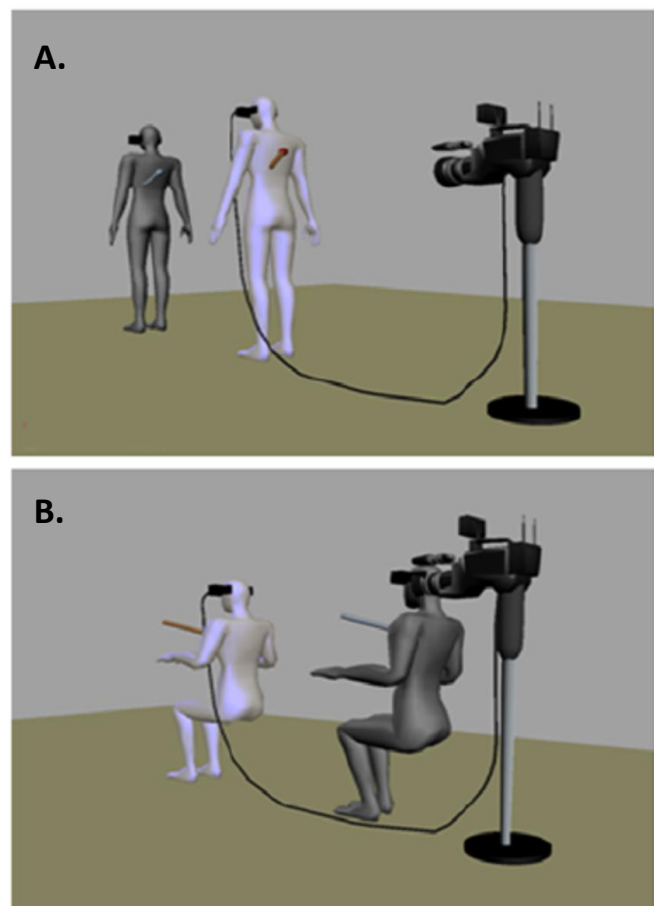
En manipulant la localisation du soi et l'origine de la perspective en première personne, Mizumoto et Ishikawa (2005) amorçaient une première version de ce que nous appelons maintenant l'**illusion du corps entier** (*full body illusion*; Lenggenhager et al., 2007, 2009; Aspell et al., 2009). Bien que cette dénomination regroupe différents paradigmes, nous distinguons ici l'illusion du corps entier à proprement parler d'autres paradigmes permettant de manipuler la conscience de soi corporelle. Par exemple, certaines illusions consistent à « échanger » le corps du participant avec celui d'un mannequin (*body swap illusion*), perçu avec une perspective en première personne à travers un visiocasque (Petkova et Ehrsson, 2008). Bien qu'elle permette aux participants de se localiser dans un nouveau corps, cette illusion n'implique pas de relocaliser le soi dans l'espace : les participants développent un sentiment d'appartenance pour un nouveau corps sans modification de la localisation du soi. Au contraire, l'illusion du corps entier qui nous intéresse ici manipule la localisation du soi dans l'espace et permet de la dissocier du sentiment d'appartenance. De plus, l'illusion du corps entier offre un paradigme plus complet et mieux contrôlé que celui des philosophes japonais, car elle permet également de distinguer la localisation du soi de la perspective spatiale.



Deux types de paradigmes permettent de manipuler la localisation du soi. Dans les deux cas, les participants reçoivent une stimulation tactile pendant qu'ils observent, à travers un visiocasque, leur corps filmé par une caméra positionnée derrière eux (Ehrsson, 2007; Lenggenhager et al., 2007). Dans l'*illusion du corps entier*, l'expérimentateur touche avec un bâton le dos des participants de sorte à créer une stimulation à la fois visuelle et tactile : ceux-ci observent le toucher sur le corps « devant » eux et le ressentent dans leur dos (Lenggenhager et al. 2007; **Figure 8A**). Dans l'*illusion de sortie du corps*, les participants sont assis et l'expérimentateur touche leur torse avec un bâton tandis qu'un mouvement d'approche similaire est présenté devant la caméra (Ehrsson, 2007; Guterstam & Ehrsson, 2012; **Figure 8B**). Dans les deux cas, la vidéo présentée dans le visiocasque peut montrer la stimulation du dos ou du torse de façon synchrone, en temps réel, ou de façon asynchrone, avec un délai de 500 ms par exemple. Ces illusions se basent donc sur la manipulation de la **cohérence spatio-temporelle entre les informations visuelles et tactiles** afin de modifier non seulement le sentiment d'appartenance du corps – en induisant une identification au corps observé – mais aussi la localisation du soi – à travers une relocalisation du soi vers le corps observé – et la perspective visuo-spatiale – modifiée de fait par l'observation d'images captées à partir d'un autre point de vue que celui des participants.

En particulier, ces deux paradigmes montrent qu'il est possible de relocaliser le soi dans l'axe antéro-postérieur, quelle que soit la direction.


**Figure 8. Dispositifs expérimentaux classiques d'illusions du corps entier en troisième personne.** **A.** Dans l'illusion du corps entier, un participant (silhouette blanche) porte un visiocasque à travers lequel il observe son propre corps (silhouette grise), filmé par l'arrière. Ainsi, lorsque le dos du participant reçoit une stimulation tactile, celle-ci est également observée sur le corps à partir du visiocasque. **B.** Dans l'illusion de sortie du corps, un participant assis (silhouette blanche) observe son corps filmé par l'arrière (silhouette grise). Un bâton est simultanément approché du torse du participant et de la caméra. Adapté de Aspell et Blanke (2009).



L'illusion du corps entier fonctionne lorsque le corps observé est un mannequin en plastique (Lenggenhager et al., 2007; Petkova & Ehrsson, 2008) ou un avatar (Lenggenhager, Halje, et Blanke 2011; Heydrich et al. 2013). Il faut cependant que l'objet observé ressemble à un corps, sans quoi l'illusion est diminuée voire annulée (Lenggenhager et al. 2007; Aspell, Lenggenhager, et Blanke 2009; Salomon et al. 2012; Salomon et al. 2016). Dans des études combinant l'utilisation de miroirs et d'un visiocasque, des participants adoptaient la perspective visuo-spatiale d'un robot (Aymerich-Franch et al., 2016; Ventre-Dominey et al., 2019). Grâce au visiocasque qui retransmettait les enregistrements vidéo à partir de la tête du robot, les participants pouvaient observer leur propre corps de ce nouveau point de vue, ou celui du robot dans un miroir, comme s'il s'agissait de leur corps. Les résultats montrent qu'au cours de l'expérience, les participants se sentaient à la fois dans leur corps et à l'intérieur du robot, révélant la possibilité de bilocalisation du soi dans le corps d'origine et dans un autre corps présentant des caractéristiques différentes (Aymerich-Franch et al., 2016). L'illusion du corps entier fonctionne d'ailleurs avec plusieurs corps (Heydrich et al. 2013), soulignant que la bilocalisation du soi est possible, qu'il s'agisse d'une bilocalisation *stricto sensu* ou d'une alternance rapide entre plusieurs corps.

Ensemble, ces manipulations montrent la plasticité de l'ancrage du soi au corps chez un même individu. Les études développementales montrent d'ailleurs que cette plasticité évolue avec l'âge. L'illusion de la main en caoutchouc (Cowie, Sterling, & Bremner, 2016) et l'illusion du corps entier (Cowie et al. 2017) ne sont pas complètement ressenties avant l'âge de 10 ans. Les mécanismes d'intégration multisensorielle à la base du sentiment d'appartenance et de la localisation du soi n'atteindraient pas un stade adulte avant cet âge. Les résultats d'une expérience d'illusion du corps entier avec une perspective en première personne suggère même que les représentations du corps, telle que sa taille, se développent encore jusqu'à 25 ans environ (Serino et al., 2018). Ces différences s'expliqueraient par le fait que les enfants et les adolescents sont plus visuo-dépendants et moins influencés par les signaux somesthésiques que les adultes, notamment à cause de la lente maturation du système sensorimoteur (Assaiante et al. 2014). De même, la sensibilité à ces illusions change à partir de 60 ans (Kállai et al. 2017 ; Marotta et al. 2018 ; Serino et al. 2018) du fait de la dégradation des systèmes sensoriels et d'un remodelage de l'intégration multisensorielle au cours du vieillissement (de Dieuleveult et al. 2017 ; Mozolic et al. 2012).





Les mécanismes multisensoriels à la base de la localisation du soi évoluent donc encore à l'âge adulte et tout au long de la vie. Enfin, le développement atypique de l'intégration multisensorielle dans le cas de l'autisme rendrait le sentiment d'appartenance et la localisation du soi moins malléables, puisque des adultes autistes ressentent moins d'illusion du corps entier (Mul et al., 2019).

Enfin, notons que la sensibilité à une illusion qui modifie la conscience de soi corporelle prédit la sensibilité des participants à d'autres illusions. Ainsi, Metral et collaborateurs (2017) rapportent que les participants sensibles à une illusion kinesthésique – où observer la réflexion du mouvement passif d'un bras dans un miroir induit des sensations de mouvement de l'autre bras – sont également sensibles à l'illusion de la main en caoutchouc. Les personnes les plus sensibles à ces illusions, comme à l'illusion du corps entier, seraient donc celles dont les représentations du corps et la conscience de soi corporelle sont les plus malléables. Parmi elles, la variation du temps nécessaire pour ressentir l'illusion indiquerait également l'utilisation de différents mécanismes d'intégration multisensorielle selon les individus (Costantini et al., 2016). Il est donc important de quantifier les différents aspects de la conscience de soi corporelle, dont la localisation du soi, afin de mesurer de potentielles différences interindividuelles.

## **2.2. Mesures de la localisation du soi**

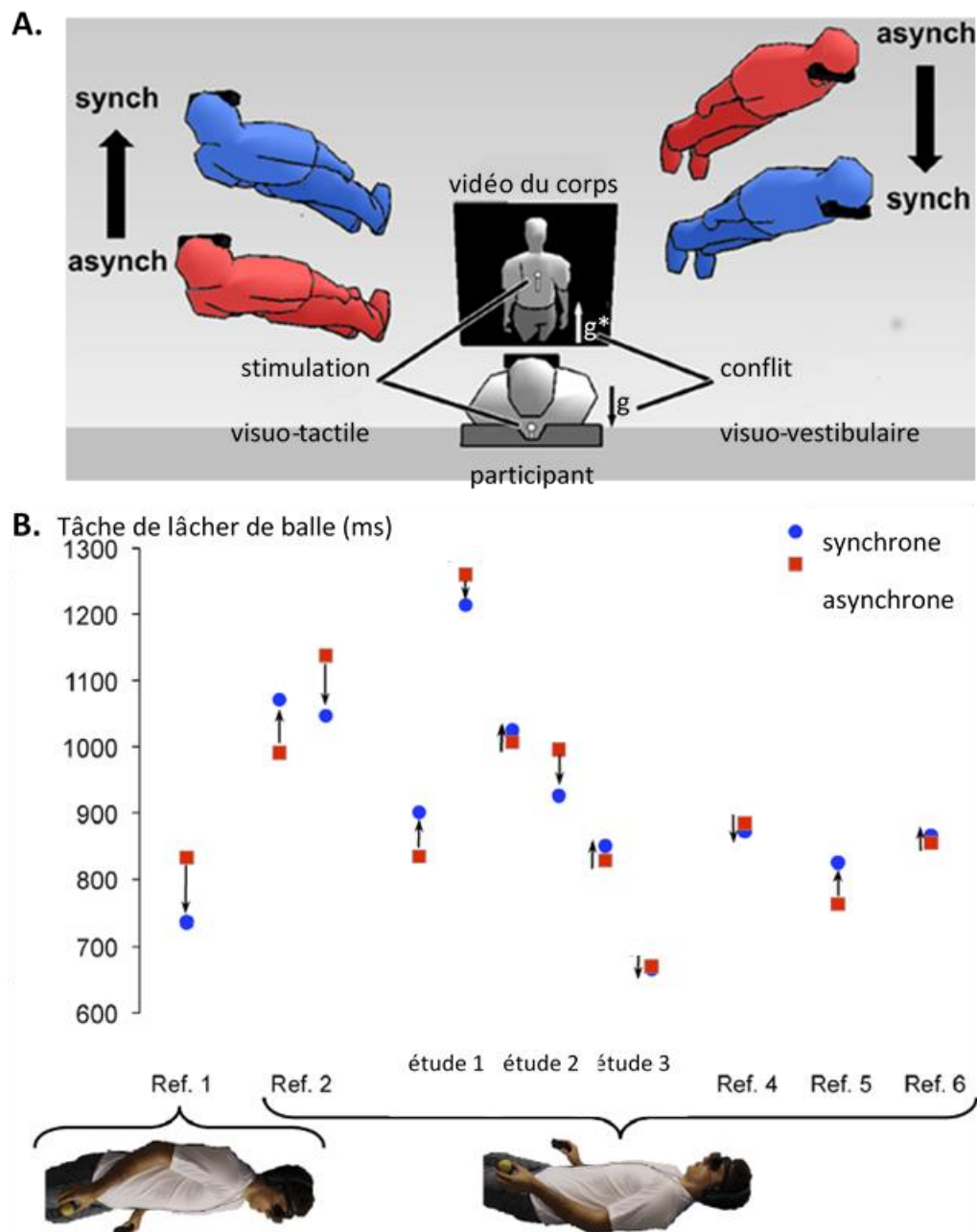
Les effets de l'illusion du corps entier sont typiquement évalués par des questionnaires et des échelles visuelles analogiques mesurant l'identification au corps observé, la relocalisation de la sensation de toucher, le sentiment d'agentivité et le sentiment de localisation ou de mouvement du soi. Ainsi, de nombreuses études montrent que les participants rapportent plus de modifications de leur conscience de soi corporelle suite à une stimulation visuo-tactile synchrone par rapport à une stimulation asynchrone (Lenggenhager et al. 2007; Aspell, Lenggenhager, & Blanke, 2009; Dobricki & de la Rosa, 2013; Maselli, 2015; Huang et al. 2017). Un apport théorique de l'illusion du corps entier tient donc à la comparaison entre des stimulations synchrone et asynchrone, qui souligne l'importance d'une certaine cohérence temporelle des stimulations visuo-tactiles pour établir ou modifier la perception du soi et du corps.

Afin de quantifier la relocalisation du soi au cours de l'illusion du corps entier, Lenggenhager et collaborateurs (2007) développèrent une tâche dans laquelle les participants reculent de quelques mètres à petits pas, les yeux fermés, guidés par l'expérimentateur. Il leur est ensuite demandé de retourner à la position où ils estiment avoir été pendant la stimulation visuo-tactile. La différence entre leur position initiale réelle et la position à laquelle ils retournent permet de calculer la déviation de la localisation du soi pendant l'expérience. Cette mesure révèle classiquement une relocalisation du soi vers l'avant, c'est-à-dire vers l'avatar, plus importante après une stimulation synchrone qu'asynchrone (Lenggenhager et al. 2007; Lenggenhager, Mouthon, & Blanke, 2009; Lenggenhager, Halje, & Blanke, 2011; Aspell, Lenggenhager, & Blanke, 2009). Notons que, d'après la tâche de locomotion, la stimulation visuo-tactile synchrone déplace le soi en avant du corps réel sans toutefois atteindre la position de l'avatar (Lenggenhager et al., 2007), suggérant une relocalisation du soi incomplète. Une autre interprétation serait que les participants se relocalisent bien au niveau de l'avatar, mais que les mesures employées pour analyser cette relocalisation ne sont pas assez sensibles, ou rigoureuses, pour refléter l'étendue exacte de la relocalisation du soi. Les informations sensorimotrices liées à un mouvement actif – marcher vers l'arrière puis vers l'avant – pourraient par exemple mettre à jour les processus multisensoriels de localisation du soi, faussant les mesures.

L'illusion du corps entier peut également être reproduite dans l'axe gravitaire en position allongée, sur le dos ou le ventre (Lenggenhager et al., 2009; Ionta et al., 2011b, 2014). Les participants ne pouvant marcher dans l'axe vertical, la relocalisation du soi fut mesurée grâce à une tâche d'imagerie mentale : la tâche de lâcher de balle. Pour cela, les participants tiennent une balle et doivent indiquer successivement quand ils imaginent la lâcher et quand celle-ci atteint le sol, en pressant un bouton. Une variation du temps évalué pour que la balle touche le sol est interprétée comme une relocalisation du soi dans l'axe gravitaire. Cette tâche présente l'avantage de limiter le mouvement des participants et leurs interactions l'environnement.



Cette nouvelle tâche mis en évidence des différences interindividuelles dans la relocalisation du soi suite à une même stimulation visuo-tactile: certains participants se sentaient décalés vers le bas et d'autres vers le haut par rapport à leur corps (Lenggenhager et al., 2009; Ionta, Heydrich, et al., 2011; Pfeiffer et al., 2013, **Figure 9**).



**Figure 9. Différences interindividuelles dans la relocalisation du soi en position allongée.** (Voir légende ci-contre)

(Légende Figure 9.) **A.** Dispositif expérimental et résultats de l'illusion du corps entier en position allongée. Un participant est allongé sur le dos et observe un corps virtuel dans un visiocasque. Dans la vidéo, les informations gravitaires ( $g^*$ ) sont inversées par rapport aux signaux captés par les gravicepteurs ( $g$ ) – créant notamment un conflit visuo-vestibulaire. Ce conflit induit des différences interindividuelles dans la relocalisation du soi et de la perspective en première personne. Adapté de Pfeiffer, Serino, & Blanke, 2014. **B.** Relocalisation du soi dans l'axe gravitaire, mesurée par la tâche de lâcher de balle en imagerie mentale. Les temps de réponse représentent l'intervalle entre le moment où les participants imaginent lâcher la balle, et le moment où ils estiment que la balle touche le sol. Des temps de réaction plus long indiquent que les participants se relocalisent plus haut par rapport à leur corps. Les données représentées proviennent de Réf. 1: Lenggenhager et al. (2009), Réf. 2 : Ionta et al. (2011) , Réf. 3 : Pfeiffer et al. (2013), Réf. 4 : Salomon et al. (2013), Réf. 5 : Adler et al. (2014) et Réf. 6 : Pfeiffer et al. (2014). Les symboles indiquent une localisation du soi après une stimulation visuo-tactile synchrone (bleu) ou asynchrone (rouge). Adapté de Lopez et al. (2015).

Ces différences interindividuelles s'expliqueraient par différentes stratégies d'intégration multisensorielles. Par exemple, Pfeiffer et collaborateurs (2013) ont montré que les participants faisant preuve d'une plus forte dépendance visuelle – mesurée par une tâche de verticale visuelle subjective avec le Rod-and-Frame Test – étaient ceux qui avaient le plus de chance de rapporter une perspective visuo-spatiale inversée, c'est-à-dire de se localiser au-dessus du corps observé plutôt qu'en dessous, lorsqu'ils sont allongés sur le dos. Certains individus seraient donc plus influencés par les informations visuelles tandis que d'autres les intégreraient avec les informations graviceptives – somesthésiques, vestibulaires et intéroceptives – pour ancrer le soi au corps.

Les travaux ayant adapté l'illusion du corps entier à la neuroimagerie grâce à la tâche de lâcher de balle associent les changements de localisation du soi et de perspective visuo-spatiale à l'activité de la jonction temporo-pariétale (gyrus angulaire et gyrus temporal supérieur) et de l'insula postérieure (Ionta et al., 2011a, 2011b). La relocalisation du soi vers le haut ou vers le bas serait notamment liée à une augmentation ou une diminution, respectivement, de la connectivité fonctionnelle entre la jonction temporo-pariétale et l'insula (Ionta et al., 2014). En outre, la localisation du soi se distingue du sentiment d'appartenance, qui dépendrait plutôt de l'activité du cortex prémoteur (Petkova et al., 2011a).





### 3. Réalité virtuelle

Par rapport à la vidéo, la réalité virtuelle et la réalité augmentée facilitent la manipulation des informations visuelles et permet d'étudier la conscience de soi corporelle dans des environnements riches et contrôlés. Des techniques de réalité virtuelle ont notamment permis de manipuler les vidéos enregistrées pendant l'expérience de sortie du corps pour remplacer les stimulations visuo-tactiles par des stimulations visuo-intéroceptives. Dans ces expériences, les participants observaient un halo lumineux qui recouvrait leur corps, filmé par l'arrière, et clignotait de façon synchrone ou asynchrone avec les battements cardiaques ou la respiration des participants, enregistrés en temps réel. Ces études ont montré que l'illusion du corps entier peut être déclenchée par des stimulations visuo-cardiaques (Aspell et al., 2013; Heydrich et al., 2018; Park et al., 2016; Ronchi et al., 2015) ou visuo-respiratoires (Adler et al., 2014; Allard et al., 2017) synchronisées. Ces résultats montrent **le rôle de ces signaux intéroceptif dans l'ancrage du soi au corps** (Craig, 2002; Seth & Tsakiris, 2018) et corroborent les propositions d'autres auteurs, selon lesquels le traitement des informations intéroceptives au niveau du cortex insulaire antérieur serait fortement impliqué dans la conscience de soi, notamment pour créer un référentiel égocentré (Craig, 2009; Park et Tallon-Baudry 2014; Tallon-Baudry et al. 2018).

Malgré l'avancement qu'apporte la combinaison de techniques de réalité virtuelle avec la vidéo ou l'utilisation de grands écrans, il n'existe, à notre connaissance, que trois études ayant développé l'illusion du corps entier, avec une perspective en troisième personne, en réalité virtuelle immersive (Dobricki et de la Rosa, 2013; Heydrich et al., 2013; Pomes et Slater, 2013). Les participants de ces expériences s'identifiaient plus à l'avatar ou aux deux avatars présentés pour une stimulation visuo-tactile synchrone, par rapport à une stimulation asynchrone. Cependant, dans leur étude, Dobricki et de la Rosa (2013) n'évaluent l'illusion qu'à partir de questionnaires et ne distinguent pas la localisation du soi du sentiment d'appartenance. De même, Pomes et Slater (2013) évaluent l'illusion avec des questionnaires seulement et s'intéressent plus aux sensations illusoire de mouvement de soi vers l'avatar, ou de mouvement de l'avatar vers le corps, qu'à la localisation du soi. Les trois études n'évaluent pas ou ne différencient pas non plus la localisation du soi et le sentiment de présence en réalité virtuelle (Dobricki et de la Rosa, 2013; Heydrich et al., 2013; Pomes et Slater, 2013).



Par ailleurs, bien que Heydrich et collaborateurs (2013) aient utilisé la tâche de locomotion pour mesurer la localisation du soi, sa relocalisation vers l'avatar n'était pas significative en réalité virtuelle. Ces résultats négatifs pourraient être liés à une mauvaise prise en compte du changement de technique – de la vidéo à la réalité virtuelle immersive. En réalité virtuelle, la perspective en première personne semble robuste à des décalages sensorimoteurs plus ou moins importants, tant que ceux-ci répondent aux mécanismes prédictifs effectués par le système nerveux central (Galvan Debarba et al., 2018). Cela montre que, même en réalité virtuelle, la conscience de soi corporelle repose sur des mécanismes sensorimoteurs et prédictifs. Or, la localisation du soi peut être modulée par la simple utilisation de la réalité virtuelle : comme mentionné précédemment, l'utilisation d'un système de réalité virtuelle a tendance à relocaliser le soi vers la tête (van der Veer et al., 2018). De même, la représentation du corps est déformée en réalité virtuelle immersive : la taille des membres est sous-estimée tandis que celle de la tête est surestimée (van der Veer et al., 2019). Les informations visuelles pourraient améliorer l'intégration multisensorielle à la base de la représentation du corps, de sorte qu'en réalité virtuelle, le manque d'informations visuelles sur le corps réel pourrait altérer le traitement des signaux proprioceptifs et intéroceptifs, induisant une altération de la perception de la taille et de la forme du corps (van der Veer et al., 2019). Des mécanismes similaires pourraient avoir lieu pour la localisation du soi. Le poids et le contact du casque de réalité virtuelle pourraient également augmenter le poids des informations somesthésiques au niveau de la tête, de sorte que la localisation du soi serait décalée vers cette partie du corps (van der Veer et al., 2018). Ainsi, transférer l'étude de la localisation du soi en réalité virtuelle nécessite de prendre en compte et de contrôler l'influence de l'immersion dans un environnement artificiel sur les mécanismes multisensoriels sous-jacents. La conscience de soi corporelle dépendrait en effet non seulement de processus sensorimoteurs mais aussi du traitement multisensoriel de l'espace, soulignant l'importance de la prise en compte de la perception de l'espace dans l'étude de la localisation du soi (Pfeiffer, 2015).



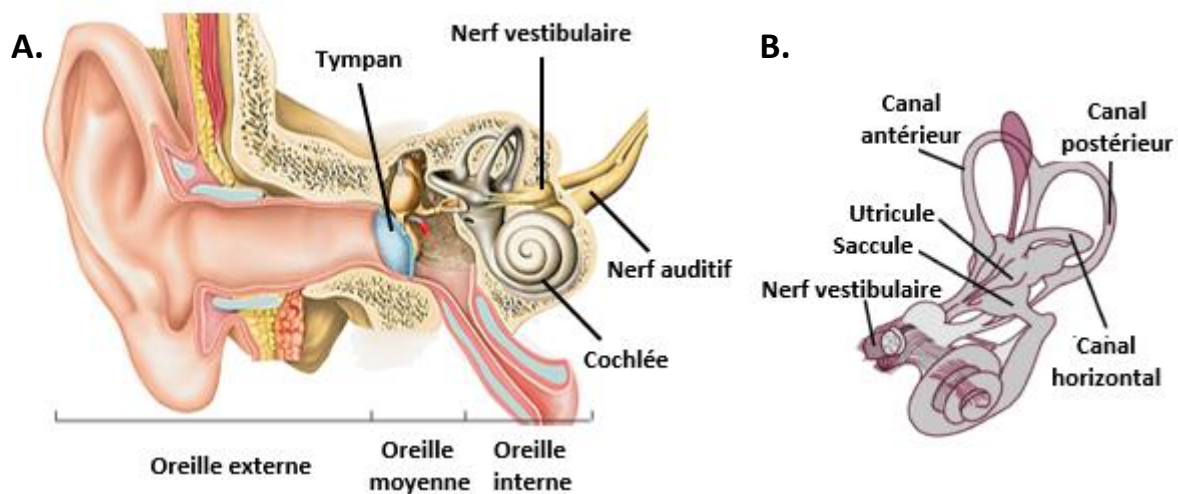
### III. CONTRIBUTION VESTIBULAIRE A LA LOCALISATION DU SOI

« The 'Self' [...] when carefully examined, is found to consist mainly of [...] peculiar motions in the head or between the head et throat. »

James, *The principles of psychology* (1890)

#### 1. Le système vestibulaire : rappels anatomiques et fonctionnels

Logé dans l'oreille interne, le vestibule présente deux types de capteurs : les canaux semi-circulaires et les otolithes (voir Figure 10). Les trois canaux semi-circulaires sont sensibles aux accélérations angulaires, chacun dans une dimension de l'espace. Les otolithes détectent les accélérations linéaires : l'utricle réagit aux accélérations horizontales et le saccule aux accélérations verticales. Ces deux récepteurs otolithiques sont aussi sensibles à l'accélération gravitaire et renseignent sur l'orientation de la tête par rapport à la verticale (Day et Fitzpatrick, 2005; Angelaki et Cullen, 2008; Uchino et Kushiro, 2011; Pfeiffer et al., 2014).



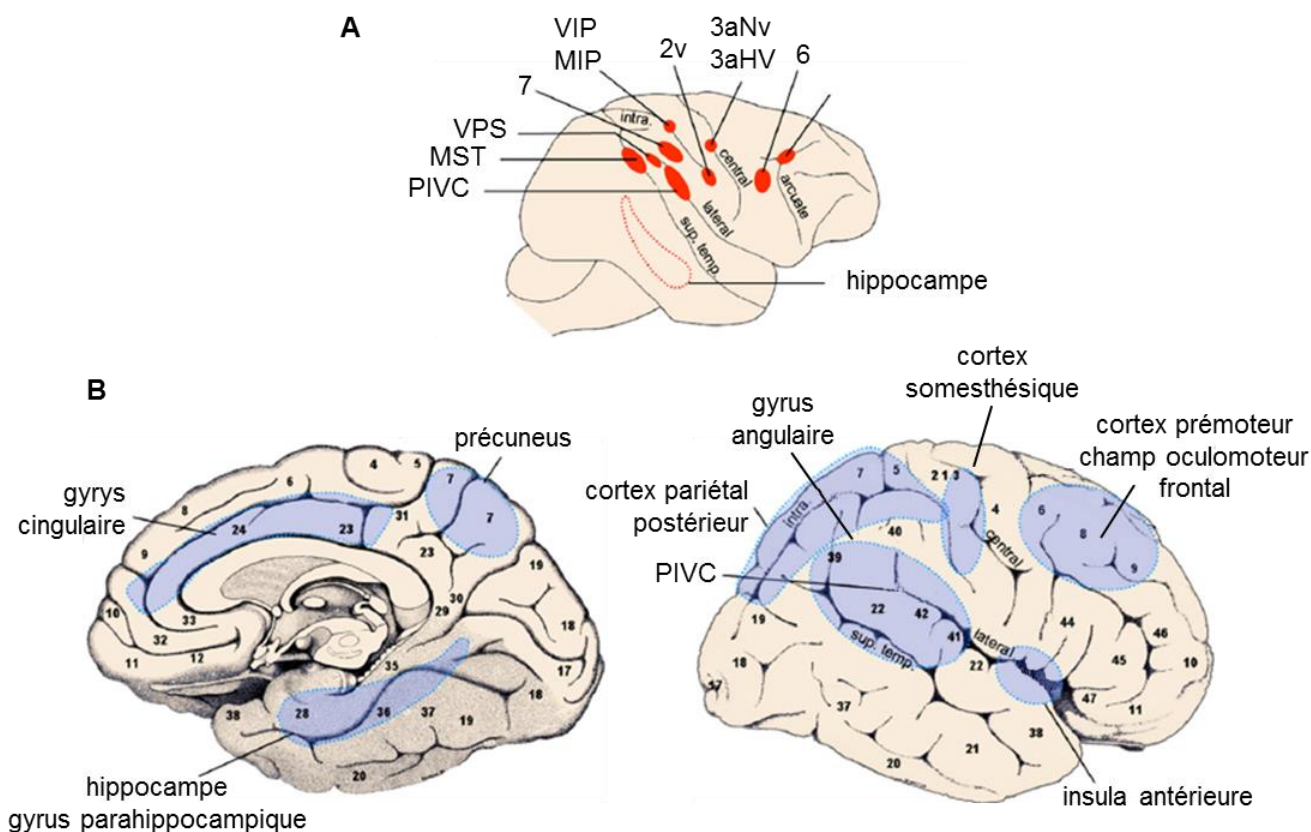
**Figure 10. Anatomie du vestibule** A. Le vestibule se loge dans l'oreille interne, en profondeur dans la partie pétreuse de l'os temporal. B. Il est composé de trois canaux semi-circulaires, qui codent les accélérations angulaires, ainsi que de deux otolithes – le saccule et l'utricle – qui codent les accélérations linéaires. Adapté d'après Pfeiffer et al. (2014).

Le nerf vestibulo-cochléaire (VIII<sup>ème</sup> nerf crânien) transmet les informations des récepteurs vers le tronc cérébral et le cervelet (Barmack, 2003). Dans le tronc cérébral, les noyaux vestibulaires constituent le premier niveau d'intégration avec les signaux visuels (Waespe et Henn, 1977, 1979) et somesthésiques (Cullen et Roy, 2004; Roy et Cullen, 2004). Les

signaux vestibulaires projetés vers les noyaux oculomoteurs III, IV et VI contrôlent les muscles extraoculaires, afin que le mouvement des yeux compense celui de la tête et stabilise l'image sur la rétine (Colebatch et al., 2016). De même, les réflexes vestibulo-spinaux, passant par des projections descendantes vers la moelle épinière, compensent les mouvements détectés, maintiennent l'alignement de la tête et du corps et stabilisent la posture de sorte à prévenir les chutes (Lacour et Borel, 1993).

Enfin, la projection des informations vestibulaires vers plusieurs noyaux thalamiques et de nombreuses aires corticales multisensorielles, aussi bien impliquées dans la perception que la motricité (Fukushima 1997; de Waele et al. 2001; Fasold et al. 2002; Lopez & Blanke 2011; Hitier, Besnard, & Smith 2014; Seemungal 2014), explique que certains considèrent le système vestibulaire comme une base essentielle de la perception et de l'action (Wong, 2017). Le vaste réseau d'aires multisensorielles interconnectées qui reçoit des informations vestibulaires est communément appelé **cortex vestibulaire** (Brandt & Dieterich, 1999; Rancz et al., 2015; Jang et al., 2018; revue dans : Lopez & Blanke, 2011). Celui-ci a d'abord été mis en évidence par des études d'électrophysiologie chez le chat puis chez le primate non humain (Chen, DeAngelis, & Angelaki, 2010, 2011; Chen, Deangelis, & Angelaki, 2011; Fukushima, 1997; Grüsser, Pause, & Schreiter, 1990; Guldin & Grüsser, 1998; Jung, Kornhuber, & Da Fonseca, 1963), qui révélèrent un réseau cortical richement interconnecté constitué des régions pariéto-insulaires et rétroinsulaires profondes (cortex vestibulaire pariéto-insulaire ou PIVC, pour *parieto-insular vestibular cortex*), du cortex visuel extrastrié (aire MST), de l'aire VPS (*visual posterior sylvian area*), des champs oculomoteurs frontaux et du sillon intrapariétal (aire VIP, *ventral intraparietal area*) (**Figure 11A**). Plus récemment, l'utilisation de différentes techniques de stimulations vestibulaires en neuroimagerie a mis en évidence un réseau similaire chez l'Homme (revues: Lopez et al., 2012; Dieterich & Brandt, 2015). Celui-ci s'étend dans le cortex pariéto-insulaire, le cortex pariétal postérieur, les cortex somesthésiques primaire et secondaire, le cortex cingulaire, l'hippocampe, le cortex prémoteur et les champs oculomoteurs frontaux (**Figure 11B**).





**Figure 11. Localisation du cortex vestibulaire.** **A.** Chez le primate non-humain, le cortex vestibulaire est constitué des aires PIVC (cortex vestibulaire pariéto-insulaire), MST (aire temporelle médiane supérieure), VPS (aire visuelle sylvienne postérieure), 7, VIP (aire intrapariétale ventrale), MIP (aire intrapariétale médiane), 2v, 3a, 6 et cortex périarqué. **B.** Chez l'homme, le cortex vestibulaire recouvre le précuneus, le gyrus cingulaire, l'hippocampe et le gyrus parahippocampique, le PIVC – qui comprend l'insula postérieure, l'opercule pariétal et la jonction temporo-pariétale –, l'insula antérieure, le cortex pariétal postérieur, le gyrus angulaire, le cortex somesthésique et le cortex préfrontal ainsi que les champs oculomoteurs frontaux. Adapté de Lopez & Blanke (2011).

Il est admis que le **cortex vestibulaire pariéto-insulaire (PIVC)** est l'épicentre de ce réseau (Dieterich & Brandt, 2015; Lopez & Blanke, 2011). Il recouvre le cortex operculo-insulaire et le cortex rétroinsulaire. Le PIVC est la première région à recevoir des informations vestibulaires et est interconnecté avec toutes les autres régions du cortex vestibulaire (Chen et al., 2010; de Waele et al., 2001; Dieterich & Brandt, 2018; Eickhoff, Weiss, Amunts, Fink, & Zilles, 2006; Ertl et al., 2017; Kirsch et al., 2016; Klingner et al., 2013; Lopez et al., 2012).

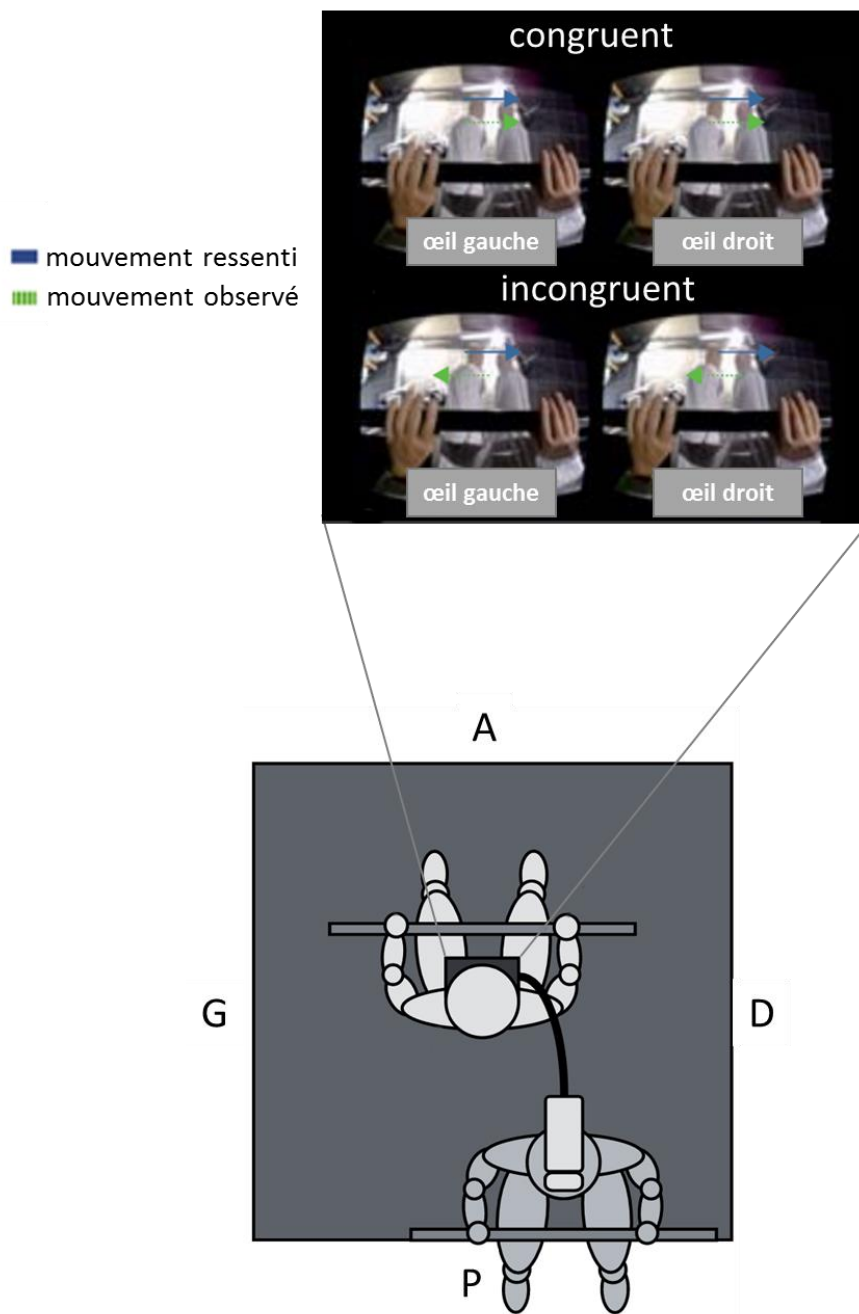
## 2. Preuves cliniques de la contribution vestibulaire à l'ancrage du soi au corps

Les premiers indices suggérant que les informations vestibulaires participent à la **localisation du soi** proviennent d'études chez des patients présentant des atteintes vestibulaires. Les médecins qui initièrent la description clinique des expériences de sortie du corps, des sensations semblables à la dépersonnalisation et des modifications du schéma corporel, les associaient déjà à des troubles vestibulaires (Bonnier, 1905; Skworzoff, 1931; Schilder, 1935). Réciproquement, les patients atteints de troubles vestibulaires décrivent parfois des sensations de mouvement et de flottement, similaires à celles induites par des stimulations vestibulaires artificielles chez des volontaires sains (Lopez et al. 2010; Kaliuzhna et al. 2015). Ces patients rapportent aussi plus souvent des modifications de l'ancrage du soi au corps qu'une population contrôle (Grigsby et Johnston 1989; Sang et al. 2006; Tschan et al. 2013; Lopez et Elzière 2018). Par exemple, dans une population de 210 patients vertigineux, 14 % d'entre eux rapportaient des expériences de sortie du corps, cette proportion étant significativement plus élevée que chez les contrôles sains (Lopez et Elzière 2018). De plus, différentes pathologies vestibulaires ont été associées à des symptômes de dépersonnalisation et déréalisation, caractérisées par un détachement par rapport au corps et au soi (Sang et al., 2006; Jáuregui-Renaud et al., 2008; Lopez, 2013; Jáuregui-Renaud, 2015; Toupet et al., 2019). Une étude en tomographie par émission de positron chez des patients souffrant de dépersonnalisation a montré une diminution de l'activité métabolique dans le gyrus supérieur temporal, l'insula postérieure et le lobule pariétal inférieur, des régions importantes pour la représentation du corps et du soi mais aussi pour le traitement des informations vestibulaires et l'intégration multisensorielle (Simeon et al., 2000).



### 3. Etude expérimentale : sentiment d'appartenance et perspective spatiale


Peu d'études ont adapté l'illusion du corps entier de façon à prendre en compte les informations vestibulaires (Nesti et al., 2018; Pfeiffer et al., 2013; Preuss & Ehrsson, 2018; Thür, Roel Lesur, Bockisch, Lopez, & Lenggenhager, 2019). La stimulation visuo-tactile classique peut pourtant être facilement remplacée par une stimulation visuo-vestibulaire en utilisant des stimulations vestibulaires artificielles chez des participants immobiles (Palla et Lenggenhager, 2014). Une stimulation vestibulaire galvanique, combinée à l'observation d'un corps oscillant de droite à gauche, a permis de reproduire l'illusion du corps entier : une stimulation visuo-vestibulaire congruente augmentait l'identification à l'avatar (Preuss et Ehrsson, 2018). Bien qu'il montre que les informations vestibulaires participent au sentiment d'appartenance du corps, ce paradigme, utilisant une perspective en première personne, ne permet pas d'étudier la localisation du soi. De même, une étude a adapté l'illusion du corps entier en première personne (*body swap illusion*) à des stimulations vestibulaires naturelles (Macauda et al., 2015). Les participants étaient exposés à des rotations passives du corps entier et observaient les rotations d'un mannequin avec une perspective en première personne, grâce à un visiocasque. Les rotations du mannequin pouvaient être congruentes ou incongruentes avec les rotations du corps des participants, c'est-à-dire qu'elles allaient dans la même direction ou dans la direction opposée, respectivement (Macauda et al., 2015, **Figure 12**).



**Figure 12. Adaptation de l'illusion du corps entier à des stimulations vestibulaires naturelles.** Partie inférieure : Schéma du dispositif expérimental vue de dessus. Le participant est assis au centre d'une plateforme de mouvement (gris foncé), face à la partie antérieure de la plateforme (A). Il porte un visiocasque connecté à une caméra positionnée sur un mannequin, lui-même placé sur la partie postérieure de la plateforme (P). La caméra filme le mouvement du mannequin sur la plateforme accélérant de gauche (G) à droite (D) de façon sinusoïdale. Partie supérieure : Vidéo retransmise dans le visiocasque pendant, lorsque la caméra est positionnée sur un mannequin (en haut) ou sur un objet (en bas). Adapté de Macaуда et al. (2015).







L'étude de Macaуда et collaborateurs (2015) montre que les participants s'identifient plus au corps fictif dans le cas d'une congruence visuo-vestibulaire, par rapport à une incongruence entre ces informations. De plus, en accord avec des résultats précédents (Salomon et al., 2013), les auteurs décrivent une diminution de la température corporelle des participants lors d'une congruence entre leur propre mouvement et le mouvement du corps fictif. Ces résultats suggèrent qu'une congruence entre les informations visuelles et vestibulaires affecte la conscience de soi corporelle et modifie l'homéostasie. Il reste important de souligner que les stimulations vestibulaires naturelles impliquent le corps entier et stimulent donc inévitablement d'autres modalités sensorielles telles que le toucher, la proprioception et l'intéroception. Or, ces modalités sensorielles jouent également un rôle important pour la création et la plasticité de la conscience de soi corporelle et la localisation du soi. Il manque encore à mettre en place un paradigme d'illusion du corps entier avec une perspective en troisième personne qui puisse être combiné avec des stimulations vestibulaires.

Les études d'illusion du corps entier en position allongée pour des paradigmes de neuroimagerie révèlent que des changements de localisation du soi et de perspective visuo-spatiale dépendent de changements d'activité au niveau de la jonction temporo-pariétale (Ionta et al., 2011b, 2014). De même, la capacité de dissocier le soi du corps par une tâche d'imagerie mentale serait liée à une activation de la jonction temporo-pariétale (Arzy et al., 2006). Cette région étant un point central du cortex vestibulaire (Kahane et al., 2003), il est fort probable que les informations en provenance de l'oreille interne influencent les mécanismes déclencheurs de dissociations entre le soi et le corps. Cela expliquerait notamment les sensations de mouvement et de flottement fréquemment rapportées lors des expériences de sortie du corps. Ainsi, Blanke et ses collaborateurs proposèrent que les différences phénoménologiques entre divers phénomènes d'autoscopie (illusion de sortie du corps, héautoscopie et autoscopie) pourraient être dues à différents niveaux de dysfonctionnement du traitement des informations vestibulaires (Blanke et al., 2004; Blanke, 2012; Kaliuzhna et al., 2015). Ainsi, une stimulation vestibulaire chez des participants sains peut induire des symptômes semblables à ceux de la dépersonnalisation (Aranda-Moreno et Jáuregui-Renaud, 2016), suggérant de nouveau que l'intégration cohérente des informations vestibulaires avec les autres informations sensorielles sous-tend le sentiment d'ancrage du soi au corps.



Par ailleurs, certains remarquèrent que les expériences de sortie du corps apparaissent plus souvent dans une position allongée, plutôt que debout ou assise (Green, 1968; Blanke et al., 2004; Blanke et Mohr, 2005). Cette observation aiguille vers une contribution des informations vestibulaires et somesthésiques aux expériences de sortie du corps. Pfeiffer et collaborateurs (2013) proposèrent d'expliquer ces phénomènes par une diminution de la sensibilité otolithique et de la quantité de signaux moteurs et somatosensoriels en position allongée.

Les signaux vestibulaires fourniraient un **cadre de référence égocentré**, c'est-à-dire centré sur le corps (Paillard, 1991), dans lequel interpréter les autres informations sensorielles et générer des commandes motrices (Paillard 1991; Berthoz 1997; Borel et al. 2008; Borel et al. 2014). L'origine du cadre égocentré dans le corps peut être évaluée par des tâches de graphesthésie, dans lesquelles les participants doivent reconnaître des lettres à partir de tracés ambigus sur leur peau (Arnold et al., 2017). Ces tâches mettent en évidence des différences interindividuelles dans la tendance naturelle à adopter une perspective centrée sur la tête, le tronc, ou une perspective en troisième personne afin de reconnaître les symboles que représentent les stimulations tactiles. Selon les individus, il est également plus ou moins facile de changer de perspective lorsque cela est imposé (Arnold & Auvray, 2017; Arnold, Spence, & Auvray, 2017). Or, une stimulation vestibulaire artificielle augmente la tendance à adopter une perspective en première personne, c'est-à-dire égocentrée, dans les tâches de graphesthésie, (Ferrè, Lopez, & Haggard 2014). Une stimulation vestibulaire artificielle réduit également l'intrusion allocentrée, c'est-à-dire la prise en compte de la perspective d'un avatar, appuyant l'idée que les informations vestibulaires facilitent l'adoption d'un point de vue égocentré (Pavlidou et al., 2018).

Enfin, d'autres indices de la contribution vestibulaire à la localisation du soi émergent de l'étude des représentations et des distorsions du soi pendant les rêves (Windt, 2010, 2015; Metzinger, 2013; Rosen, 2018). D'après ces travaux, le soi se caractériserait par une étendue spatiotemporelle dans laquelle se situerait la perspective en première personne. Certaines descriptions de rêves se rapprochent d'ailleurs de celles d'expériences de sortie du corps. En rêves, le soi n'est pas nécessairement rattaché à la représentation d'un corps et à une phénoménologie sensorielle claire, bien qu'il soit souvent associé à des mouvements et flottements, suggérant l'implication du traitement des informations vestibulaires.



L'étude des bases sensorielles de la conscience de soi corporelle mis d'abord l'accent sur la contribution relative des informations visuelles et tactiles, négligeant les informations proprioceptives, vestibulaires et intéroceptives (Stratton 1899; Mizumoto & Ishikawa 2005; Altschuler & Ramachandran 2007; Lenggenhager et al. 2007; Lenggenhager, Mouthon, et Blanke 2009; Aspell, Lenggenhager, & Blanke 2009; Salomon et al. 2012; Maselli & Slater 2013; Noel et al. 2015). De plus en plus d'auteurs soulignent maintenant l'importance d'intégrer à la fois les informations provenant de l'extérieur et de l'intérieur du corps pour créer des modèles plus complets de la conscience de soi corporelle (Ionta, Gassert, & Blanke, 2011; Faivre, Salomon, & Blanke, 2015; Park & Blanke, 2019; Blanke, Slater, & Serino, 2015; Costantini, 2014). Ces modèles mettent également en relief l'importance d'une **intégration cohérente** des informations sensorimotrices pour stabiliser le sentiment d'appartenance du corps ou la localisation du soi.





---

TRAVAUX EXPERIMENTAUX



par Thibault Roy

Ce travail de thèse a pour but d'étudier **les bases vestibulaires et multisensorielles de la localisation du soi**. Pour ce faire, nous avons combiné des techniques d'électrophysiologie et de physiologie vestibulaire avec des paradigmes de neurosciences cognitives et sociales. Nous avons mis en place de nouvelles techniques d'enregistrement et d'analyse au sein du laboratoire, en adaptant à la réalité virtuelle le paradigme de l'illusion du corps entier avec une perspective en troisième personne, et en développant l'étude des potentiels évoqués myogéniques vestibulaires par stimulation vestibulaire galvanique. Nous avons également pu utiliser le modèle de perte vestibulaire bilatérale afin d'étudier l'impact d'une perte vestibulaire sur le traitement des informations intéroceptives et le sentiment d'incarnation. Enfin, nous nous sommes intéressés à l'interaction réciproque entre la perception du corps – de soi et d'autrui – et les informations vestibulaires.

Dans ce cadre, nous nous sommes fixé les trois objectifs principaux suivants :

**1. Etudier l'influence des informations sensorimotrices sur la localisation du soi.** Bien que l'illusion du corps entier avec une perspective en troisième personne soit une opportunité unique de manipuler la localisation du soi, cette dernière n'a pas encore été mesurée en réalité virtuelle totalement immersive. La relocalisation du soi est classiquement mesurée par une tâche qui nécessite que les participants se déplacent dans l'environnement pour se positionner là où ils pensaient être pendant l'illusion. *Mais les informations sensorimotrices générées au cours de la marche influencent-elles la localisation du soi ? Comment mesurer la relocalisation du soi chez des participants debout et immobiles ? Enfin, les effets de l'illusion du corps entier sont-ils les mêmes en réalité virtuelle immersive qu'en utilisant la vidéo ou des écrans géants ?*

**2. Evaluer les effets d'une perte vestibulaire bilatérale sur l'intéroception et le sentiment d'incarnation : l'exemple de la localisation du soi et des émotions.** Les systèmes vestibulaires et intéroceptifs contribuent à la conscience de soi corporelle, bien que les mécanismes sous-jacents restent encore peu connus. Il a été observé qu'une perte vestibulaire remodèle l'intégration multisensorielle et affecte de nombreux processus cognitifs et émotionnels. L'étendue des déficits dus à une perte vestibulaire reste cependant à déterminer, en particulier concernant les mécanismes multisensoriels à la base du sentiment d'incarnation. *Quels sont les effets d'une perte vestibulaire bilatérale sur l'intéroception, la localisation du soi et des émotions ? Une perte vestibulaire est-elle compensée par une amélioration de l'intéroception afin de maintenir l'incarnation du soi et des émotions ?*

**3. Explorer l'influence de l'observation de soi et d'autrui sur le traitement des informations vestibulaires.** La localisation du soi est plastique, notamment dans le cadre d'interactions sociales. De plus en plus d'études mettent en évidence la contribution des informations vestibulaires dans la localisation du soi, en utilisant notamment l'observation d'autres corps. Par ailleurs, de nombreuses études montrent qu'observer des corps en mouvement affecte la posture et l'équilibre des observateurs. Malgré cela, aucune expérience ne s'est penchée sur cette influence inverse, c'est-à-dire la façon dont observer un corps peut moduler le traitement des informations vestibulaires (et donc potentiellement la détection du mouvement de soi et le sentiment de localisation du soi). *L'influence de l'observation de corps en mouvement sur le contrôle de la posture et de l'équilibre s'observe-t-elle au niveau neurophysiologique ? Y a-t-il des différences entre l'observation de soi ou d'autrui ?*



## Localisation du soi en réalité virtuelle et effet du mouvement de soi

Cette étude<sup>1</sup> a pour but d'examiner l'influence des informations sensorimotrices liées à la locomotion sur la localisation du soi. Pour cela nous avons 1) adapté le paradigme de l'illusion du corps entier avec une perspective en troisième personne en réalité virtuelle immersive et 2) développé une mesure de la localisation du soi chez des participants debout et immobiles, impliquant une relocalisation dans l'axe antéro-postérieur. Dans cette nouvelle tâche d'imagerie mentale, les participants évaluaient leur position par rapport à la trajectoire d'une balle roulant vers eux. Les résultats de cette tâche ont été comparés à ceux de la tâche classique de locomotion chez les mêmes participants. Nous avons également mesuré les changements du sentiment d'incarnation, ainsi que des caractéristiques personnelles telles que l'empathie, grâce à des questionnaires.

Les résultats montrent que les participants s'identifiaient plus au corps de l'avatar et se relocalisaient plus vers l'avatar suite à une stimulation visuo-tactile synchrone plutôt qu'asynchrone. Cet effet était d'autant plus évident pour la tâche d'imagerie mentale, qui montrait une relocalisation du soi vers l'avatar plus importante après une stimulation synchrone qu'asynchrone. L'importance de cette relocalisation était d'ailleurs corrélée à l'empathie. Les participants rapportaient également des illusions de présence, de bilocalisation et de dissociation entre le soi et le corps, pour une stimulation synchrone, seulement après la tâche d'imagerie mentale.

Les informations sensorielles générées au cours de la marche mettent à jour l'intégration multisensorielle à la base de la conscience de soi corporelle et semblent entraver la relocalisation du soi vers l'avatar. Notre nouvelle tâche d'imagerie mentale est donc plus appropriée que la tâche classique de locomotion pour mesurer la localisation du soi chez des participants debout en réalité virtuelle. Nos données montrent que l'illusion du corps entier en réalité virtuelle dépend de la congruence entre les informations visuelles et tactiles, mais aussi de caractéristiques personnelles telles que l'empathie.

---

<sup>1</sup> Nakul E., Orlando-Dessaints N., Lenggenhager B. & Lopez C. Measuring perceived self-location in virtual reality, en revision dans *Scientific Reports*



# Measuring perceived self-location in virtual reality

Estelle Nakul<sup>1</sup>, Nicolas Orlando-Dessaints<sup>1</sup>, Bigna Lenggenhager<sup>2</sup> & Christophe Lopez<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Aix Marseille Univ, CNRS, LNSC, FR3C, Marseille, France

<sup>2</sup> Department of Psychology, University of Zurich, Switzerland

Manuscrit en révision dans *Scientific Reports*

## Abstract

Third-person perspective full-body illusions (3PP-FBI) enable to manipulate, through multisensory stimulation, the perceived self-location, classically measured by a locomotion task after the illusion. Yet, as locomotion updates various sensory signals, we developed a measure of self-location without locomotion, in immersive virtual reality. Tactile stimulation was applied on the back of twenty-five participants et displayed synchronously or asynchronously on an avatar's back seen from behind. Participants completed the locomotion task et a new mental imagery task, in which they self-located in relation to a virtual ball approaching them. Participants self-identified with the avatar et located themselves towards the avatar more during synchronous than asynchronous visuo-tactile stimulation. This was accentuated for the mental imagery task, showing a larger self-relocation, et higher reports of presence, bi-location et disembodiment. Furthermore, illusory self-location correlated with empathy. Conclusively, the results suggest that avoiding multisensory updating during walking improves measures of illusory self-location.



## Introduction

Self-location, the experience that the self occupies a certain volume of space, is considered a core aspect of bodily self-consciousness, together with self-identification et first-person perspective (Blanke et Metzinger, 2009; Blanke, 2012; Serino et al., 2013). Self-location is typically experienced within the physical limits of the body (Blanke, 2012; van der Veer et al., 2018), but can be experienced as disembodied in various neurological et psychiatric conditions (Blanke et Mohr, 2005). Self-location has proven difficult to study empirically. Early measures of self-location consisted in introspective reports (Claparède, 1924; Hofmann, 1926; Bertossa et al., 2008), et pointing tasks on human silhouettes or towards the participant's body (Limanowski et Hecht, 2011; Alsmith et Longo, 2014). They revealed that most participants located their self in the head or torso. Self-reports of self-location have also been collected during illusions with sets of mirrors (Stratton, 1899; Altschuler et Ramachandran, 2007) et video systems (Mizumoto et Ishikawa, 2005). These studies indicate the possibility to manipulate self-location through unusual visuo-spatial perspectives, in a way that the perceived self-location deviates from the location of the physical body.


Whole-body adaptations of the rubber hand illusion (Botvinick et Cohen, 1998) accelerated the empirical study of the multisensory foundations of self-location, especially with the development of full-body illusions (FBI) from a third-person perspective (here referred to as '3PP-FBIs' (Lenggenhager et al., 2007, 2009; Aspell et al., 2009; Ionta et al., 2011b; Pfeiffer et al., 2013)). 3PP-FBIs are characterized by self-identification with a full body in extrapersonal space rather than with a body part in peripersonal space. In a seminal version of the 3PP-FBI, participants wore a head-mounted display (HMD) in which they observed a video of their body or a mannequin's body filmed from behind et projected to the front (Lenggenhager et al., 2007). Tactile stimulation was applied on the participants back et the video was either shown in synchrony or with a delay, so that participants saw et felt the touch on the back synchronously or asynchronously. Results show that the integration of spatially dissociated, but synchronous, visuo-tactile events increased self-identification with the virtual body. During such self-identification the participant's skin temperature was found to decrease (Salomon et al. 2013).

To date, very few studies have used immersive virtual reality (VR) technology to implement 3PP-FBIs (Dobricki et de la Rosa, 2013; Heydrich et al., 2013; Pomes et Slater, 2013). Most studies of self-location et self-identification were based on pre-recorded or online video-projections of bodies (Lenggenhager et al., 2007; Ionta et al., 2011b, 2014; Petkova et al., 2011a, 2011b; Guterstam et Ehrsson, 2012; Guterstam et al., 2015). Yet, the study of self-location should benefit from VR. First, VR allows interacting with avatars in realistic, ecological, et controlled environments (Sanchez-Vives et Slater, 2005; Slater et Sanchez-Vives, 2016; Bertrand et al., 2018; Seinfeld et al., 2018). Second, VR is characterized by *presence*, the feeling of being "there", even when a virtual character is not showed in the VR environment, modifying the perceived self-location (Sanchez-Vives et Slater, 2005; Wissmath et al., 2011).

How can self-location be measured in VR, other than with questionnaires? In most 3PP-FBI studies self-location was measured by a locomotion task (LT), in which participants were moved backwards et asked to walk to where they perceived to be located during the visuo-tactile stimulation (Lenggenhager et al., 2007, 2011; Aspell et al., 2009). Participants relocated their self from 10 to 30 cm towards the seen body after synchronous visuo-tactile stimulation (Lopez et al., 2015; Dieguez et Lopez, 2017). Thus, self-location was a compromise between the location of the physical body et the location of the seen body participants self-identified with.

An often-reported limitation of the LT is that locomotion updates somatosensory, vestibular et interoceptive signals. Measures of self-location minimizing self-motion could reduce confounding sensory stimulation et maintain illusory self-location. To measure self-location in not moving participants, a "mental ball dropping task" has been used during 3PP-FBIs using video presentations of a human body (Lenggenhager et al., 2009; Ionta et al., 2011b; Pfeiffer et al., 2013). Participants tested lying supine held a ball et had to indicate, with button presses, when they imagined dropping the ball et when the ball would hit the ground. After synchronous visuo-tactile stimulation, participants' evaluation of the time needed for the ball to reach the ground increased or decreased with regard to their illusion of being located above or below their body. Similar results were reported for a mental ball dropping task in VR (Bourdin et al., 2017).





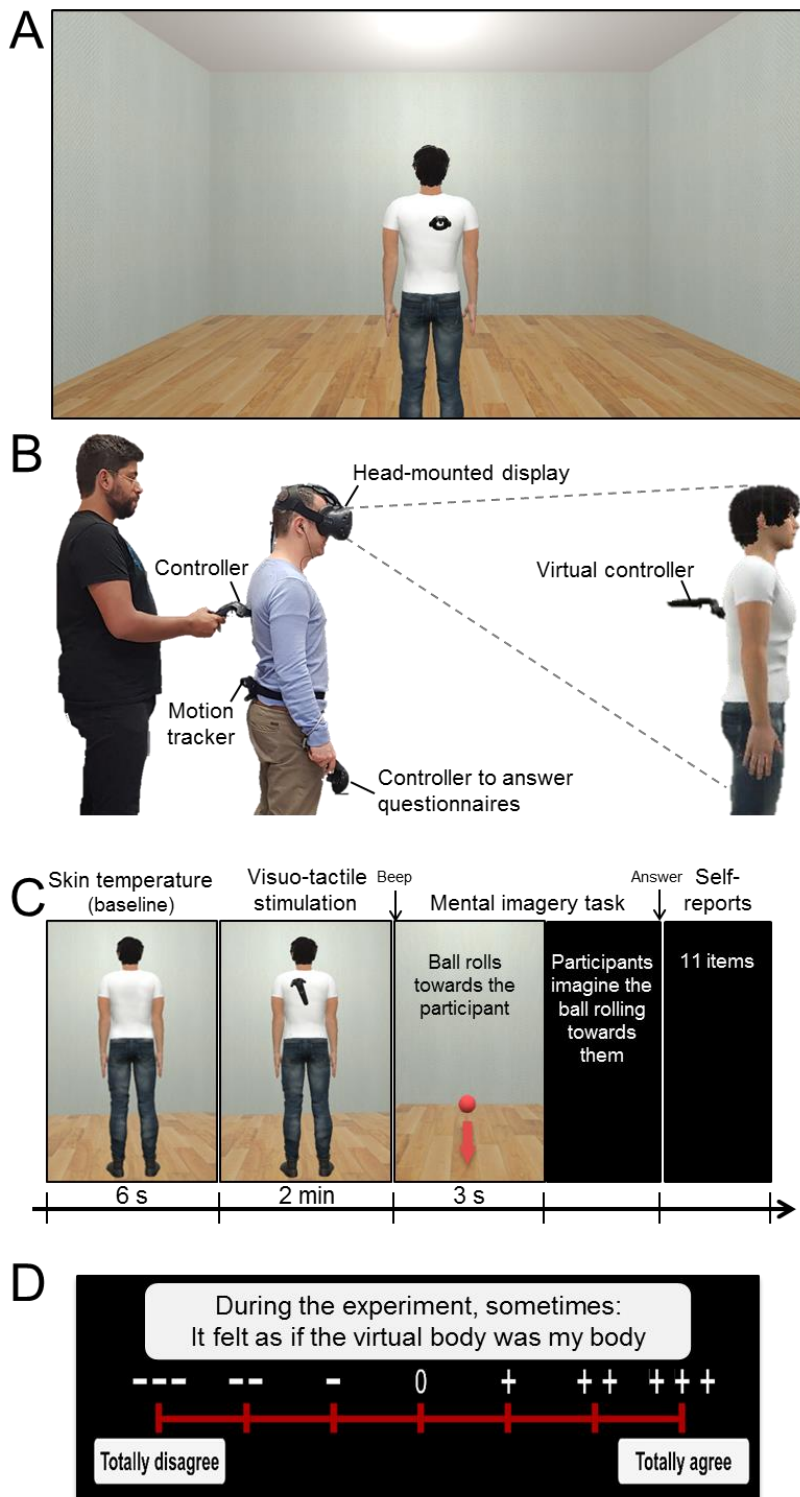
However, the mental ball dropping task needs to be adapted to a more ecological 3PP-FBI in which participants are tested standing upright. This is all the more important as lying supine modifies corporeal et extracorporeal spaces perception (Lopez et Blanke 2010). To our knowledge, there is still a lack for a measure of self-location which would not require changes in self-location with regard to gravity, but rather with respect to the more ecological front-back or left-right axes. Second, participants exposed to VR are thought to distribute their self between the real et VR environments (Wissmath et al., 2011), which may impact self-location. A measure of self-location limiting participants' interactions with their real environment is likely to maintain presence et the 3PP-FBI in VR.

The present study aimed at measuring changes in self-location after a 3PP-FBI in a fully immersive VR environment. We adapted the mental ball dropping task to a measure in the anterior-posterior horizontal axis in VR. Our new mental imagery task (MIT) aimed at measuring changes in self-location while participants stand upright et still, avoiding confounding effects of multisensory update through locomotion, as in previous studies (Lenggenhager et al., 2007). To analyse the effect of multisensory update through locomotion on self-location, results from the MIT were compared to those of the same participants in the LT. Finally, as previous studies showed that empathy et depersonalization/derealization traits can influence bodily self-consciousness (Braithwaite et al., 2017; Mul et al., 2019), we explored their relation to the 3PP-FBI in VR.

## Methods


**Participants.** Twenty-five healthy volunteers participated (11 females; mean age  $\pm$  SD: 23  $\pm$  2 years). They were all right-handed (mean laterality quotient  $\pm$  SD: 89  $\pm$  14 % according to the Edinburgh Handedness inventory (Oldfield, 1971)). They had normal or corrected-to-normal vision et declared no history of neurological et psychiatric disease. All participants provided informed written consent prior to participation. Experimental procedures were approved by the local Ethics Committee (Comité de Protection des Personnes Sud-Méditerranée II) et followed the ethical recommendations laid down in the Declaration of Helsinki.

**Experimental setup.** During the whole experiment, participants were immersed in a VR environment (Unity 3D, Unity Technologies) using an HMD (HTC Vive, HTC Corporation) with a horizontal visual field of 110° (~90° per eye). Participants were placed at the centre of a virtual room (7 × 4 m) of approximately similar size et decoration to the real room, to facilitate comparisons between measures of self-location in the MIT et LT (**Figure 1A**).



**Figure 1. Experimental setup et procedures.** **A.** Participants were immersed through an HMD at the centre of a 7 × 4 m virtual room. An avatar was shown 2 m in front of the participants at the centre of the room. **B.** During visuo-tactile stimulation, the experimenter stroked the back of the participants with a controller while its movement was synchronously or asynchronously reproduced by a virtual controller on the back of the avatar. Participants wore a motion tracker at the waist to record their position during the locomotion task (LT). They held a controller in their right hand to answer during the mental imagery task (MIT) et to answer questionnaires. **C.** A block of MIT comprised the following events: (1) Baseline measurement of the skin temperature during 6 s; (2) 2 min of synchronous or asynchronous visuo-tactile stimulation. (3) A beep indicates the onset of the MIT, followed by (4) the apparition of a red ball in front of the participants, in the end of the room, which rolled at constant speed towards "them" during 3 s. (5) A black screen appeared et participants imagined the ball rolling towards them et (6) they indicated when they thought that the ball had arrived at their position, by pulling the controller's trigger. (7) The answer to the localization task triggered the presentation of a questionnaire. **D.** Participants used their controller to direct a virtual laser to one of the levels of a Likert scale ranging from "Totally disagree" to "Totally agree".





A motion tracker was placed at the waist at the back of the participants, to record their position in space, et they held a VR controller in their right hand (**Figure 1B**). Two laser-emitter et inertial units encoded 3D coordinates of the HMD, VR controllers et the tracker which were recorded at 90 Hz with Unity. Participants wore earphones transmitting white noise during the experiment to avoid distractions et spatial auditory information.

**Visuo-tactile stimulation.** An avatar wearing a pair of jeans et a white t-shirt (created with Morph3D) was shown at the centre of the VR room, approximately 2 m in front of the participant's viewpoint (**Figure 1A**). The experimenter stroked the participants' back with a VR controller, irregularly so that they could not predict the tactile stimulation on their back nor get used to it, while the controller movement was reproduced by a virtual depiction of the controller on the back of the avatar (**Figure 1B**). During synchronous visuo-tactile stimulation, the movement of the virtual controller on the back of the avatar matched the movement et position of the controller on the back of the participant. During asynchronous visuo-tactile stimulation, the virtual controller reproduced the movement of the controller on the back of the participant with a 500 ms delay. Synchronous et asynchronous visuo-tactile stimulations were each applied for 2 minutes in separate blocks.

### **Measures of self-location.**

**Mental imagery task.** After the visuo-tactile stimulation, the avatar was removed from the VR room et a beep tone played in the earphones indicated the start of the MIT. A red ball appeared in front of the participants at the far end of the VR room (**Figure 1C**). The ball rolled on the floor of the VR room along an invisible line towards the participants, at constant velocity for 3 s, after what a black screen was shown. Participants were instructed to imagine the ball rolling towards them at the same velocity et to indicate when the ball would reach "them", as if the ball would reach a position between their feet, by pressing on a button on the VR controller. To infer participant's self-location, we recorded the coordinates of the (hidden) ball along the anterior-posterior axis when participants responded.

**Locomotion task.** After the visuo-tactile stroking, a black screen was presented in the HMD. Following previous procedures (Lenggenhager et al., 2007), participants walked on spot while being guided 2 m backwards by the experimenter. Then, they were instructed to walk with normal steps to the position they thought they were standing during the visuo-tactile stimulation. Participants were asked not to count the number of small steps during the backward displacement. The final position of the participant was measured from the coordinates of the tracker on their waist.

**Subjective reports.** After each block, an eleven-item questionnaire presented in the HMD measured experiences during the visuo-tactile stimulation (**Table 1**). Questions pertained to different aspects of embodiment highlighted in previous research, such as self-identification, touch referral disembodiment, agency, illusory movement, bi-location et presence. Participants answered on a seven-point Likert scale ranging from “Totally disagree” to “Totally agree” (**Figure 1D**) to the questions presented sequentially. They used a virtual laser pointer, originating from the controller in their hand: they directed the laser towards a level of the scale et validated their choice with the controller's trigger. Answering the questionnaire in the HMD, instead of on paper sheets as usually done, enables to keep participants in VR space et prevents interactions with the real environment that could add sensory stimulation irrelevant to the experiment.

	<b>Questions # – “During the experiment there were times when:”</b>
Self-identification	Q3 – It felt as if the virtual body was my body.
	Q6 – It seemed as if I might have had more than one body.
Touch referral	Q1 – It seemed as if I were feeling the touch of the VR controller in the location where I saw the virtual body (hence on the virtual body).
	Q2 – It seemed as though the touch I felt was caused by the virtual controller touching the virtual body.
Disembodiment	Q5 – It seemed as if the touch I was feeling came from somewhere between my own body et the virtual body.
Agency	Q9 – It seemed as if I could animate (put in motion) the virtual body as my own body if I had wanted.
Illusory movement	Q4 - It felt as if my (real) body was drifting towards the front (towards the virtual body).
	Q7 - It appeared as if the virtual body were drifting backwards (towards my body).
Bi-location	Q8 - It seemed as if I were in two places at the same time.
Presence	Q10 - It seemed as if I were located in the virtual scene.
Nausea	Q11 - I felt sick to my stomach (nausea).

**Table 1. Questionnaire about perceptions during the 3PP-FBI.** Questions were presented sequentially, in the order indicated by their number. Questions pertaining to the same experience are grouped.





### **Measures of depersonalization et empathy.**

Participants completed the 60-item Empathy Quotient (EQ, Baron-Cohen and Wheelwright, 2004), gauging individual empathy traits. Ratings were completed on a four-point scale ranging from “Strongly disagree” to “Strongly agree”. Participants also filled out the 29-item Cambridge Depersonalization Scale (CDS, Sierra et Berrios, 2000), which assesses the frequency et duration of sensations of depersonalization et derealization. Ratings for the frequency et duration of these experiences were given on two scales ranging from 0 (“Never”) to 4 (“Always”), et from 1 (“A few seconds”) to 6 (“More than a week”), respectively.

### **Temperature recordings**

Body temperature was recorded at 1024 Hz using a probe placed over the sixth cervical vertebra (Biosemi Inc., Amsterdam, Netherlands).

### **Experimental procedures**

Before the experiment proper, the avatar’s shape et size were adapted to each participant. Participants were trained to the MIT et LT to get familiarized with instructions et procedures, et they were trained to manipulate the VR controller to answer questionnaires in VR. The temperature probe was installed before the experiment so that the signal stabilized.

Before any visuo-tactile stimulation, we recorded pre-tests measures of self-location with six trials of the MIT et three trials of the LT, based on a pilot study (Nakul et al., 2017).

At the beginning of each block, participants observed the avatar for 6 s before the start of the 2-minute visuo-tactile stimulation. This allowed to record baseline body temperature. After each type of visuo-tactile stimulation, participants completed either the MIT or the LT. This resulted in four experimental blocks presented in a quasi-counterbalanced order across participants: synchronous visuo-tactile stimulation followed by the MIT, asynchronous visuo-tactile stimulation followed by the MIT, synchronous visuo-tactile stimulation followed by the LT, et asynchronous visuo-tactile stimulation followed by the LT. After each block, participants completed the eleven questions about their experience during the visuo-tactile stimulation. Participants filled out the EQ et CDS on paper sheets at the end of the experiment.



## Data processing et statistical analysis

**Self-location.** For both tasks, the drifts in self-location were expressed in Unity metric units (UM) along the anterior–posterior axis. Drifts were calculated by subtracting the mean anterior–posterior coordinate of the ball (MIT), or of the tracker on the participant’s waist (LT), recorded during the pre-tests to the coordinate recorded after synchronous or asynchronous visuo-tactile stimulation. Drifts were analysed using a 2 Tasks (MIT, LT) × 2 Synchrony (synchronous, asynchronous) repeated-measures ANOVA et by t-tests for post hoc analyses of significant main effects et interactions (SPSS Statistics 22; IBM Corp., Armonk, NY, USA).

**Subjective reports.** As data were not normally distributed, the scores were first analysed using Friedman's ANOVAs to test the effect of the block (Synchronous MIT, Asynchronous MIT, Synchronous LT, Asynchronous LT) on each question independently. Significant effects were analysed using Wilcoxon signed-rank tests to assess the effect of the Synchrony for each task, et the effect of the Task separately for synchronous et asynchronous stimulation. To minimize the risk of false positives, we used Bonferroni-corrected  $\alpha$  level of  $p < 0.05/2$  for statistical significance ( $p < 0.025$ ).

**Relation to empathy et depersonalization/derealization.** Non-parametric Spearman's correlations were used to analyse correlations between EQ score, CDS score, et the *relative drifts* in self-location. *Relative drifts* were calculated as the difference between the final positions after synchronous et asynchronous visuo-tactile stimulation. To account for multiple comparisons, we applied a Bonferroni correction ( $0.05/2$ ) so that differences were considered as significant for  $p < 0.025$ .

**Temperature recordings.** The two-minute recordings during the visuo-tactile stimulation were divided in 20 periods of 6 s. Temperature changes were measured by subtracting the average response during the 6 s preceding the visuo-tactile stimulation from the average response over each of the 20 periods of 6 s after the stimulation. As data were not normally distributed, skin temperature was analysed using Friedman's test for each period of 6 s.

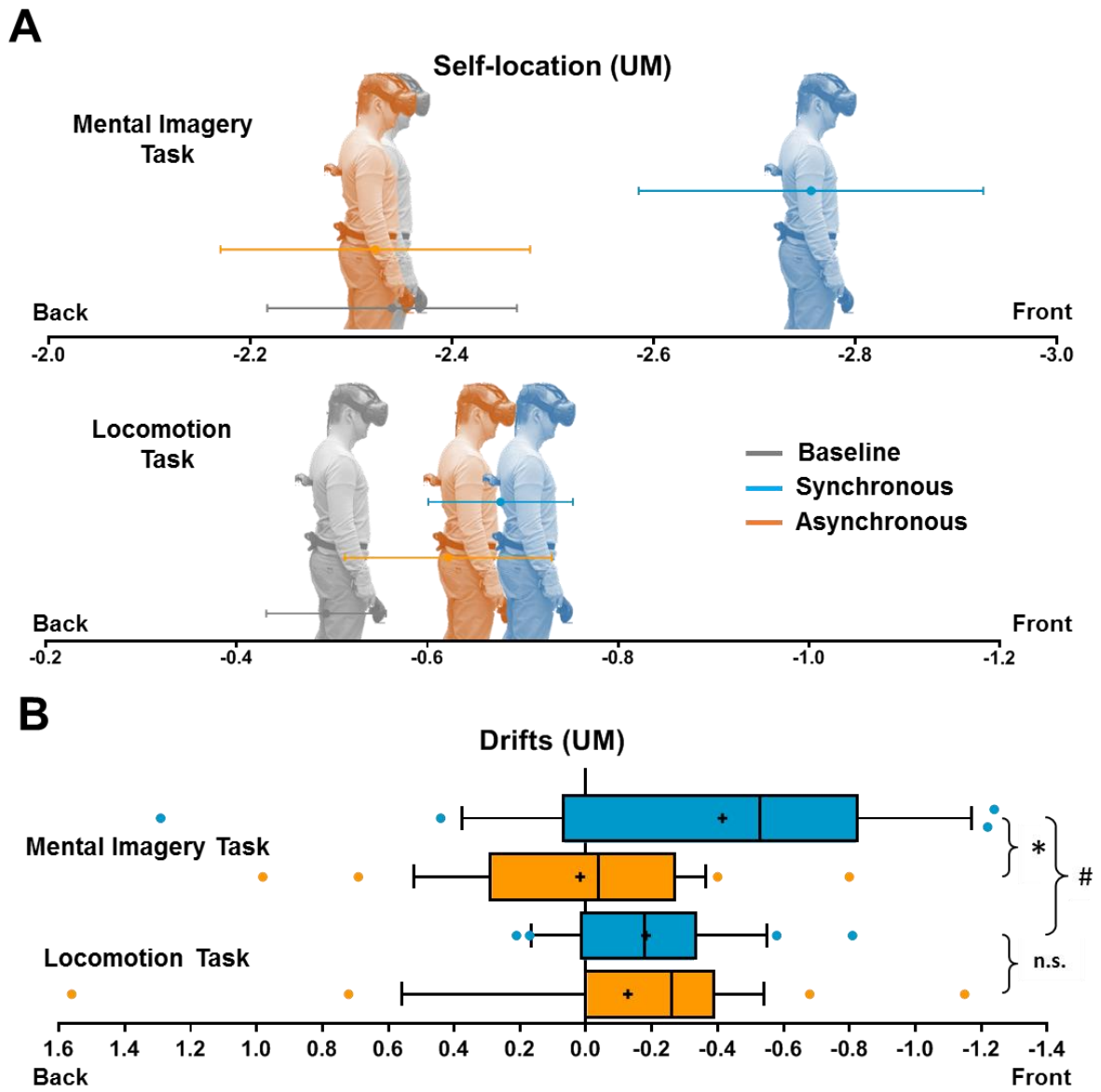


## Results

### Self-location

**Figure 2A** illustrates the perceived self-location in the baseline as well as during synchronous et asynchronous stimulation separately for both tasks et **Figure 2B** shows drifts in self-location. A repeated-measures ANOVA on the drifts revealed a main effect of the Synchrony ( $F_{1,24} = 12.85$ ,  $p = 0.001$ ,  $\eta^2_p = 0.35$ ), but no effect of the Task ( $F_{1,24} = 0.354$ ,  $p = 0.558$ ,  $\eta^2_p = 0.02$ ). As expected, this shows that self-location was influenced by the synchrony of the visuo-tactile stimulation. There was also a nearly significant interaction of Synchrony  $\times$  Task ( $F_{1,24} = 4.22$ ,  $p = 0.05$ ,  $\eta^2_p = 0.15$ ). Exploring this trend revealed a significant difference between synchronous et asynchronous drifts for the MIT ( $t = 3.54$ ,  $p = 0.002$ ), but not for the LT ( $t = 0.51$ ,  $p = 0.61$ ). As shown in **Figure 2B**, the MIT showed a mean ( $\pm$  SEM) synchronous drift of  $41 \pm 12$  cm towards the avatar (significantly different from the baseline measurement,  $t = 3.47$ ,  $p = 0.002$ ) et a mean asynchronous drift of  $2 \pm 8$  cm backwards. The LT showed a mean synchronous drift of  $18 \pm 5$  cm (significantly different from the baseline,  $t = 3.62$ ,  $p = 0.001$ ) et a mean asynchronous drift of  $13 \pm 10$  cm towards the avatar.

When directly comparing drifts from the MIT et the LT, there was a statistical trend for a difference between synchronous drifts ( $t = 1.95$ ,  $p = 0.06$ ), but not between asynchronous drifts ( $t = -1.25$ ,  $p = 0.22$ ).



**Figure 2. Self-location.** **A.** Mean self-location measured in the baseline pre-stroking position, et after synchronous et asynchronous visuo-tactile stimulation in the MIT et LT tasks. Errors bars represent the SEM. **B.** Box et whiskers plots show medians et interquartile ranges (10-90) for the drifts (self-location after synchronous et asynchronous stimulation minus baseline measure). Means are shown as + et dots are outliers.



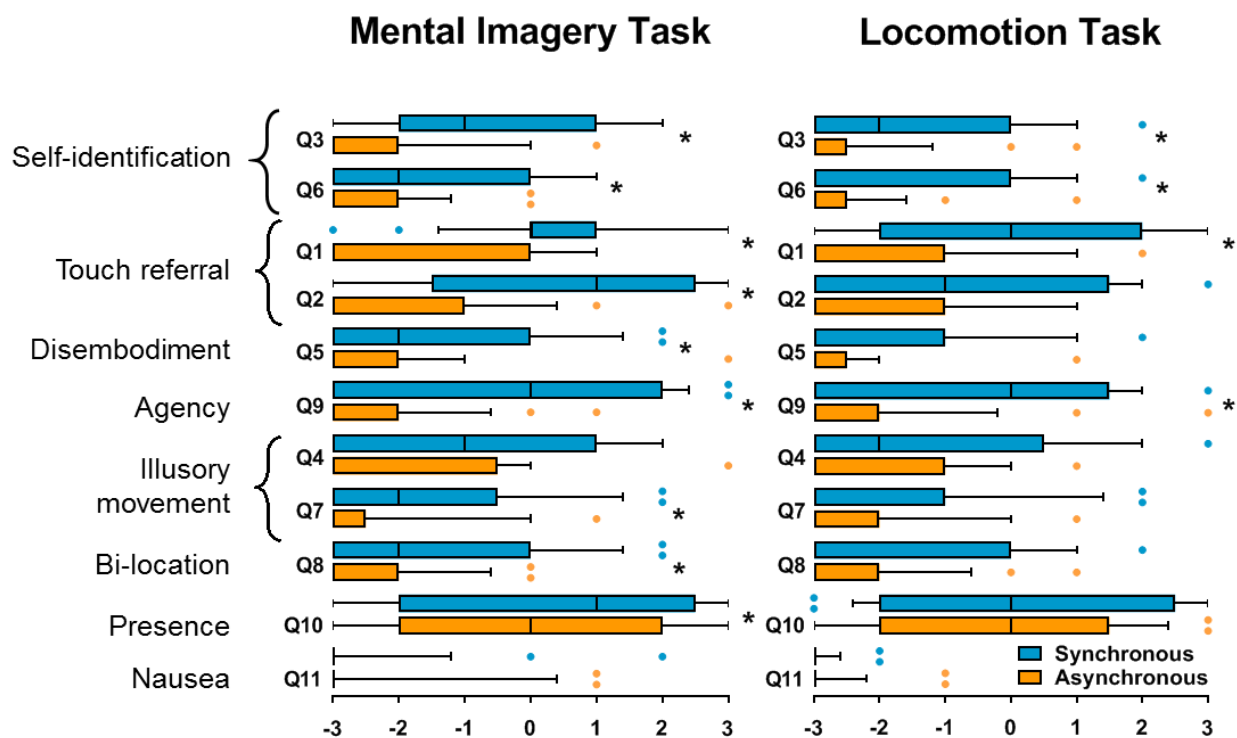
## Subjective reports

**Table 2** summarizes results from the Friedman's tests. There was a significant effect of the experimental block (Synchronous MIT, Asynchronous MIT, Synchronous LT, Asynchronous LT) on the intensity of self-identification (Q3, Q6), touch referral (Q1, Q2), disembodiment (Q5), agency (Q9), illusory movement (Q7), bi-location (Q8) et presence (Q10) (all  $\chi^2 \geq 6.6$  et  $p \leq 0.02$ ). Of note, there was no effect of the block on nausea (Q11).

Questions		Friedman test	MIT (synch. vs asynch.)	LT (synch. vs asynch.)
<i>Self-identification</i>	Q3	$\chi^2 = 37.1$ p < 0.001*	Z = -3.55 p < 0.001*	Z = -3.28 p = 0.001*
	Q6	$\chi^2 = 20.9$ p < 0.001*	Z = -2.98 p = 0.003*	Z = -2.58 p = 0.010*
<i>Touch referral</i>	Q1	$\chi^2 = 33.8$ p < 0.001*	Z = -3.79 p < 0.001*	Z = -3.62 p < 0.001*
	Q2	$\chi^2 = 25.5$ p < 0.001*	Z = -3.65 p < 0.001*	Z = -2.08 p = 0.037
<i>Disembodiment</i>	Q5	$\chi^2 = 10.2$ p = 0.02*	Z = -2.43 p = 0.015*	Z = -1.99 p = 0.047
<i>Agency</i>	Q9	$\chi^2 = 26.6$ p < 0.001*	Z = -3.40 p = 0.001*	Z = -3.16 p = 0.002*
<i>Illusory movement</i>	Q4	$\chi^2 = 6.6$ p = 0.08	-	-
	Q7	$\chi^2 = 11.1$ p = 0.01*	Z = -2.81 p = 0.005*	Z = -1.58 p = 0.113
<i>Bi-location</i>	Q8	$\chi^2 = 11.7$ p = 0.01*	Z = -2.62 p = 0.009*	Z = -1.70 p = 0.089
<i>Presence</i>	Q10	$\chi^2 = 9.7$ p = 0.02*	Z = -2.37 p = 0.020*	Z = -1.60 p = 0.116
<i>Nausea</i>	Q11	$\chi^2 = 3.5$ p = 0.33	-	-

**Table 2. Self-reports.** Results of the Friedman tests et post-hoc Wilcoxon comparisons for the significant main effects. Significance is indicated by an asterisk.

Wilcoxon tests showed that for both MIT et LT synchronous visuo-tactile stimulation induced significantly stronger feeling of self-identification (Q3; MIT: Z = -3.55, p < 0.001; LT: Z = -3.28, p = 0.001; Q6; MIT: Z = -2.98, p = 0.003; LT: Z = -2.58, p = 0.010), touch referral (Q1; MIT: Z = -3.79, p < 0.001; LT: Z = -3.62, p < 0.001) et agency (Q9; MIT: Z = -3.40, p = 0.001; LT: Z = -3.16, p = 0.002) when compared to asynchronous stimulation (**Table 2** et **Figure 3**).



**Figure 3. Subjective reports.** Box et whiskers plots show medians et interquartile ranges (10-90) for each questionnaire item. Means are shown as + et dots are outliers. The asterisk indicates a significant difference between synchronous et asynchronous conditions (Wilcoxon signed rank).

Yet, only after the MIT did participants report stronger disembodiment (Q5;  $Z = -2.43$ ,  $p = 0.015$ ), bi-location (Q8;  $Z = -2.62$ ,  $p = 0.009$ ) et presence in VR (Q10;  $Z = -2.37$ ,  $p = 0.020$ ) in the synchronous when compared to the asynchronous stimulation (**Table 2** et **Figure 3**). After synchronous visuo-tactile stimulation, they also reported a stronger feeling that the touch they felt was due to the virtual controller (Q2;  $Z = -3.65$ ,  $p < 0.001$ ) et that the avatar was drifting towards them (Q7;  $Z = -2.81$ ,  $p = 0.005$ ). No significant difference between synchronous et asynchronous stimulation was found for the LT.

When comparing directly the intensity of the self-reports between the MIT et LT, there was overall no difference. Wilcoxon tests revealed only a significant difference for touch referral after synchronous stimulation, showing higher ratings for the MIT compared to the LT (Q2;  $Z = -2.34$ ,  $p = 0.019$ ; for all other questions after synchronous stimulation,  $Z \leq -1.01$  et  $p \geq 0.025$ ; after asynchronous stimulation, all  $Z \leq -0.42$  et  $p \geq 0.13$ ).



### **Relation to depersonalization et empathy**

The *relative drift* in self-location after the MIT was positively correlated with EQ scores ( $\rho = 0.47$ ,  $p = 0.018$ ), meaning that more empathic participants tended to show a larger error in self-location towards the avatar after synchronous stroking. We found no correlation between the relative drift after the LT et EQ scores ( $\rho = -0.31$ ,  $p = 0.884$ ), nor between relative drifts et the CDS score.

### **Skin temperature**

Friedman's tests revealed an effect of Time on skin temperature ( $\chi^2 = 98.58$ ,  $p < 0.001$ ), indicating that temperature decreased during the 2 min visuo-tactile stimulation. However, there was no significant effect of the experimental block on skin temperature. For this reason, temperature was not correlated with self-location et self-reports.

### **Discussion**


The present study measured self-identification with an avatar et perceived self-location during a 3PP-FBI in fully immersive VR. We developed a new mental imagery task (MIT) to measure the perceived self-location in VR when participants are standing still. The MIT was compared in the same participants to a classical locomotion task (LT), in which participants walked to indicate the previously perceived self-location. As in previous studies using video-based 3PP-FBIs, we found in this immersive setting higher self-identification with a rendered standard avatar after synchronous compared to asynchronous visuo-tactile stimulation. This was also corroborated by a generally larger self-relocation towards the avatar in the synchronous than asynchronous stimulation. Furthermore, the nearly significant interaction of Synchrony by Task suggested an effect of Synchrony in the MIT, but not in the LT. This was further confirmed by a lower sense of presence during the LT. We suggest the difference between the two tasks to be explained by multisensory updating mechanisms during walking. In addition to the effect of visuo-tactile synchrony, self-relocation towards the avatar correlated with empathy scores.

Our adaptation of the 3PP-FBI in fully immersive VR induced self-identification et self-relocation towards a virtual body. The main effect of Synchrony indicates that synchronous visual et tactile events contribute to the perceived self-location, et that integration of spatially mismatching signals can lead to illusory self-location et self-identification. This is in line with previous 3PP-FBI studies that used multisensory stimulation et video-based techniques (Lenggenhager et al., 2007, 2009; Pfeiffer et al., 2013; Salomon et al., 2013). The fact that we obtained very similar results in a VR setup, in which the participants saw the touch on a standard computer-generated avatar, is relevant for both theoretical et practical reasons. On the theoretical side, it has previously been argued (Petkova et Ehrsson, 2008) that a cognitive understanding of the video setup might influence the results obtained in an earlier video-based 3PP-FBI (Lenggenhager et al., 2007). The fact that the VR setup seems to modify self-location in similar ways than the video-based setup contradicts such assumption. On the other side, the fact that multisensory stimulation on a digital avatar, even when it is seen from a 3PP, increases self-identification et alters self-location demonstrates the feasibility of future VR studies. For practical reasons, VR setups enable much better experimental control than video-based setups, as both the avatar et environment can be altered easily, which enlarges possible research questions (Sanchez-Vives et Slater, 2005).

Comparing self-location et self-identification in the MIT et LT indicates that the MIT is a more appropriate measure of the strength of the 3PP-FBI when using immersion in VR. The MIT, but not the LT, revealed larger drifts after the synchronous than the asynchronous visuo-tactile stimulation. Differences between the tasks were also found at the level of self-reports, as participants reported only for the MIT blocks stronger presence, bi-location et disembodiment during synchronous stimulation. We thus propose that the MIT, in which participants compared their position to that of a virtual ball rolling towards "them", is more appropriate to measure self-location after an FBI in immersive VR.

We propose that the main advantage of the MIT is to restrict sensorimotor updating as participants stood upright et motionless (apart from their natural postural oscillations) throughout the experiment et task. By contrast, the larger change in vestibular, somatosensory et visceral graviceptors signals, et thus larger multisensory updating in the LT may lead to an "anchoring" of the self to the body. This is supported by a large body of evidence from research on postural control showing that whole-body interactions with the environment, especially the forces developed through the dynamics of balance, favour more accurate vertical et space





perception than do still et motionless body postures (Stoffregen et Riccio, 1988; Bray et al., 2004). Along the same line of argument, out-of-body experiences occur more often in lying et sitting positions than in standing upright position or during whole-body motion (Blanke et Mohr, 2005). Two sensory systems seem especially important in driving these effects: the vestibular system et proprioception. Experiments in healthy participants showed that vestibular stimulation can influence the degree of anchoring of the self to the body as well as self-identification in variants of the FBI (Ferrè et al., 2014; Macaуда et al., 2015; Preuss et Ehrsson, 2018). Similarly, vibrations of the ankles (that stimulate muscle spindles from the legs), but not vibrations of the wrist, decreased self-identification with the avatar in a 3PP-FBI (Palluel et al., 2011).

Another important finding of the self-report analysis was that presence et bi-location were experienced only after the MIT. Presence relies on a certain detachment from sensory information from the real environment, in favour of sensory information transmitted by the VR system (Sanchez-Vives et Slater, 2005). Contrary to the MIT, the LT requires participants to navigate in their real environment, so that they may shift attention from the virtual sensory stimuli to their bodily signals. This may involve a shift from an allocentric reference frame in VR (whereby vision trumps the vestibular et somatosensory systems) to a more egocentric frame of reference during the LT, which was done in darkness. The bilocation reported here is consistent with previous reports in the VR literature, showing that self-location distributes progressively between the physical et the virtual spaces during immersion in VR (Wissmath et al., 2011). It is also reminiscent of full-blown bilocation in neurological conditions, whereby the self is experienced both in the physical body et in a double body perceived in the extrapersonal space (Heydrich et Blanke, 2013).

Another notable result of the present study was that empathy positively correlated with the relative drift in self-location after the MIT, but not after the LT. This result indicates that more empathic participants tend to show larger mislocalisation towards the avatar after synchronous stroking. This finding contributes to the growing literature suggesting bidirectional interactions between social et own-body space (Brugger et Lenggenhager, 2014; Pellencin et al., 2018). Studies have shown that how strongly we empathize with others depends on, et conversely influences, the plasticity of our body et peripersonal space (Pellencin et al., 2018; Mul et al., 2019). For example, shared multisensory stimulation between two participants can reduce the perceived distance between them et enlarge their peripersonal space (Maister et al., 2015).



In the present study, empathy may have a stronger impact on self-location after the MIT, due to the lack of sensorimotor updating. This again indicates that the MIT is a better measure of the perceived self-location. It is, to our knowledge, the first demonstration that empathy correlates with self-location towards an avatar participants self-identified with. Our observation in healthy participants is congruent with results from a study in autistic population – characterized by low empathy– showing absent self-identification et illusory self-location towards the avatar in a video-based version of the 3PP-FBI (Mul et al., 2019). We note that the current neuroscientific models of self-consciousness have often overlooked the effects of empathy on the multisensory foundations of bodily self-consciousness. This should now be the focus of more systematic studies in larger samples of participants.

Finally, we found no significant effect of visuo-tactile stimulation on body temperature, which has been suggested as an objective measure of self-identification. This negative finding is in contrast to a previous 3PP-FBI study (Salomon et al., 2013). The relation of illusory self-identification with the decrease in body temperature is, however, controversial as other studies failed to replicate this finding (Braithwaite et al., 2017; de Haan et al., 2017). Although Salomon *et al.* (2013) found temperature drops on the participants back et legs, Macaуда *et al.* (2015) found an effect of the FBI on the hand but not on the neck temperature, et they proposed that the temperature of visible body parts (the hand but not the neck in their study) can be modulated. As the avatar’s neck was visible in our study, this suggests that vision of the body part is not enough to change the skin temperature.

In conclusion, we showed that self-identification et self-location in a 3PP-FBI using immersive VR depend on the spatiotemporal congruency between visual et tactile signals et that self-location correlates with empathy. Yet, the intensity of illusory self-identification et self-location also depends on the measure of self-location. Our MIT is a more appropriate measure of the strength of the 3PP-FBI when using immersion in VR as it reduces sensory updating through locomotion et preserves presence. Developing mental imagery tasks such as that proposed here should help improve the study of self-location in participants standing in immersive VR environments.

## Data availability

Data reported in this manuscript are available on request from the authors





## **Acknowledgements**

The authors declare no competing financial interests.

The research leading to these results has received funding from the People Programme (Marie Curie Actions) of the European Union's Seventh Framework Programme (FP7/2007–2013) under REA Grant agreement number 333607 ('BODILYSELF, vestibular et multisensory investigations of bodily self-consciousness' to C. Lopez), et from the Swiss National Science Foundation (Grant number 170511, to B. Lenggenhager).

## **Author contributions**

All authors participated to the experimental design. EN et NO recorded et analysed data, et all authors contributed to statistical analysis. EN, CL et BL wrote the main manuscript text. EN et NO prepared figures 1–3. All authors reviewed the manuscript. Funding was provided by CL et BL.

## **Competing Interests Statement**

The author(s) declare no competing interests.



## Perte vestibulaire et intéroception : effets sur l'incarnation et les émotions

L'étendue des atteintes cognitives et émotionnelles dues à une perte totale des informations vestibulaires est peu connue. Dans cette étude<sup>2</sup>, nous nous sommes intéressés à l'impact d'une perte vestibulaire bilatérale sur l'intéroception ainsi que l'ancrage corporel du soi et des émotions.

Nous avons pour cela conduit deux expériences chez 26 patients atteints d'une perte vestibulaire bilatérale idiopathique et chez 26 contrôles sains appariés. Dans une première expérience, nous avons utilisé une tâche de comptage des battements cardiaques afin d'évaluer l'intéroception cardiaque chez les patients atteints de troubles vestibulaires bilatéraux. Nous avons également analysé si les capacités de perception intéroceptive influençaient la localisation et l'ancrage corporel du soi. Dans une seconde expérience, nous nous sommes également intéressés à la localisation et à l'ancrage corporel des émotions, en utilisant des cartes corporelles des émotions.

Notre première expérience ne montre pas de différence significative entre l'intéroception cardiaque des patients et des contrôles. En revanche, la capacité des patients à percevoir leurs battements cardiaques dépendait de leur confiance en leur capacité à réaliser cette tâche. De façon générale, une meilleure intéroception était liée à un plus fort ancrage du soi au corps, mais ne dépendait pas de la localisation du soi dans la tête ou le tronc. Notre seconde expérience révéla une atténuation de la perception des signaux corporels liés aux émotions (*emotional numbing*) chez les patients atteints d'une perte vestibulaire bilatérale.

Ensemble, ces résultats suggèrent qu'une perte vestibulaire bilatérale n'altère pas la localisation du soi ni son ancrage corporel et qu'il ne semble pas exister de compensation intéroceptive cardiaque. Cependant, une perte vestibulaire semble assujettir l'intéroception à des processus métacognitifs et affecter l'incarnation des émotions.

---

<sup>2</sup> Nakul E., Dabard C., Toupet M., Hautefort C., van Nechel C., Lenggenhager B. & Lopez C. (en préparation) Cardiac interoception et body-maps of emotions in bilateral vestibular failure

# Cardiac interoception et body-maps of emotions in bilateral vestibular failure

Estelle Nakul<sup>1</sup>, Charles Dabard<sup>1</sup>, Michel Toupet<sup>2,3</sup>, Charlotte Hautefort<sup>2,4</sup>, Christian van Neechel<sup>2,5,6,7</sup>, Bigna Lenggenhager<sup>8</sup> & Christophe Lopez<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Aix Marseille Univ, CNRS, LNSC, FR3C, Marseille, France

<sup>2</sup> IRON, Institut de Recherche en Oto-Neurologie, Paris, France

<sup>3</sup> Centre d'Explorations Fonctionnelles Oto-Neurologiques, Paris, France

<sup>4</sup> Service ORL, Hôpital Lariboisière, Paris, France

<sup>5</sup> Unité Troubles de l'Équilibre et Vertiges, CHU Brugmann, Bruxelles, Belgium

<sup>6</sup> Unité de Neuro-Ophtalmologie, CHU Erasme, Bruxelles, Belgium

<sup>7</sup> Clinique des Vertiges, Bruxelles, Belgium

<sup>8</sup> Cognitive Neuropsychology, Department of Psychology, University of Zurich, Switzerland

## Abstract

The vestibular contribution to cognition is most obvious in the study of impairments associated to vestibular disorders. A vestibular loss is thought to change multisensory integration which might affect many cognitive et emotional processes. Still, the full range of these impairments remains unclear, especially with regard to body awareness. An increasing number of studies suggests a fundamental contribution of interoception to embodiment et emotions. However, little is known about the interaction between the vestibular et interoceptive system so far. Here, we investigated how a bilateral vestibular failure impacts cardiac interoception as well as the embodiment of the self et emotions. In *Experiment 1*, we compared cardiac interoceptive accuracy, confidence in one's own performance et general body awareness in 26 patients et controls matched for age, gender et socio-cultural level involved in a heartbeat counting task self-reports about interoception. We also studied whether self-location et self-body closeness are affected by a bilateral vestibular failure. In *Experiment 2*, we used bodily maps of emotions to quantify the embodiment of emotions in patients with a bilateral vestibular failure et controls. Results from *Experiment 1* show no difference between patients et controls regarding interoceptive accuracy, confidence et body awareness, suggesting that bilateral vestibular damage does not influence cardiac interoception. Patients et controls did not differ either regarding self-location et self-body closeness. However, interoceptive accuracy increased with perceived self-body closeness, suggesting that anchoring the self to the body is linked with better cardiac interoception. Self-location in the head or trunk did not influence cardiac interoception. *Experiment 2* reveals a general trend to emotional numbing for emotions with a positive valence in patients with bilateral vestibular failure, compared to controls.



## Introduction

Although vestibular loss has been associated with various cognitive deficits (Lopez, 2016; Smith & Zheng, 2013; Lenggenhager & Lopez, 2014; Brandt & Dieterich, 2017; Popp et al., 2017), the full range of these impairments remains unclear (Lucieer et al., 2018). Previous clinical reports indicate that patients with vestibular deficits may report increased separation of the self et body, resembling depersonalization et derealization disorders (Aranda-Moreno & Jáuregui-Renaud, 2016; Lopez & Elzière, 2018; Sang et al., 2006), as well as higher levels of anxiety et depression (Furman, Jacob, & Redfern, 1998; Balaban & Jacob, 2001; Jacob & Furman, 2001; Balaban, 2011; Antoine et al., 2017; Bednarczyk et al., 2018; Hilber et al., 2019). Body awareness et emotional changes in patients presenting a vestibular loss appear to be associated with (Kolev et al., 2014), et likely originate from disrupted multisensory processes (Blanke, 2012; Park & Blanke, 2019). Indeed, vestibular loss has been suggested to remodel multisensory integration through a reweighting of signals from different sensory modalities (Lacour et al., 1997; Sadeghi, Minor, & Cullen, 2012; Medendorp et al., 2018).

Exteroceptive, proprioceptive et interoceptive signals, i.e. from inner organs, are thought to be constantly weighted et integrated in order to generate stable body awareness et emotions (Ainley & Tsakiris, 2013; Craig, 2009; Park & Blanke, 2019; Sel, Azevedo, & Tsakiris, 2017). Both the vestibular et interoceptive systems have been proposed as fundamental for embodiment, et the anchoring of the self to the body (Blanke, 2012; Park & Blanke, 2019). Interoception strongly participates in emotions, as it associates them with particular bodily sensations, e.g. the feeling of accelerated heart-rate for fear or surprise (Craig, 2009, 2011). Of note, interoceptive information not only informs about the physiological state of the body but also about self motion et gravity (Craig, 2009). The vestibular et interoceptive systems notably interact to adapt blood pressure to the position of the body with respect to gravity (Balaban & Porter, 1998). However, the mutual interaction between the vestibular et interoceptive systems is still poorly understood.

Remodelling multisensory integration in the vestibular cortex could affect interoceptive et emotional processing in the insula, as well as other regions which receive vestibular et interoceptive information (Craig, 2009; Lopez & Blanke, 2011; zu Eulenburg, Baumgärtner, Treede, & Dieterich, 2013; Mazzola et al., 2014). Crucially, depersonalization, was associated with low interoception et altered brain connectivity in areas processing interoceptive signals

(Sedeño et al., 2014), et different interoception levels in the general population were associated to connectivity changes in the posterior insula, which receives both vestibular et interoceptive signals (Kuehn et al., 2016). Studies in healthy participants also showed that those with low interoceptive awareness presented a stronger malleability of body awareness (Tsakiris et al., 2011), suggesting that interoceptive information constrains et stabilizes body representations. On the grounds of these observations, we hypothesised that patients with a vestibular failure may compensate this loss using interoceptive signals to anchor the self to the body. As better cardiac interoception may also be linked to a better perception of bodily sensations associated with emotions (Montoya et Schandry, 1994), changes in interoceptive processing et body awareness could affect the bodily perception of emotions.

The present study aimed to determine whether a bilateral vestibular loss affects interoception, embodiment et emotions. In *Experiment 1*, we investigated whether a long-term bilateral vestibular failure (BVF) influences cardiac interoception, perceived self-body closeness et where in the body participants localize their self. We measured cardiac interoceptive awareness using a heartbeat tracking task (HBTT; (Garfinkel et al., 2015), self-body closeness with questionnaires (Aron et al., 1992) et self-location using a pointing task (Limanowski et Hecht, 2011). In *Experiment 2*, we analyzed whether BVF altered perception of bodily sensations associated with different emotions. For this, we documented body-maps of emotions using a computer-based coloring task. The rationale et hypotheses for each experiment are detailed below.

**Participants with bilateral vestibular failure.** Twenty-six patients with BVF (see **Table 1** for demographic et clinical data) participated in a series of experiments (25 patients in *Experiment 1* et 21 in *Experiment 2*). At the time of the experiments, patients were adapted to the vestibular loss, although some reported oscillopsia et imbalance in darkness. The clinical status of these patients et their performance in cognitive, postural et oculomotor tasks have been described in details (Bessot et al., 2012; Demougeot et al., 2011; Deroualle et al., 2017; Kapoula et al., 2013; Toupet et al., 2017).

The BVF was established using standard otoneurological examinations. All patients had weak responses to a bithermal caloric test with water at 44°C et 30°C (mean slow phase eye velocity < 5°/s (Baloh et Honrubia, 1979); left ear (mean ± SD): 44°C: 1.4 ± 2.3°/s, 30°C: 2.0 ± 2.6°/s; right ear: 44°C: 1.8 ± 2.7°/s, 30°C: 2.5 ± 5.3°/s) et reduced responses to the video head



impulse test (MacDougall et al., 2009) (mean gain < 0.7 (McGarvie et al., 2015); horizontal canals:  $0.33 \pm 0.27$ ; anterior canals:  $0.26 \pm 0.23$ ; posterior canals:  $0.27 \pm 0.24$ ). The saccular et utricular functions were evaluated for some patients by cervical vestibular-evoked myogenic potentials (cVEMPs) over the sternocleidomastoid muscles (Welgampola et Colebatch, 2005) et ocular vestibular-evoked myogenic potentials (oVEMPs) over the inferior oblique muscles (Rosengren et al., 2005). cVEMPs were present in the left ear for 9 patients (mean p13-n23 amplitude  $\pm$  SD:  $104 \pm 36 \mu\text{V}$ ) et in the right ear for 13 patients ( $75 \pm 47 \mu\text{V}$ ). oVEMPs were present in the left ear for 5 patients ( $2.3 \pm 1.4 \mu\text{V}$ ) et in the right ear for 6 patients ( $3.4 \pm 1.0 \mu\text{V}$ ). In conclusion, patients presented a severe bilateral vestibular hypofunction without neurological disorders.

	Experiment 1			Experiment 2		
	Patients (n = 25)	Controls (n = 25)	Statistics	Patients (n = 21)	Controls (n = 21)	Statistics
Males/Females	11/14	11/14	-	8/13	8/13	-
Age (years)	$60 \pm 13$	$61 \pm 11$	$t = -0.43$ , $p = 0.67$	$62 \pm 13$	$62 \pm 12$	$t = -0.40$ , $p = 0.69$
Highest education level (%):						
Level 1	8	4	$\chi^2 = 3.72$ , $p = 0.45$	14	5	$\chi^2 = 4.72$ , $p = 0.32$
Level 2	4	8		0	9	
Level 3	16	20		14	14	
Level 4	32	12		38	9	
Level 5	40	56		33	62	
Body-mass index	$24 \pm 4$	$24 \pm 3$	$t = -0.10$ , $p = 0.92$	$24 \pm 4$	$24 \pm 3$	$t = -0.06$ , $p = 0.96$
Anxiety	$8.3 \pm 2.5$	$7.1 \pm 3.1$	$t = -0.63$ , $p = 0.53$	$8.5 \pm 2.6$	$7.3 \pm 3.2$	$t = -0.52$ , $p = 0.60$
Depression	$4.0 \pm 2.4$	$3.7 \pm 2.6$	$t = 0.34$ , $p = 0.74$	$4.3 \pm 2.3$	$4.0 \pm 2.7$	$t = 0.50$ , $p = 0.62$

**Table 1. Demographic et clinical characteristics of BVF patients et healthy controls.** Education level according to the French education system; Level 1: before high school; Level 2: accomplished high school; Level 3: two years after high school; Level 4: Bachelor's degree, Level 5: Master's degree, Engineering degree, PhD, MD. Mean  $\pm$  SD.

**Ethics statement.** All participants were informed about the study et gave their written informed consent. Experimental procedures were approved by the local Ethics Committee et followed the ethical recommendations laid down in the Declaration of Helsinki.



## Experiment 1: Perception of cardiac interoceptive signals

*Experiment 1* evaluated whether BVF modifies interoception et affects body awareness. For this, we measured interoceptive accuracy, i.e. the objective capacity to perceive internal bodily signals, as well as the subjective confidence in one's ability to perceive internal bodily signals, using the HBTT (Schandry, 1981; Garfinkel et al., 2015). The HBTT is a useful laboratory measure of cardiac interoception, in which participants are required to count the heartbeats they perceive during a given time interval. Interoceptive accuracy is obtained by comparing the number of perceived heartbeats to the number of heartbeats recorded during the same time interval. Investigations in healthy populations showed large variability in interoceptive accuracy. There is recent evidence that high interoceptive perceivers are less prone to illusory self-attribution of a fake hand (Tsakiris et al., 2011) as well as self-objectification (Ainley et Tsakiris, 2013), suggesting that they are more embodied than low perceivers. Moreover, observing one's own heartbeat around a face or an avatar increases self-identification with the face or avatar, et mislocation towards the avatar (Aspell et al., 2013; Heydrich et al., 2018; Sel et al., 2017), suggesting that interoceptive et exteroceptive signals are integrated to represent the self (Park et Blanke, 2019). While susceptibility to bodily illusions seems to depend on individual interoceptive accuracy, further investigations are needed as conflicting results have been reported (Porciello et al., 2016, 2018; Sel et al., 2017).

A secondary aim of *Experiment 1* was to evaluate the relation between the vestibular system, cardiac interoception et embodiment. First, we measured general body awareness using the Body Perception Questionnaire (BPQ, (Cabrera et al., 2018). Of note, scores from the body awareness subscale of the BPQ have been positively correlated with gray matter volume in the right anterior insular/opercular cortex, a region involved in interoceptive awareness (Critchley et al., 2004). Second, we tested two aspects of the experience of self-location: *where* in the body is the self perceived, et *how strong* is the anchoring of the self to this body. The perceived location of the self can be measured by asking participants to point on a human silhouette (Limanowski et Hecht, 2011), or directly towards their own body (Alsmith et Longo, 2014), to indicate the single point in space that best describes their self-location. Most participants typically locate their self either in their head or in their trunk (Bertossa et al., 2008; Starmans et Bloom, 2012; Fetterman et Robinson, 2013; Limanowski et Hecht, 2011).



The strength of the anchoring of the self to the body can be measured by simple pictorial descriptions of the self-body closeness (Deroualle et al., 2017). We hypothesized that vestibular patients may report self-location differently than controls, potentially more around the trunk which is an important egocentric reference frame.

## Methods

**Participants.** Twenty-five BVF patients et 25 healthy volunteers matched on sex, age, education et body-mass index participated (**Table 1**). Controls had no history of vestibular, neurological, or psychiatric disease. All patients were right-handed (mean laterality quotient  $\pm$  SD:  $97 \pm 6\%$  according to the Edinburgh Handedness inventory (Oldfield, 1971)), whereas twenty-three healthy participants were right-handed ( $89 \pm 13\%$ ) et two were left-handed ( $-100\%$ ). All participants had normal or corrected-to-normal vision. Anxiety et depression measured with the Hospital Anxiety et Depression scale (HAD) (Zigmond et Snaith, 1983) did not differ between patients et controls (**Table 1**).

**Heartbeat tracking task: procedures et analyses.** Participants performed the HBTT following established procedures (Garfinkel et al., 2015). They sat comfortably on a stool with the arms dangling et counted the heartbeats they felt in their body between two identical sounds, defining six time intervals of 25, 30, 35, 40, 45 or 50 s. They were instructed to count silently, without checking their heartbeat manually nor by pressing any body part on the floor or against their seat. The experimenter visually controlled that they followed the instructions. After the second sound, participants verbally indicated how many heartbeats they perceived during the interval. The six time intervals were presented once in a randomized order using Superlab 4.5 (Cedrus Corporation, San Pedro, USA). Heartbeats were simultaneously recorded using electrodes (FLAT Active electrodes, Biosemi Inc., Amsterdam, The Netherlands) placed on their sternum et left chest. For each time interval, an interoceptive accuracy score was calculated (Garfinkel et al., 2015) using the following formula:

$$1 - \frac{| \text{RecordedHeartBeats} - \text{CountedHeartBeats} |}{(\text{CountedHeartBeats} + \text{RecordedHeartBeats})/2}$$

Interoceptive accuracy scores ranged from -1 to 1, indicating very poor to perfect performance. A mean interoceptive accuracy score was calculated for each participant by averaging the accuracy scores over the six time intervals.

Immediately after each trial, participants rated the confidence in their judgement on a vertical et continuous visual analogue scale, with pencil et paper. The upper part of the scale referred to “Completely confident (total perception of my heartbeats)” et the bottom part of the scale to “Random answer (no awareness of my heartbeats)”. For each time interval, confidence ratings were measured in mm et converted in percentage of confidence (Random answer: 0%; Completely confident: 100%). A mean confidence score was calculated for each participant by averaging the accuracy scores over the six time intervals.

**Body awareness.** Participants filled out forty-five items from the body awareness subscale of the BPQ (Cabrera et al., 2018). They imagined how aware they were of their bodily processes et rated their awareness using a five-point scale ranging from “never” to “always”. One patient did not answer the questionnaire et her control was removed from analysis.

**Self-location.** Self-location was measured by a pointing task (Limanowski et Hecht, 2011) on a computer screen (1366 × 768 pixels). After they read the instructions “*Where do you locate your ‘self’? On this picture representing a body, indicate the location (a single point) which according to you best represents the location of the self*”, participants were shown a human silhouette of their own sex, seen from the front, back, or profile (**Figure 2A**). Each silhouette was presented once in a randomised order. With a computer mouse in their dominant hand they clicked on a point of the silhouette that best described the location of their self. Instructions et pictures were presented with PsychoPy (Peirce, 2007), which recorded the x et y coordinates of the pointing.

**Self-body closeness.** Participants reported their perceived closeness between their self et body, self et immediate body environment, body et immediate body environment, et self et others “closeness” using simple pictorial descriptions (Deroualle et al., 2017) adapted from the Inclusion of Other in the Self scale (Aron et al., 1992) (**Figure 3**). They answered according to their average perception over the last year. Participants selected one out of seven pictorial descriptions of the closeness between, e.g. their self et body, whereby two distinct circles represent clear separation between their self et body (score = 1) et two overlapping circles represent high closeness between their self et body (score = 7).

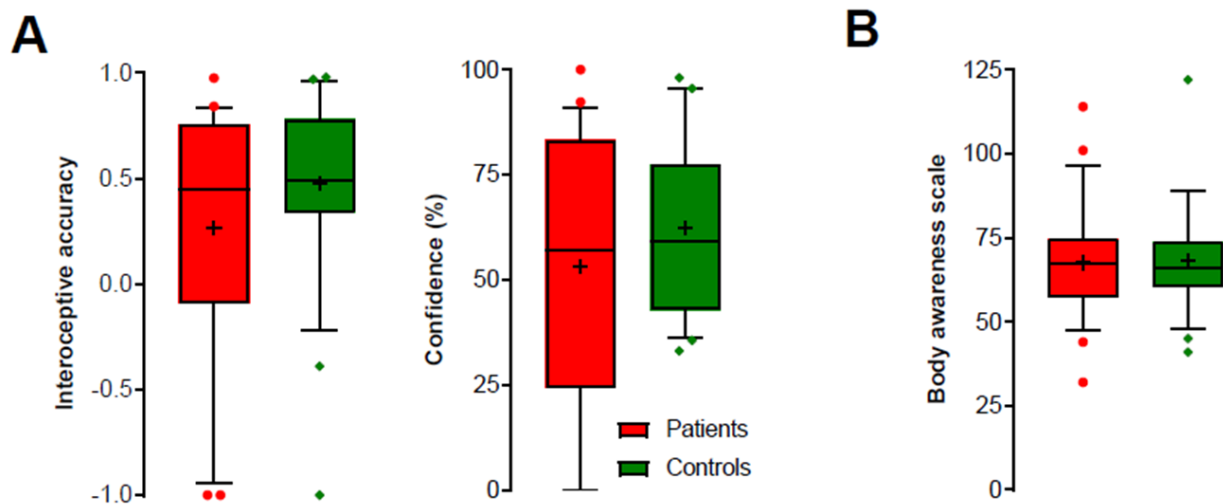
**Statistical analyses.** As most of the dependent variables were not normally distributed (Shapiro-Wilk test), we used non-parametric procedures (SPSS 25, IBM Corporation, USA). Inter-group



differences were analyzed by Mann-Whitney U tests et within-group differences by Friedman tests. Spearman correlations were used to analyze links between interoceptive sensibility et accuracy in the HBTT, as well as links between body/self closeness et cardiac interoception.

## Results

**Interoceptive accuracy, confidence et body awareness.** We found no significant difference between patients et controls regarding interoceptive accuracy ( $U = 261.5$ ,  $Z = -0.99$ ,  $p = 0.32$ ) et confidence in their judgement ( $U = 287.0$ ,  $Z = -0.50$ ,  $p = 0.62$ ; **Figure 1A**). Similarly, we found no significant difference between patients et controls regarding general body awareness ( $U = 287.0$ ,  $Z = -0.02$ ,  $p = 0.98$ ; **Figure 1B**).

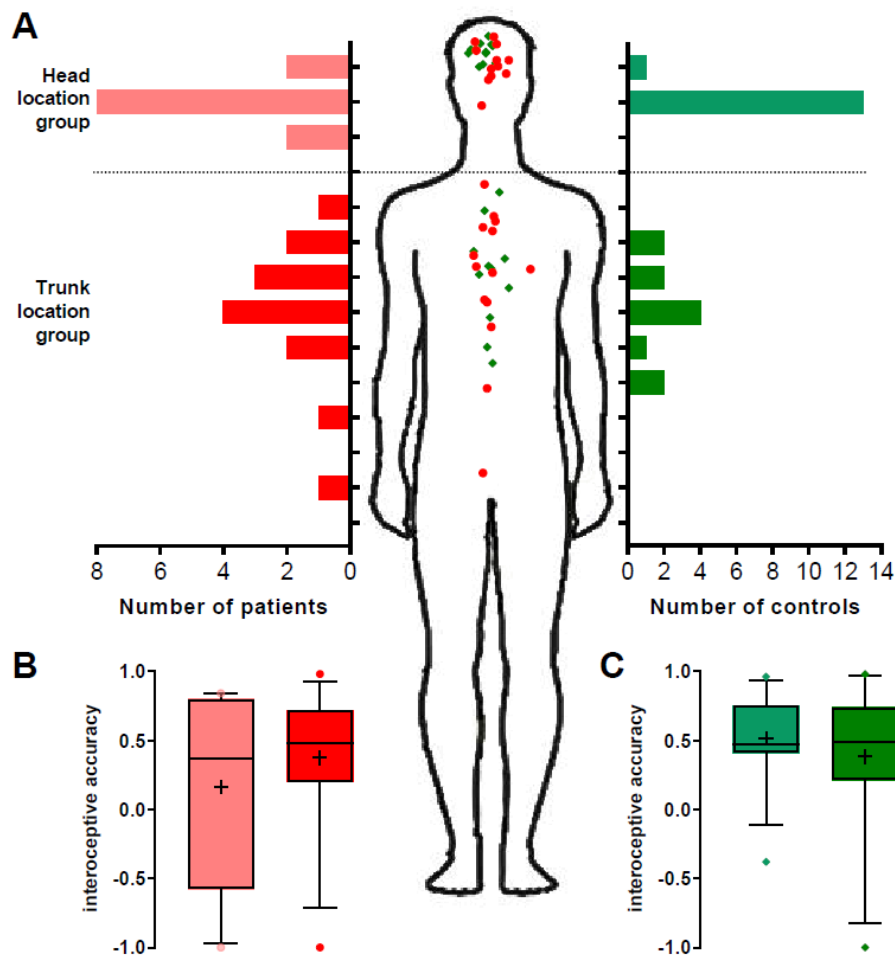


**Figure 1. Cardiac interoception.** A. Interoceptive accuracy scores (left panel et confidence (right panel) for BVF patients (red) et controls (green). B. Score to the Body awareness scale of the Body Perdy Perception Questionnaire for BVF patients (red) et controls (green). Box et whiskers plots show medians et interquartile ranges (10-90). Means are shown as + et dots are outliers.

**Self-location et its relation to cardiac interoception.** There was no significant difference between patients et controls concerning the coordinates of self-location for the front ( $x$ :  $U = 246.0$ ,  $Z = -1.49$ ,  $p = 0.14$ ;  $y$ :  $U = 273.0$ ,  $Z = -0.98$ ,  $p = 0.33$ ; **Figure 2A**), back ( $x$ :  $U = 290.0$ ,  $Z = -$

0.66,  $p = 0.51$ ;  $y$ :  $U = 308.0$ ,  $Z = -0.32$ ,  $p = 0.75$ ) et side ( $x$ :  $U = 257.0$ ,  $Z = -1.28$ ,  $p = 0.20$ ;  $y$ :  $U = 296.0$ ,  $Z = -0.55$ ,  $p = 0.59$ ) views of the body.


Patients et controls were allocated to either a “head location group” or a “trunk location group”, corresponding to any self-location above or below the neck, respectively. 12 patients et 13 controls fell in the head location group et 13 patients et 11 controls fell in the trunk location group (Figure 2A).



**Figure 2. Self-location et its relation to cardiac interoception. A.** Self-location indicated by patients (red dots) et controls (green squares) on a human silhouette seen from the front. Proportion of patients according to  $y$  coordinates of self-location are indicated on the left et right panel respectively. **B.** Patients who localized themselves in the head et trunk did not differ in interoceptive accuracy. **C.** Controls who localized themselves in the head et trunk did not differ in interoceptive accuracy. Box et whiskers plots show medians et interquartile ranges (10-90). Means are shown as + et dots are outliers.

There was no difference in cardiac interoception between the head location group et the trunk location group. They did not differ regarding interoceptive accuracy (patients:  $U = 69.5$ ,  $Z = -0.46$ ,  $p = 0.64$ , **Figure 2B**; controls:  $U = 67.0$ ,  $Z = -0.26$ ,  $p = 0.79$ , **Figure 2C**), confidence



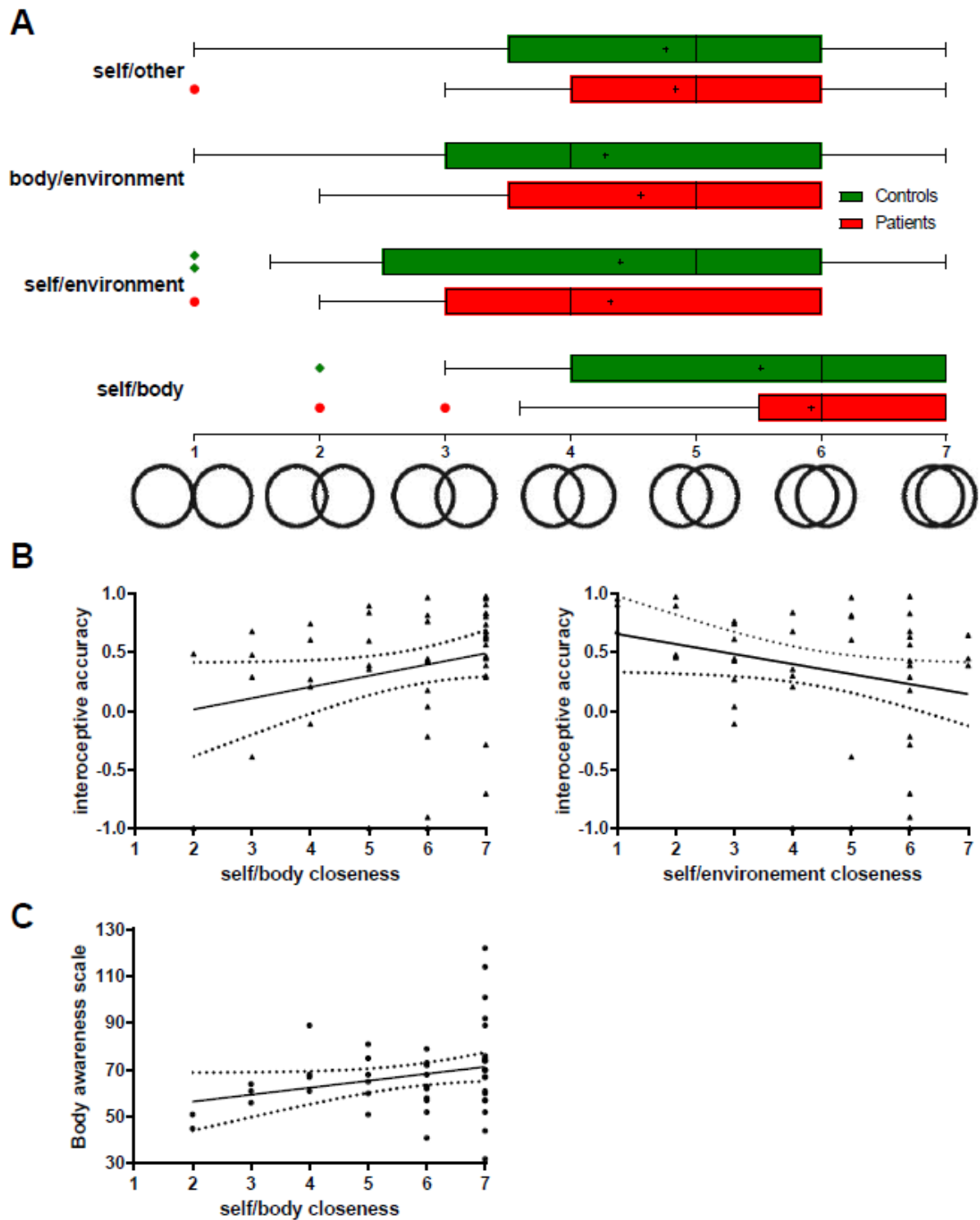


judgements (patients:  $U = 66.0$ ,  $Z = -0.65$ ,  $p = 0.51$ ; controls:  $U = 47.5$ ,  $Z = -1.39$ ,  $p = 0.16$ ) et body awareness (patients:  $U = 60.5$ ,  $Z = -0.64$ ,  $p = 0.52$ ; controls:  $U = 51.5$ ,  $Z = -0.89$ ,  $p = 0.37$ ). In addition, there was no difference between patients et controls from the head location group (interoceptive accuracy:  $U = 54.5$ ,  $Z = -1.28$ ,  $p = 0.20$ ; confidence:  $U = 68.5$ ,  $Z = -0.52$ ,  $p = 0.60$ ; body awareness:  $U = 76.0$ ,  $Z = -0.05$ ,  $p = 0.96$ ) et no difference between patients et controls from the trunk location group (interoceptive accuracy:  $U = 69.0$ ,  $Z = -0.14$ ,  $p = 0.88$ ; confidence:  $U = 53.0$ ,  $Z = -1.07$ ,  $p = 0.28$ ; body awareness:  $U = 72.0$ ,  $Z = -0.27$ ,  $p = 0.78$ ).

**Perceived self-body closeness et its relation to cardiac interoception.** **Figure 3A** shows that patients et controls did not differ significantly regarding the reported strength of the closeness between their self et body ( $U = 250.0$ ,  $Z = -0.83$ ,  $p = 0.41$ ), self et immediate body environment ( $U = 285.5$ ,  $Z = -0.05$ ,  $p = 0.96$ ), body et immediate body environment ( $U = 262.0$ ,  $Z = -0.54$ ,  $p = 0.59$ ), or self et others ( $U = 282.0$ ,  $Z = -0.13$ ,  $p = 0.90$ ).

Correlation analyzes significantly related self-body closeness et cardiac interoception (**Figure 3B**). In the overall population, interoceptive accuracy positively correlated with self-body closeness ( $\rho = 0.31$ ,  $p = 0.03$ ), indicating that stronger anchoring of the self to the body was associated with better cardiac interoception. Conversely, interoceptive accuracy negatively correlated with self-body environment closeness ( $\rho = -0.29$ ,  $p = 0.04$ ), showing that lower anchoring of the self to the body is linked with lower interoceptive accuracy. Participants' body awareness (BPQ) was also positively linked with self-body closeness ( $\rho = 0.31$ ,  $p = 0.03$ ; **Figure 3C**).

Finally, self-body closeness was negatively correlated with anxiety ( $\rho = -0.41$ ,  $p = 0.04$ ) et depression ( $\rho = -0.54$ ,  $p = 0.005$ ) in patients, but not in controls (anxiety:  $\rho = -0.16$ ,  $p = 0.44$ ; depression:  $\rho = 0.02$ ,  $p = 0.93$ ).



**Figure 3. Reported Self-body closeness et its relation to cardiac interoception. A.** Seven pairs of circles shown at the bottom of the figure were presented to participants, who had to indicate which one better represented the perceived degree of "closeness" between two items, such as the self et body. Box et whiskers plots show medians et interquartile ranges (10-90). Means are shown as + et dots are outliers. **B.** Correlations between interoceptive accuracy et self-body closeness (left panel) or self-environment closeness (right panel). **C.** Correlation between body awareness (BPQ score) et self-body closeness.



## Experiment 2: Body-maps of emotions

In a second experiment, we investigated the perceived intensity et localization of bodily states associated with different emotions in BVF patients. Emotions are strongly embodied: happiness, sadness et fear, for example, are associated with a variety of physiological changes (Ekman et al., 1983) et involve the interoceptive et somatosensory systems (Craig, 2002b). Although several studies show altered emotions in patients with vestibular disorders (Hallam et Stephens, 1985; Balaban et al., 2011; Smith et Darlington, 2013; Lopez, 2016; Rajagopalan et al., 2017), the extent of these disturbances is not yet known, especially with regard to positive emotions. Here, we used a computer-based method to establish “body-maps of emotions” (Nummenmaa et al., 2014, 2018). In the seminal version of the task (Nummenmaa et al., 2014), participants were asked to color on two human silhouettes the body regions where they felt the activity was increasing or decreasing while being exposed to emotional words. Emotional words encompassed basic emotions, such as anger, fear, happiness or surprise, et more complex emotions, such as love, pride or shame. Series of experiments in large samples of participants revealed that different emotions were consistently associated with different maps of bodily sensations (Nummenmaa et al., 2014, 2018). These body-maps of emotions are consistent across different cultures (Nummenmaa et al., 2014), et develop between age 6 to 17 to become more spatially specific (Hietanen et al., 2016). Although based on self-reports, this method allowed to show abnormal et undifferentiated body-maps of emotions in schizophrenia (Torregrossa et al., 2018), a condition characterized by an abnormal sense of self. As noted earlier, patients with vestibular disorders may report that their body feels strange or unreal, numb, or that they feel remote from their body et self. These sensations are reminiscent of symptoms of depersonalization (Lopez & Elzière, 2018; Sang et al., 2006; Toupet et al., 2019). Yet, there is no description of how BVF patients experience emotions in an embodied way, i.e. where exactly in their body et how intensely. In *Experiment 2*, we documented the body-maps of emotions in BVF patients et compared them with those from healthy control participants.



## Methods

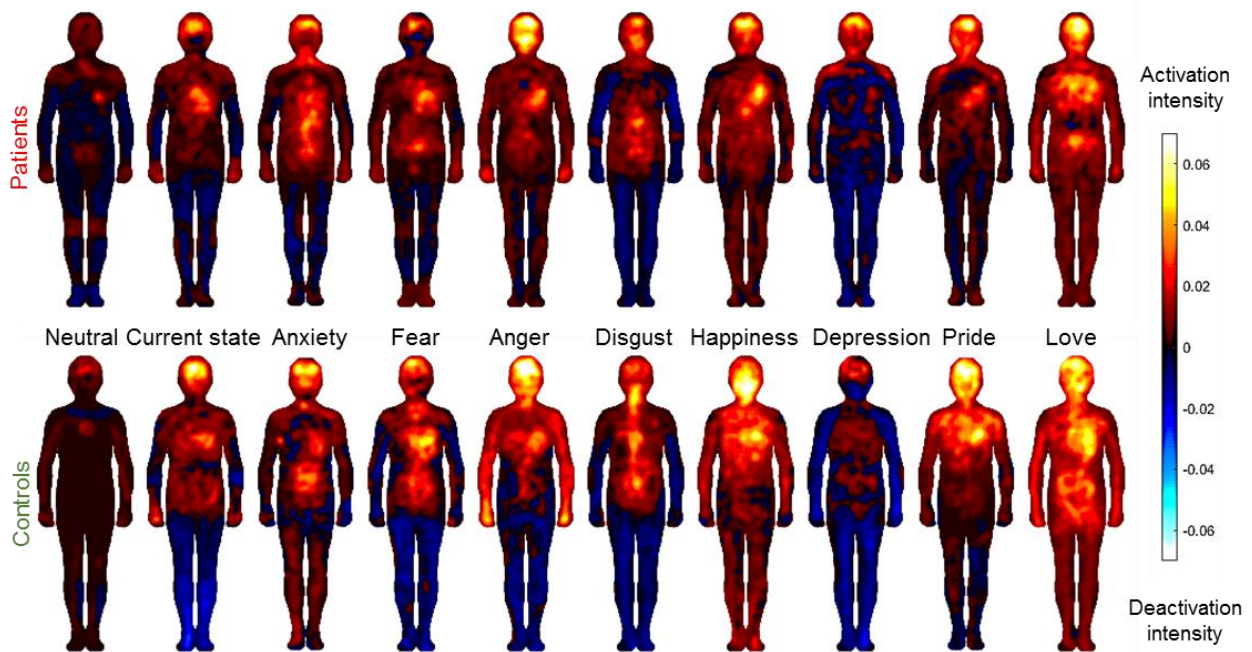
**Participants.** Twenty-one BVF patients et 21 healthy controls participated. The groups were matched for age, sex, education et body-mass index, et reported similar levels of anxiety et depression the week before the experiment (**Table 1**).

**Body-maps of emotions.** The task, adapted from (Nummenmaa et al., 2014), was administered with the emBODY tool, translated in French. Participants were asked to report the bodily sensations associated with a neutral state, their current state, four basic emotions (fear, anger, disgust et happiness) et four non-basic emotions (anxiety, love, depression, et pride). Emotional words (in French) were presented once in a randomized order. For each emotion, participants indicated the bodily parts which they typically felt more activated or more deactivated when experiencing that emotion. They colored 2D abstract human silhouettes on a computer screen using the computer mouse in their dominant hand: one silhouette on the left side of the screen was to report more activated body parts et one silhouette on the right was to report more deactivated body parts. The coloring was dynamic et there was no time limit to complete the task. The coloring tool had a 12-pixel diameter et successive clicks on a region increased color's opacity, to represent different intensities in bodily sensations associated with the same emotion. The silhouettes were simple, without indication for internal organs, to help participants concentrate on the sensations et their spatial distribution rather than suggesting conceptual associations between organs et emotions (Nummenmaa et al., 2014).

**Data analysis.** Preprocessing et statistical analyses were adapted from (Nummenmaa et al., 2014; Torregrossa et al., 2018). Human silhouettes contained 50.364 pixels for which color intensity was coded from 0 to 100. As a single mouse click would color several hundred pixels, we accounted for spatial dependencies using a Gaussian disk to smooth maps data et to prevent overstatement of embodiment. Values for each pixel et each emotion from both silhouettes were computed in a single figure to obtain individual combined maps. They were checked visually for any abnormality (e.g. writing or drawing).



Activation et deactivation were also kept separately to create individual activation et deactivation maps respectively. Individual maps were averaged to generate mean body-maps of emotions for patients et controls separately, warm et cold colors corresponding to body activation et deactivation, respectively (**Figure 4**).



**Figure 4. Mean body-maps of emotions** for patients (upper panel) et controls (bottom panel) separately. Warm et cold colors correspond to body activation et deactivation respectively. Color code from -1 (maximum deactivation) to 1 (maximum activation).

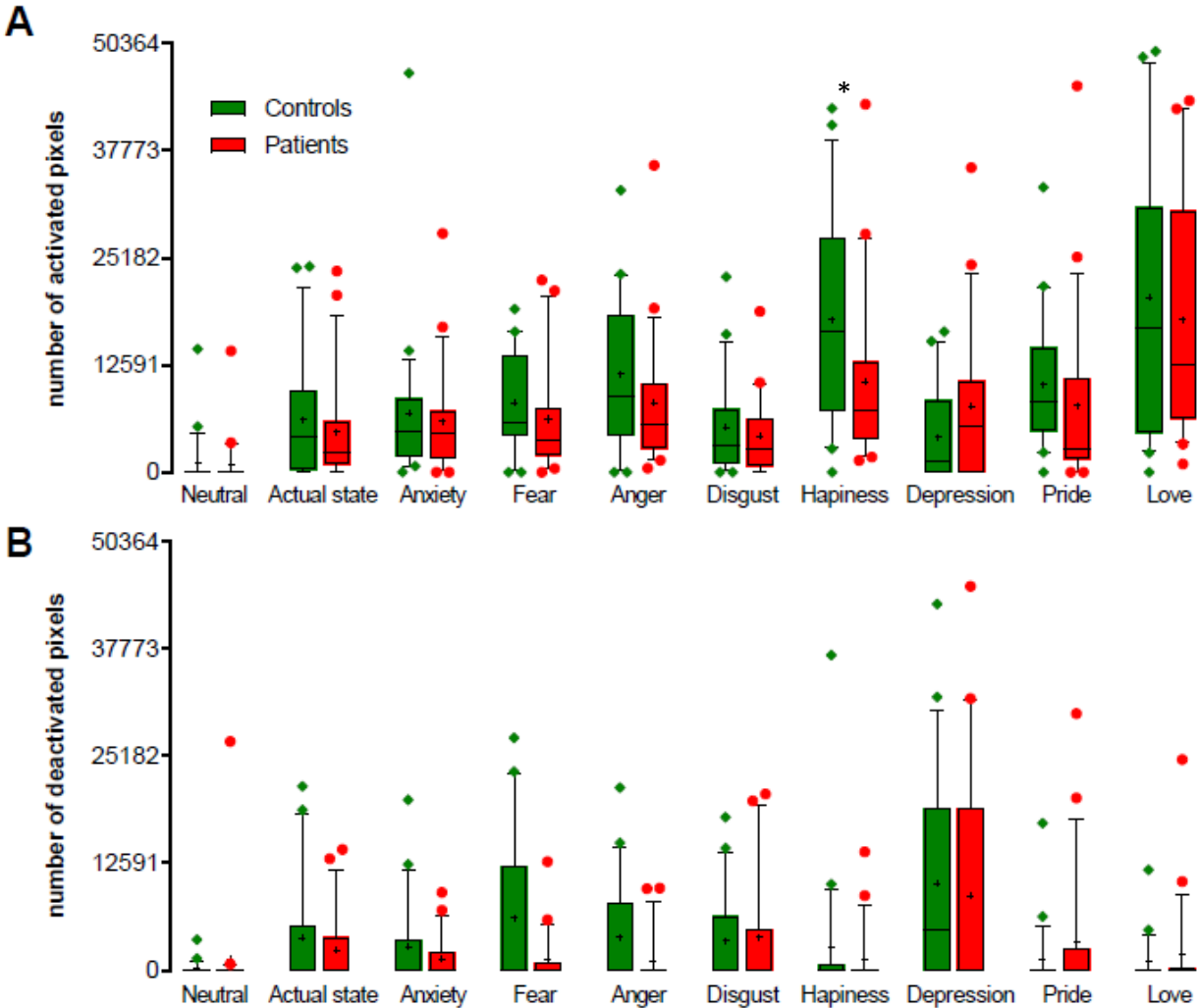
Another analysis concerned the number of pixels corresponding to activation et deactivation for each emotional word. For each participant, the number of colored pixels for both activation et deactivation maps were calculated to analyze the level of bodily sensations associated with each emotions.

## Results

A visual inspection of mean group body-maps (**Figure 4**) revealed that patients seem to report numerically lower activation for positive emotions such as happiness, pride et love et lower deactivation for negative emotions such as fear, anger, disgust et depression, compared to controls. For positive emotions, we noted that, compared to controls, patients reported numerically lower activation in the head et trunk, especially around heart.


Together, these observations suggest an emotional numbing in BVF patients. However, statistical comparisons of the mean group body-maps, showed that no robust pattern of difference emerged significantly after applying corrections for multiple comparisons.

**Figure 5** shows the number of pixels corresponding to activation et deactivation for each emotional word. Friedman tests revealed a significant effect of Emotions on the number of colored pixels for the activation maps in patients ( $\chi^2 = 82.60, p < 0.001$ ) et controls ( $\chi^2 = 83.63, p < 0.001$ ). This was not the case for deactivation maps, for which there was no effect of Emotions for the patients ( $\chi^2 = 15.82, p = 0.07$ ), indicating a lack emotion-specific response. By contrast, the effect was a significant in the controls ( $\chi^2 = 29.39, p = 0.001$ ).



**Figure 5. Number of pixels for activation et deactivation.** Box et whiskers plots show medians et interquartile ranges (10-90). Means are shown as + et dots are outliers.





Patients et controls did not color significantly different numbers of pixels for activation ( $U = 199.0$ ,  $Z = -0.54$ ,  $p = 0.59$ ) et deactivation ( $U = 203.5$ ,  $Z = -0.47$ ,  $p = 0.64$ ) regarding their current state at the time of the experiment. However, a detailed analysis revealed that patients colored significantly less pixels for activation for happiness, compared to controls ( $U = 135.0$ ,  $Z = -2.15$ ,  $p = 0.03$ ). These preliminary analyses showed no other significant difference between patients et controls. To control that participants performed the task with the same accuracy, we controlled that the two groups colored an overall similar number of pixels over all positive ( $U = 174.0$ ,  $Z = -1.17$ ,  $p = 0.24$ ) et negative ( $U = 170.0$ ,  $Z = -1.27$ ,  $p = 0.20$ ) emotions.

## Discussion

Together, our results show that a BVF does not alter cardiac interoception nor body awareness, although it seems to alter moderately the perception of bodily signals associated with emotions. In this preliminary version of the manuscript, we briefly discuss three main findings of the present study.

### **Bilateral vestibular failure does not change cardiac interoception**

Results show no difference between patients et controls, suggesting that a long-lasting BVF does not affect cardiac interoception. Although negative findings are difficult to interpret, our results help to delineate the range of sensory et cognitive deficits associated with BVF. The general trend to publish only positive results can bias the understanding of the patients symptomatology. Negative findings should be reported more systematically in behavioral et clinical neuroscience to avoid such bias (Fanelli, 2010; Matosin et al., 2014). Thus, although a vestibular loss has previously been associated with reweighting of sensory inputs, such as an increased reliance on visual et somatosensory signals (Lacour et al., 1997; Sadeghi et al., 2012; Medendorp et al., 2018), BVF does not seem to improve cardiac interoception. Thus, patients do not compensate their vestibular loss with interoception, as we can say from the cardiac aspects of interoception. BVF does not seem either to deteriorate cardiac interoception, as reported previously for another sensory loss. Krajnik et colleagues (2015) showed that the degree of olfactory dysfunction et duration of disease were related to decreased performance in the HBTT.

Further studies should endeavour to test how other types of interoception, such as that related to graviceptors in the viscera, can help elaborate an embodied sense of self. Although there is evidence that such information helps encoding own body orientation with respect to gravity in healthy participants (Trousselard et al., 2004), it remains to be established whether this information is used differently in BVF patients et if it also contributes significantly to an embodied sense of self.

### **Higher self-body closeness is associated with better interoceptive accuracy**


In the overall population, interoceptive accuracy increased with self-body closeness et decreased with self-environment closeness, indicating that anchoring the self to the body, i.e. feeling embodied, is linked with a better capacity to perceive et report interoceptive signals. In the same vein, body awareness increased with self-body closeness, supporting the idea that a better feeling of embodiment co-occurs with higher attention given to internal organ signals. Insular lesions have been associated to heautoscopy, an autoscopic phenomena during which patients report self-identification with an extracorporeal double, as well as the feeling that self-location et the first-person perspective alternate between their real body et the hallucinatory double (Heydrich et Blanke, 2013). Dissociative symptoms in patients with bilateral vestibular disorders may therefore originate from altered information processing in the insula, where vestibular information projects massively (Grüsser, Pause, et Schreier 1990; de Waele et al. 2001; Eickhoff et al. 2006; Chen, DeAngelis, et Angelaki 2011; Lopez et Blanke 2011; Lopez, Blanke, et Mast 2012; zu Eulenburg et al. 2013; Mazzola et al. 2014).

However, we note that self-body closeness decreased with increasing anxiety et depression in patients, but not in controls. This result supports relations between anxiety, depression et depersonalization/derealization symptoms in this clinical population (Sang et al., 2006; Kolev et al., 2014; Smith et Darlington, 2013; Jáuregui-Renaud et al., 2008; Jáuregui-Renaud, 2015; Toupet et al., 2019).

### **Emotional numbing in BVF patients**

Analyses of the number of pixels colored for activation et deactivation revealed that BVF patients show no emotion-specific deactivation response, as if they did not feel any difference between different emotions. Furthermore, patients colored significantly less pixels representing activation for happiness.





Together, these results suggest some emotional numbing in BVF patients, which is one component of depersonalization symptoms (Phillips et Sierra, 2003). Previous observations linked decreased functional connectivity in the vestibular system with posttraumatic stress disorder (PTSD) symptoms such as depersonalization et derealization et emotional numbing (Harricharan et al., 2017). In particular, PTSD patients with dissociative symptoms showed a lack of bilateral functional connectivity between vestibular nuclei et the right posterior insula, whose activity is fundamental for interoceptive awareness (Craig, 2003; Critchley et al., 2004). As for PTSD, alterations of the vestibular system after BVF may cause deficient interoceptive processing et integration with other sensory signals, resulting in emotional numbing.

### **Acknowledgements**

The authors declare no competing financial interests.

The research leading to these results has received funding from the People Programme (Marie Curie Actions) of the European Union's Seventh Framework Programme (FP7/2007–2013) under REA Grant agreement number 333607 ('BODILYSELF, vestibular et multisensory investigations of bodily self-consciousness') et the Swiss National Science Foundation (grant nr: 170511).

### **Author Contributions**

All authors participated to the experimental design et data recording. EN et CD analysed data. EN, CL et BL contributed to statistical analysis. EN, CL et BL wrote the main manuscript text. EN et CL prepared figures et tables. All authors reviewed the manuscript. Funding was provided by CL et BL.



## Mécanismes visuo-vestibulaires pendant l'observation de soi et d'autrui

Observer d'autres corps en mouvement ou en situation de déséquilibre altère le contrôle de la posture et de l'équilibre chez l'observateur. Bien que quelques études révèlent l'influence de l'attention et des émotions sur le traitement des informations vestibulaires, aucune ne s'était encore intéressée aux effets de l'observation d'autrui. Dans cette étude<sup>3</sup>, nous avons exploré les bases neurophysiologiques des modulations du traitement des informations vestibulaires par l'observation de vidéos de corps humains en mouvement.

Pour cela, nous avons mesuré l'excitabilité vestibulo-spinale en analysant la forme des potentiels évoqués myogéniques vestibulaires sur les muscles sternocléidomastoïdiens et trapèzes de participants sains. Observer des corps humains soumis à des rotations passives du corps entier, dans une direction congruente avec la posture des participants pendant l'expérience, diminuait l'excitabilité vestibulo-spinale, par rapport à l'observation d'un objet. Cette modulation dépendait de la personne représentée dans la vidéo, car les potentiels évoqués myogéniques vestibulaires étaient réduits pour l'observation de soi par rapport autrui. Par ailleurs, des scores d'empathie plus élevés étaient liés à une augmentation générale de l'amplitude des potentiels évoqués myogéniques vestibulaires.

Ces résultats montrent que le système vestibulaire est sensible à l'observation des corps humains en mouvement et à l'empathie, établissant de nouvelles connexions entre la neurophysiologie vestibulaire et les neurosciences cognitives et sociales.

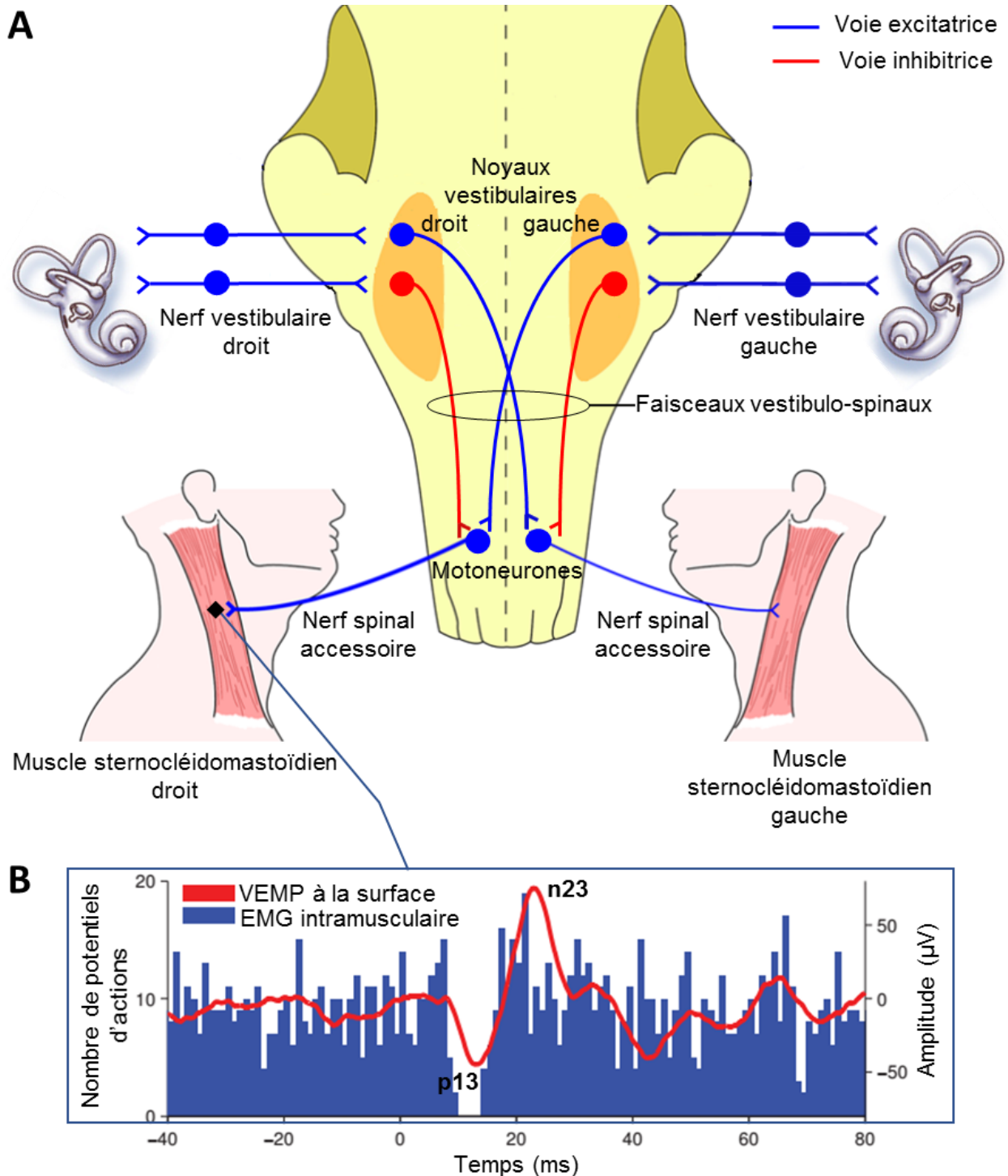
### Note méthodologique

Le réflexe vestibulo-colique stabilise la tête en modulant la contraction des muscles du cou (Wilson et al., 1995; Goldberg et Cullen, 2011). Ce réflexe est classiquement étudié par des enregistrements électromyographiques au niveau des muscles sternocléidomastoïdiens, en utilisant la technique des potentiels évoqués myogéniques vestibulaires (**Figure 13**; Colebatch et Halmagyi, 1992; Colebatch et al., 1994, 2016; Rosengren et al., 2010, 2016, 2019; Rosengren et Kingma, 2013; Curthoys, 2017).

---

<sup>3</sup> Nakul E., Deroualle D., Montava M., Lavieille J.P., Lopez C. (soumis) Observing the self et other in motion modulates vestibulo-spinal excitability





**Figure 13. Bases neurophysiologiques des réflexes vestibulo-spinaux du cou. A. Anatomie des voies impliquées dans la production des potentiels évoqués myogéniques vestibulaires (VEMPs) cervicaux.** Lors d'une stimulation vestibulaire, l'activité des muscles sternocléidomastoïdiens est inhibée par les projections vestibulo-spinales ipsilatérales et activée par les projections vestibulo-spinales controlatérales. **B. Caractéristiques électrophysiologiques des VEMPs enregistrés sur le muscle sternocléidomastoïdien évoqués par une stimulation sonore des récepteurs vestibulaires otolithiques.** Les VEMPs obtenus à partir de l'EMG de surface (tracé rouge) se caractérisent par une onde biphasique composée d'un pic positif à 13 ms (p13) et d'un pic négatif à 23 ms (n23) post-stimulation. L'EMG intramusculaire (en bleu) indique que la composante p13 correspond à une inhibition de l'activité musculaire et que la n23 correspond à une activation musculaire. Modifié d'après Rosengren et collaborateurs (2016).



# Observing the self et other in motion modulates vestibulo-spinal excitability

Estelle Nakul<sup>1</sup>, Diane Deroualle<sup>1</sup>, Marion Montava<sup>1,2</sup>, Jean-Pierre Lavieille<sup>1,2</sup>, Christophe Lopez<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup> Aix Marseille Univ, CNRS, LNSC, 13331 Marseille Cedex 03, France

<sup>2</sup> Department of Otorhinolaryngology, Head et Neck Surgery, Hôpital La Conception, APHM, 13005 Marseille, France

## Abstract

Vestibular inputs from the inner ear are at the basis of the vestibulo-spinal reflexes involved in balance control. Studies have focused on how attentional load et emotions influence balance, but the role of self-other visual information has been neglected. Yet, individuals observing another person in a challenging posture or in motion can experience imbalance, indicating that sensorimotor resonance between the self et others is involved. The present study examines whether the observation of videos depicting human bodies in motion modulates well-established neurophysiological signatures of vestibular information processing. Vestibulo-spinal excitability was assessed by analyzing the waveform of vestibular-evoked myogenic potentials (VEMPs) over the sternocleidomastoid et trapezius muscles of 25 healthy participants (13 females, 12 males). Here we show that observing human bodies undergoing passive whole-body rotations reduced the VEMPs amplitude when compared to observing an object. Importantly, the modulation depended on the person depicted in the video as VEMPs were reduced when observing oneself, compared to someone else being moved. Direction-specific effects et electromyography recordings ruled out non-specific emotional et attentional effects. These results show that the vestibular system is sensitive to observing human bodies in motion, establishing new connections between visual signals about self et other bodies et vestibular neurophysiology.

## New & Noteworthy


Vestibulo-spinal reflexes are thought to be consistent et of short latency. Yet, previous results show that observing conspecifics influences balance et self-motion perception. We recorded the influence of self-other visual stimuli on vestibulo-spinal reflexes. Observing human bodies in motion reduced the amplitude of vestibulo-spinal reflexes involved in the stabilization of the head et balance. These results establish new relations between the sense of balance et self-other information processing et challenge classical views in vestibular neuroscience.

## Introduction

Vestibular signals originating from the inner ear are essential for multisensory self-motion perception et accurate balance control (Cullen, 2019). These signals trigger stabilizing reflexes in postural et neck muscles when the body is translated or rotated, et damage to the inner ear impairs body orientation et stabilization (Borel et al., 2002). The vestibular control of balance et of head stabilization in space is supported by projections from the vestibular nerve to the vestibular nuclei in the brainstem, et then to alpha et gamma motoneurons (Lacour et Borel, 1993). In humans, vestibulo-spinal reflexes are classically studied by recording vestibular-evoked myogenic potentials (VEMPs) over cervical muscles. Cervical VEMPs consist of inhibitory reflexes evoked by clicks (Colebatch et al., 2016) or by electrical impulses over the vestibular nerve (Watson et Colebatch, 1998; Colebatch et al., 2016). These reflexes are consistent et of short latency et they maintain balance by counteracting with head movements, to stabilize the head in space, et allowing for gaze stabilization (Suzuki et Cohen, 1964; Lacour et al., 1978; Uchino et al., 1997). Cervical VEMPs are characterized by a biphasic p13-n23 wave: the p13 component corresponds to an inhibition of muscle activity, i.e. a decrease in motor unit activity, whereas the n23 component is related to an increased motor unit activity (Rosengren et al., 2010). Although the pattern of excitatory et inhibitory connections between the different vestibular receptors et neck muscles is well described (Uchino et al., 1997; Curthoys, 2017), there is scarce description of how cognitive, emotional et environmental factors influence vestibulo-spinal reflexes (see Berthoz, 1996).

Recent evidence suggest that self-motion perception et vestibulo-spinal reflexes are not as immune to emotions et cognition, as it is sometimes posited. For example, postural threats on participants standing on an elevated platform increase the amplitude of cervical VEMPs (Naranjo et al., 2016). Moreover, participants involved in a cognitive task while standing or walking show a decreased balance (Woollacott et Shumway-Cook, 2002), whereas patients with phobic postural vertigo normalize their balance control when distracted with a cognitive dual task (Wuehr et al., 2017). To date, there has been little research about the effects of observing conspecifics on vestibular perception et cognition, as is typical for other sensory systems (reviewed in Lopez et al., 2015). It has been shown that observing another person in a challenging posture or in motion may evoke an imbalance in the observer (Tia et al., 2011). Patients with peripheral vestibular disorders also report discomfort et poorer balance control





when surrounded by crowds of people moving around them (Bronstein, 2002; Pavlou et al., 2012). A recent behavioral study directly measured the influence of observing self et other bodies in motion on speed et accuracy in a self-motion detection task (Lopez et al., 2013). The study revealed that observing videos of self et other bodies being passively rotated on a motorized chair modulates self-motion detection. Of note, the authors found an agent-specific visuo-vestibular congruency effect for self-motion perception, revealing a different influence of observing the self et other on vestibular perception. The congruency effect was observed for specular congruency between the visual et vestibular signals, i.e. when participants observed rotations in the same direction as their actual rotations, as if they were looking in a mirror. However, the neurophysiological underpinnings of the influence of observing conspecifics in motion on vestibular information processing are still unknown. Here, we adapted the experimental paradigm from Lopez et al. (2013) to vestibular electrophysiology.

In the present study, healthy participants observed videos of human bodies or an object undergoing passive whole-body motion while we assessed vestibulo-spinal excitability by evoking cervical VEMPs with galvanic vestibular stimulation. Following results from Lopez et al. (2013), we hypothesized that observing the passive motion of one's own body, of another unknown body, or an object, would modulate VEMPs waveforms differently. We also explored how empathy traits (Davis, 1983) related to VEMPs modulation. This was motivated by behavioral data showing that empathy influenced self-motion perception abilities during the observation of other bodies in motion (Lopez, Falconer, et Mast 2013). Personality traits were also shown to modulate brain responses to vestibular stimulation (Indovina et al., 2014).

## **Materials et Methods**

**Participants.** Twenty-five healthy volunteers participated (13 females; mean age  $\pm$  SD: 23  $\pm$  3 years), of whom 24 participants were right-handed (mean laterality quotient  $\pm$  SD: 83  $\pm$  16 %; Edinburgh Handedness inventory (Oldfield, 1971)) et one was left-handed (-40 %). They had normal or corrected-to-normal vision et declared no history of vestibular, neurological, or psychiatric disease. All participants provided written informed consent prior to participation. Experimental procedures were approved by the local Ethics Committee (Comité de Protection des Personnes Sud-Méditerranée II, 2011-A01221-40) et followed the ethical recommendations laid down in the Declaration of Helsinki.

**Visual stimuli.** Visual stimuli consisted of videos showing the passive rotation of the participant (“Self videos”), of an unknown, age- et gender-matched person (“Other videos”), or of a white rectangular cuboid (“Object videos”), installed on the same rotating chair (Robulab 80, Robosoft SA, Bidart, France) (**Figure 1A**). Self-videos were recorded before electrophysiology recordings. Participants were seated on a rotating chair with their hands on their laps, eyes closed et a neutral face. A video camera (Sony HDR-XR160, Sony, Surrey, United Kingdom) placed 1.65 m in front of the participants recorded the rotation of their entire body on the chair. A black fabric behind the chair excluded all visual references from the background. Participants were rotated passively in the clockwise et counterclockwise direction around their longitudinal axis during 6 s with a sinusoidal velocity profile et a peak velocity of 18 °/s. The Other videos were recorded using the same procedures et with the same motion profile. An actor et an actress, who did not take part in the electrophysiology experiment, helped to create the videos depicting an unknown male et female body. The unknown body shown in the video was age-matched because our participants were all within the same age range. Object-videos were created following the same procedures, i.e. by rotating the white rectangular cuboid placed on the rotating chair. The rectangular cuboid was made of cardboard et had about the same height (84×31×31 cm) as the participants when seated on the chair. All videos were edited to last 6 s et were cropped to display the participant/actor from their head to their lower legs (when facing the camera) using Adobe Premiere Pro CC 2015. Participants were first seen from the side, et at the middle of the rotation (3 s), they were facing the camera (**Figure 1A**). During the experiment, videos were showed in a head-mounted display with a 30° horizontal field-of-view (LDI-100BE, Sony). This allowed us to maintain visual stimuli fixed in a head-centered coordinate system.

**Galvanic vestibular stimulation.** Transmastoid galvanic vestibular stimulation (GVS) was used to evoke VEMPs recorded over two neck muscles (Watson et Colebatch, 1998; Cheng et al., 2018). A pair of carbon et rubber electrodes (4 × 2.5 cm, Plate electrode EF 10, Physiomed Electromedizin AG, Schnaittach, Germany) inserted in wet sponges was maintained on the skin covering the opposite mastoid processes using a cohesive contention strip around the head. Thirteen participants (7 females) had left cathodal/right anodal GVS configuration, whereas 12 participants (6 females) had right cathodal/left anodal GVS configuration. GVS consisted in series of square-wave pulses of 2 ms delivered at 8 Hz with an intensity of 3.2 to 5.0 mA (depending of the participant’s skin sensitivity; mean intensity ± SD: 4.7 ± 0.7 mA) by a Grass S88 stimulator (Grass Instrument Co, Quincy, Massachusetts, USA) coupled to a constant current et isolating







**Electromyography recordings.** VEMPs were recorded over the sternocleidomastoid (SCM) et trapezius (TRP) muscles following previously described procedures (Watson et Colebatch, 1998; Naranjo et al., 2016). Active electrodes (FLAT Active electrode, Biosemi Inc., Amsterdam, Netherlands) were placed at the junction of the upper et middle thirds of the SCM ipsilateral to the cathode et at the intersection between the upper et middle muscle fibers on the TRP ipsilateral to the cathode. In our system, the Common Mode Sense (CMS) et Driven Right Leg (DRL) electrodes replace the single standard ground electrode et form a feedback loop to increase the signal-to-noise ratio. CMS-DRL electrodes were placed 2 cm apart over the C7 vertebra. A reference electrode was placed on the sternum. Preamplified electromyographic signals (EMG) were sampled at 16 kHz with a bandwidth of 0.16–3200 Hz et analyzed offline using custom-made scripts in Matlab R2015b (The MathWorks Inc., Natick, USA).

As cervical VEMPs are inhibitory responses of the ipsilateral neck muscles, participants were required to maintain tonic activation of the SCM et TRP ipsilateral to the cathode. They sat on a chair whose backrest was tilted  $\sim 45^\circ$  backward. Participants actively maintained their head flexed towards the torso et rotated it  $\sim 80^\circ$  towards the anode (the amplitude of head rotation was adapted to each participant to be as comfortable as possible). This contracted the SCM, et to a lower extent the TRP, under the cathode (**Figure 1A**). Participants were trained to maintain a stable muscular contraction before the experiment. In addition, the experimenter controlled the participant's head position et level of muscle contraction on the visual display of the recording software (Actiview 7.03, Biosemi Inc., Amsterdam, Holland) throughout the experiment.

### **Convention for the direction of rotation of the body/object in the videos**

The direction of rotation of the body/object in the video was not referred to as clockwise et counterclockwise rotation, as there was no specific hypothesis about differences between those directions. By contrast, vestibular perception depends on the congruency between the direction of rotation of the body/object in the video et the actual direction of rotation of the observer's body (Lopez et al., 2013). As VEMPs were recorded with the participant's head maintained rotated towards the anode, we defined the direction of rotation of the body/object in the video according to the congruency of the observed rotation with the initial rotation of the participants' head (**Figure 1B**). According to our convention, videos with "Congruent rotations" showed rotations in the direction matching what participants would have seen of their initial head



rotation in a mirror, whereas videos with “Incongruent rotations” showed rotations in the opposite direction. Thus, Congruent rotations were rotations towards the anode, whereas Incongruent rotations were rotations towards the cathode.

### **Experimental procedures**

Each category of video (Self, Other, et Object) was presented 24 times for Congruent rotations, et 24 times for Incongruent rotations, resulting in a total of 144 visual stimuli per participant. Visual stimuli were presented in a randomized order in 18 blocks of 8 videos. Each block of visual stimuli started with the presentation of a white fixation cross on a black background for 500 ms, followed by a video. After each video a fixation cross was presented for 500 ms plus the response time to the detection task described below (with a maximum of 1 s). This resulted in a maximal duration of 56.5 s per block. Participants were asked to fixate on the cross presented between videos et to fixate on the body/object at the center of the screen during the videos. GVS pulses began with the video onset et were applied at 8 Hz during 6 s. Thus, 48 GVS pulses were presented during a video, resulting in a total of 1152 vestibular stimulation per category of video et direction of rotation. This high number of stimulation, compared to previous electrophysiological studies, ensured a good signal-to-noise ratio. Video presentation et GVS application were controlled by Superlab 4.5 (Cedrus Corporation, San Pedro, USA). Participants maintained a stable muscle contraction during each block of visual stimuli et rested as long as they wanted to relax their neck between consecutive blocks of visual stimuli.

To maintain their alertness during the recordings, participants were involved in a two-alternative forced choice task. In 25% of the videos, images were inverted vertically for 100 ms, starting at 1.5 s, 3 s or 4.5 s after the video onset (**Figure 1C**). Participants were asked to observe the body/object being rotated et to indicate as quickly et accurately as possible whether the video was, or was not, temporarily presented upside-down. They were instructed to answer during the fixation cross following the video, et we confirmed that no answer was given during the videos. Participants responded on two buttons of a response pad (RB-830, Cedrus Corporation, San Pedro, USA) with their right middle et index fingers (13 subjects responded 'yes' with their middle finger, 12 responded 'yes' with their index finger). Before the recordings, participants trained to the task on 10 trials without GVS.




**Illusory self-motion questionnaire.** At the end of the experiment, participants filled out a questionnaire about illusory self-motion. For both directions of rotation (Congruent, Incongruent), participants answered the question “Did you feel a sensation of motion of your own body when observing the videos of yourself/the other person/the object?” Answers were given on a 7-point Likert scale ranging from “not at all” to “absolutely felt something”. Participants could indicate whether the illusory motion was in the same direction as the observed motion et add comments. Participants answered this questionnaire once about their average experience of the whole electrophysiology experiment.

**Interpersonal reactivity index.** Participants completed the Interpersonal Reactivity Index (Davis, 1983; Gilet et al., 2013). Our analyses focused on the relation between VEMP amplitude et two subscales of the IRI measuring self-reported empathic concern et perspective taking. Both scales have been showed to correlate with implicit perspective taking (Kragh Nielsen et al., 2015). The *empathic concern scale* includes seven questions assessing “other-oriented feelings of sympathy et concern for unfortunate others”, while the *perspective taking scale* includes seven questions assessing “the tendency to spontaneously adopt the psychological point of view of others” (Davis, 1983). Ratings were completed on a 5-point scale ranging from “describes me very well” to “does not represent me very well”.

**Data recording et analysis.** EMG signals were referenced to the electrode placed on the sternum et band-pass filtered (0.1–1000 Hz). All GVS pulses applied during the same category of videos (Self, Other, Object) et with the same direction of rotation (Congruent, Incongruent) were pooled together to calculate an average VEMP for each participant. VEMPs were calculated on epochs starting 25 ms before GVS pulses until 100 ms post-stimulus et were baseline-corrected by the average unrectified EMG during the 25 ms pre-stimulus. Epochs whose baseline (unrectified EMG) exceeded the mean  $\pm$  3 SD of the baseline were excluded, et the same was done for the rectified signal in the 100 ms post-stimulus. After data pre-processing, VEMPs on the SCM muscles were calculated on (mean  $\pm$  SD): 1047  $\pm$  101 GVS pulses for Self videos, 1049  $\pm$  92 pulses for Other videos, et 1052  $\pm$  92 pulses for Object videos (no effect of the category of videos, Friedman’s ANOVA:  $\chi^2(2) = 0.67$ ,  $p = 0.72$ ). VEMPs on the TRP muscles were calculated on 868  $\pm$  65 GVS pulses for Self videos, 865  $\pm$  71 pulses for Other videos, et 866  $\pm$  66 pulses for Object videos (no effect of the category of videos,  $\chi^2(2) = 0.67$ ,  $p = 0.72$ ).

It is known that the level of background muscle activation is linearly correlated with VEMP amplitude (Colebatch et al., 1994; Watson et Colebatch, 1998). Thus, we normalized each epoch





by the average rectified EMG during the 25 ms pre-stimulus to account for the level of background EMG (McCaslin et al., 2014; van Tilburg et al., 2014; Naranjo et al., 2016). We compared SCM et TRP contraction for each category of videos et both rotations by calculating the average background EMG over the 25 ms pre-stimulus.

GVS evokes VEMPs with shorter latency (see (Watson et Colebatch, 1998) than acoustic stimulation of otolithic receptors, as GVS bypasses the mechano-electrical transduction. Yet, we named “p13-n23” the first biphasic response on the SCM et TRP muscles in accordance with responses to acoustic stimulation (Watson et Colebatch, 1998). In our study, the p13-n23 component was identified as the first salient positive-negative peak complex within a time window of 8 to 25 ms after GVS onset (Welgampola et Colebatch, 2005). In our sample of participants, VEMPs were detectable over the SCM of 24 participants et over the TRP of 20 participants. Only their data were considered for subsequent analyses.

For each muscle, mean responses from these participants were averaged to obtain grand-average VEMPs for each category of videos et each direction of rotation. As most of the dependent variables were not normally distributed, we used non-parametric Friedman’s ANOVA et Wilcoxon signed-rank tests to conduct waveform analyses of grand-average VEMPs, as done for event-related potentials in electroencephalographic investigations of sensory et cognitive processing (Murray et al., 2008; Bernasconi et al., 2014; Ronchi et al., 2017). This approach allows a point-by-point analysis of the exact time course of the vestibulospinal reflex, without *a priori* hypotheses about the timing of the differences (only two points, the peaks of the p13 et n23, are classically analyzed). We corrected for temporal autocorrelation by using the constraints of 20 consecutive data points reaching the 0.05 level of significance (Guthrie et Buchwald, 1991; Murray et al., 2008). Waveform analyses were conducted within 9 to 80 ms after GVS onset to span on waves of interest that is on the p13 et n23 components, as well as later components (P2 et N2).

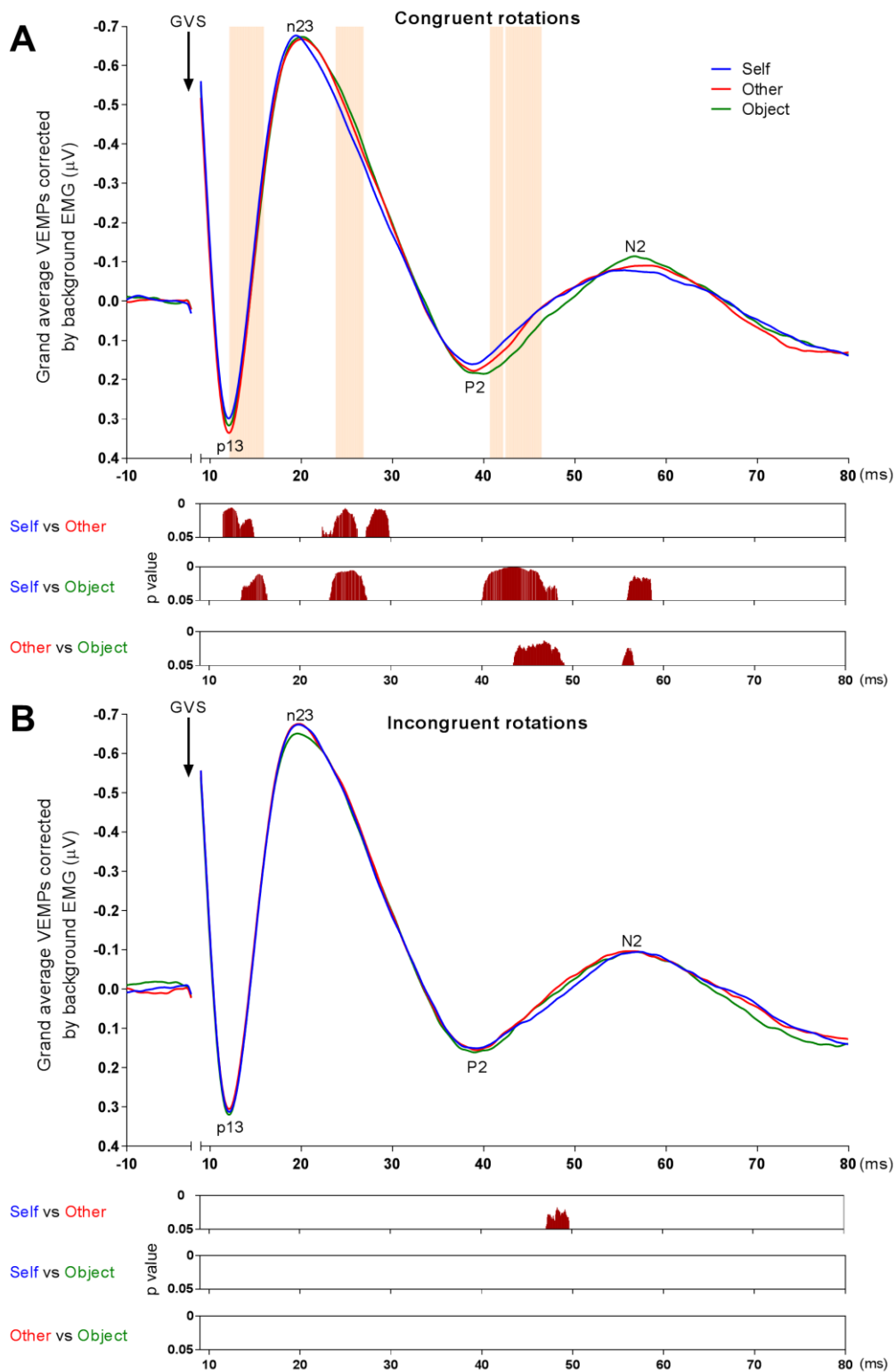
Finally, to analyze relations between VEMPs et empathy, we measured the peak-to-peak amplitude of the individual p13-n23 response (Watson et Colebatch, 1998; Naranjo et al., 2016) et calculated the correlation coefficient of this amplitude with empathic concern et perspective taking scores.

## Results

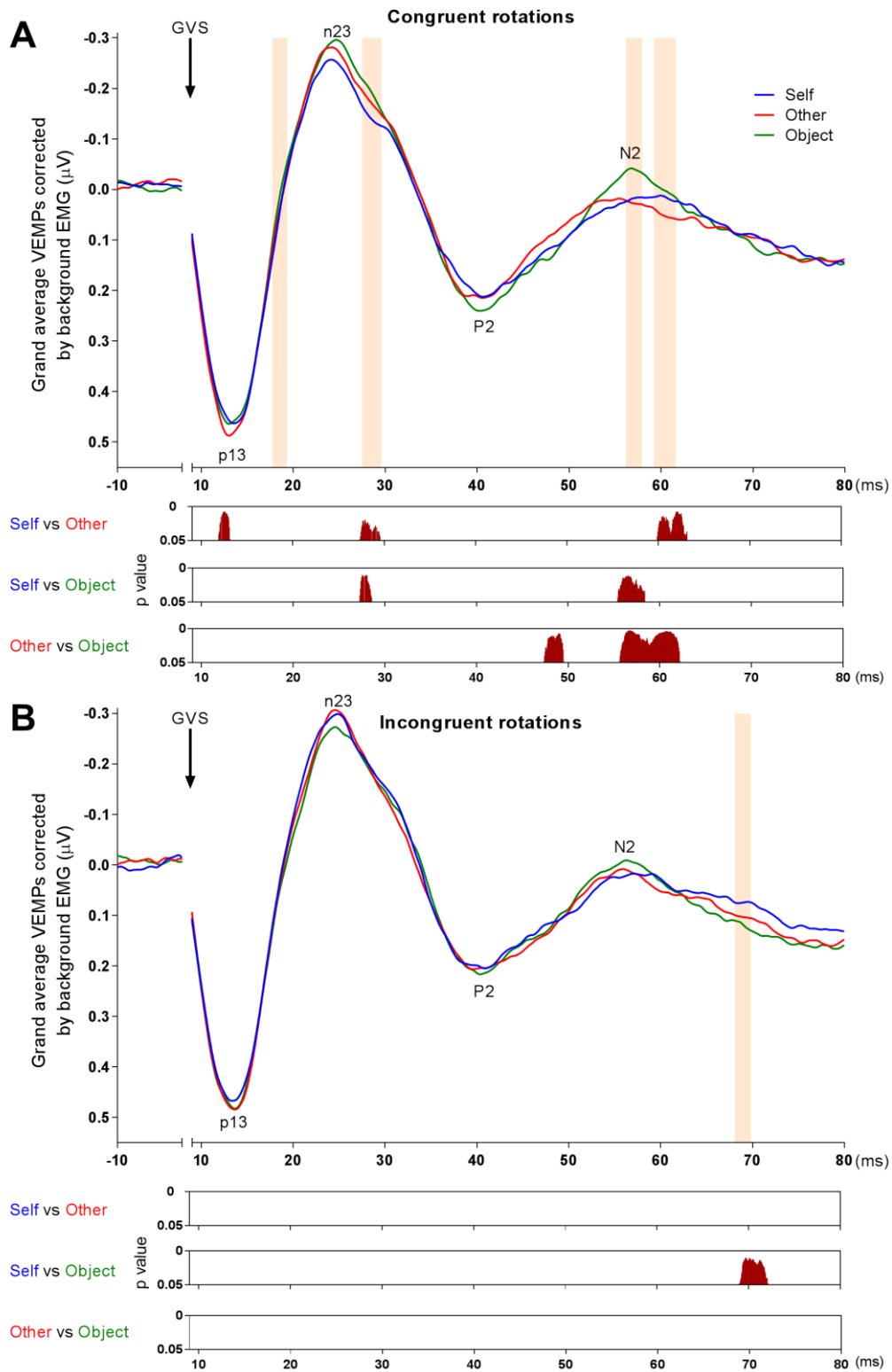
**VEMPs waveform analyses.** **Figures 2 et 3** illustrate the effect of Video (Friedman's ANOVAs) on the corrected VEMP amplitude over the SCM et TRP muscles, separately for Congruent et Incongruent rotations. Different patterns of modulation by the Video were found for Congruent et Incongruent rotations. For Congruent rotations, we found a significant main effect of the Video for both SCM et TRP muscles in time windows spanning the p13 wave (SCM muscle: 62 consecutive significant data points [csdp.] at  $p < 0.05$ , from 12.1 to 15.0 ms; TRP muscle: 26 csdp., 17.8–19.3 ms), the decreasing portion after the peak of component n23 (SCM: 50 csdp., 23.8–26.8 ms; TRP: 34 csdp., 27.5–29.5 ms), et the decreasing portion after the peak of P2 (SCM: 24 csdp., 40.7–42.1 ms, followed by 65 csdp., 42.4–46.3 ms), as shown by the colored areas superimposed on VEMPs waveforms in **Figures 2A et 3A**. There was also a main effect of Video spanning the peak of component N2 on the TRP muscle (29 csdp, 56.2–57.9 ms, followed by 39 csdp. 59.3–61.6 ms). By contrast, Friedman's ANOVAs for the Incongruent rotations yielded no effect of the Video on the VEMPs amplitude during the p13-n23 biphasic wave, et the P2–N2 (**Figures 2B et 3B**). There were only 28 csdp. from 68.1 to 69.8 ms, thus after the later components, for the TRP muscle. Accordingly, we report below only results from post-hoc analyses comparing the waveform of the VEMPs between each category of Videos in the Congruent rotation condition.

We explored the main effect of Videos using Wilcoxon signed-rank tests (**Figures 2 et 3**). Overall, the analysis shows an attenuation of the VEMP during the observation of Self videos when compared to the observation of other videos, revealing a modulation of vestibulo-spinal excitability by the person depicted in the video. This attenuation of the VEMPs was found for segments of the waveform spanning the p13-n23, as well as for the P2 et N2. When compared to other videos, the amplitude of the peak of the p13 for Self videos was significantly reduced for both the SCM muscle (57 csdp, 11.5–15.0 ms) et TRP muscle (21 csdp. 11.9–13.1 ms). Similarly, the amplitude of the portion after the peak of the n23 was significantly reduced for Self videos when compared to Other videos for both SCM muscle (66 csdp., 22.4–26.4 ms, et 44 csdp., 27.2–29.8 ms) et TRP muscle (37 csdp., 27.3–29.5 ms). The amplitude of the N2 on the TRP muscle was also reduced during Self videos when compared to other videos (54 csdp, 59.9–63.1 ms).





**Fig 2. VEMPs recorded over the SCM muscle.** Grand-average VEMPs ( $n = 24$ ) are showed separately for Congruent rotations (A) et Incongruent rotations (B) for each category of Videos. Colored areas in the upper panel show periods with a significant main effect of the Videos (Friedman's ANOVA). The three lower panels present results from post-hoc analyses (Wilcoxon signed-rank test). Analyses were corrected for temporal autocorrelation by using the constraints of 20 consecutive data points reaching the 0.05 level of significance.



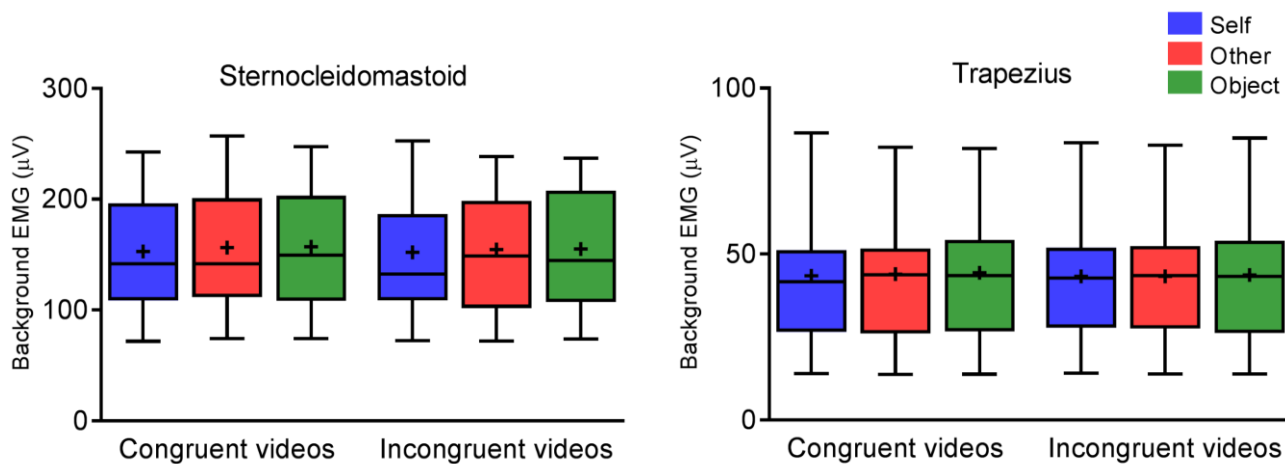
**Fig 3. VEMPs recorded over the TRP muscle.** Grand-average VEMPs ( $n = 20$ ) are showed separately for Congruent rotations (A) et Incongruent rotations (B) for each category of Videos. Same conventions as for Figure 2.



When compared to Object videos, observation of Self videos showed a significantly reduced p13 amplitude for the SCM muscle (49 csdp, 13.5–16.4 ms), as well as significantly reduced portion after the peak of the n23 for both muscles (SCM: 68 csdp, 23.2–27.3 ms; TRP: 22 csdp, 27.3–28.6 ms). The P2 amplitude was also significantly reduced for Self videos when compared to Object videos (SCM: 138 csdp, 40.0–48.3 ms) et this was also the case of the N2 amplitude (SCM: 46 csdp, 56.0–58.7 ms; TRP: 49 csdp, 55.4–58.3 ms).

The amplitude of the p13-n23 biphasic wave did not differ between the other videos et the Object videos, suggesting that the attenuation of the early component reported above involves specifically the observation of self-motion. We note that the amplitude of the later components P2 et N2 recorded over both muscles was reduced for the Other videos when compared to the Object videos (P2 component: SCM, 93 csdp., 43.4–49.1 ms; TRP, 36 csdp., 47.4–49.5 ms et N2 component: SCM, 22 csdp., 55.4–56.7 ms; TRP, 109 csdp., 55.6–62.2 ms).

**Control for background EMG activity.** There was no main effect of the Videos on the background EMG (**Figure 4**) on the SCM muscle (Friedman’s ANOVA, Congruent rotations:  $\chi^2(2) = 5.58$ ,  $p = 0.61$ ; Incongruent rotations:  $\chi^2(2) = 1.0$ ,  $p = 0.61$ ) nor on the TRP muscle (Congruent rotations:  $\chi^2(2) = 3.44$ ,  $p = 0.18$ ; Incongruent rotations:  $\chi^2(2) = 2.24$ ,  $p = 0.33$ ).



**Fig 4. Background EMG activity.** Box-and-Whisker plots illustrate the background EMG activity calculated over 6-s periods of video observation, for both SCM (upper panel) et TRP (bottom panel) muscles. The top et bottom ends of the whisker represent the 90th et 10th percentiles of the distribution, the bold horizontal line inside the box represents the median, the black cross represents the mean.

**Correlations between VEMP amplitude et empathy scores.** The individual peak-to-peak p13-n23 amplitude on the SCM muscle correlated positively with the *empathic concern* scale for all Videos et both Directions of rotation (Kendall’s tau test,  $\tau \geq 0.40$ , all  $p \leq 0.006$ ) (**Table 1**). Thus, participants with higher empathic concern were those who tend to have larger vestibulo-spinal responses, irrespective of the video presented.


		Empathic concern		Perspective taking	
		SCM	TRP	SCM	TRP
Congruent rotations	Self videos	$\tau = 0.40$ $p = 0.006^*$	$\tau = 0.27$ $p = 0.10$	$\tau = -0.15$ $p = 0.29$	$\tau = -0.02$ $p = 0.89$
	Other videos	$\tau = 0.43$ $p = 0.003^*$	$\tau = 0.27$ $p = 0.10$	$\tau = -0.13$ $p = 0.37$	$\tau = -0.01$ $p = 0.95$
	Object videos	$\tau = 0.43$ $p = 0.003^*$	$\tau = 0.20$ $p = 0.22$	$\tau = -0.09$ $p = 0.56$	$\tau = 0.04$ $p = 0.79$
Incongruent rotations	Self videos	$\tau = 0.42$ $p = 0.004^*$	$\tau = 0.30$ $p = 0.06$	$\tau = -0.15$ $p = 0.29$	$\tau = -0.07$ $p = 0.64$
	Other videos	$\tau = 0.43$ $p = 0.003^*$	$\tau = 0.25$ $p = 0.12$	$\tau = -0.17$ $p = 0.25$	$\tau = -0.05$ $p = 0.74$
	Object videos	$\tau = 0.44$ $p = 0.002^*$	$\tau = 0.29$ $p = 0.08$	$\tau = -0.14$ $p = 0.34$	$\tau = -0.03$ $p = 0.84$

**Table 1.** Correlation between individual peak-to-peak p13-n23 amplitude et scores to the *empathic concern* et *perspective taking* subscales of the IRI (Kendall’s tau test). Significant results at  $p < 0.05$  are highlighted with an asterisk.

**Self-reports et behavioral results.** Participants experienced moderate illusory self-motion when observing passive rotations of a body/object (**Figure 1D**). Some participants reported that Self videos evoked “a motion of the head, like in a mirror”, or “the sensation of being rotated”. By contrast, participants did not report self-motion during other videos (e.g., “I was looking at the other person being rotated, but I did not have the sensation I was rotated”). Friedman’s ANOVA revealed a near-significant main effect of Video on illusory self-motion ( $\chi^2(2) = 5.49$ ,  $p = 0.06$ ). Two-sided Wilcoxon signed-rank tests showed marginally higher illusory self-motion for Self than Other videos ( $Z = 1.83$ ,  $p = 0.068$ ) et for Self than Object videos ( $Z = 1.86$ ,  $p = 0.06$ ), whereas illusory self-motion was similar for other et Object videos ( $Z = 0$ ,  $p = 1$ ). There was no significant effect of Direction of rotation on illusory self-motion ( $\chi^2(1) = 1.0$ ,  $p = 0.32$ ).

Participants detected the inversion of the images in the videos with a mean accuracy of 98%, indicating that they attended to the task. There was a near-significant effect of the Video on accuracy ( $\chi^2(2) = 5.75$ ,  $p = 0.06$ ) et no effect of the Direction of rotation ( $\chi^2(1) = 0.53$ ,  $p = 0.47$ ).





When exploring the statistical trend of the effect of Video, we found that accuracy did not differ between categories of videos (Self vs. Other:  $Z = 0.24$ ,  $p = 0.81$ ; Self vs. Object:  $Z = 1.7$ ,  $p = 0.09$ ; other vs. Object:  $Z = 1.6$ ,  $p = 0.11$ ).

## **Discussion**

Our follow-up study of behavioral investigations by Lopez et colleagues (2013) provides original neurophysiological evidence that vestibulo-spinal excitability is sensitive to observing human bodies in motion, establishing new connections between the study of self-other representations et vestibular neurophysiology (for a perspective, see Deroualle et Lopez, 2014). Although previous studies reported that attention (Collins et al., 1961), motor imagery (Jahn et al., 2002) et emotions (Naranjo et al., 2016) can influence the amplitude of vestibulo-spinal et oculomotor reflexes, the tasks et stimuli used in previous studies were devoid of self- et other-related visual information.

### **Observing the self**

Observing the passive rotation of the self reduced the p13-n23, compared to observing the same rotation of another body or an object. However, observing the rotation of another body did not modulate the p13-n23 significantly, compared to an object. As for the somatosensory system (Taylor-Clarke et al., 2002; Serino et al., 2008), it seems that there is something special about viewing one's own body that modulates vestibular information processing.

Observing videos of the self may activate areas involved in both self-representations et vestibular information processing. Self information processing et self-awareness have been associated with the insula (Craig, 2009; Khalsa et al., 2018), the precuneus, posterior cingulate cortex, temporoparietal junction, et the medial et anterior prefrontal cortex (Chen et Huang, 2017). These areas overlap with several core regions of the vestibular cortex, such as the operculo-insular complex, temporoparietal junction et cingulate cortex (Lopez et Blanke, 2011; Lopez et al., 2012a). Observing body rotations may also have induced an inhibitory visual-vestibular stimulation implicated in self-motion perception. Indeed, it has been shown that visual stimulation can deactivate the parieto-insular vestibular cortex, the core region of the vestibular cortex (Brandt et al., 1998). We note that participants may also have recalled previous experience of vestibular sensations during the rotation of their own body.



Such recall of vestibular sensations has been associated with bilateral activations of the inferior frontal gyri, anterior operculum, middle cingulate cortex, premotor cortex et anterior insula (zu Eulenburg et al., 2013b).

By activating cortical areas involved in self-representations, self-motion perception et vestibular information processing, observing Self videos may have modulated VEMPs waveform through direct or indirect projections from the cortex to the vestibular nuclei (Ventre et Faugier-Grimaud, 1988; Akbarian et al., 1993). Indeed, electrical stimulation of the multisensory vestibular cortex have been shown to activate or inhibit responses in the cat vestibular nuclei et these stimulations influenced mostly vestibulo-spinal neurons (Fukushima, 1997; Wilson et al., 1999a).

Furthermore, electrophysiological recordings in monkeys showed that active head rotation strongly decreases the firing rate of vestibular nuclei neurons, compared to passive self-motion (Carriot et al., 2013; Cullen, 2019). Observing self videos (while maintaining the head rotated towards the anode) may also have triggered partly similar neurophysiological mechanisms to active self-motion et decreases vestibulo-spinal excitability. Indeed, we found a trend for stronger illusory self-motion for the observation of Self videos, which could be misinterpreted as active self-rotation.

Finally, we found that observing the passive rotation of the self also reduced the P2 et N2 responses, compared to observing another body (SCM) et an object (SCM et TRP). There is a controversy as to whether components following the n23 are of vestibular origin. Most authors proposed that later components are not of vestibular origin, as they survive after vestibular neurectomy (Colebatch et Halmagyi, 1992), whereas others reported opposite findings for the TRP muscles (Ferber-Viart et al., 1998). As most clinical et theoretical studies have disregarded those later components, it is unknown how P2 et N2 can be modulated by cognitive et emotional factors. The P2 et N2 are likely of multisensory origin, including vestibular, cochlear et somatosensory origins (Ferber-Viart et al., 1998). The modulation of the P2 et N2 components by low level information about self et other bodies is a new finding. It may reflect more complex multisensory mechanisms related to self-other resonances, i.e. the modulation of sensorimotor processing when observing bodies.



## Observing others

Just as observing other bodies in motion can have a detrimental effect on the observer's balance (Tia et al., 2011; Thomas et al., 2018) et self-motion perception (Lopez et al., 2013), we found that observing another body undergoing passive motion reduced VEMPs waveform when compared to observing an object in motion. Surprisingly, the VEMP attenuation was found for components P2 et N2, but not for the early p13-n23 component.

The fact that observing both Self et Other videos decreased the P2-N2 amplitude – but to a lower extent for the conspecifics – indicates a modulation of the late VEMP components by self-other representations. This suggests that sensorimotor resonance between self et others also applies to the vestibular system. Sensorimotor resonance refers to the fact that observing another person receiving a sensory stimulation changes our processing of the same stimulation. It has been described extensively for other senses than the vestibular system et relies on common structures processing self et other sensory information (Decety et Sommerville, 2003; Wicker et al., 2003; Keysers et al., 2004; Singer et Frith, 2005). Observing bodies undergoing passive whole-body motion may activate self et other representations et self-other resonance networks, modulating activity in the vestibular nuclei et decreasing vestibulo-spinal excitability through corticofugal projections. Although modest, these unexpected results suggest new avenues of research concerning the late components of VEMPs.

## Effect of the direction of rotation

Interestingly, the VEMPs waveform was only modulated by videos presenting Congruent rotations. First, this direction-specific effect rules out non-specific emotional et attentional modulation of vestibulo-spinal excitability, as well as unspecific effects of the optic flow. Second, it suggests that a specular congruency between the actual head position on the trunk et the direction of the observed rotation is more likely to influence vestibulo-spinal excitability. This is consistent with behavioral data suggesting that sensorimotor resonance becomes more important when the observed body posture or movement is compatible with the observer's motor stabilization strategy (Tia et al., 2012) et that third-person perspective taking is facilitated when the observer et the seen conspecific share a common body posture (Pavlidou et al., 2019). As vestibular nuclei neurons are sensitive to the position of the head on the trunk (Gdowski et McCrea, 2000), our data suggest that the specular congruency between visual et neck

somatosensory signals facilitates the inhibition of vestibular nuclei neurons projecting to the spinal cord.

### **Relation to empathy**


We found that the p13-n23 amplitude on the SCM, the muscles most strongly involved in the head rotation towards the cathode, was positively correlated with *empathic concern*, for all categories of videos. This suggests a general effect of empathy on vestibulo-spinal excitability, irrespective of the person observed. A recent functional magnetic resonance imaging study has linked the strength of visuo-vestibular responses to personality traits, with stronger responses in the vestibular nuclei et parieto-insular cortex of participants with higher neuroticism (i.e. more nervous participants) et larger responses in the amygdala of more introverted individuals (Indovina et al., 2014; Riccelli et al., 2017). Our data are in line with such a general effect of personality traits on vestibular information processing, extending previously defined interplay between emotional et social neural networks with the vestibular neural network (Antoine et al., 2017; Balaban, 2002; Gurvich, Maller, Lithgow, Haghgoie, & Kulkarni, 2013). A study (Lopez, Falconer, et Mast 2013) revealed that empathy scores positively correlated with the congruent vs. incongruent latency difference to detect passive self-motion when simultaneously observing Others or Objects videos, but not Self videos. This suggests that personality traits impact multisensory self-motion perception (based on visual et vestibular signals) et vestibulo-spinal reflexes with different effects depending on the person depicted in the video. Thus, self-motion perception may involve more fine-grained multisensory regulation mechanisms, potentially based on self-other representations, than vestibulo-spinal excitability (Cullen, 2019).

### **Conclusions et perspectives**

Our results show that vestibular information processing is sensitive to observing human bodies in motion, establishing new connections between self-other representations studies et vestibular neuroscience. From an evolutionary perspective, the present findings suggest that the human balance system evolved to react differently to moving objects et conspecifics.

Similar studies in non-human primates could put our results in a comparative perspective et provide detailed information about the neurophysiological mechanisms involved. We note that previous studies of sensory processing in presence of conspecifics have manipulated higher-level features of self-other resonance, such as political ideas, ethnicity, or pleasantness of the others





(Singer et al., 2006; Serino et al., 2009). While this was beyond the scope of the present investigation, our results may lead the way to the study of self-motion perception et vestibular information processing as a function of self-other differentiation. Finally, studies of the interplay between self-other representations, personality traits et vestibular information processing may have important applications for understanding balance disorders et improving their rehabilitation.

**Acknowledgements:** The research leading to these results has received funding from the People Programme (Marie Curie Actions) of the European Union’s Seventh Framework Programme (FP7/2007–2013) under REA Grant agreement number 333607 (‘BODILYSELF, vestibular et multisensory investigations of bodily self-consciousness’). The authors thank Ali Gharbi et Guy Escoffier for technical assistance, et Dr. Manuel Vidal for his help with the rotating chair.

**Conflict of Interest:** The authors declare no competing financial interests.



Ce travail de thèse apporte de nouveaux indices en faveur des théories sensorimotrices de la localisation du soi. Nous affirmons le rôle des informations vestibulaires dans l'ancrage du soi au corps et la conscience de soi corporelle en général. Les résultats de chaque étude étant discutés en détail au sein de leurs articles respectifs, nous ne les répétons pas ici, mais discutons deux apports essentiels de nos nouvelles observations expérimentales et cliniques : l'importance d'intégrer des signaux sensoriels cohérents pour stabiliser la localisation du soi, et l'influence des émotions, de l'empathie ou des résonances entre soi et autrui sur les mécanismes multisensoriels de la conscience de soi corporelle.

## **I. BASES MULTISENSORIELLES DE L'ANCRAGE CORPOREL DU SOI**

L'*Etude 1* confirme le rôle des informations sensorimotrices dans la localisation du soi. De façon originale, ce travail étend de précédentes observations à la réalité virtuelle immersive. Nos autres études apportent quant à elles de nouvelles informations sur le rôle des informations vestibulaires dans l'ancrage corporel des émotions (*Etude 2*) et du soi (*Etudes 2 et 3*).


### **1. Processus sensorimoteurs de la localisation du soi**

En manipulant la cohérence entre les informations visuelles et tactiles, nous avons reproduit des changements de localisation du soi et du sentiment d'appartenance précédemment observés (Stratton 1899; Altschuler et Ramachandran 2007; Radziun et Ehrsson 2018; Ehrsson, 2007; Lenggenhager et al. 2007; Lenggenhager, Halje, et Blanke 2011; Faivre, Salomon, et Blanke 2015; Aspell, Lenggenhager, et Blanke 2009; Lenggenhager, Mouthon, et Blanke 2009). Notre étude souligne en particulier l'influence des signaux sensorimoteurs générés au cours de la marche sur la localisation du soi (*Etude 1*). Les participants se relocalisaient plus vers l'avatar lorsque nous limitions les stimulations sensorimotrices, suggérant que celles-ci aident à ancrer le soi au corps.

La tâche de locomotion devait générer des signaux vestibulaires, somesthésiques et intéroceptifs et une mise à jour de l'intégration multisensorielle, de sorte à « ancrer » le soi au corps. Cette hypothèse est appuyée par le fait que les expériences de sortie du corps se produisent plus souvent en position allongée ou assise, c'est-à-dire lorsque les retours somesthésiques et vestibulaires sont réduits, que debout ou lors d'un mouvement du corps entier (Blanke et Mohr, 2005). Plusieurs études mettent en évidence le rôle des informations vestibulaires et proprioceptives dans l'ancrage du soi au corps. Chez des participants sains, une stimulation vestibulaire galvanique de faible intensité facilite l'adoption d'un cadre de référence égocentré ou l'identification à un avatar pendant l'illusion du corps entier (Ferrè et al., 2014; Macaуда et al., 2015; Preuss et Ehrsson, 2018). Des vibrations appliquées au niveau des chevilles, qui stimulent les fuseaux neuromusculaires des jambes, réduisent l'identification à l'avatar dans une illusion du corps entier avec une perspective en troisième personne, ce qui n'est pas le cas des vibrations du poignet (Palluel et al., 2011).

Il apparaît donc important de contrôler ou de limiter les rétrocontrôles sensorimoteurs lors d'une mesure de localisation du soi. Pour cela, nous proposons d'améliorer les mesures de localisation du soi en utilisant l'imagerie mentale. L'*Etude 1* valide une nouvelle mesure de la localisation du soi, dans laquelle les participants doivent imaginer le mouvement d'une balle roulant vers eux, et indiquer lorsqu'elle arrive là où ils pensent se localiser. Pour cela, les participants observent brièvement le début du mouvement de la balle en réalité virtuelle et ces informations visuelles suffisent à construire un modèle du mouvement de l'objet qui correspond aux contraintes gravitaires naturelles (Senot et al., 2005). Cette tâche présente d'abord l'avantage de limiter les informations sensorimotrices liées à la marche, inhérentes à la tâche classique de localisation du soi pour l'illusion du corps entier (Lenggenhager et al., 2007; Aspell et al., 2009; Lenggenhager et al., 2011). Notre nouvelle mesure est adaptée d'une tâche utilisée dans des paradigmes d'imagerie par résonance magnétique dans laquelle les participants, allongés sur le dos, imaginent lâcher une balle et estiment le temps pour que celle-ci touche le sol (Lenggenhager et al., 2009; Ionta et al., 2011b; Pfeiffer et al., 2013). Cette tâche de lâcher de balle mesure de fait la localisation du soi dans l'axe gravitaire. Notre tâche permet de mesurer des changements de localisation du soi dans l'axe antéro-postérieur, c'est-à-dire dans le même axe que celui de la tâche classique de locomotion, chez des participants debout et immobiles.





Enfin, notons que notre tâche d'imagerie mentale se rapproche des paradigmes développés dans le but d'objectiver les premières mesures de localisation du soi. Dans ces derniers, les participants indiquent à quel point un objet est proche d'une image d'une personne (Starmans et Bloom, 2012) au lieu de pointer vers un point unique censé représenter où se trouve le soi dans le corps (Limanowski et Hecht, 2011; Alsmith et Longo, 2014; van der Veer et al., 2018). La nouvelle mesure que nous proposons permettra d'étudier la localisation du soi, tout en exploitant les possibilités offertes par la réalité virtuelle, dans des paradigmes mieux contrôlés et plus écologiques.

## 2. Contribution vestibulaire à la localisation du soi

Notre étude clinique (*Etude 2*) ne révèle pas de différence de la force de l'ancrage du soi au corps, ni de localisation du soi dans le corps, entre les patients atteints d'une perte vestibulaire bilatérale et leurs contrôles. Ces résultats confirment de précédentes observations chez une population clinique similaire, montrant des capacités de prise de perspective en première personne et en troisième personne, et des évaluations de la force de l'ancrage du soi au corps identiques chez les patients et les contrôles (Deroualle, Toupet, van Nechel, et al., 2017). Ces observations corroborent les prédictions des modèles neuroscientifiques, selon lesquels des distorsions de la conscience de soi corporelle émergeraient de conflits multisensoriels (Lopez, 2013). Les patients que nous avons testés montraient peu de déficits fonctionnels et ne se plaignaient généralement pas de vertiges. Ces patients avaient donc compensé leur perte vestibulaire au moment des expériences et l'absence d'informations vestibulaires n'induit pas d'incohérence sensorielle, contrairement à des troubles vestibulaires périphériques non compensés.

Ainsi, nos résultats négatifs complètent le nombre croissant de rapports cliniques et expérimentaux selon lesquels une perturbation du traitement des informations vestibulaires, et donc des processus d'intégration multisensorielle, altèrent la conscience de soi corporelle (Grigsby et Johnston 1989; Sang et al. 2006; Tschan et al. 2013; Jáuregui-Renaud 2015; Aranda-Moreno et Jáuregui-Renaud 2016; Lopez et Elzière 2018; Toupet et al. 2019). Nous avons par exemple récemment montré qu'une atteinte vestibulaire périphérique unilatérale ou des stimulations vestibulaires caloriques chez des participants sains modifient la taille perçue de la main (Lopez et al. 2018, cf *Annexe 2*).




Chez les patients qui présentent des atteintes vestibulaires aiguës ou des participants sains recevant une stimulation vestibulaire artificielle, le vestibule envoie au système nerveux central des signaux qui sont incohérents avec les signaux visuels et somesthésiques, liés au mouvement et à l'orientation de soi. Cela crée une incohérence sensorielle et perceptive, se traduisant par une localisation erronée du soi (Lopez 2013; Lopez et al. 2012; Blanke 2012).

Nos résultats soulignent qu'une perte vestibulaire compensée n'induit pas d'incohérence sensorielle et donc pas de distorsion de l'ancrage du soi au corps. Pour tester l'hypothèse selon laquelle seuls des conflits sensoriels induisent des distorsions de la conscience de soi corporelle, nous pourrions poursuivre l'*Etude 2* chez des patients atteints d'une perte vestibulaire unilatérale ou aiguë. Chez ces patients, nous devrions observer des distorsions de l'ancrage du soi au corps, voire des changements au niveau de la localisation du soi dans le corps.

### 3. Système vestibulaire et ancrage corporel des émotions

Contrairement à une population contrôle, l'anxiété et la dépression étaient liées à une diminution de l'ancrage du soi au corps chez les patients atteints d'une perte vestibulaire bilatérale (*Etude 2*). Ces données sont en accord avec des observations récentes chez des patients atteints de troubles vestibulaires aigus, rapportant à la fois plus d'anxiété, de dépression et significativement plus d'illusions de sortie de corps (Lopez et Elzière 2018). Au-delà du conflit multisensoriel, les informations vestibulaires semblent donc influencer le lien entre émotions et localisation du soi. Cette observation confirme les liens déjà établis entre traitement des informations vestibulaires et régulation – positive ou négative – des émotions (Winter et al., 2012; Mast et al., 2014; Preuss et al., 2014; Grabherr et al., 2015; Pasquier et al., 2019). D'après nos résultats, une atteinte vestibulaire augmenterait l'influence des émotions négatives sur le détachement du soi vis-à-vis du corps. Ces résultats s'ajoutent à ceux d'études précédentes, qui montrent que l'anxiété et la dépression aggravent les symptômes liés aux troubles vestibulaires (Balaban et Jacob 2001; Balaban et Thayer 2001; Balaban 2002; Staab, Balaban, et Furman 2013) et accroissent la probabilité d'observer des expériences de sortie du corps dans cette population clinique, mais pas chez les contrôles sains (Kolev, Georgieva-Zhostova, et Berthoz 2014; Lopez et Elzière 2018).





Les cartes corporelles des émotions révèlent une atténuation de la perception des signaux corporels liés aux émotions (*emotional numbing*) chez les patients atteints d'une perte vestibulaire bilatérale (*Etude 2*). Chez ces patients, l'absence d'informations vestibulaires, qui projettent massivement vers l'insula (Grüsser, Pause, et Schreier 1990; de Waele et al. 2001; Eickhoff et al. 2006; Chen, DeAngelis, et Angelaki 2011; Lopez et Blanke 2011; Lopez, Blanke, et Mast 2012; zu Eulenburg et al. 2013; Mazzola et al. 2014), pourrait particulièrement réduire le traitement intéroceptif lié aux émotions dans cette région (Critchley et al. 2004; Wiens 2005; Craig 2009; 2011).

L'influence des informations vestibulaires sur les émotions repose sur leur traitement au sein d'un réseau sous-cortical et cortical également impliqué dans les émotions (Balaban, Jacob, & Furman, 2011; Rajagopalan et al., 2017). Les noyaux vestibulaires sont interconnectés avec le noyau parabrachial, le noyau raphé et le locus cœruleus, qui interviennent dans la régulation des émotions et de la vigilance. En projetant vers l'insula, le cortex cingulaire antérieur et les cortex préfrontal et frontal, les informations vestibulaires sont également intégrées dans un réseau cortical des émotions. Une stimulation ou une altération du système vestibulaire peut donc affecter tous ces réseaux et modifier l'expression et la perception des émotions.

## **II. ROBUSTESSE ET VARIABILITE INTERINDIVIDUELLE DU SOI CORPOREL**

Nos premiers résultats confirment que l'intégration cohérente des informations visuelles et tactiles permet de manipuler la localisation du soi (*Etude 1*). En adaptant le paradigme de l'illusion du corps entier avec une perspective en troisième personne, en réalité virtuelle immersive, nous confirmons les observations réalisées en utilisant des vidéos de corps humains (Lenggenhager et al. 2007; Lenggenhager, Mouthon, et Blanke 2009; Salomon et al. 2013; Pfeiffer et al. 2013) ou la réalité virtuelle sur grand écran (Lenggenhager et al., 2011). La conscience de soi corporelle et les mécanismes sensoriels sous-jacents apparaissent donc robustes au fait que les participants croient ou pas en l'existence ou à la véracité des informations sensorielles utilisées. La robustesse de la localisation du soi est confirmée par notre étude clinique (*Etude 2*), dans laquelle une perte vestibulaire bilatérale ne modifiait pas la localisation du soi par rapport à une population de participants sains.

Cependant, nous montrons qu'une meilleure intéroception cardiaque semble liée à un meilleur ancrage du soi au corps. Ces données complètent celles recueillies chez des volontaires


sains suggérant qu'une moins bonne intéroception cardiaque est associée à une plus grande susceptibilité aux illusions corporelles telles que l'illusion de la main en caoutchouc (Ainley et al. 2013; Ainley & Tsakiris, 2013; Seth, 2013; Seth et al., 2012; Seth & Tsakiris, 2018; K. Suzuki, Garfinkel, Critchley, & Seth, 2013). Différentes stratégies de traitement des informations sensorielles peuvent donc moduler la robustesse de la localisation du soi à travers les individus. Ces différences pourraient également provenir de traits personnels, tels que l'empathie, et de processus socio-cognitifs, tels que les résonances sensorimotrices entre soi et autrui.

## 1. Influence des traits personnels sur la conscience de soi corporelle

Nos travaux montrent de nouveaux liens entre malléabilité de l'ancrage du soi au corps et empathie. L'*Etude 1* révèle que des participants avec de plus hauts scores d'empathie se relocalisent plus facilement vers l'avatar observé (*Etude 1*). Ces résultats complètent ceux d'une étude précédente (Lopez, Falconer, et Mast 2013), qui révèle que l'empathie influence la perception multisensorielle du mouvement de soi selon l'identité du corps observé. Ensemble, ces données apportent un nouvel éclairage sur le fait que l'illusion du corps entier fonctionne pour l'observation de soi, d'autrui ou d'un avatar, mais pas avec un objet (Lenggenhager et al., 2007). Au-delà d'une seule influence de la forme observée, la capacité de diminuer l'ancrage du soi au corps au profit d'un avatar dépendrait de la capacité à éprouver de l'empathie pour cet avatar. Le fait que les personnes autistes, qui montrent moins d'empathie, soient moins sensibles à l'illusion du corps entier que des participants sains corrobore cette hypothèse (Mul et al., 2019).

De même, l'*Etude 3*, ainsi que des résultats encore non publiés (Deroualle, 2017), associent une plus forte empathie à une plus grande amplitude des potentiels évoqués myogéniques vestibulaires en général. Il s'agit des premières données suggérant que l'empathie module l'excitabilité vestibulo-spinale. Elles complètent des études en imagerie par résonance magnétique fonctionnelle, qui ont établi un lien entre l'intensité des réponses visuo-vestibulaires et des traits de personnalité. Par exemple, une forte tendance à éprouver des émotions négatives (névrotisme) serait associée à une augmentation de l'activité dans les noyaux vestibulaires et le cortex pariéto-insulaire, tandis que des individus plus introvertis montreraient plus d'activation au niveau de l'amygdale (Indovina et al. 2014 ; Riccelli et al. 2017).





Nos données s'inscrivent dans cet effet général des traits de personnalité sur le traitement des informations vestibulaires, prolongeant l'interaction déjà définie entre les réseaux neuronaux émotionnels et sociaux et le système vestibulaire (Balaban 2002; Gurvich et al. 2013; Antoine et al. 2017).

Au niveau cérébral, les interactions entre signaux vestibulaires et processus d'empathie pourraient avoir lieu au niveau de la jonction temporo-pariétale (Decety et Lamm, 2007), cette région centrale du système vestibulaire étant impliquée dans la théorie de l'esprit et l'empathie. La jonction temporo-pariétale étant également essentielle pour l'ancrage du soi au corps (Blanke, 2012; Ionta, Gassert, et al., 2011; Lenggenhager, Smith, & Blanke, 2006; Nakul & Lopez, 2017), l'empathie pourrait moduler l'intégration multisensorielle à la base de la conscience de soi corporelle dans cette région.

## 2. Résonances sensorimotrices entre soi et autrui

L'*Etude 3* apporte les premiers indices sur les bases neurophysiologiques de la modulation du traitement des informations vestibulaires par l'observation d'autres corps. Dans cette étude exploratoire, nous avons combiné des approches classiques d'électrophysiologie vestibulaire avec des paradigmes issus des neurosciences cognitives et sociales. Cette approche innovante, rassemblant des domaines jusque-là distincts, propose de nouvelles pistes pour l'exploration des bases multisensorielles de la conscience de soi, d'autrui et de la cognition sociale en général.

D'après nos résultats, observer le soi ou autrui réduit l'amplitude des potentiels évoqués myogéniques vestibulaires, reflétant une modulation cognitive du traitement des informations vestibulaires. Ces données suggèrent des résonances entre soi et autrui au niveau vestibulaire, comme cela a déjà été rapporté s'agissant des informations tactiles, nociceptives et olfactives (Taylor-Clarke et al., 2002; Decety et Sommerville, 2003; Wicker et al., 2003; Keysers et al., 2004; Singer et Frith, 2005; Serino et al., 2008). Par ailleurs, par rapport à l'observation d'autrui, l'observation de soi augmente l'effet de congruence intermodale visuo-tactile (Salomon et al. 2012), indiquant que l'activation de processus liés à la représentation de soi augmente l'interaction des informations visuelles et tactiles, la vision prenant le pas sur la somesthésie. Des phénomènes similaires pourraient avoir lieu dans le cas de l'intégration des informations visuelles et vestibulaires.

Observer des corps en mouvement activerait les réseaux et processus impliqués dans la représentation de soi et d'autrui, qui à leur tour moduleraient l'activité neuronale dans les noyaux vestibulaires et diminueraient l'excitabilité vestibulo-spinale. Plusieurs études ont révélé l'existence de projections corticofuges directes ou indirectes du cortex vers les noyaux vestibulaires chez le singe (Ventre et Faugier-Grimaud, 1988; Akbarian et al., 1993), le chat (Wilson et al., 1999b) et le rat (Nishiike et al., 2000). Bien que n'ayant pas encore été mises en évidence, de telles projections sont probablement présentes chez l'Homme. Comme chez les autres mammifères, ces voies représenteraient un support pour la modulation cognitive du traitement des informations vestibulaires, dès le tronc cérébral. Les voies cortico-thalamiques ainsi que les voies efférentes vers les récepteurs vestibulaires pourraient également réguler le traitement des informations vestibulaires (Lopez et Blanke 2011; Wijesinghe, Protti, et Camp 2015). D'un point de vue évolutif, les résultats de l'*Etude 3* suggèrent que le système de contrôle de l'équilibre et de la posture a évolué de sorte à réagir différemment face au mouvement d'objets et de congénères.



Nous présentons ici brièvement quelques perspectives de nos travaux et l'impact que ceux-ci peuvent avoir sur le long terme au-delà des neurosciences.

## 1. Etudes électrophysiologiques des mécanismes vestibulaires de la localisation du soi en réalité virtuelle

Le paradigme proposé dans l'Etude 1, combinant illusion du corps entier avec une perspective en troisième personne et mesure de la localisation du soi par imagerie mentale, ouvre un nouveau champ de recherche pour l'étude des bases vestibulaires et multisensorielles de la localisation du soi.

Nous pourrions notamment tester si notre mesure de localisation du soi par imagerie mentale donne différents résultats, chez les mêmes individus, selon que la balle se déplace au niveau des pieds, du tronc ou de la tête des participants. D'après les résultats obtenus par Starmans et Bloom (2012) avec des objets statiques, nous faisons l'hypothèse que les participants pourraient indiquer que la balle arrive à leur niveau plus rapidement lorsque la balle roule au niveau de leur tête ou de leur tronc, par rapport à un roulement au niveau de leurs pieds. Les participants se localisant dans la tête ou dans le tronc pourraient répondre d'autant plus vite selon que la balle roule au niveau de leur tête ou de leur tronc, respectivement.

Notre paradigme est compatible avec l'utilisation de stimulations vestibulaires telles que la stimulation vestibulaire galvanique ou des stimulations sonores. De plus, la possibilité de mesurer la localisation du soi chez des participants immobiles facilite l'enregistrement de mesures électrophysiologiques – comme en témoignent nos enregistrements de la température corporelle dans l'*Etude 1*. Nous développons déjà une série d'expériences combinant des stimulations vestibulaires et des enregistrements électrophysiologiques avec le paradigme de l'illusion du corps entier en réalité virtuelle. Nous étudierons l'effet d'une stimulation vestibulaire artificielle sur la localisation du soi chez des volontaires sains. Nous pourrions également tester l'impact d'une perte vestibulaire unilatérale aiguë sur l'ancrage du soi au corps en réalité virtuelle. D'après la théorie selon laquelle les informations vestibulaires aident à localiser le soi dans les limites de l'espace corporel, nous faisons l'hypothèse que des perturbations artificielles ou pathologiques de l'intégration des informations vestibulaires avec

d'autres modalités sensorielles facilitera la relocalisation du soi vers l'avatar. Nous pourrions également tester le remodelage des processus sous-jacents à la localisation du soi chez des patients atteints d'une perte vestibulaire bilatérale. La relocalisation du soi chez ses patients devrait être d'autant plus importante que ceux-ci sont devenus visuo-dépendants.

Nous explorerons aussi la modulation de l'excitabilité vestibulo-spinale par l'illusion du corps entier. D'après les résultats de l'*Etude 3*, une relocalisation plus forte du soi vers l'avatar pourrait être liée à une diminution de l'excitabilité vestibulo-spinale. Nous faisons l'hypothèse que les potentiels évoqués myogéniques vestibulaires devraient être réduits suite à des stimulations visuo-tactiles synchrones produisant une modification du sentiment d'incarnation, par rapport à une stimulation asynchrone n'ayant pas cet effet.

Des paradigmes qui étudieraient conjointement le sentiment de présence et la localisation du soi en réalité virtuelle – tout en les distinguant conceptuellement – permettraient de distinguer les mécanismes sensoriels et cérébraux communs et propres à chacun de ces phénomènes. Il pourrait être intéressant de développer l'illusion du corps entier en réalité augmentée, afin d'étudier le lien entre sentiment de présence et localisation du soi. La réalité augmentée permet les mêmes manipulations qu'en réalité virtuelle, sans remplacer la majorité de l'espace réel. Cela devrait permettre de reproduire la tâche d'imagerie mentale de localisation du soi sans induire un sentiment de présence dans un environnement virtuel.

## **2. Nouvelles perspectives pour l'étude de la conscience de soi et de la cognition sociale en réalité virtuelle**

Contrairement à la vidéo, la réalité virtuelle offre la possibilité unique de manipuler facilement le corps observé pendant une illusion du corps entier, ainsi que le contexte environnemental et social dans lequel se déroule l'observation. Les potentialités de la réalité virtuelle et la validation du paradigme de l'illusion du corps entier avec cette technologie ouvre la possibilité d'explorer de nouvelles questions de recherche, et d'approfondir l'étude de la conscience corporelle de soi et de ses bases multisensorielles en particulier (Sanchez-Vives et Slater, 2005). Nous pourrions par exemple comparer la relocalisation du soi en direction d'un avatar suite à une interaction sociale positive ou négative, ou dans différents contextes sociaux contrôlés.



### 3. Impact de ces travaux au-delà des neurosciences cognitives

Finalement, mieux comprendre les différents aspects de la conscience de soi corporelle, tels que la localisation du soi, peut avoir de nombreuses répercussions aussi bien académiques qu'industrielles. En neurosciences, comprendre les mécanismes sous-jacents à la localisation du soi peut aider à comprendre des processus cognitifs de plus haut niveau. Des données suggèrent en effet que la localisation du soi, et non pas celle du corps, agit comme cadre de référence pour la conceptualisation de l'espace (Canzoneri et al., 2016) et la perception du temps (Arzy et al., 2008; Wehrle, 2019). Mieux connaître les processus multisensoriels sous-jacents à la conscience de soi corporelle et leur influence sur différents aspects de la cognition pourrait améliorer la prise en charge de nombreux patients. Par exemple, la prise en compte et l'évaluation des distorsions de la conscience corporelle de soi chez les patients atteints de troubles vestibulaires pourrait aider au diagnostic et au traitement de ces patients. Des tests permettant l'analyse des modulations du traitement des informations vestibulaires en fonction des émotions ou de l'observation d'autres corps pourraient par exemple donner plus d'informations sur des conflits multisensoriels résiduels après rééducation de la posture, qui pourraient à leur tour être ciblés par une réadaptation, une prise en charge psychologique ou un traitement pharmacologique adaptés.

Les observations et théories empiriques de la conscience de soi corporelle complètent et orientent les théories en philosophie de la perception et philosophie de l'esprit. Au-delà de la recherche et de la clinique, différents milieux s'intéressent à la compréhension du sentiment d'incarnation : l'art (Blanke, 2007; Dieguez, 2013), l'architecture (Pasqualini et al., 2013) ou les acteurs du divertissement peuvent s'adapter et agir en fonction des connaissances des mécanismes qui créent et influencent la conscience de soi corporelle. Enfin, d'un point de vue technologique, mieux comprendre la localisation du soi, ainsi que le sentiment de présence, peut servir à améliorer les technologies de réalité virtuelle. Les ingénieurs qui développent ces techniques cherchent à améliorer la façon de manipuler les congruences sensorimotrices afin d'augmenter le sentiment de présence en réalité virtuelle, de dissocier le soi et le corps, voire d'induire la sensation d'être localisé dans de multiples espaces simultanément. Comprendre le rôle des informations vestibulaires dans la localisation du soi pourrait permettre de créer un système de perturbation vestibulaire diminuant l'ancrage du soi au corps pendant une expérience de réalité virtuelle.



Bien que ces domaines, leurs méthodes et leurs objectifs varient largement, l'intérêt commun pour la localisation du soi et la conscience de soi corporelle témoigne de l'importance et de la complexité d'un tel sujet de recherche. C'est sans doute en travaillant ensemble, ou du moins en favorisant les échanges entre spécialistes des différents domaines, que chacun pourra avancer dans la compréhension de ce qui fait de nous des êtres incarnés.





## **Commentary: Out-of-Body Experience during Awake Craniotomy**

Estelle Nakul<sup>1</sup> & Christophe Lopez<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Aix Marseille Univ, CNRS, LNSC, FR3C, Marseille, France



# Commentary: Out-of-Body Experience during Awake Craniotomy

Estelle Nakul and Christophe Lopez \*

Centre National de la Recherche Scientifique (LNIA, FR3C), Aix-Marseille Université, Marseille, France

**Keywords:** embodiment, temporo-parietal junction (TPJ), out-of-body experience, multisensory integration, neurology, diffusion tensor imaging, electrocorticography (ECOG)

## A commentary on

### Out-of-Body Experience during Awake Craniotomy

by Bos, E. M., Spoor, J. K. H., Smits, M., Schouten, J. W., and Vincent, A. J. P. E. (2016). *World Neurosurg.* 92, 586.e9-586.e13. doi: 10.1016/j.wneu.2016.05.002

Out-of-body experience (OBE) is a rare phenomenon during which one has the feeling of being located outside of the physical boundaries of the body, along with the sensation of perceiving the world from an elevated perspective. OBE is of particular interest for studying self-consciousness, as it involves abnormal forms of self-location and visuo-spatial perspective.

OBE has been the subject of extensive investigations in parapsychology, neurology and cognitive neuroscience (Blackmore, 1982; Blanke, 2012). According to current neuroscientific models of embodiment, OBEs of neurological origin may arise from the conflict between sensory signals indicating how the body and environment are oriented. The abnormal integration of visual and vestibular signals with somatosensory (tactile and proprioceptive) signals can explain disembodied self-location, sensations of lightness and floating of the self, complex visual illusions (disembodied viewpoint, autoscopia) and distortions of the body schema often reported during OBE (Blanke et al., 2004; Lopez et al., 2008; Lopez and Elzière, 2017). In addition, abnormal multisensory integration has recently been reported in neurologically normal individuals who experienced an OBE (Braithwaite et al., 2017). Regarding the neural basis of OBE, the temporo-parietal junction (TPJ) has repeatedly been shown to play a crucial role in anchoring the self to the body, since stimulation and lesion to the TPJ can evoke a disembodied experience (Simeon et al., 2000; Blanke et al., 2002; De Ridder et al., 2007; Ionta et al., 2011). A recent study of OBE provides new evidence of multisensory misintegration at the TPJ and extends these findings.

Bos et al. (2016) report the case of a 50-year-old woman who underwent awake craniotomy for surgical resection of an oligodendroglioma grade II, located at the left angular and supramarginal gyrus (**Figure 1A**). During resection of the tumor, electrical stimulation of the peritumoral subcortical tissue at the left TPJ first evoked the feeling that the patient's right leg was "drawn toward the opposite wall of the operating theater", suggesting that TPJ stimulation distorted her body schema. During subsequent stimulations of the same area, she reported three full-blown OBEs, in which she felt "as if she was floating just below the ceiling and saw her own body lying on the operating table" (i.e., autoscopia). She never reported OBE before or after surgery.

This case is remarkable as it is the first to report OBE during an *awake craniotomy* since seminal observations by the Canadian neurosurgeon Wilder Penfield (Penfield, 1947, 1955). We found only five published cases of OBE in the entire history of brain stimulation: three during awake craniotomy, one during electrocorticography, and one with chronically implanted electrodes (**Figure 1**). OBE seems extremely rare when compared to the large range of perceptual illusions

## OPEN ACCESS

### Edited by:

Felix Scholkmann,  
University of Zurich, Switzerland

### Reviewed by:

Sebastian Dieguez,  
University of Fribourg, Switzerland  
Christian Agrillo,  
University of Padua, Italy

### \*Correspondence:

Christophe Lopez  
christophe.lopez@univ-amu.fr

**Received:** 19 April 2017

**Accepted:** 04 August 2017

**Published:** 21 August 2017

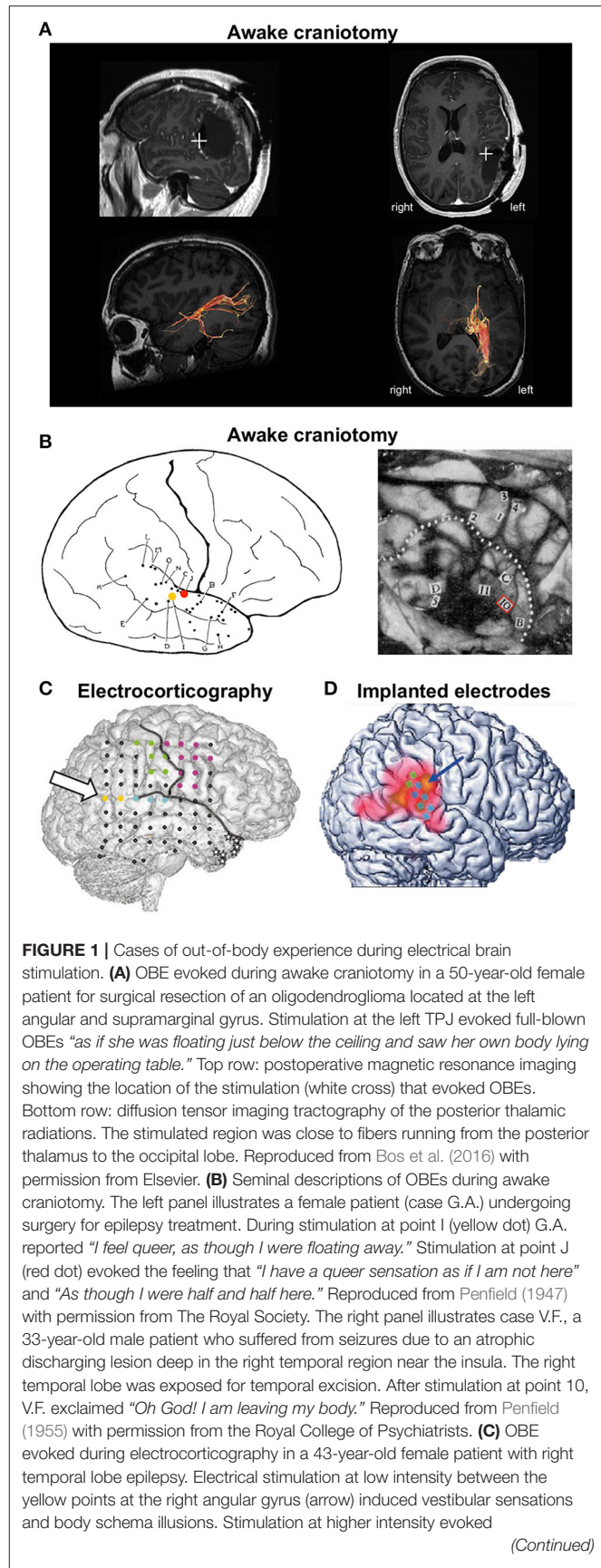
### Citation:

Nakul E and Lopez C (2017)  
Commentary: Out-of-Body  
Experience during Awake Craniotomy.  
*Front. Hum. Neurosci.* 11:417.  
doi: 10.3389/fnhum.2017.00417

reported during electrical brain stimulation (reviewed in Selimbeyoglu and Parvizi, 2010). To date, there is no answer as to why OBE is so rarely induced by electrical brain stimulation, considering that 5–10% of neurologically normal individuals have had an OBE (Blanke and Dieguez, 2009). This indicates that the neural underpinnings of the perceived anchoring of the self to the body are robust. Interestingly, all published cases of OBE following brain stimulation involved the TPJ. This is consistent with a large body of evidence showing that the TPJ is a core region for self-processing and perspective taking (Decety and Lamm, 2007; Blanke, 2012; Wang et al., 2016). But why did these five patients report OBEs and no other patients stimulated at the TPJ? Do they belong to an OBE-prone subpopulation? These questions have not been addressed. We believe it will be important to determine the precipitating factors of OBE for a better understanding of the neurophysiological and psychological mechanisms of embodiment. We propose that future clinical studies measure depersonalization-derealization, along with multisensory integration, using paradigms designed to evoke OBE-like experiences (Ehrsson, 2007; Lenggenhager et al., 2007).

Another novel aspect of the case report by Bos and colleagues is that it is the only case of OBE evoked during electrical stimulation of *subcortical tracts*. The originality of the present study also lies in joining diffusion tensor imaging (DTI) tractography to the study of OBE. DTI revealed that the stimulated brain region was close to fibers running from the posterior thalamus to the occipital lobe (Figure 1A). This finding is important as it suggests that, in addition to involving the TPJ, the electrical stimulation “activates” a network of brain regions accounting for the complex phenomenal experience of OBEs. Both the TPJ and posterolateral thalamus have been involved in the sense of self-orientation and uprightness (Kheradmand et al., 2015; Baier et al., 2016; Kirsch et al., 2017) and the medial occipital cortex has been involved in autoscopic hallucinations (Jonas et al., 2014). A PET study during OBEs evoked by cortical electrical stimulation revealed activation beyond the TPJ, in the precuneus and the posterior thalamus (De Ridder et al., 2007). The exact contributions of these different brain areas to OBE are unknown. Future studies should identify the cerebral regions that, together with TPJ, support the various facets of OBE and describe the connectivity between those regions. Accordingly, DTI studies in patients and neurologically normal individuals who have had an OBE should be conducted to identify the brain regions involved in the various perceptual contents of OBEs and OBE-like experiences. Special attention should be given to the relation between the exact phenomenological experience (e.g., do individuals report seeing their own body, controlling the motion of their disembodied self, experience vestibular sensations and distortions of their body schema?) and studies of brain anatomy and connectivity.

Interestingly, OBEs are also a common feature of near-death experiences. Studies of disembodied experiences during near-death experiences focusing on changes in cortical anatomy and surface electroencephalography have proven controversial (Blanke and Dieguez, 2009; Agrillo, 2011). Results from the report by Bos and colleagues, as well as other studies that



**FIGURE 1 |** Continued

full-blown OBEs with disembodied self-location and autoscapy: “I see myself lying in bed, from above, but I only see my legs and lower trunk.” Reproduced from Blanke et al. (2002) with permission from Nature Publishing Group. **(D)** OBE evoked in a 63-year-old male patient who had electrodes implanted in his right TPJ for suppression of intractable tinnitus. Stimulation of the TPJ induced perception of disembodiment, as if he were located about 50 cm behind his body and off to the left. There was no autoscapy and the visual environment was experienced from a body-centered perspective. Reproduced from De Ridder et al. (2007) with permission from the Massachusetts Medical Society.

evoked illusory self-motion during subcortical tract stimulation (Spena et al., 2006), motivate investigations into the contribution of subcortical tracts to complex bodily perceptions and self-consciousness.

The present case is also the only description of OBE during stimulation of the left TPJ. The left TPJ has been involved in complex bodily illusions, such as the induction of an illusory shadow person (Arzy et al., 2006), but less frequently in disembodied experiences (Blanke et al., 2004). Although a dominance of the right TPJ for OBE is consistent with a right hemispheric dominance for vestibular (self-motion) information processing (Dieterich et al., 2003) and perspective taking (Wang et al., 2016), more should be known about the respective role of right and left TPJ in OBEs.

In conclusion, cases of OBE evoked by intracranial stimulation and focal brain damage should be reported systematically in the literature for a better understanding of the neural bases of embodiment. Future studies combining DTI, resting-state functional connectivity and measures of cortical thickness in neurological patients and neurologically normal individual with OBE will foster significant advances

in the neuroscience of OBE, similar to studies of xenomelia, schizophrenia and depersonalization (Simeon et al., 2000; Kubicki et al., 2007; Hilti et al., 2013). Finally, future work should pay special attention to the methods and parameters of stimulation, the issue of hemispheric laterality and a more systematic study of the phenomenology of OBE.

## AUTHOR CONTRIBUTIONS

All authors listed have made a substantial, direct and intellectual contribution to the work, and approved it for publication.

## FUNDING

The research leading to these results has received funding from the People Programme (Marie Curie Actions) of the European Union’s Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013) under REA grant agreement number 333607 (“BODILYSELF, vestibular and multisensory investigations of bodily self-consciousness”). CLs research is supported by a grant from the VolkswagenStiftung (Grant no. 89434: “Finding Perspective: Determining the embodiment of perspectival experience”). The sponsors were not involved in writing the report and in the decision to submit the manuscript for publication.

## ACKNOWLEDGMENTS

The research leading to these results has received funding from the People Programme (Marie Curie Actions) of the European Union’s Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013) under REA grant agreement number 333607 (“BODILYSELF, vestibular and multisensory investigations of bodily self-consciousness”).

## REFERENCES

- Agrillo, C. (2011). Near-death experience: out-of-body and out-of-brain? *Rev. Gen. Psychol.* 15, 1–10. doi: 10.1037/a0021992
- Arzy, S., Seeck, M., Ortigue, S., Spinelli, L., and Blanke, O. (2006). Induction of an illusory shadow person. *Nature* 443:287. doi: 10.1038/443287a
- Baier, B., Conrad, J., Stephan, T., Kirsch, V., Vogt, T., Wiltling, J., et al. (2016). Vestibular thalamus: Two distinct graviceptive pathways. *Neurology* 86, 134–140. doi: 10.1212/WNL.0000000000002238.
- Blackmore, S. J. (1982). *Beyond the Body: An Investigation of Out-of-the-Body Experiences*. London: Heinemann.
- Blanke, O. (2012). Multisensory brain mechanisms of bodily self-consciousness. *Nat. Rev. Neurosci.* 13, 556–571. doi: 10.1038/nrn3292.
- Blanke, O., and Dieguez, S. (2009). “Leaving body and life behind: Out-of-body and near-death experience,” in *The Neurology of Consciousness: Cognitive Neuroscience and Neuropathology*, eds S. Laureys and G. Tononi (Amsterdam: Elsevier), 303–325.
- Blanke, O., Landis, T., Spinelli, L., and Seeck, M. (2004). Out-of-body experience and autoscapy of neurological origin. *Brain* 127, 243–258. doi: 10.1093/brain/awh040
- Blanke, O., Ortigue, S., Landis, T., and Seeck, M. (2002). Stimulating illusory own-body perceptions. *Nature* 419, 269–270. doi: 10.1038/419269a
- Bos, E. M., Spoor, J. K., Smits, M., Schouten, J. W., and Vincent, A. J. (2016). Out-of-body experience during awake craniotomy. *World Neurosurg.* 92, 586.e9–586.e13. doi: 10.1016/j.wneu.2016.05.002
- Braithwaite, J. J., Watson, D. G., and Dewe, H. (2017). Predisposition to out-of-body experience (OBE) is associated with aberrations in multisensory integration: psychophysiological support from a “rubber hand illusion” study. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 43, 1125–1143. doi: 10.1037/xhp0000406
- Decety, J., and Lamm, C. (2007). The role of the right temporoparietal junction in social interaction: how low-level computational processes contribute to meta-cognition. *Neuroscientist* 13, 580–593. doi: 10.1177/1073858407304654
- De Ridder, D., Van Laere, K., Dupont, P., Menovsky, T., and Van de Heyning, P. (2007). Visualizing out-of-body experience in the brain. *N. Engl. J. Med.* 357, 1829–1833. doi: 10.1056/NEJMoa070010
- Dieterich, M., Bense, S., Lutz, S., Drzegza, A., Stephan, T., Bartenstein, P., et al. (2003). Dominance for vestibular cortical function in the non-dominant hemisphere. *Cereb. Cortex* 13, 994–1007. doi: 10.1093/cercor/13.9.994
- Ehrsson, H. H. (2007). The experimental induction of out-of-body experiences. *Science* 317:1048. doi: 10.1126/science.1142175
- Hilti, L. M., Hänggi, J., Vitacco, D. A., Kraemer, B., Palla, A., Luechinger, R., et al. (2013). The desire for healthy limb amputation: structural brain correlates and clinical features of xenomelia. *Brain* 136, 318–329. doi: 10.1093/brain/aww316
- Ionta, S., Heydrich, L., Lenggenhager, B., Mouthon, M., Fornari, E., Chapuis, D., et al. (2011). Multisensory mechanisms in temporo-parietal cortex support self-location and first-person perspective. *Neuron* 70, 363–374. doi: 10.1016/j.neuron.2011.03.009

- Jonas, J., Maillard, L., Frismand, S., Colnat-Coulbois, S., Vespignani, H., Rossion, B., et al. (2014). Self-face hallucination evoked by electrical stimulation of the human brain. *Neurology* 83, 336–338. doi: 10.1212/WNL.0000000000000628
- Kheradmand, A., Lasker, A., and Zee, D. S. (2015). Transcranial magnetic stimulation (TMS) of the supramarginal gyrus: a window to perception of upright. *Cereb. Cortex* 25, 765–771. doi: 10.1093/cercor/bht267
- Kirsch, V., Keiser, D., Becker-Bense, S., Karali, T., Ertl-Wagner, B., Brandt, T., et al. (2017). Vestibular and visual cortex activity during room tilt illusion. *J. Neurol.* doi: 10.1007/s00415-017-8457-4. [Epub ahead of print].
- Kubicki, M., McCarley, R., Westin, C.-F., Park, H.-J., Maier, S., Kikinis, R., et al. (2007). A review of diffusion tensor imaging studies in schizophrenia. *J. Psychiatr. Res.* 41, 15–30. doi: 10.1016/j.jpsychires.2005.05.005
- Lenggenhager, B., Tadi, T., Metzinger, T., and Blanke, O. (2007). Video ergo sum: manipulating bodily self-consciousness. *Science* 317, 1096–1099. doi: 10.1126/science.1143439
- Lopez, C., and Elzière, M. (2017). Out-of-body experience in vestibular disorders - A prospective study of 210 patients with dizziness. *Cortex* doi: 10.1016/j.cortex.2017.05.026. [Epub ahead of print].
- Lopez, C., Halje, P., and Blanke, O. (2008). Body ownership and embodiment: Vestibular and multisensory mechanisms. *Neurophysiol. Clin.* 38, 149–161. doi: 10.1016/j.neucli.2007.12.006
- Penfield, W. (1947). Some observations on the cerebral cortex of man. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B Biol. Sci.* 134, 329–347.
- Penfield, W. (1955). The twenty-ninth Maudsley lecture: the role of the temporal cortex in certain psychical phenomena. *J. Ment. Sci.* 101, 451–465.
- Selimbeyoglu, A., and Parvizi, J. (2010). Electrical stimulation of the human brain: perceptual and behavioral phenomena reported in the old and new literature. *Front. Hum. Neurosci.* 4:46. doi: 10.3389/fnhum.2010.00046
- Simeon, D., Guralnik, O., Hazlett, E. A., Spiegel-Cohen, J., Hollander, E., and Buchsbaum, M. S. (2000). Feeling unreal: a PET study of depersonalization disorder. *Am. J. Psychiatry* 157, 1782–1788. doi: 10.1176/appi.ajp.157.11.1782
- Spena, G., Gatignol, P., Capelle, L., and Duffau, H. (2006). Superior longitudinal fasciculus subserves vestibular network in humans. *Neuroreport* 17, 1403–1406. doi: 10.1097/01.wnr.0000223385.49919.61
- Wang, H., Callaghan, E., Gooding-Williams, G., McAllister, C., and Kessler, K. (2016). Rhythm makes the world go round: An MEG-TMS study on the role of right TPJ theta oscillations in embodied perspective taking. *Cortex* 75, 68–81. doi: 10.1016/j.cortex.2015.11.011

**Conflict of Interest Statement:** The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Copyright © 2017 Nakul and Lopez. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) or licensor are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.





## **Distorted own-body representations in patients with dizziness et during caloric vestibular stimulation**

Christophe Lopez<sup>1\*</sup>, Estelle Nakul<sup>1</sup>, Nora Preuss<sup>2</sup>, Maya Elzière<sup>3</sup> et Fred W. Mast<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Aix Marseille Univ, CNRS, LNSC, Marseille, France

<sup>2</sup> Karolinska Institutet, Department of Neuroscience, Stockholm, Sweden

<sup>3</sup> Centre des Vertiges, Hôpital Européen, Marseille, France

<sup>4</sup> Department of Psychology, University of Bern, Switzerland



# Distorted own-body representations in patients with dizziness and during caloric vestibular stimulation

Christophe Lopez<sup>1,5</sup> · Estelle Nakul<sup>1</sup> · Nora Preuss<sup>2</sup> · Maya Elzière<sup>3</sup> · Fred W. Mast<sup>4</sup>

Received: 29 January 2018 / Revised: 15 May 2018 / Accepted: 16 May 2018  
© Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2018

## Abstract

There is increasing evidence that vestibular disorders evoke deficits reaching far beyond imbalance, oscillopsia and spatial cognition. Yet, how vestibular disorders affect own-body representations, in particular the perceived body shape and size, has been overlooked. Here, we explored vestibular contributions to own-body representations using two approaches. Study 1 measured the occurrence and severity of distorted own-body representations in 60 patients with dizziness and 60 healthy controls using six items from the Cambridge Depersonalization Scale. 12% of the patients have experienced distorted own-body representations (their hands or feet felt larger or smaller), 37% reported abnormal sense of agency, 35% reported disownership for the body, and 22% reported disembodiment. These proportions were larger in patients than controls. Study 2 aimed at testing whether artificial stimulation of the vestibular apparatus produced comparable distortions of own-body representations in healthy volunteers. We compared the effects of right-warm/left-cold caloric vestibular stimulation (CVS), left-warm/right-cold CVS and sham CVS on internal models of the left and right hands using a pointing task. The perceived length of the dorsum of the hand was increased specifically during left-warm/right-cold CVS, and this effect was found for both hands. Our studies show a vestibular contribution to own-body representations and should help understand the complex symptomatology of patients with dizziness.

**Keywords** Vestibular disorder · Body schema · Depersonalization · Derealization · Out-of-body experience · Bodily self-consciousness

---

This manuscript is part of a supplement sponsored by the German Federal Ministry of Education and Research within the funding initiative for integrated research and treatment centers.

---

✉ Christophe Lopez  
christophe.lopez@univ-amu.fr

<sup>1</sup> Aix Marseille Univ, CNRS, LNSC, Marseille, France

<sup>2</sup> Department of Neuroscience, Karolinska Institutet, Stockholm, Sweden

<sup>3</sup> Centre des Vertiges, Hôpital Européen, Marseille, France

<sup>4</sup> Department of Psychology, University of Bern, Bern, Switzerland

<sup>5</sup> Laboratoire de Neurosciences Sensorielles et Cognitives-UMR 7260, Aix Marseille Univ and Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Centre Saint-Charles, Fédération de Recherche 3C-Case B, 3, Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 03, France

## Introduction

Research in neuroscience has highlighted the role of vestibular signals in functions that reach far beyond the control of eye movements and posture. To cite only a few of them, vestibular signals have been involved in spatial cognition and memory, affective control, mood, decision-making, perspective taking, awareness, and bodily self-consciousness (for recent reviews see [1, 2]). This apparent omnipotence of the vestibular system implies that damage to the vestibular receptors and vestibulo-thalamo-cortical pathways may evoke a large spectrum of perceptual and cognitive disorders.

Indeed, how vestibular disorders affect own-body representations, in particular, the perceived body shape and size, have been widely overlooked, despite anecdotal reports since the nineteenth century (reviewed in [3]). Bonnier [4] and Schilder [5], for example, collected cases of patients whose body felt enlarged or smaller, whose self appeared strange or unreal, or who felt disembodied during vertigo crises. These

**Table 1** Demographic and clinical characteristics of patients with dizziness and healthy controls

	Patients with dizziness (n=60)	Healthy controls (n=60)	Patients vs. controls
Age (years $\pm$ SD)	50.9 $\pm$ 14.6	50.8 $\pm$ 14.5	$t = -0.04$ ; $P = 1.00$
Females/males	40/20	40/20	–
Highest education level (%)			
Level 1	40	33	$\chi^2 = 2.26$ ; $P = 0.68$
Level 2	20	25	
Level 3	14	18	
Level 4	14	8	
Level 5	11	15	
Employment status (%)			
Employed	60	69	$\chi^2 = 1.61$ ; $P = 0.66$
Student	2	2	
Retired	23	20	
Unemployed	15	8	
Marital status (%)			
Single	14	7	$\chi^2 = 8.76$ ; $P = 0.01$
Married/couple	54	80	
Divorced/widowed	32	13	
Smokers (%)	32	13	$\chi^2 = 5.90$ ; $P = 0.01$
Alcohol consumption (%)			
No alcohol	63	49	$\chi^2 = 3.04$ ; $P = 0.22$
1–5 units/week	27	42	
>5 units/week	10	8	
History of dizziness (months $\pm$ SD)	46.2 $\pm$ 76.4	–	–
Migraine (%)	31	17	$\chi^2 = 3.07$ ; $P = 0.08$

Education level according to the French education system; level 1: before high school; level 2: accomplished high school; level 3: two years after high school; level 4: bachelor's degree, level 5: master's degree, engineering degree, PhD, MD

(controls)]; and (b) their approximate duration. For each item, participants indicated the frequency of the experience on a scale ranging from 0 (“never”) to 4 (“all the time”), and its duration on a scale from 1 (“few seconds”) to 6 (“more than a week”). For each item, the global score (sum of the frequency and duration) ranged from 0 to 10. Although we have presented global analyses elsewhere [8], here we analyse items measuring distortions of the body schema, body ownership, agency and disembodiment (Q3, Q12, Q20, Q23, Q24 and Q27; Fig. 1). Multivariate analyses of variance (MANOVAs) were calculated (IBM SPSS Chicago, IL, USA) to clarify how several aspects of the vestibular pathology influence DD. Scores for Q3, Q12, Q20, Q23, Q24 and Q27 were the dependent variables, and the presence of a nystagmus, positive VHIT, positive

caloric test, abnormal VEMPs and migraine, were fixed factors.

## Study 2: measurement of hand representation in healthy participants

### Participants

The data were obtained from 16 healthy, right-handed participants (9 females; mean age  $\pm$  SD 23.8  $\pm$  6.6 years). The Ethics Committee of the Faculty of Human Sciences, University of Bern, approved experimental procedures. All participants gave written informed consent.

### Caloric vestibular stimulation

We used CVS with a constant air flow injected into the auditory canals through a short plastic tube (Airmatic II, GN Otometrics, Taastrup, Denmark; see detailed procedures in [10]). Warm air (47 °C) was injected in one ear and at the same time cold air (20 °C) was injected in the opposite ear. Bilateral CVS as opposed to unilateral CVS has the advantage that it better corresponds to the physiological responses during real head rotations, and it is thus a less conflicting stimulation. To control for unspecific (attentional, tactile and auditory) effects of CVS, we applied a sham CVS—a constant air flow at body temperature (37 °C) simultaneously in both ears. This produces identical test conditions, but with no vestibular stimulation.

After the experiment, we monitored eye movements during 45 s of CVS and sham CVS by videonystagmography (eVNG, BioMed, Jena, Germany) [10]. The nystagmus was not recorded, but the experimenter controlled that CVS evoked a nystagmic response. We included in the final analysis only those participants who exhibited a clear nystagmus during CVS. No nystagmus was evoked by sham CVS.

### Localization task

Participants were blindfolded and their left or right hand was positioned palm down under a digitizing tablet on a table in front of them, so that their hand was aligned with their mid-sagittal body plane (adapted from [10, 17]). Participants were asked to locate five anatomical landmarks on the dorsal surface of their left or right hand: the knuckle of the little finger, the knuckle of the middle finger, the knuckle of the index finger, the tip of the middle finger and the wrist. Each landmark was initially shown to the participant. Participants indicated the location of the landmarks using a stylus and the digitizing tablet recorded the x- and y-coordinates the participants were pointing to.

The localization of anatomical landmarks was conducted during one session of left-warm/right-cold CVS,

seminal descriptions paved the way to the study of depersonalization–derealization (DD) symptoms in otoneurological patients. DD combines the experience that the self appears strange or unreal, as if one is an outside observer of oneself, with the sensation that the environment is strange or unreal. Studies found that DD is more frequent and more severe in patients with dizziness than in healthy controls [6–8]. Yet, to date, we are lacking measurements of the occurrence and severity of distorted own-body representations in patients with dizziness.

In our previous studies, we proposed that distorted own-body and self representations may result from a perceptual incoherence due to a failure to coherently integrate vestibular signals with somatosensory and visual signals about one's own body configuration, orientation and movement [3, 8]. This proposition is supported by neuroimaging studies showing that several areas involved in own-body and self representations—such as the temporo-parietal junction, insula, intraparietal sulcus, premotor and cingulate cortex—integrate vestibular signals with somatosensory and visual signals [9]. These areas could be the neural correlate of these perceptual conflicts.

Studies have endeavoured to test this hypothesis by interfering with the neural bases of own-body representations using artificial vestibular stimulation in neurologically normal individuals. These studies yielded results that partially diverge. While some authors found that caloric vestibular stimulation (CVS) and galvanic vestibular stimulation (GVS) modified the perceived size of the hands and thighs [10, 11], others found no effect [12]. Similarly, different results have been found regarding the effects of CVS and GVS on ownership for real and fake body parts [12, 13]. In addition to this, the comparison of left vs. right CVS and GVS in tasks measuring body representations produced equivocal results [12–14].

Here, we explored vestibular contributions to own-body representations using two approaches. Study 1 measured the occurrence of distorted own-body representation in otoneurological patients. Study 2 tested whether artificial vestibular stimulation could similarly distort own-body representations in healthy volunteers. As there is a right hemispheric dominance for vestibular information processing [15], we compared the effects of left vs. right CVS on internal models of the left and right hand.

## Materials and methods

### Study 1: distorted bodily representations in patients with dizziness

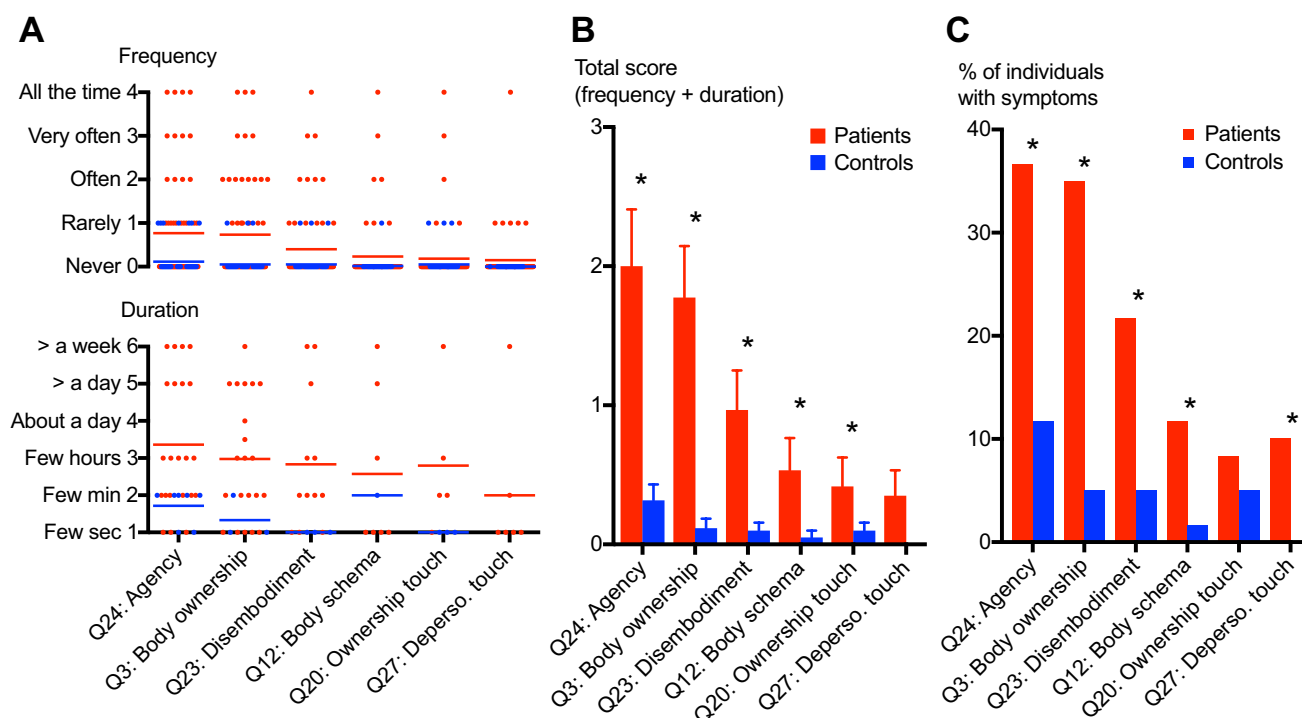
#### Participants

In this observational study, we included 60 patients suffering from dizziness and vertigo (40 females; mean age  $\pm$  SD  $50.9 \pm 14.6$  years): 47 patients had peripheral vestibular disorders including benign paroxysmal positional vertigo (BPPV), Meniere's disease, perilymphatic fistula, or other acute unilateral vestibular disorders, as the most common aetiology. Two patients had central forms of dizziness, one had somatoform dizziness, and one had dizziness of another origin. The origin of dizziness was unknown in nine patients. Depending on the symptoms, otoneurological examination included videonystagmographic examination of spontaneous, positional and head-shaking test nystagmus, pendular rotatory test and caloric test, video head impulse test (VHIT), cervical vestibular-evoked myogenic potentials (cVEMPs), and MRI. Patients were compared to 60 age- and gender-matched controls with no history of otoneurological and psychiatric disorders. Table 1 summarizes the socio-demographic characteristics of the two populations. The institutional Ethics Committee (Hôpital Européen, CEDP-HE16.03) approved all procedures.

Patients and controls were matched for age, gender, education level, employment status and alcohol consumption, whereas they differed with respect to their marital status and smoking habits (Table 1). At the time of the examination, 80% of the patients presented with a spontaneous nystagmus ( $n = 14$ ), positional nystagmus ( $n = 34$ ) and/or head-shaking nystagmus ( $n = 32$ ). Objective sign of vestibular dysfunction was evidenced by decreased gain of the horizontal vestibulo-ocular reflex (VHIT gain  $< 0.8$ ), decreased caloric vestibular response (deficit  $> 25\%$ ), and absent or asymmetrical cVEMPs, in 87% of the patients who received these tests.

#### Data recording and analysis

The same otoneurologist recruited all patients and controls, and the same procedures were explained to both groups. Patients filled out the Cambridge Depersonalization Scale [16], which includes 29 items introduced as follows: This questionnaire describes strange and 'funny' experiences that normal people may have in their daily life. We are interested in their: (a) frequency, i.e., how often have you had these experiences [since you had dizziness for the first time (patients)/over the last 6 months



**Fig. 1** Own-body perception in patients with dizziness. **a** Dots represent individual ratings of frequency and duration for each of the six items pertaining to the sense of the body (red dots: patients; blue dots: controls). Q24: “When I move it doesn’t feel as if I were in charge of the movements, so that I feel ‘automatic’ and mechanical as if I were a ‘robot’”; Q3: “Parts of my body feel as if they didn’t belong to me”; Q23: “I have the feeling of being outside my body”; Q12: “I have the feeling that my hands or my feet have become larger or smaller”; Q20: “I cannot feel properly the objects that I touch with

my hands for it feels as if it were not me who were touching it”; Q27: “I have to touch myself to make sure that I have a body or a real existence”. Red and blue horizontal lines indicate the mean. **b** Histograms show the average score (sum of frequency and duration) for the six questionnaire items ordered by their perceived intensity. Error bars represent the standard error of mean.  $*P < 0.05$ , Mann–Whitney test. **c** Histograms represent the percentage of individuals that answered positively to each item questionnaire.  $*P < 0.05$ ,  $z$  test for proportion

one session of right-warm/left-cold CVS and one session of sham CVS, for both the left and right hand, presented in a counterbalanced order across participants. Participants performed the pointing task when lying backwards in a reclined position and while receiving CVS. For each CVS condition and each hand, participants judged the location of the five anatomical landmarks in separate blocks. Each block consisted of pointing consecutively ten times to the same anatomical landmark. The order in which they had to locate the landmarks was randomized across participants.

For each participant, we calculated the mean  $x$ - and  $y$ -coordinates of the perceived position of each landmark. We calculated the perceived length of the dorsum of the hand (Euclidean distance between the knuckle of the middle finger and the wrist), the width of the hand (Euclidean distance between the knuckle of the little finger and the knuckle of the index finger) and the length of the middle finger (Euclidean distance between the tip and knuckle of the middle finger). After each CVS condition, participants were turned back to the upright position for 5 min of rest.

## Subjective reports

Participants filled out a questionnaire designed to evaluate vertigo/illusory self-motion and side effects after each session of CVS and sham stimulation (from [13, 14]). They reported the magnitude of their sensations on a 7-point scale ranging from 0 (“absent”) to 6 (“severe”). The effectiveness of CVS was furthermore assessed by the same participants filling-out the Cox and Swinson DD questionnaire [18] after each session of CVS and sham CVS [10]. This questionnaire was chosen as it is shorter than the Cambridge Depersonalization Scale [16]. Participants rated the intensity of 28 items using a 5-point scale ranging from 0 (“does not occur”) to 4 (“very severe”).

## Results

### Study 1: distorted bodily representations in patients with dizziness

As shown in Fig. 1a, patients with dizziness responded positively more frequently to questionnaire items related to bodily disorders than the healthy controls. In particular, they experienced bodily disorders more frequently, and for a longer duration (“more than a week” for some patients), than did healthy controls (all of them experienced DD never or rarely, for a few seconds to a few minutes only). Figure 1b, c shows that only few patients (12%) explicitly reported experiencing distortions of their body schema (i.e., the feeling that their hands or feet have become larger or smaller; Q12). Yet, the proportion of patients reporting this was significantly higher than in controls (two samples  $z$  test for proportion:  $z = 2.84$ ,  $P = 0.004$ ). In addition, intensity of this sensation was significantly stronger in patients than controls (Mann–Whitney test,  $U = 1620$ ,  $z = -2.19$ ,  $P = 0.041$ ). About one-third of the patients reported abnormal agency (i.e., the feeling of not being in charge of their actions, Q24). More patients experienced abnormal agency ( $z = 4.64$ ,  $P < 0.0001$ ) with stronger intensity than controls ( $U = 1301$ ,  $z = -3.49$ ,  $P < 0.0001$ ). Importantly, more patients reported abnormal body ownership (Q3) than healthy controls ( $z = 5.81$ ,  $P < 0.0001$ ), and the intensity of body “disownership” was significantly higher in patients than controls ( $U = 1239.5$ ,  $z = -4.21$ ,  $P < 0.0001$ ). Feelings of “disembodiment” were more pronounced in patients compared to controls (Q23;  $z = 3.72$ ,  $P = 0.0002$ ) and with stronger intensity ( $U = 1483.5$ ,  $z = -2.81$ ,  $P = 0.002$ ). Moreover, more patients experienced touch as depersonalized (Q27;  $z = 3.30$ ,  $P = 0.0001$ ) with stronger intensity ( $U = 1620$ ,  $z = -2.50$ ,  $P = 0.027$ ) compared to controls. Ownership for touch (Q20) had similar intensity between patients and controls. In conclusion, our results indicate that vestibular disorders precipitate distortions of the body schema, abnormal sense of agency and of body ownership, as well as sensations of being disembodied. This is surprising since questions about bodily disorders are not part of the clinical routine, and the patients we tested were not preselected on the basis of previous reports. Further research is necessary to better investigate whether distortions of the body schema occur systematically under particular clinical and perhaps personality-based preconditions.

Using Pillai’s trace in the MANOVAs, there was no significant effect of the nystagmus on DD scores ( $V = 0.10$ ,  $F_{5,52} = 1.0$ ,  $P = 0.44$ ), suggesting no influence of oscillopsia. In addition, there was no significant effect of migraine ( $V = 0.17$ ,  $F_{6,48} = 1.63$ ,  $P = 0.16$ ), abnormal VHIT

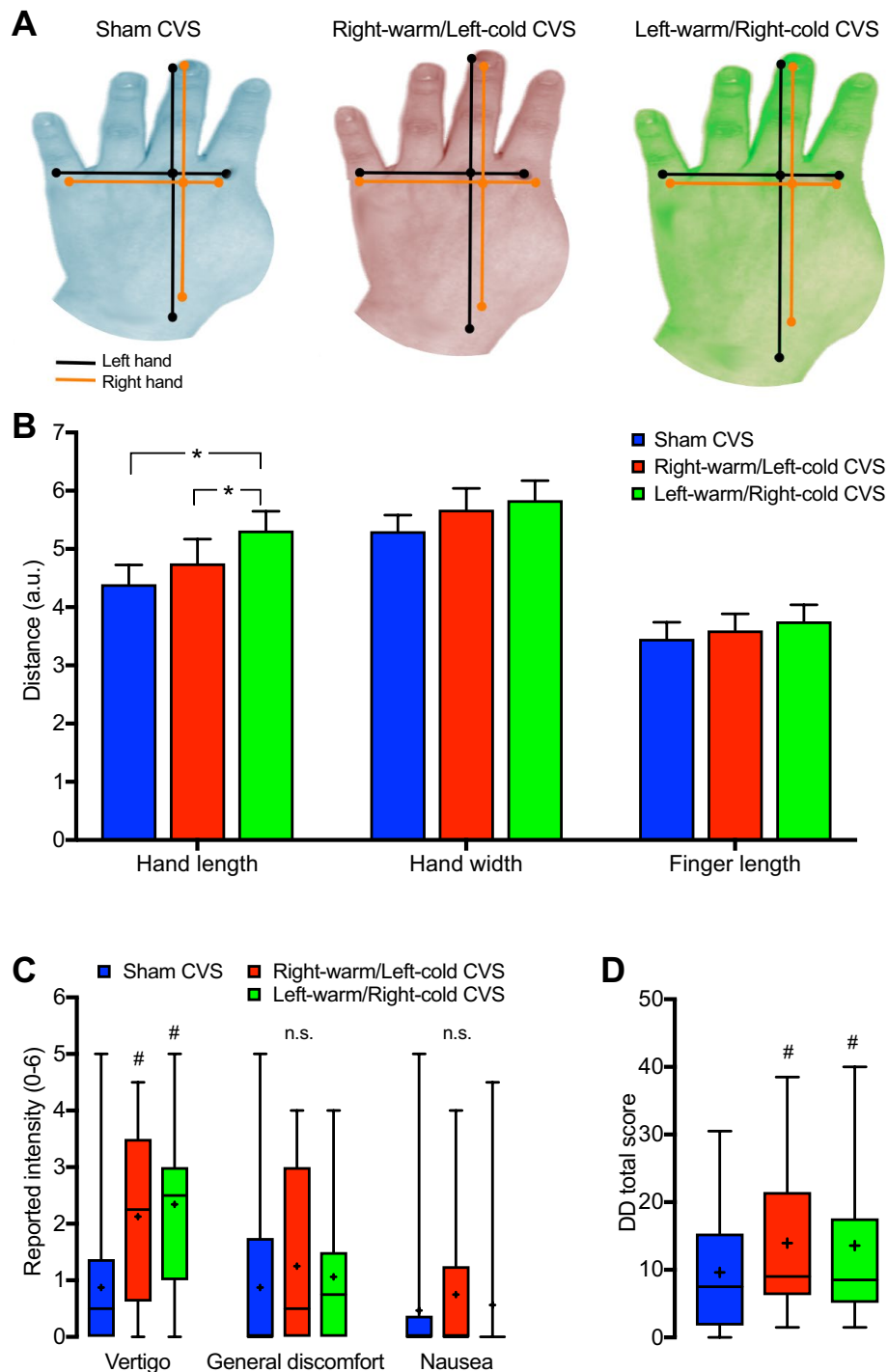
( $V = 0.27$ ,  $F_{6,26} = 1.59$ ,  $P = 0.19$ ), VEMPs ( $V = 0.13$ ,  $F_{6,20} = 0.49$ ,  $P = 0.81$ ), and caloric test ( $V = 0.15$ ,  $F_{6,23} = 0.69$ ,  $P = 0.66$ ) on DD.

### Study 2: measurement of hand representation in healthy participants

Figure 2a depicts the internal model of the hand inferred from the pointing tasks. We analysed separately the perceived length of the dorsum of the hand, hand width and finger length using repeated-measures ANOVAs with vestibular stimulation (sham CVS, right-warm/left-cold CVS, left-warm/right-cold CVS) and hand (left, right) as within-subject factors. The ANOVA revealed a significant main effect of vestibular stimulation only for the length of the dorsum of the hand [ $F_{2,30} = 6.97$ ,  $P = 0.003$ ,  $\eta_p^2 = 0.32$ ] (Fig. 2b). The perceived length of the hand was significantly increased during left-warm/right-cold CVS when compared to sham CVS ( $P = 0.0017$ , two-sided paired  $t$  test) and to right-warm/left-cold CVS ( $P = 0.04$ ). There was also a significant effect of Hand [ $F_{1,15} = 12.06$ ,  $P = 0.003$ ,  $\eta_p^2 = 0.45$ ], with larger left than right hand perception. Despite similar patterns of numerically larger hand dimension for left-warm/right-cold CVS, there was no significant effect of vestibular stimulation for the hand width [ $F_{2,30} = 1.16$ ,  $P = 0.33$ ,  $\eta_p^2 = 0.07$ ] and the finger length [ $F_{2,30} = 0.43$ ,  $P = 0.65$ ,  $\eta_p^2 = 0.03$ ]. There was no other significant main effect or interaction.

Questionnaire data analysis revealed that the type of CVS modulated the intensity of vertigo/illusory self-motion (Friedman’s ANOVA,  $P = 0.003$ ) (Fig. 2c). The intensity of vertigo was significantly stronger during right-warm/left-cold CVS (Wilcoxon signed-rank test:  $Z = 2.75$ ,  $P = 0.006$ ) and left-warm/right-cold CVS ( $Z = 3.03$ ,  $P = 0.002$ ) when compared to sham CVS. Vertigo was similar during right and left CVS ( $Z = 0.70$ ,  $P = 0.48$ ), indicating that the reported difference between left and right CVS on hand size perception cannot be accounted for by differences in the intensity of CVS-evoked vertigo. Interestingly, there was no significant effect of the type of CVS on general discomfort (Friedman’s ANOVA,  $P = 0.096$ ) and nausea ( $P = 0.341$ ), ruling out unspecific effects of CVS on the perceived hand size (Fig. 2c). The analysis of the DD questionnaire revealed an overall main effect of the type of CVS ( $P = 0.001$ ) (Fig. 2d). DD scores were significantly higher during right-warm/left-cold CVS ( $Z = 2.68$ ,  $P = 0.007$ ) and left-warm/right-cold CVS ( $Z = 3.17$ ,  $P = 0.002$ ) when compared to sham CVS. Total scores of DD were similar during right and left CVS ( $Z = 0.60$ ,  $P = 0.55$ ). Finally, we found no significant correlation between the distortions of hand size perception during right-warm/left-cold CVS or left-warm/right-cold CVS and the intensity of illusory self-motion, as well as, no correlation with DD scores.





## Discussion

### Study 1

We assessed distortions of own-body representations in patients with dizziness: 12% of the patients experienced their hands or feet have become larger or smaller. This is, to our knowledge, the first attempt to quantify the occurrence

of perceived own-body distortions in vestibular patients. Other questionnaires have assessed the “strangeness” or “numbness” of the body [6], but we specifically asked for metric properties of body parts (Q12) [16]. We found cases of patients with dizziness whose body distortions extended to the neck, face, or entire body [4, 5, 8, 19]. Altered size of perceived body parts is reminiscent of asomatognosia (macrosomatognosia/hyperschématic; microsomatognosia/

**Fig. 2** Influence of caloric vestibular stimulation on the internal model of the body. **a** Schematic depiction of the perceived hand size calculated after participants pointed repeatedly to the tip and knuckle of their middle finger, the knuckle of their little finger, the knuckle of their index finger, and their wrist. The average Euclidean distance between these five anatomical landmarks is represented by black lines for the left hand and orange lines for the right hand on a picture of a left hand. For all types of CVS the perceived hand representation was characterized by shortened middle fingers and broadened dorsum of the hand. Left-warm/right-warm CVS increased the perceived size of both hands. **b** The mean perceived length of the dorsum of the hand, hand width and middle finger length is represented for each type of CVS. Although a main effect of vestibular stimulation was found only for the length of the hand, it is represented for the hand width and finger length for illustration purpose. Error bars represent the standard error of mean. \* $P < 0.05$ , two-sided paired  $t$  test. **c** Box-and-Whisker plots illustrate the intensity (0 = absent; 6 = severe) of vertigo/illusory self-motion, general discomfort and nausea reported after each block of stimulation. The top and bottom ends of the whisker represent the 95th and 5th percentiles of the distribution, the horizontal line inside the box represents the median, the black cross represents the mean. #Differences with respect to sham CVS ( $P < 0.05$ , two-sided Wilcoxon signed-ranks test). **d** Total score of DD measured with the Cox and Swinson's questionnaire [18] after each block of stimulation. Same conventions as for part C

hyposchématic [4]) encountered in neurological disorders, such as Alice in Wonderland syndrome, migraine, stroke and epilepsy. Distortions of the body schema are also commonly observed during limb anaesthesia, with illusions of swelling, elongation or shortening of the limbs [20]. Interestingly, distortions of own-body representations do not only arise from central lesions or somatosensory deficits but also from vestibular disorders.

Our results indicate that distortions of own-body representations were less frequent in vestibular disorders than abnormal agency, body ownership and disembodiment. More than one-third of the patients experienced abnormal agency and body ownership, confirming older case reports and group analyses indicating that vertigo can distort bodily self-consciousness [4–7, 21]. Agency and ownership are both deemed crucial to establish a minimal sense of self, as the self is considered the agent of the action ('I' have moved or 'I' have been moved) and ownership over the body provides a sense of 'mineness'. We note that there has been to date no direct, objective, measure of the vestibular contribution to agency. By contrast, there is evidence in healthy participants that GVS influences illusory ownership over a fake hand [12, 13], and this again suggests a tight connection between vestibular input and hand representation. In addition, our data show that over 20% of the patients reported the feeling of being outside of their body. A recent prospective study in 210 patients with dizziness showed that 14% of them reported having had an out-of-body experience, a proportion significantly higher than in healthy controls [8]. As vestibular sensations are frequently associated with out-of-body experiences [8], and because vestibular stimulation in

healthy controls modulate the anchoring of the visuospatial perspective to the body [22], vestibular signals should play a central role in anchoring the self to the body.

To account for distorted own-body representations, agency, body ownership and disembodiment in our patients, we propose that vestibular disorders create multisensory conflicts and perceptual incoherence, reshaping bodily experiences [3, 10]. This proposition is supported by a large body of data indicating that multisensory conflicts—especially between visual and somatosensory signals—can evoke mislocalization of the self and ownership over another body in healthy participants (reviewed in [9]). Another potential cause of distorted own-body representation is migraine. Despite a trend for higher proportion of migraine in our patients with dizziness than in controls (as reported previously [23]), we found no relation between migraine and the severity of DD. Future investigations should compare DD in patients with vestibular migraine and other forms of migraine. From a clinical perspective, these findings are relevant and demonstrate that—unlike current practices in conventional clinical routines—signs of distorted body representations can be an important source of information, for diagnostics and rehabilitation alike. The underlying mechanisms, however, can be more rigorously investigated by means of experimental paradigms in healthy participants. The purpose of the second study was to test whether artificial stimulation of the vestibular apparatus produced comparable distortions of own-body representations in healthy participants.

## Study 2

We show that left-warm/right-cold CVS increased the perceived length of the dorsum of the hand. These data confirm that vestibular signals are important for constructing a coherent model of the body. Along this line, Schönherr and May [11] showed that cold CVS decreased the estimated thigh width, but did not show a difference between left and right CVS. Our data indicate distortions restricted to the length of the dorsum of the hand, and no effect on the hand width and length of the finger. Similarly, Ferrè et al. [24] showed that during GVS touches applied to the dorsum of the hand, but not to the fingers, were mislocalized towards the wrist, i.e., along the proximal–distal axis. Similar to our study, which found no effect on hand width, these authors [24] found no effect of GVS for the ulnar–radial axis.

Another important finding of our present study was the dominant effect of left-warm/right-cold CVS on the body schema. This finding is coherent with a dominant effect of left-cathodal GVS reported for the localization of touch on the hand [24], mislocalization of the hand during the rubber hand illusion [12], and mental own-body imagery [14]. Other studies have reported opposite results, with a



dominance of right-cathodal GVS for illusory ownership over a fake hand [13] and embodiment [22], or found no dominance of left vs. right vestibular stimulation. Thus, more studies are needed to understand whether there is a functional asymmetry of the vestibular system for own-body representations, and whether this asymmetry is task specific. If we consider that a common set of brain areas processes vestibular information and underpins own-body representations, our results may suggest a more extensive overlap of areas activated by left-warm/right-cold CVS with areas involved in own-body representations. For example, activation of the parietal operculum and insula was more bilateral after left than right vestibular nerve stimulation [25]. Thus, left vestibular nerve stimulation is likely to interfere more with bilateral structures involved in own-body representations, including the secondary somatosensory cortex, temporo-parietal junction and posterior insula [26]. In the same vein, there is evidence that left vestibular deafferentation is more likely to impair the egocentric reference frame [27]. Finally, we found no interaction between the type of CVS and the hand tested. This lack of predictable directional effects may be related to the fact that CVS interacts with internal models of the body harbored in bilateral secondary somatosensory areas, and temporo-parietal junction, where somatosensory receptive fields are large and bilateral. Functional neuroimaging revealed ipsilateral pathways from the peripheral somatosensory system and, interestingly, colocalization of touch and vestibular processing in the bilateral secondary somatosensory cortex [28, 29].

## Limitations

A first limitation of study 1 is that it relies on self-report assessment. It can be difficult for patients to verbalize the phenomenology of their dizziness symptoms. A second limitation is the heterogeneity of the aetiologies included. This is due to the prospective nature of our study, reflecting the recruitment of patients with dizziness in a specialized ENT-otoneurological centre. The sample of our study does not allow to compare the effects of different categories of vestibular disorders on own-body representations. Yet, our data allow to conclude that, overall, patients with dizziness are more prone to distorted own-body representations. In addition, our data indicate that clinical findings, such as the presence of nystagmus, migraine or impaired semicircular canal functions, do not predict the severity of DD. Future prospective studies should investigate in large samples of patients whether acute vs. chronic vestibular disorders, unilateral vs. bilateral vestibular disorders, or whether disorders characterized by a vestibular loss vs. a paroxysmal vestibular irritation, are more likely to precipitate DD.

## Conclusions

Both studies show a vestibular contribution to internal models of the body. We believe that the present work helps understand the complex symptomatology of patients with dizziness, who present with deficits reaching far beyond the well-known imbalance and oscillopsia, including alterations of the most fundamental aspects of the self.

**Acknowledgements** The research leading to these results has received funding from the People Programme (Marie Curie Actions) of the European Union's Seventh Framework Programme (FP7/2007–2013) under REA Grant agreement number 333607 ('BODILYSELF, vestibular and multisensory investigations of bodily self-consciousness'), and the SINERGIA Grant "Balancing Self and Body" of the Swiss National Science Foundation (125135).

## Compliance with ethical standards

**Conflicts of interest** The authors declare they have no conflict of interest.

**Ethical standard** Ethical approvals have been obtained from the local ethics committees (Study 1: Hôpital Européen, Marseille CEDPHE 16.03; Study 2: Committee of the Faculty of Human Sciences, University of Bern) and participants provided informed consent in accordance with the Declaration of Helsinki.

## References

1. Lopez C (2016) The vestibular system: balancing more than just the body. *Curr Opin Neurol* 29:74–83. <https://doi.org/10.1097/WCO.0000000000000286>
2. Mast FW, Preuss N, Hartmann M, Grabherr L (2014) Spatial cognition, body representation and affective processes: the role of vestibular information beyond ocular reflexes and control of posture. *Front Integr Neurosci* 8:44. <https://doi.org/10.3389/fnint.2014.00044>
3. Lopez C (2013) A neuroscientific account of how vestibular disorders impair bodily self-consciousness. *Front Integr Neurosci* 7:91. <https://doi.org/10.3389/fnint.2013.00091>
4. Bonnier P (1905) L'Aschématie. *Rev Neurol Paris* 12:605–609
5. Schilder P (1935) The image and appearance of the human body. International Universities Press, New York
6. Sang FY, Jauregui-Renaud K, Green DA et al (2006) Depersonalisation/derealisation symptoms in vestibular disease. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 77:760–766
7. Tschan R, Wiltink J, Adler J et al (2013) Depersonalization experiences are strongly associated with dizziness and vertigo symptoms leading to increased health care consumption in the German general population. *J Nerv Ment Dis* 201:629–635. <https://doi.org/10.1097/NMD.0b013e3182982995>
8. Lopez C, Elzière M (2017) Out-of-body experience in vestibular disorders—a prospective study of 210 patients with dizziness. *Cortex*. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2017.05.026>
9. Blanke O (2012) Multisensory brain mechanisms of bodily self-consciousness. *Nat Rev Neurosci* 13:556–571. <https://doi.org/10.1038/nrn3292>

10. Lopez C, Schreyer HM, Preuss N, Mast FW (2012) Vestibular stimulation modifies the body schema. *Neuropsychologia* 50:1830–1837. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.04.008>
11. Schönherr A, May CA (2016) Influence of caloric vestibular stimulation on body experience in healthy humans. *Front Integr Neurosci* 10:14. <https://doi.org/10.3389/fnint.2016.00014>
12. Ferrè ER, Berlot E, Haggard P (2015) Vestibular contributions to a right-hemisphere network for bodily awareness: combining galvanic vestibular stimulation and the “Rubber Hand Illusion”. *Neuropsychologia* 69C:140–147. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.01.032>
13. Lopez C, Lenggenhager B, Blanke O (2010) How vestibular stimulation interacts with illusory hand ownership. *Conscious Cogn* 19:33–47. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2009.12.003> [pii]
14. Lenggenhager B, Lopez C, Blanke O (2008) Influence of galvanic vestibular stimulation on egocentric and object-based mental transformations. *Exp Brain Res* 184:211–221
15. Dieterich M, Brandt T (2018) Global orientation in space and the lateralization of brain functions. *Curr Opin Neurol* 31:96–104. <https://doi.org/10.1097/WCO.0000000000000516>
16. Sierra M, Berríos GE (2000) The Cambridge Depersonalization Scale: a new instrument for the measurement of depersonalization. *Psychiatry Res* 93:153–164
17. Longo MR, Haggard P (2010) An implicit body representation underlying human position sense. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:11727–11732. <https://doi.org/10.1073/pnas.1003483107>
18. Cox BJ, Swinson RP (2002) Instrument to assess depersonalization-derealization in panic disorder. *Depress Anxiety* 15:172–175
19. Rode G, Vallar G, Revol P et al (2012) Facial macrosomatognosia and pain in a case of Wallenberg’s syndrome: selective effects of vestibular and transcutaneous stimulations. *Neuropsychologia* 50:245–253. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.11.018>
20. Paqueron X, Leguen M, Rosenthal D et al (2003) The phenomenology of body image distortions induced by regional anaesthesia. *Brain J Neurol* 126:702–712
21. Grigsby JP, Johnston CL (1989) Depersonalization, vertigo and Meniere’s disease. *Psychol Rep* 64:527–534
22. Pavlidou A, Ferrè ER, Lopez C (2018) Vestibular stimulation makes people more egocentric. *Cortex* doi. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2017.12.005>
23. Lempert T, Neuhauser H (2009) Epidemiology of vertigo, migraine and vestibular migraine. *J Neurol* 256:333–338. <https://doi.org/10.1007/s00415-009-0149-2>
24. Ferrè ER, Vagnoni E, Haggard P (2013) Vestibular contributions to bodily awareness. *Neuropsychologia* 51:1445–1452. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2013.04.006>
25. Fink GR, Marshall JC, Weiss PH et al (2003) Performing allocentric visuospatial judgments with induced distortion of the egocentric reference frame: an fMRI study with clinical implications. *Neuroimage* 20:1505–1517
26. Corradi-Dell’Acqua C, Tomasino B, Fink GR (2009) What is the position of an arm relative to the body? Neural correlates of body schema and body structural description. *J Neurosci* 29:4162–4171. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4861-08.2009>
27. Saj A, Honoré J, Bernard-Demanze L et al (2013) Where is straight ahead to a patient with unilateral vestibular loss? *Cortex* 49:1219–1228. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2012.05.019>
28. Kanno A, Nakasato N, Hatanaka K, Yoshimoto T (2003) Ipsilateral area 3b responses to median nerve somatosensory stimulation. *Neuroimage* 18:169–177
29. Bottini G, Paulesu E, Gandola M et al (2005) Left caloric vestibular stimulation ameliorates right hemianesthesia. *Neurology* 65:1278–1283





- Adler D, Herbelin B, Similowski T, Blanke O (2014) Breathing et sense of self: Visuo-respiratory conflicts alter body self-consciousness. *Respir Physiol Neurobiol* 203:68–74.
- Ainley V, Maister L, Brokfeld J, Farmer H, Tsakiris M (2013) More of myself: manipulating interoceptive awareness by heightened attention to bodily et narrative aspects of the self. *Conscious Cogn* 22:1231–1238.
- Ainley V, Tsakiris M (2013) Body conscious? Interoceptive awareness, measured by heartbeat perception, is negatively correlated with self-objectification. *PloS One* 8:e55568.
- Akbarian S, Grüsser OJ, Guldin WO (1993) Corticofugal projections to the vestibular nuclei in squirrel monkeys: further evidence of multiple cortical vestibular fields. *J Comp Neurol* 332:89–104.
- Allard E, Canzoneri E, Adler D, Morélot-Panzini C, Bello-Ruiz J, Herbelin B, Blanke O, Similowski T (2017) Interferences between breathing, experimental dyspnoea et bodily self-consciousness. *Sci Rep* 7 Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5577140/> [Accessed February 7, 2019].
- Allen M, Friston KJ (2018) From cognitivism to autopoiesis: towards a computational framework for the embodied mind. *Synthese* 195:2459–2482.
- Alsmith AJT, Ferrè ER, Longo MR (2017) Dissociating contributions of head et torso to spatial reference frames: The misalignment paradigm. *Conscious Cogn* 53:105–114.
- Alsmith AJT, Longo MR (2014) Where exactly am I? Self-location judgements distribute between head et torso. *Conscious Cogn* 24:70–74.
- Altschuler EL, Ramachandran VS (2007) A simple method to stand outside oneself. *Perception* 36:632–634.
- Angelaki DE, Cullen KE (2008) Vestibular system: the many facets of a multimodal sense. *Annu Rev Neurosci* 31:125–150.
- Anon (2016) Vestibular-evoked myogenic potentials. *Handb Clin Neurol* 137:133–155.
- Antoine MW, Vijayakumar S, McKeehan N, Jones SM, Hébert JM (2017) The severity of vestibular dysfunction in deafness as a determinant of comorbid hyperactivity or anxiety. *J Neurosci Off J Soc Neurosci* 37:5144–5154.
- Apps MAJ, Tsakiris M (2014) The free-energy self: a predictive coding account of self-recognition. *Neurosci Biobehav Rev* 41:85–97.
- Aranda-Moreno C, Jáuregui-Renaud K (2016) Derealization during utricular stimulation. *J Vestib Res Equilib Orientat* 26:425–431.
- Arnold G, Spence C, Auvray M (2017) A unity of the self or a multiplicity of locations? How the graphesthesia task sheds light on the role of spatial perspectives in bodily self-consciousness. *Conscious Cogn* 56:100–114.
- Aron A, Aron EN, Smollan D (1992) Inclusion of Other in the Self Scale et the structure of interpersonal closeness. *J Pers Soc Psychol* 63:596–612.

- Arzy S, Molnar-Szakacs I, Blanke O (2008) Self in Time: Imagined Self-Location Influences Neural Activity Related to Mental Time Travel. *J Neurosci* 28:6502–6507.
- Arzy S, Thut G, Mohr C, Michel CM, Blanke O (2006) Neural basis of embodiment: distinct contributions of temporoparietal junction et extrastriate body area. *J Neurosci Off J Soc Neurosci* 26:8074–8081.
- Aspell JE, Blanke O (2009) Understanding the out-of-body experience from a neuroscientific perspective. In, Nova Science Publishers.
- Aspell JE, Heydrich L, Marillier G, Lavanchy T, Herbelin B, Blanke O (2013a) Turning Body et Self Inside Out: Visualized Heartbeats Alter Bodily Self-Consciousness et Tactile Perception. *Psychol Sci* 24:2445–2453.
- Aspell JE, Heydrich L, Marillier G, Lavanchy T, Herbelin B, Blanke O (2013b) Turning body et self inside out: visualized heartbeats alter bodily self-consciousness et tactile perception. *Psychol Sci* 24:2445–2453.
- Aspell JE, Lenggenhager B, Blanke O (2009) Keeping in Touch with One's Self: Multisensory Mechanisms of Self-Consciousness. *PLOS ONE* 4:e6488.
- Assaiante C, Barlaam F, Cignetti F, Vaugoyeau M (2014) Body schema building during childhood et adolescence: A neurosensory approach. *Neurophysiol Clin Neurophysiol* 44:3–12.
- Aymerich-Franch L, Petit D, Ganesh G, Kheddar A (2016) The second me: Seeing the real body during humanoid robot embodiment produces an illusion of bi-location. *Conscious Cogn* 46:99–109.
- Balaban CD (2002) Neural substrates linking balance control et anxiety. *Physiol Behav* 77:469–475.
- Balaban CD (2011) Migraine, vertigo et migrainous vertigo: Links between vestibular et pain mechanisms. *J Vestib Res Equilib Orientat* 21:315–321.
- Balaban CD, Jacob RG (2001) Background et history of the interface between anxiety et vertigo. *J Anxiety Disord* 15:27–51.
- Balaban CD, Jacob RG, Furman JM (2011) Neurologic bases for comorbidity of balance disorders, anxiety disorders et migraine: neurotherapeutic implications. *Expert Rev Neurother* 11:379–394.
- Balaban CD, Porter JD (1998) Neuroanatomic substrates for vestibulo-autonomic interactions. *J Vestib Res Equilib Orientat* 8:7–16.
- Balaban CD, Thayer JF (2001) Neurological bases for balance–anxiety links. *J Anxiety Disord* 15:53–79.
- Baloh RW, Honrubia V (1979) Clinical neurophysiology of the vestibular system. *Contemp Neurol Ser* 18:1–21.
- Barmack NH (2003) Central vestibular system: vestibular nuclei et posterior cerebellum. *Brain Res Bull* 60:511–541.
- Baron-Cohen S, Wheelwright S (2004) The Empathy Quotient: An Investigation of Adults with Asperger Syndrome or High Functioning Autism, et Normal Sex Differences. *J Autism Dev Disord* 34:163–175.
- Barry C, Burgess N (2014) Neural mechanisms of self-location. *Curr Biol CB* 24:R330-339.

- Barsalou LW (2010) Grounded cognition: past, present, et future. *Top Cogn Sci* 2:716–724.
- Bednarczyk NF, Casanovas Ortega M, Fluri A-S, Arshad Q (2018) Vestibulo-cortical hemispheric dominance: The link between anxiety et the vestibular system? *Eur J Neurosci* 47:1517–1524.
- Bellan V, Wallwork SB, Gallace A, Spence C, Moseley GL (2017) Integrating Self-Localization, Proprioception, Pain, et Performance. *J Dance Med Sci Off Publ Int Assoc Dance Med Sci* 21:24–35.
- Berlucchi G, Aglioti SM (2010) The body in the brain revisited. *Exp Brain Res* 200:25–35.
- Bermudez JL (2005) The Phenomenology of Bodily Awareness. In: *Phenomenology et Philosophy of Mind* (Smith DW, Thomasson AL, eds). Oxford: Clarendon Press.
- Bernasconi F, Schmidt A, Pokorny T, Kometer M, Seifritz E, Vollenweider FX (2014) Spatiotemporal brain dynamics of emotional face processing modulations induced by the serotonin 1A/2A receptor agonist psilocybin. *Cereb Cortex N Y N 1991* 24:3221–3231.
- Berthoz A (1996) How does the cerebral cortex process et utilize vestibular signals? In: *Disorders of the vestibular system*, pp 113-25. New York: Oxford University Press.
- Berthoz A (1997) *Le sens du mouvement*, Editions Odile Jacob.
- Bertossa F, Besa M, Ferrari R, Ferri F (2008) Point zero: a phenomenological inquiry into the seat of consciousness. *Percept Mot Skills* 107:323–335.
- Bertrand P, Guegan J, Robieux L, McCall CA, Zenasni F (2018) Learning Empathy Through Virtual Reality: Multiple Strategies for Training Empathy-Related Abilities Using Body Ownership Illusions in Embodied Virtual Reality. *Front Robot AI* 5 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/frobt.2018.00026/full#B132> [Accessed June 11, 2019].
- Bessot N, Denise P, Toupet M, Van Nechel C, Chavoix C (2012) Interference between walking et a cognitive task is increased in patients with bilateral vestibular loss. *Gait Posture* 36:319–321.
- Biocca F (1997) The cyborg's dilemma: Progressive embodiment in virtual environments. *J Comput-Mediat Commun* 3
- Blackmore S (2017) *Seeing Myself: The New Science of Out-of-body Experiences*, Robinson. Available at: <https://www.goodreads.com/book/show/35081640-seeing-myself> [Accessed June 8, 2019].
- Blanke O (2007) I et Me: Self-Portraiture in Brain Damage. *Neurol Disord Famous Artists - Part 2* 22:14–29.
- Blanke O (2012) Multisensory brain mechanisms of bodily self-consciousness. *Nat Rev Neurosci* 13:556–571.
- Blanke O, Arzy S (2005) The out-of-body experience: disturbed self-processing at the temporo-parietal junction. *Neurosci Rev J Bringing Neurobiol Neurol Psychiatry* 11:16–24.
- Blanke O, Landis T, Spinelli L, Seeck M (2004) Out-of-body experience et autoscopia of neurological origin. *Brain J Neurol* 127:243–258.

- Blanke O, Metzinger T (2009) Full-body illusions et minimal phenomenal selfhood. *Trends Cogn Sci* 13:7–13.
- Blanke O, Mohr C (2005) Out-of-body experience, heautoscopy, et autoscopic hallucination of neurological origin Implications for neurocognitive mechanisms of corporeal awareness et self-consciousness. *Brain Res Rev* 50:184–199.
- Blanke O, Mohr C, Michel CM, Pascual-Leone A, Brugger P, Seeck M, Landis T, Thut G (2005) Linking Out-of-Body Experience et Self Processing to Mental Own-Body Imagery at the Temporoparietal Junction. *J Neurosci* 25:550–557.
- Blanke O, Ortigue S, Landis T, Seeck M (2002) Stimulating illusory own-body perceptions. *Nature* 419:269–270.
- Blanke O, Slater M, Serino A (2015) Behavioral, Neural, et Computational Principles of Bodily Self-Consciousness. *Neuron* 88:145–166.
- Bloom P (2004) *Descartes' baby: How the science of child development explains what makes us human*. New York, NY, US: Basic Books.
- Bonnier P (1905) L'Aschématie. *Rev Neurol* 12:605–609.
- Borel L, Harlay F, Magnan J, Chays A, Lacour M (2002) Deficits et recovery of head et trunk orientation et stabilization after unilateral vestibular loss. *Brain J Neurol* 125:880–894.
- Borel L, Lopez C, Péruch P, Lacour M (2008) Vestibular syndrome: a change in internal spatial representation. *Neurophysiol Clin Clin Neurophysiol* 38:375–389.
- Borel L, Redon-Zouiteni C, Cauvin P, Dumitrescu M, Devèze A, Magnan J, Péruch P (2014) Unilateral vestibular loss impairs external space representation. *PloS One* 9:e88576.
- Bos EM, Spoor JKH, Smits M, Schouten JW, Vincent AJPE (2016) Out-of-Body Experience During Awake Craniotomy. *World Neurosurg* 92:586.e9-586.e13.
- Botvinick M, Cohen J (1998) Rubber hands 'feel' touch that eyes see. *Nature* 391:756.
- Bourdin P, Barberia I, Oliva R, Slater M (2017) A Virtual Out-of-Body Experience Reduces Fear of Death. *PLOS ONE* 12:e0169343.
- Braithwaite J, Watson D, Dewe H (2017) Predisposition to Out-of-Body Experience (OBE) is associated with aberrations in multisensory integration: psychophysiological support from a "rubber-hand illusion" study. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* Available at: <http://eprints.lancs.ac.uk/84392/> [Accessed February 13, 2017].
- Brandt T, Bartenstein P, Janek A, Dieterich M (1998) Reciprocal inhibitory visual-vestibular interaction. Visual motion stimulation deactivates the parieto-insular vestibular cortex. *Brain J Neurol* 121 ( Pt 9):1749–1758.
- Brandt T, Dieterich M (1999) The vestibular cortex. Its locations, functions, et disorders. *Ann N Y Acad Sci* 871:293–312.
- Brandt T, Dieterich M (2017) The dizzy patient: don't forget disorders of the central vestibular system. *Nat Rev Neurol* 13:352–362.
- Bray A, Subanandan A, Isableu B, Ohlmann T, Golding JF, Gresty MA (2004) We are most aware of our place in the world when about to fall. *Curr Biol* 14:R609-10.
- Bronstein AM (2002) Visual et psychological aspects of vestibular disease. *Curr Opin Neurol* 15:1.



- Brugger P, Lenggenhager B (2014) The bodily self et its disorders: neurological, psychological et social aspects. *Curr Opin Neurol* 27:644.
- Brugger P, Regard M, Landis T (1997) Illusory Reduplication of One's Own Body: Phenomenology et Classification of Autosopic Phenomena. *Cognit Neuropsychiatry* 2:19–38.
- Cabrera A, Kolacz J, Pailhez G, Bulbena-Cabre A, Bulbena A, Porges SW (2018) Assessing body awareness et autonomic reactivity: Factor structure et psychometric properties of the Body Perception Questionnaire-Short Form (BPQ-SF). *Int J Methods Psychiatr Res* 27:e1596.
- Canzoneri E, di Pellegrino G, Herbelin B, Blanke O, Serino A (2016) Conceptual processing is referenced to the experienced location of the self, not to the location of the physical body. *Cognition* 154:182–192.
- Carriot J, Brooks JX, Cullen KE (2013) Multimodal integration of self-motion cues in the vestibular system: active versus passive translations. *J Neurosci* 33:19555–19566.
- Chen A, DeAngelis GC, Angelaki DE (2010) Macaque Parieto-Insular Vestibular Cortex: Responses to self-motion et optic flow. *J Neurosci Off J Soc Neurosci* 30:3022–3042.
- Chen A, DeAngelis GC, Angelaki DE (2011a) Convergence of vestibular et visual self-motion signals in an area of the posterior sylvian fissure. *J Neurosci Off J Soc Neurosci* 31:11617–11627.
- Chen A, Deangelis GC, Angelaki DE (2011b) A comparison of vestibular spatiotemporal tuning in macaque cortical areas PIVC, VIP et MSTd. *J Neurosci Off J Soc Neurosci* 31:3082–3094.
- Chen Y-A, Huang T-R (2017) Multistability of the brain network for self-other processing. *Sci Rep* 7:43313.
- Cheng Y, Kimura Y, Kaga K (2018) A study on vestibular-evoked myogenic potentials via galvanic vestibular stimulation in normal people. *J Otol* 13:16–19.
- Claparède E (1924) Note sur la localisation du moi. *Arch Psychol*:172–182.
- Clark A (2007) Re-inventing ourselves: the plasticity of embodiment, sensing, et mind. *J Med Philos* 32:263–282.
- Clark A (2013) Whatever next? Predictive brains, situated agents, et the future of cognitive science. *Behav Brain Sci* 36:181–204.
- Colebatch JG, Halmagyi GM (1992) Vestibular evoked potentials in human neck muscles before et after unilateral vestibular deafferentation. *Neurology* 42:1635–1635.
- Colebatch JG, Halmagyi GM, Skuse NF (1994) Myogenic potentials generated by a click-evoked vestibulocollic reflex. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 57:190–197.
- Colebatch JG, Rosengren SM, Welgampola MS (2016) Vestibular-evoked myogenic potentials. In: *Handbook of Clinical Neurology (Furman JM, Lempert T, eds)*, pp 133–155 *Neuro-Otology*. Elsevier. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780444634375000108> [Accessed April 9, 2019].
- Collins WE, Crampton GH, Posner JB (1961) Effects of mental activity on vestibular nystagmus et the electroencephalogram. *Nature* 190:194–195.

- Costantini M (2014) Bodily self et immune self: is there a link? *Front Hum Neurosci* 8 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnhum.2014.00138/full#B25> [Accessed May 10, 2019].
- Costantini M, Robinson J, Migliorati D, Donno B, Ferri F, Northoff G (2016) Temporal limits on rubber hand illusion reflect individuals' temporal resolution in multisensory perception. *Cognition* 157:39–48.
- Cowie D, Sterling S, Bremner AJ (2016) The development of multisensory body representation et awareness continues to 10 years of age: Evidence from the rubber hand illusion. *J Exp Child Psychol* 142:230–238.
- Cowie DA, McKenna A, Bremner AJ, Aspell JE (2017) The development of bodily self-consciousness: Changing responses to the Full Body Illusion in childhood. *Dev Sci* Available at: <http://arro.anglia.ac.uk/701463/> [Accessed March 7, 2017].
- Craig AD (2002a) How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Nat Rev Neurosci* 3:655–666.
- Craig AD (2002b) How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Nat Rev Neurosci* 3:655–666.
- Craig AD (2003) Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Curr Opin Neurobiol* 13:500–505.
- Craig ADB (2009) How do you feel--now? The anterior insula et human awareness. *Nat Rev Neurosci* 10:59–70.
- Craig ADB (2011) Significance of the insula for the evolution of human awareness of feelings from the body. *Ann N Y Acad Sci* 1225:72–82.
- Critchley HD, Wiens S, Rotshtein P, Öhman A, Dolan RJ (2004) Neural systems supporting interoceptive awareness. *Nat Neurosci* 7:189–195.
- Cullen KE (2019) Vestibular processing during natural self-motion: implications for perception et action. *Nat Rev Neurosci*:1.
- Cullen KE, Roy JE (2004) Signal processing in the vestibular system during active versus passive head movements. *J Neurophysiol* 91:1919–1933.
- Curthoys IS (2017) The new vestibular stimuli: sound et vibration—anatomical, physiological et clinical evidence. *Exp Brain Res*:1–16.
- Davis MH (1983) Measuring individual differences in empathy: evidence for a multidimensional approach. *J Pers Soc Psychol* 44:113–126.
- Day BL, Fitzpatrick RC (2005) The vestibular system. *Curr Biol* 15:R583–R586.
- de Dieuleveult AL, Siemonsma PC, van Erp JBF, Brouwer A-M (2017) Effects of Aging in Multisensory Integration: A Systematic Review. *Front Aging Neurosci* 9:80.
- de Haan AM, Van Stralen HE, Smit M, Keizer A, Van der Stigchel S, Dijkerman HC (2017) No consistent cooling of the real hand in the rubber hand illusion. *Acta Psychol (Amst)* 179:68–77.
- De Ridder D, Van Laere K, Dupont P, Menovsky T, Van de Heyning P (2007) Visualizing out-of-body experience in the brain. - PubMed - NCBI. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17978291> [Accessed April 24, 2019].

- de Vignemont F (2011) Embodiment, ownership et disownership. *Conscious Cogn* 20:82–93.
- de Waele C, Baudonnière PM, Lepecq JC, Tran Ba Huy P, Vidal PP (2001) Vestibular projections in the human cortex. *Exp Brain Res* 141:541–551.
- Decety J, Lamm C (2007) The role of the right temporoparietal junction in social interaction: how low-level computational processes contribute to meta-cognition. *Neurosci Rev J Bringing Neurobiol Neurol Psychiatry* 13:580–593.
- Decety J, Sommerville JA (2003) Shared representations between self et other: a social cognitive neuroscience view. *Trends Cogn Sci* 7:527–533.
- Demougeot L, Toupet M, Nechel CV, Papaxanthis C (2011) Action Representation in Patients with Bilateral Vestibular Impairments. *PLOS ONE* 6:e26764.
- Dennett DC (1989) The Origins of Selves. *Cogito* 3:163–173.
- Deroualle D (2017) Informations vestibulaires et prise de perspective : approches comportementales, cliniques et électrophysiologiques. Available at: <http://www.theses.fr/2017AIXM0206> [Accessed May 28, 2019].
- Deroualle D, Borel L, Devèze A, Lopez C (2015) Changing perspective: The role of vestibular signals. *Neuropsychologia* 79:175–185.
- Deroualle D, Lopez C (2014) Toward a vestibular contribution to social cognition. *Front Integr Neurosci* 8 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnint.2014.00016/full> [Accessed December 21, 2018].
- Deroualle D, Toupet M, Nechel C van, Duquesne U, Hautefort C, Lopez C (2017a) Anchoring the Self to the Body in Bilateral Vestibular Failure. *PLOS ONE* 12:e0170488.
- Descartes R (1641) *Méditations Métaphysiques*. Paris.
- Devinsky O, Feldmann E, Burrowes K, Bromfield E (1989) Autoscopical phenomena with seizures. *Arch Neurol* 46:1080–1088.
- di Pellegrino G, Làdavas E (2015) Peripersonal space in the brain. *Neuropsychologia* 66:126–133.
- Dieguez S (2013) Doubles Everywhere: Literary Contributions to the Study of the Bodily Self. *Lit Med Brain Dis Dr Nov Theater Film* 31:77–115.
- Dieguez S, Blanke O (2011) Altered states of bodily consciousness. In: *Altering consciousness: Multidisciplinary perspectives: History, culture, et the humanities; Biological et psychological perspectives*, Vols. 1 et 2, pp 237–262. Santa Barbara, CA, US: Praeger/ABC-CLIO.
- Dieguez S, Lopez C (2017) The bodily self: Insights from clinical et experimental research. *Ann Phys Rehabil Med* 60:198–207.
- Dieterich M, Brandt T (2015) The bilateral central vestibular system: its pathways, functions, et disorders. *Ann N Y Acad Sci* 1343:10–26.
- Dieterich M, Brandt T (2018) The parietal lobe et the vestibular system. *Handb Clin Neurol* 151:119–140.
- Dobricki M, de la Rosa S (2013) The Structure of Conscious Bodily Self-Perception during Full-Body Illusions. *PLoS ONE* 8 Available at:

- <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3871594/> [Accessed February 7, 2019].
- Dolan B (2007) Soul searching: a brief history of the mind/body debate in the neurosciences. *Neurosurg Focus* 23:E2.
- Ehrsson HH (2007) The Experimental Induction of Out-of-Body Experiences. *Science* 317:1048–1048.
- Eickhoff SB, Weiss PH, Amunts K, Fink GR, Zilles K (2006) Identifying human parieto-insular vestibular cortex using fMRI et cytoarchitectonic mapping. *Hum Brain Mapp* 27:611–621.
- Ekman P, Levenson RW, Friesen WV (1983) Autonomic nervous system activity distinguishes among emotions. *Science* 221:1208–1210.
- Ertl M, Moser M, Boegle R, Conrad J, Zu Eulenburg P, Dieterich M (2017) The cortical spatiotemporal correlate of otolith stimulation: Vestibular evoked potentials by body translations. *NeuroImage* 155:50–59.
- Faivre N, Arzi A, Lunghi C, Salomon R (2017) Consciousness is more than meets the eye: a call for a multisensory study of subjective experience†. *Neurosci Conscious* 2017 Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6007148/> [Accessed February 11, 2019].
- Faivre N, Salomon R, Blanke O (2015) Visual consciousness et bodily self-consciousness. *Curr Opin Neurol* 28:23–28.
- Fanelli D (2010) Do pressures to publish increase scientists' bias? An empirical support from US States Data. *PLoS One* 5:e10271.
- Fasold O, von Brevern M, Kuhberg M, Ploner CJ, Villringer A, Lempert T, Wenzel R (2002) Human Vestibular Cortex as Identified with Caloric Stimulation in Functional Magnetic Resonance Imaging. *NeuroImage* 17:1384–1393.
- Ferber-Viart C, Soulier N, Dubreuil C, Duclaux R (1998) Cochleovestibular afferent pathways of trapezius muscle responses to clicks in human. *Acta Otolaryngol (Stockh)* 118:6–10.
- Ferrè ER, Lopez C, Haggard P (2014) Anchoring the self to the body: vestibular contribution to the sense of self. *Psychol Sci* 25:2106–2108.
- Fetterman AK, Robinson MD (2013) Do you use your head or follow your heart? Self-location predicts personality, emotion, decision making, et performance. *J Pers Soc Psychol* 105:316–334.
- Fitzpatrick RC, Day BL (2004) Probing the human vestibular system with galvanic stimulation. *J Appl Physiol Bethesda Md* 1985 96:2301–2316.
- Friston K (2010) The free-energy principle: a unified brain theory? *Nat Rev Neurosci* 11:127–138.
- Friston K (2012) Embodied inference et spatial cognition. *Cogn Process* 13 Suppl 1:S171-177.
- Fukushima K (1997) Corticovestibular interactions: anatomy, electrophysiology, et functional considerations. *Exp Brain Res* 117:1–16.
- Funaishi S (1926) Ueber das zentrum der sehrichtungen. *Graefe's Arch Clin Exp Ophthalmol*:126–134.

- Furlanetto T, Bertone C, Becchio C (2013) The bilocated mind: new perspectives on self-localization et self-identification. *Front Hum Neurosci* 7 Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3591746/> [Accessed September 6, 2018].
- Furman JM, Jacob RG, Redfern MS (1998) Clinical evidence that the vestibular system participates in autonomic control. *J Vestib Res Equilib Orientat* 8:27–34.
- Gallagher S (2000) Philosophical conceptions of the self: implications for cognitive science. *Trends Cogn Sci* 4:14–21.
- Gallagher S (1986) Body Image et Body Schema: A Conceptual Clarification. *J Mind Behav* 7:541–554.
- Gallagher S (2005) *How the Body Shapes the Mind*. Oxford University Press. Available at: <http://www.oxfordscholarship.com/view/10.1093/0199271941.001.0001/acprof-9780199271948> [Accessed April 17, 2019].
- Galvan Debarba H, Boulic R, Salomon R, Blanke O, Herbelin B (2018) Self-attribution of distorted reaching movements in immersive virtual reality. *Comput Graph* Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0097849318301353> [Accessed September 18, 2018].
- Garfinkel SN, Seth AK, Barrett AB, Suzuki K, Critchley HD (2015) Knowing your own heart: Distinguishing interoceptive accuracy from interoceptive awareness. *Biol Psychol* 104:65–74.
- Gdowski GT, McCrea RA (2000) Neck proprioceptive inputs to primate vestibular nucleus neurons. *Exp Brain Res* 135:511–526.
- Gilet A-L, Mella N, Studer J, Grün D, Labouvie-Vief G (2013) Assessing dispositional empathy in adults: A French validation of the Interpersonal Reactivity Index (IRI). *Can J Behav Sci Rev Can Sci Comport* 45:42–48.
- Goldberg JM, Cullen KE (2011) Vestibular control of the head: possible functions of the vestibulocollic reflex. *Exp Brain Res* 210:331–345.
- Grabherr L, Macaudo G, Lenggenhager B (2015) The Moving History of Vestibular Stimulation as a Therapeutic Intervention. *Multisensory Res* 28:653–687.
- Green CE (1968) *Out-of-Body Experiences*. Hamish Hamilt.
- Grigsby JP, Johnston CL (1989) Depersonalization, vertigo et Ménière's disease. *Psychol Rep* 64:527–534.
- Grivaz P, Blanke O, Serino A (2017) Common et distinct brain regions processing multisensory bodily signals for peripersonal space et body ownership. *NeuroImage* 147:602–618.
- Grüsser OJ, Pause M, Schreier U (1990) Localization et responses of neurones in the parieto-insular vestibular cortex of awake monkeys (*Macaca fascicularis*). *J Physiol* 430:537–557.
- Guldin WO, Grüsser O-J (1998) Is there a vestibular cortex? *Trends Neurosci* 21:254–259.
- Gurvich C, Maller JJ, Lithgow B, Haghgooye S, Kulkarni J (2013) Vestibular insights into cognition et psychiatry. *Brain Res* 1537:244–259.

- Guterstam A, Björnsdotter M, Gentile G, Ehrsson HH (2015) Posterior Cingulate Cortex Integrates the Senses of Self-Location et Body Ownership. *Curr Biol* 25:1416–1425.
- Guterstam A, Ehrsson HH (2012) Disowning one's seen real body during an out-of-body illusion. *Conscious Cogn* 21:1037–1042.
- Guthrie D, Buchwald JS (1991) Significance testing of difference potentials. *Psychophysiology* 28:240–244.
- Hallam RS, Stephens SDG (1985) Vestibular disorder et emotional distress. *J Psychosom Res* 29:407–413.
- Harricharan S, Nicholson AA, Densmore M, Théberge J, McKinnon MC, Neufeld RWJ, Lanius RA (2017) Sensory overload et imbalance: Resting-state vestibular connectivity in PTSD et its dissociative subtype. *Neuropsychologia* 106:169–178.
- Hecaen H, Ajuriaguerra J de (1952) *Meconnaissances et hallucinations corporelles: integration et desintegration de la somatognosie* (par) H. Hecaen et J. de ajuriaguerra. Paris: Masson.
- Herbelin B, Salomon R, Serino A, Blanke O (2015) Neural Mechanisms of Bodily Self-Consciousness et the Experience of Presence in Virtual Reality. *Sciendo Migration*. Available at: <https://content.sciendo.com/view/book/9783110471137/chapter.9783110471137-005.xml> [Accessed April 17, 2019].
- Heydrich L, Aspell JE, Marillier G, Lavanchy T, Herbelin B, Blanke O (2018) Cardio-visual full body illusion alters bodily self-consciousness et tactile processing in somatosensory cortex. *Sci Rep* 8:9230.
- Heydrich L, Blanke O (2013) Distinct illusory own-body perceptions caused by damage to posterior insula et extrastriate cortex. *Brain* 136:790–803.
- Heydrich L, Dodds T, Aspell J, Herbelin B, Buelthoff H, Mohler B, Blanke O (2013) Visual capture et the experience of having two bodies – Evidence from two different virtual reality techniques. *Front Psychol* 4 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpsyg.2013.00946/full> [Accessed February 26, 2019].
- Hietanen JK, Glerean E, Hari R, Nummenmaa L (2016) Bodily maps of emotions across child development. *Dev Sci* 19:1111–1118.
- Hilber P, Cendelin J, Le Gall A, Machado M-L, Tuma J, Besnard S (2019) Cooperation of the vestibular et cerebellar networks in anxiety disorders et depression. *Prog Neuropsychopharmacol Biol Psychiatry* 89:310–321.
- Hitier M, Besnard S, Smith PF (2014) Vestibular pathways involved in cognition. *Front Integr Neurosci* 8:59.
- Hofmann FR (1926) Ueber die Sehrichtungen. *Graefe's Arch Clin Exp Ophthalmol*:135–142.
- Huang H-C, Lee Y-T, Chen W-Y, Liang C (2017) The Sense of 1PP-Location Contributes to Shaping the Perceived Self-location Together with the Sense of Body-Location. *Front Psychol* 8:370.

- Husserl E (1913) *Idées directrices pour une phénoménologie et une philosophie phénoménologique pures.*
- Indovina I, Riccelli R, Staab JP, Lacquaniti F, Passamonti L (2014) Personality traits modulate subcortical et cortical vestibular et anxiety responses to sound-evoked otolithic receptor stimulation. *J Psychosom Res* 77:391–400.
- Ionta S, Gassert R, Blanke O (2011a) Multi-Sensory et Sensorimotor Foundation of Bodily Self-Consciousness – An Interdisciplinary Approach. *Front Psychol* 2 Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3245631/> [Accessed February 8, 2019].
- Ionta S, Heydrich L, Lenggenhager B, Mouthon M, Fornari E, Chapuis D, Gassert R, Blanke O (2011b) Multisensory Mechanisms in Temporo-Parietal Cortex Support Self-Location et First-Person Perspective. *Neuron* 70:363–374.
- Ionta S, Martuzzi R, Salomon R, Blanke O (2014) The brain network reflecting bodily self-consciousness: a functional connectivity study. *Soc Cogn Affect Neurosci* 9:1904–1913.
- Jacob RG, Furman JM (2001) Psychiatric consequences of vestibular dysfunction. *Curr Opin Neurol* 14:41–46.
- Jahn K, Strupp M, Brandt T (2002) Both actual et imagined locomotion suppress spontaneous vestibular nystagmus. *Neuroreport* 13:2125–2128.
- James W (1890) *The principles of psychology.* NY, US: Henry Holt et Company.
- Jang SH, Lee MY, Yeo SS, Kwon HG (2018) Structural neural connectivity of the vestibular nuclei in the human brain: a diffusion tensor imaging study. *Neural Regen Res* 13:727–730.
- Jáuregui-Renaud K (2015) Vestibular Function et Depersonalization/Derealization Symptoms. *Multisensory Res* 28:637–651.
- Jáuregui-Renaud K, Sang FYP, Gresty MA, Green DA, Bronstein AM (2008) Depersonalisation/derealisation symptoms et updating orientation in patients with vestibular disease. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 79:276–283.
- Jung R, Kornhuber HH, Da Fonseca JS (1963) Multisensory Convergence on Cortical Neurons: Neuronal Effects of Visual, Acoustic et Vestibular Stimuli in the Superior Convolutions of the Cat's Cortex. In: *Progress in Brain Research* (Moruzzi G, Fessard A, Jasper HH, eds), pp 207–240. Elsevier. Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0079612308605944> [Accessed March 28, 2019].
- Kahane P, Hoffmann D, Minotti L, Berthoz A (2003) Reappraisal of the human vestibular cortex by cortical electrical stimulation study. *Ann Neurol* 54:615–624.
- Kaliuzhna M, Vibert D, Grivaz P, Blanke O (2015) Out-of-Body Experiences et Other Complex Dissociation Experiences in a Patient with Unilateral Peripheral Vestibular Damage et Deficient Multisensory Integration. *Multisensory Res* 28:613–635.
- Kállai J, Kincses P, Lábadi B, Dorn K, Szolcsányi T, Darnai G, Hupuczi E, Janszky J, Csathó Á (2017) Multisensory integration et age-dependent sensitivity to body representation modification induced by the rubber hand illusion. *Cogn Process* 18:349–357.
- Kant E (1781) *Critique de la Raison pure.*

- Kapoula Z, Gaertner C, Yang Q, Denise P, Toupet M (2013) Vergence et Standing Balance in Subjects with Idiopathic Bilateral Loss of Vestibular Function. *PLOS ONE* 8:e66652.
- Keysers C, Wicker B, Gazzola V, Anton J-L, Fogassi L, Gallese V (2004) A touching sight: SII/PV activation during the observation et experience of touch. *Neuron* 42:335–346.
- Khalsa SS et al. (2018) Interoception et mental health: a roadmap. *Biol Psychiatry Cogn Neurosci Neuroimaging* 3:501–513.
- Kiltner K, Groten R, Slater M (2012) The Sense of Embodiment in Virtual Reality. *Presence Teleoper Virtual Env* 21:373–387.
- Kirsch V, Keeser D, Hergenroeder T, Erat O, Ertl-Wagner B, Brandt T, Dieterich M (2016) Structural et functional connectivity mapping of the vestibular circuitry from human brainstem to cortex. *Brain Struct Funct* 221:1291–1308.
- Klingner CM, Volk GF, Flatz C, Brodoehl S, Dieterich M, Witte OW, Guntinas-Lichius O (2013) Components of vestibular cortical function. *Behav Brain Res* 236:194–199.
- Koch C, Massimini M, Boly M, Tononi G (2016) Neural correlates of consciousness: progress et problems. *Nat Rev Neurosci* 17:307–321.
- Kolev OI, Georgieva-Zhostova SO, Berthoz A (2014) Anxiety Changes Depersonalization et Derealization Symptoms in Vestibular Patients. *Behav Neurol* Available at: <https://www.hindawi.com/journals/bn/2014/847054/> [Accessed September 3, 2019].
- Kragh Nielsen M, Slade L, Levy JP, Holmes A (2015) Inclined to see it your way: Do altercentric intrusion effects in visual perspective taking reflect an intrinsically social process? *Q J Exp Psychol* 2006 68:1931–1951.
- Krajnik J, Kollndorfer K, Notter LA, Müller CA, Schöpf V (2015) The impact of olfactory dysfunction on interoceptive awareness. In: *Psychophysiology*.
- Kuehn E, Mueller K, Lohmann G, Schuetz-Bosbach S (2016) Interoceptive awareness changes the posterior insula functional connectivity profile. *Brain Struct Funct* 221:1555–1571.
- Lacour M, Barthelemy J, Borel L, Magnan J, Xerri C, Chays A, Ouaknine M (1997) Sensory strategies in human postural control before et after unilateral vestibular neurotomy. *Exp Brain Res* 115:300–310.
- Lacour M, Borel L (1993) Vestibular control of posture et gait. *Arch Ital Biol* 131:81–104.
- Lacour M, Xerri C, Hugon M (1978) Muscle responses et monosynaptic reflexes in falling monkey. Role of the vestibular system. *J Physiol (Paris)* 74:427–438.
- Legrand D, Brozzoli C, Rossetti Y, Farnè A (2007) Close to me: multisensory space representations for action et pre-reflexive consciousness of oneself-in-the-world. *Conscious Cogn* 16:687–699.
- Lenggenhager B, Halje P, Blanke O (2011) Alpha band oscillations correlate with illusory self-location induced by virtual reality. *Eur J Neurosci* 33:1935–1943.
- Lenggenhager B, Lopez C (2014) Vestibular Contributions to the Sense of Body, Self, et Others. *Open MIND*. Frankfurt am Main: MIND Group. Available at: <https://open-mind.net/papers/vestibular-contributions-to-the-sense-of-body-self-and-others/getAbstract> [Accessed May 3, 2019].



- Lenggenhager B, Mouthon M, Blanke O (2009) Spatial aspects of bodily self-consciousness. *Conscious Cogn* 18:110–117.
- Lenggenhager B, Smith ST, Blanke O (2006) Functional et neural mechanisms of embodiment: importance of the vestibular system et the temporal parietal junction. *Rev Neurosci* 17:643–657.
- Lenggenhager B, Tadi T, Metzinger T, Blanke O (2007) Video ergo sum: manipulating bodily self-consciousness. *Science* 317:1096–1099.
- Lesur MR, Gaebler M, Bertrand P, Lenggenhager B (2018) The Plasticity of the Bodily Self: Head Movements in Bodily Illusions et Their Relation to Gallagher’s Body Image et Body Schema. *Constr Found* 14:94–105.
- Limanowski J, Hecht H (2011) Where Do We Stand on Locating the Self? *Psychology* 02:312.
- Lombard M, Ditton T (1997) At the Heart of It All: The Concept of Presence. *J Comput-Mediat Commun* 3:0–0.
- Lopez C (2013) A neuroscientific account of how vestibular disorders impair bodily self-consciousness. *Front Integr Neurosci* 7 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3853866/> [Accessed June 13, 2016].
- Lopez C (2016) The vestibular system: balancing more than just the body. *Curr Opin Neurol* 29:74–83.
- Lopez C, Blanke O (2010) How body position influences the perception et conscious experience of corporeal et extrapersonal space. *Rev Neuropsychol* 2:195–202.
- Lopez C, Blanke O (2011) The thalamocortical vestibular system in animals et humans. *Brain Res Rev* 67:119–146.
- Lopez C, Blanke O, Mast FW (2012a) The human vestibular cortex revealed by coordinate-based activation likelihood estimation meta-analysis. *Neuroscience* 212:159–179.
- Lopez C, Elzière M (2018) Out-of-body experience in vestibular disorders - A prospective study of 210 patients with dizziness. *Cortex J Devoted Study Nerv Syst Behav* 104:193–206.
- Lopez C, Falconer CJ, Deroualle D, Mast FW (2015) In the presence of others: Self-location, balance control et vestibular processing. *Neurophysiol Clin Clin Neurophysiol* 45:241–254.
- Lopez C, Falconer CJ, Mast FW (2013) Being moved by the self et others: influence of empathy on self-motion perception. *PloS One* 8:e48293.
- Lopez C, Halje P, Blanke O (2008) Body ownership et embodiment: Vestibular et multisensory mechanisms. *Neurophysiol Clin Neurophysiol* 38:149–161.
- Lopez C, Heydrich L, Seeck M, Blanke O (2010) Abnormal self-location et vestibular vertigo in a patient with right frontal lobe epilepsy. *Epilepsy Behav* 17:289–292.
- Lopez C, Nakul E, Preuss N, Elzière M, Mast FW (2018) Distorted own-body representations in patients with dizziness et during caloric vestibular stimulation. *J Neurol*.
- Lopez C, Schreyer H-M, Preuss N, Mast FW (2012b) Vestibular stimulation modifies the body schema. *Neuropsychologia* 50:1830–1837.
- Lucieer F, Duijn S, Van Rompaey V, Pérez Fornos A, Guinand N, Guyot JP, Kingma H, van de Berg R (2018) Full Spectrum of Reported Symptoms of Bilateral Vestibulopathy Needs

- Further Investigation—A Systematic Review. *Front Neurol* 9 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fneur.2018.00352/full> [Accessed September 3, 2019].
- Macauda G, Bertolini G, Palla A, Straumann D, Brugger P, Lenggenhager B (2015) Binding body et self in visuo-vestibular conflicts. *Eur J Neurosci* 41:810–817.
- MacDougall HG, Weber KP, McGarvie LA, Halmagyi GM, Curthoys IS (2009) The video head impulse test: diagnostic accuracy in peripheral vestibulopathy. *Neurology* 73:1134–1141.
- Maister L, Cardini F, Zamariola G, Serino A, Tsakiris M (2015) Your place or mine: Shared sensory experiences elicit a remapping of peripersonal space. *Neuropsychologia* 70:455–461.
- Mandrigin A, Thompson E (2015) Own-Body Perception. *Oxf Handb Philos Percept* Available at: <https://www.oxfordhandbooks.com/view/10.1093/oxfordhb/9780199600472.001.0001/oxfordhb-9780199600472-e-043> [Accessed August 26, 2019].
- Maravita A, Iriki A (2004) Tools for the body (schema). *Trends Cogn Sci* 8:79–86.
- Marotta A, Zampini M, Tinazzi M, Fiorio M (2018) Age-related changes in the sense of body ownership: New insights from the rubber hand illusion. *PLoS ONE* 13 Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6237395/> [Accessed October 17, 2019].
- Maselli A (2015) Allocentric et egocentric manipulations of the sense of self-location in full-body illusions et their relation with the sense of body ownership. *Cogn Process* 16 Suppl 1:309–312.
- Maselli A, Slater M (2013) The building blocks of the full body ownership illusion. *Front Hum Neurosci* 7 Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3604638/> [Accessed February 8, 2019].
- Mast FW, Preuss N, Hartmann M, Grabherr L (2014) Spatial cognition, body representation et affective processes: the role of vestibular information beyond ocular reflexes et control of posture. *Front Integr Neurosci* 8:44.
- Matosin N, Frank E, Engel M, Lum JS, Newell KA (2014) Negativity towards negative results: a discussion of the disconnect between scientific worth et scientific culture. *Dis Model Mech* 7:171–173.
- Mazzola L, Lopez C, Faillenot I, Chouchou F, Mauguière F, Isnard J (2014) Vestibular responses to direct stimulation of the human insular cortex. *Ann Neurol* 76:609–619.
- McCaslin DL, Fowler A, Jacobson GP (2014) Amplitude normalization reduces cervical vestibular evoked myogenic potential (cVEMP) amplitude asymmetries in normal subjects: proof of concept. *J Am Acad Audiol* 25:268–277.
- McGarvie LA, MacDougall HG, Halmagyi GM, Burgess AM, Weber KP, Curthoys IS (2015) The Video Head Impulse Test (vHIT) of Semicircular Canal Function - Age-Dependent Normative Values of VOR Gain in Healthy Subjects. *Front Neurol* 6:154.
- Medendorp WP, Alberts BBGT, Verhagen WIM, Koppen M, Selen LPJ (2018) Psychophysical Evaluation of Sensory Reweighting in Bilateral Vestibulopathy. *Front Neurol* 9 Available

- at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fneur.2018.00377/full> [Accessed September 4, 2019].
- Merleau-Ponty M (1945) *Phénoménologie de la perception*.
- Mestre D, Vercher J-L (2011) *Immersion et presence*.
- Mestre DR (2018) *Presence in Virtual Reality: insights from fundamental et applied research*. Available at: <https://www.ingentaconnect.com/content/ist/ei/2018/00002018/00000003/art00003;jsessionid=325m97tft7p96.x-ic-live-01#> [Accessed August 15, 2019].
- Metral M, Gonthier C, Luyat M, Guerraz M (2017) Body Schema Illusions: A Study of the Link between the Rubber Hand et Kinesthetic Mirror Illusions through Individual Differences. *BioMed Res Int* 2017:6937328.
- Metzinger T (2013) Why are dreams interesting for philosophers? The example of minimal phenomenal selfhood, plus an agenda for future research. *Front Psychol* 4 Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3813926/> [Accessed February 8, 2019].
- Minsky M (1980) Telepresence. *Omni*:45–51.
- Mizumoto M, Ishikawa M (2005) Immunity to Error through Misidentification et the Bodily Illusion Experiment. Available at: <https://www.ingentaconnect.com/contentone/imp/jcs/2005/00000012/00000007/art00001> [Accessed February 4, 2019].
- Montoya P, Schandry R (1994) Emotional experience et heartbeat perception in patients with spinal cord injury et control subjects. *J Psychophysiol* 8:289–296.
- Moser M-B, Rowland DC, Moser EI (2015) Place cells, grid cells, et memory. *Cold Spring Harb Perspect Biol* 7:a021808.
- Mozolic JL, Hugenschmidt CE, Peiffer AM, Laurienti PJ (2012) Multisensory Integration et Aging. In: *The Neural Bases of Multisensory Processes* (Murray MM, Wallace MT, eds) *Frontiers in Neuroscience*. Boca Raton (FL): CRC Press/Taylor & Francis. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK92841/> [Accessed October 18, 2019].
- Mul C, Cardini F, Stagg SD, Sadeghi Esfahlani S, Kiourtsoglou D, Cardellicchio P, Aspell JE (2019) Altered bodily self-consciousness et peripersonal space in autism. *Autism*:1362361319838950.
- Murray MM, Brunet D, Michel CM (2008) Topographic ERP analyses: a step-by-step tutorial review. *Brain Topogr* 20:249–264.
- Nagel T (1974) What is It Like to Be a Bat? *Philos Rev* 83:435–50.
- Nagel T (1986) *The View From Nowhere*. Oxford University Press.
- Nakul E, Lopez C (2017) Commentary: Out-of-Body Experience during Awake Craniotomy. *Front Hum Neurosci* 11.
- Nakul E, Orlando-Dessaints N, Lenggenhager B, Lopez C (2017) Bases multisensorielles de la localisation du soi. Approches par des conflits visuo-tactiles dans un environnement virtuel. *Neurophysiol Clin* 47:344.

- Naranjo EN, Allum JHJ, Inglis JT, Carpenter MG (2015) Increased gain of vestibulospinal potentials evoked in neck et leg muscles when standing under height-induced postural threat. *Neuroscience* 293:45–54.
- Naranjo EN, Cleworth TW, Allum JHJ, Inglis JT, Lea J, Westerberg BD, Carpenter MG (2016) Vestibulo-spinal et vestibulo-ocular reflexes are modulated when standing with increased postural threat. *J Neurophysiol* 115:833–842.
- Naranjo EN, Cleworth TW, Allum JHJ, Inglis JT, Lea J, Westerberg BD, Carpenter MG (2017) Threat effects on human oculo-motor function. *Neuroscience* 359:289–298.
- Neisser U (1991) Two perceptually given aspects of the self et their development. *Dev Rev* 11:197–209.
- Nesti A, Rognini G, Herbelin B, Bühlhoff HH, Chuang L, Blanke O (2018) Modulation of vection latencies in the full-body illusion. *PLoS One* 13:e0209189.
- Newen A (2018) The Embodied Self, the Pattern Theory of Self, et the Predictive Mind. *Front Psychol* 9 Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6265368/> [Accessed February 8, 2019].
- Nishiike S, Guldin WO, Bäurle J (2000) Corticofugal connections between the cerebral cortex et the vestibular nuclei in the rat. *J Comp Neurol* 420:363–372.
- Noel J-P, Pfeiffer C, Blanke O, Serino A (2015) Peripersonal Space as the space of the Bodily Self. *Cognition* 144:49–57.
- Nummenmaa L, Glerean E, Hari R, Hietanen JK (2014) Bodily maps of emotions. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111:646–651.
- Nummenmaa L, Hari R, Hietanen JK, Glerean E (2018) Maps of subjective feelings. *Proc Natl Acad Sci U S A* 115:9198–9203.
- Oldfield RC (1971) The assessment et analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia* 9:97–113.
- Paillard J (1991) *Brain et space*. New York, NY, US: Oxford University Press.
- Palla A, Lenggenhager B (2014) Ways to investigate vestibular contributions to cognitive processes. *Front Integr Neurosci* 8 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnint.2014.00040/full> [Accessed March 5, 2018].
- Palluel E, Aspell JE, Blanke O (2011) Leg muscle vibration modulates bodily self-consciousness: integration of proprioceptive, visual, et tactile signals. *J Neurophysiol* 105:2239–2247.
- Papeo L, Longo MR, Feurra M, Haggard P (2010) The role of the right temporoparietal junction in intersensory conflict: detection or resolution? *Exp Brain Res* 206:129–139.
- Parent A (2009) *Histoire du cerveau. De l'Antiquité aux neurosciences*, Presses Universitaires de Laval. Available at: <https://www.pulaval.com/produit/histoire-du-cerveau-de-l-antiquite-aux-neurosciences> [Accessed September 23, 2019].
- Park H-D, Bernasconi F, Bello-Ruiz J, Pfeiffer C, Salomon R, Blanke O (2016) Transient Modulations of Neural Responses to Heartbeats Covary with Bodily Self-Consciousness. *J Neurosci Off J Soc Neurosci* 36:8453–8460.

- Park H-D, Blanke O (2019) Coupling Inner et Outer Body for Self-Consciousness. *Trends Cogn Sci* 0 Available at: [https://www.cell.com/trends/cognitive-sciences/abstract/S1364-6613\(19\)30045-2](https://www.cell.com/trends/cognitive-sciences/abstract/S1364-6613(19)30045-2) [Accessed March 6, 2019].
- Park HD, Tallon-Baudry (2014) The neural subjective frame: from bodily signals to perceptual consciousness. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 369:20130208.
- Pasqualini I, Llobera J, Blanke O (2013) “Seeing” et “feeling” architecture: how bodily self-consciousness alters architectonic experience et affects the perception of interiors. *Front Psychol* 4 Available at: [https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpsyg.2013.00354/full?utm\\_source=FRN&utm\\_medium=EMAIL\\_IRIS&utm\\_campaign=EMI\\_XIA\\_180314\\_Milestones\\_Followers\\_article\\_page](https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpsyg.2013.00354/full?utm_source=FRN&utm_medium=EMAIL_IRIS&utm_campaign=EMI_XIA_180314_Milestones_Followers_article_page) [Accessed March 19, 2018].
- Pasquier F, Denise P, Gauthier A, Bessot N, Quarck G (2019) Impact of Galvanic Vestibular Stimulation on Anxiety Level in Young Adults. *Front Syst Neurosci* 13 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnsys.2019.00014/full> [Accessed April 26, 2019].
- Pavani F, Spence C, Driver J (2000) Visual Capture of Touch: Out-of-the-Body Experiences With Rubber Gloves. *Psychol Sci* 11:353–359.
- Pavlidou A, Ferrè ER, Lopez C (2018) Vestibular stimulation makes people more egocentric. *Cortex J Devoted Study Nerv Syst Behav* 101:302–305.
- Pavlidou A, Gallagher M, Lopez C, Ferrè ER (2019) Let’s share our perspectives, but only if our body postures match. *Cortex* Available at: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0010945219300875> [Accessed April 2, 2019].
- Pavlou M, Kanegaonkar RG, Swapp D, Bamiou DE, Slater M, Luxon LM (2012) The effect of virtual reality on visual vertigo symptoms in patients with peripheral vestibular dysfunction: a pilot study. *J Vestib Res Equilib Orientat* 22:273–281.
- Peirce JW (2007) PsychoPy - Psychophysics software in Python. *J Neurosci Methods* 162:8–13.
- Pellencin E, Paladino MP, Herbelin B, Serino A (2018) Social perception of others shapes one’s own multisensory peripersonal space. *Cortex* 104:163–179.
- Penfield W (1947) Some observations on the cerebral cortex of man. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 134:329–347.
- Penfield W (1955) The twenty-ninth Maudsley lecture: the role of the temporal cortex in certain psychical phenomena. *J Ment Sci* 101:451–465.
- Petkova VI, Björnsdotter M, Gentile G, Jonsson T, Li T-Q, Ehrsson HH (2011a) From Part- to Whole-Body Ownership in the Multisensory Brain. *Curr Biol* 21:1118–1122.
- Petkova VI, Ehrsson HH (2008) If I Were You: Perceptual Illusion of Body Swapping. *PLOS ONE* 3:e3832.
- Petkova VI, Khoshnevis M, Ehrsson HH (2011b) The Perspective Matters! Multisensory Integration in Ego-Centric Reference Frames Determines Full-Body Ownership. *Front Psychol* 2 Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3108400/> [Accessed February 7, 2019].

- Pfeiffer C (2015) Multisensory spatial mechanisms of the bodily self et social cognition - A commentary on Vittorio Gallese & Valentina Cuccio. Open MIND. Frankfurt am Main: MIND Group.
- Pfeiffer C, Lopez C, Schmutz V, Duenas JA, Martuzzi R, Blanke O (2013) Multisensory Origin of the Subjective First-Person Perspective: Visual, Tactile, et Vestibular Mechanisms. PLOS ONE 8:e61751.
- Pfeiffer C, Palluel E, Blanke O (2011) Neuroscience of bodily self-consciousness.
- Pfeiffer C, Serino A, Blanke O (2014) The vestibular system: a spatial reference for bodily self-consciousness. Front Integr Neurosci 8 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4028995/> [Accessed May 17, 2017].
- Phillips ML, Sierra M (2003) Depersonalization disorder: a functional neuroanatomical perspective. Stress Amst Neth 6:157–165.
- Pomes A, Slater M (2013) Drift et ownership toward a distant virtual body. Front Hum Neurosci 7 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnhum.2013.00908/full> [Accessed June 17, 2019].
- Popp P, Wulff M, Finke K, Rühl M, Brandt T, Dieterich M (2017) Cognitive deficits in patients with a chronic vestibular failure. J Neurol 264:554–563.
- Porciello G, Bufalari I, Minio-Paluello I, Di Pace E, Aglioti SM (2018) The “Enfacement” illusion: A window on the plasticity of the self. Cortex J Devoted Study Nerv Syst Behav 104:261–275.
- Porciello G, Daum MM, Menghini C, Brugger P, Lenggenhager B (2016) Not That Heart-Stopping After All: Visuo-Cardiac Synchrony Does Not Boost Self-Face Attribution. PLOS ONE 11 Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4991789/> [Accessed February 7, 2019].
- Preester H de, Knockaert V (2005) Body image et body schema: interdisciplinary perspectives on the body. Amsterdam; Philadelphia: J. Benjamins. Available at: <http://public.ebib.com/choice/publicfullrecord.aspx?p=622279> [Accessed May 15, 2019].
- Preuss N, Ehrsson HH (2018) Full-body ownership illusion elicited by visuo-vestibular integration. J Exp Psychol Hum Percept Perform.
- Preuss N, Hasler G, Mast FW (2014) Caloric Vestibular Stimulation Modulates Affective Control et Mood. Brain Stimulat 7:133–140.
- Radziun D, Ehrsson HH (2018) Short-term visual deprivation boosts the flexibility of body representation. Sci Rep 8:6284.
- Rajagopalan A, Jinu KV, Sailesh KS, Mishra S, Reddy UK, Mukkadan JK (2017) Understanding the links between vestibular et limbic systems regulating emotions. J Nat Sci Biol Med 8:11–15.
- Rancz EA, Moya J, Drawitsch F, Brichta AM, Canals S, Margrie TW (2015) Widespread Vestibular Activation of the Rodent Cortex. J Neurosci 35:5926–5934.

- Riccelli R, Indovina I, Staab JP, Nigro S, Augimeri A, Lacquaniti F, Passamonti L (2017) Neuroticism modulates brain visuo-vestibular et anxiety systems during a virtual rollercoaster task. *Hum Brain Mapp* 38:715–726.
- Riva G (2018) The neuroscience of body memory: From the self through the space to the others. *Cortex* 104:241–260.
- Riva G, Serino S, Lernia DD, Pavone EF, Dakanalis A (2017) Embodied Medicine: Mens Sana in Corpore Virtuale Sano. In: *Front. Hum. Neurosci.*
- Ronchi R, Bello-Ruiz J, Lukowska M, Herbelin B, Cabrilo I, Schaller K, Blanke O (2015) Right insular damage decreases heartbeat awareness et alters cardio-visual effects on bodily self-consciousness. *Neuropsychologia* 70:11–20.
- Ronchi R, Bernasconi F, Pfeiffer C, Bello-Ruiz J, Kaliuzhna M, Blanke O (2017) Interoceptive signals impact visual processing: Cardiac modulation of visual body perception. *NeuroImage* 158:176–185.
- Rosen MG (2018) How bizarre? A pluralist approach to dream content. *Conscious Cogn* 62:148–162.
- Rosengren SM, Colebatch JG, Borire A, Straumann D, Weber KP (2016) cVEMP morphology changes with recording electrode position but single motor unit activity remains constant. *J Appl Physiol Bethesda Md* 119:1009–1017.2015.
- Rosengren SM, Kingma H (2013) New perspectives on vestibular evoked myogenic potentials. *Curr Opin Neurol* 26:74–80.
- Rosengren SM, Todd NP, Colebatch JG (2005) Vestibular-evoked extraocular potentials produced by stimulation with bone-conducted sound. *Clin Neurophysiol Off J Int Fed Clin Neurophysiol* 116:1938–1948.
- Rosengren SM, Weber KP, Govender S, Welgampola MS, Dennis DL, Colebatch JG (2019) Sound-Evoked Vestibular Projections to the Splenius Capitis in Humans: Comparison with the Sternocleidomastoid Muscle. *J Appl Physiol Bethesda Md* 119:1009–1017.2015.
- Rosengren SM, Welgampola MS, Colebatch JG (2010) Vestibular evoked myogenic potentials: Past, present et future. *Clin Neurophysiol* 121:636–651.
- Roy JE, Cullen KE (2004) Dissociating self-generated from passively applied head motion: neural mechanisms in the vestibular nuclei. *J Neurosci Off J Soc Neurosci* 24:2102–2111.
- Sadeghi SG, Minor LB, Cullen KE (2012) Neural Correlates of Sensory Substitution in Vestibular Pathways following Complete Vestibular Loss. *J Neurosci* 32:14685–14695.
- Sadowsky S, Stanley K (2002) Measuring et managing presence in virtual environments. In: *Handbook of Virtual Environments Technology*, K.M.Stanney (Hillsdale,NJ:Erlbaum), pp 791–806.
- Salomon R, Galli G, Łukowska M, Faivre N, Ruiz JB, Blanke O (2016) An invisible touch: Body-related multisensory conflicts modulate visual consciousness. *Neuropsychologia* 88:131–139.
- Salomon R, Lim M, Pfeiffer C, Gassert R, Blanke O (2013) Full body illusion is associated with widespread skin temperature reduction. *Front Behav Neurosci* 7 Available at:

- <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3724056/> [Accessed February 7, 2019].
- Salomon R, van Elk M, Aspell JE, Blanke O (2012) I feel who I see: visual body identity affects visual-tactile integration in peripersonal space. *Conscious Cogn* 21:1355–1364.
- Sanchez-Vives MV, Slater M (2005) From presence to consciousness through virtual reality. *Nat Rev Neurosci* 6:332–339.
- Sang FY, Jauregui-Renaud K, Green DA, Bronstein AM, Gresty MA (2006) Depersonalisation/derealisation symptoms in vestibular disease. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 77:760–766.
- Schandry R (1981) Heart beat perception et emotional experience. *Psychophysiology* 18:483–488.
- Schilder P (1935) *The image et appearance of the human body*. Oxford, England: Kegan Paul.
- Sedeño L, Couto B, Melloni M, Canales-Johnson A, Yoris A, Baez S, Esteves S, Velásquez M, Barttfeld P, Sigman M, Kichic R, Chialvo D, Manes F, Bekinschtein TA, Ibanez A (2014) How do you feel when you can't feel your body? Interoception, functional connectivity et emotional processing in depersonalization-derealization disorder. *PloS One* 9:e98769.
- Seemungal BM (2014) The cognitive neurology of the vestibular system. *Curr Opin Neurol* 27:125–132.
- Seinfeld S, Arroyo-Palacios J, Iruretagoyena G, Hortensius R, Zapata LE, Borland D, Gelder B de, Slater M, Sanchez-Vives MV (2018) Offenders become the victim in virtual reality: impact of changing perspective in domestic violence. *Sci Rep* 8:2692.
- Sel A, Azevedo RT, Tsakiris M (2017) Heartfelt Self: Cardio-Visual Integration Affects Self-Face Recognition et Interoceptive Cortical Processing. *Cereb Cortex* 27:5144–5155.
- Senot P, Zago M, Lacquaniti F, McIntyre J (2005) Anticipating the effects of gravity when intercepting moving objects: differentiating up et down based on nonvisual cues. *J Neurophysiol* 94:4471–4480.
- Serino A, Alsmith A, Costantini M, Mandrigin A, Tajadura-Jimenez A, Lopez C (2013) Bodily ownership et self-location: components of bodily self-consciousness. *Conscious Cogn* 22:1239–1252.
- Serino A, Giovagnoli G, Làdavas E (2009) I feel what you feel if you are similar to me. *PloS One* 4:e4930.
- Serino A, Pizzoferrato F, Làdavas E (2008) Viewing a face (especially one's own face) being touched enhances tactile perception on the face. *Psychol Sci* 19:434–438.
- Serino S, Scarpina F, Dakanalis A, Keizer A, Pedroli E, Castelnuovo G, Chirico A, Catallo V, di Lernia D, Riva G (2018) The Role of Age on Multisensory Bodily Experience: An Experimental Study with a Virtual Reality Full-Body Illusion. *Cyberpsychology Behav Soc Netw* 21:304–310.
- Seth AK (2013) Interoceptive inference, emotion, et the embodied self. *Trends Cogn Sci* 17:565–573.



- Seth AK, eSuzuki K, Critchley HD (2012) An interoceptive predictive coding model of conscious presence. *Front Psychol* 2 Available at: <https://doi.org> [Accessed June 22, 2019].
- Seth AK, Tsakiris M (2018) Being a Beast Machine: The Somatic Basis of Selfhood. *Trends Cogn Sci* 22:969–981.
- Sierra M, Berrios GE (2000) The Cambridge Depersonalisation Scale: a new instrument for the measurement of depersonalisation. *Psychiatry Res* 93:153–164.
- Simeon D, Guralnik O, Hazlett EA, Spiegel-Cohen J, Hollander E, Buchsbaum MS (2000) Feeling unreal: a PET study of depersonalization disorder. *Am J Psychiatry* 157:1782–1788.
- Singer T, Frith C (2005) The painful side of empathy. *Nat Neurosci* 8:845–846.
- Singer T, Seymour B, O’Doherty JP, Stephan KE, Dolan RJ, Frith CD (2006) Empathic neural responses are modulated by the perceived fairness of others. *Nature* 439:466–469.
- Skworzoff K (1931) Doppelgänger-Halluzinationen bei Kranken mit Funktionsstörungen des Labyrinths. *Z Für Gesamte Neurol Psychiatr* 133:762–766.
- Slater M (2009) Place illusion et plausibility can lead to realistic behaviour in immersive virtual environments. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 364:3549–3557.
- Slater M (2018) Immersion et the illusion of presence in virtual reality. *Br J Psychol Lond Engl* 1953 109:431–433.
- Slater M, Sanchez-Vives MV (2016) Enhancing Our Lives with Immersive Virtual Reality. *Front Robot AI* 3 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/frobt.2016.00074/full> [Accessed January 16, 2019].
- Slater M, Wilbur S (1997) A Framework for Immersive Virtual Environments (FIVE): Speculations on the Role of Presence in Virtual Environments. *Presence Teleoperators Virtual Environ* 6:603–616.
- Smith P, Darlington C (2013) Personality changes in patients with vestibular dysfunction. *Front Hum Neurosci* 7:678.
- Smith PF, Zheng Y (2013) From ear to uncertainty: vestibular contributions to cognitive function. *Front Integr Neurosci* 7 Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3840327/> [Accessed June 13, 2016].
- Staab JP, Balaban CD, Furman JM (2013) Threat assessment et locomotion: clinical applications of an integrated model of anxiety et postural control. *Semin Neurol* 33:297–306.
- Starmans C, Bloom P (2012) Windows to the soul: children et adults see the eyes as the location of the self. *Cognition* 123:313–318.
- Stoffregen TA, Riccio GE (1988) An ecological theory of orientation et the vestibular system. *Psychol Rev* 95:3–14.
- Stratton GM (1899) The Spatial Harmony of Touch et Sight. *Mind* 8:492–505.
- Suzuki JI, Cohen B (1964) Head, eye, body et limb movements from semicircular canal nerves. *Exp Neurol* 10:393–405.
- Suzuki K, Garfinkel SN, Critchley HD, Seth AK (2013) Multisensory integration across exteroceptive et interoceptive domains modulates self-experience in the rubber-hand illusion. *Neuropsychologia* 51:2909–2917.

- Tajadura-Jiménez A, Tsakiris M (2014) Balancing the “inner” et the “outer” self: Interoceptive sensitivity modulates self–other boundaries. *J Exp Psychol Gen* 143:736–744.
- Tallon-Baudry C, Campana F, Park H-D, Babo-Rebello M (2018) The neural monitoring of visceral inputs, rather than attention, accounts for first-person perspective in conscious vision. *Cortex* 102:139–149.
- Taylor-Clarke M, Kennett S, Haggard P (2002) Vision modulates somatosensory cortical processing. *Curr Biol CB* 12:233–236.
- Thomas NM, Donovan T, Dewhurst S, Bampouras TM (2018) Visually fixating or tracking another person decreases balance control in young et older females walking in a real-world scenario. *Neurosci Lett* 677:78–83.
- Thuer C, Roel Lesur M, Bockisch C, Lopez C, Lenggenhager B (2019) The tilted self: visuo-graviceptive mismatch in the full-body illusion. *Front Neurol* 10 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fneur.2019.00436/abstract> [Accessed April 15, 2019].
- Tia B, Paizis C, Mourey F, Pozzo T (2012) Do equilibrium constraints modulate postural reaction when viewing imbalance? *Brain Cogn* 79:89–95.
- Tia B, Saimpont A, Paizis C, Mourey F, Fadiga L, Pozzo T (2011) Does Observation of Postural Imbalance Induce a Postural Reaction? *PLoS ONE* 6 Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3057996/> [Accessed May 8, 2019].
- Todd J, Dewhurst K (1955) The double: its psycho-pathology et psycho-physiology. *J Nerv Ment Dis* 122:47–55.
- Torregrossa LJ, Snodgrass MA, Hong SJ, Nichols HS, Glerean E, Nummenmaa L, Park S (2018) Anomalous Bodily Maps of Emotions in Schizophrenia. *Schizophr Bull*.
- Toupet M, Van Nechel C, Hautefort C, Duquesne U, Heuschen S, Bozorg Grayeli A (2017) Subjective Visual Vertical in Idiopathic Bilateral Vestibular Hypofunction: Enhanced Role of Vision, Neck, et Body Proprioception. *Otol Neurotol Off Publ Am Otol Soc Am Neurotol Soc Eur Acad Otol Neurotol* 38:1010–1016.
- Toupet M, Van Nechel C, Hautefort C, Heuschen S, Duquesne U, Cassoulet A, Bozorg Grayeli A (2019) Influence of Visual et Vestibular Hypersensitivity on Derealization et Depersonalization in Chronic Dizziness. *Front Neurol* 10 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fneur.2019.00069/full> [Accessed February 26, 2019].
- Trousselard M, Barraud P, Nougier V, Raphel C, Cian C (2004) Contribution of tactile et interoceptive cues to the perception of the direction of gravity. *Brain Res Cogn Brain Res* 20:355–362.
- Tsakiris M, Tajadura-Jiménez A, Costantini M (2011) Just a heartbeat away from one’s body: interoceptive sensitivity predicts malleability of body-representations. *Proc Biol Sci* 278:2470–2476.
- Tschan R, Wiltink J, Adler J, Beutel ME, Michal M (2013) Depersonalization experiences are strongly associated with dizziness et vertigo symptoms leading to increased health care consumption in the German general population. *J Nerv Ment Dis* 201:629–635.

- Uchino Y, Kushiro K (2011) Differences between otolith- et semicircular canal-activated neural circuitry in the vestibular system. *Neurosci Res* 71:315–327.
- Uchino Y, Sato H, Sasaki M, Imagawa M, Ikegami H, Isu N, Graf W (1997) Sacculocollic reflex arcs in cats. *J Neurophysiol* 77:3003–3012.
- van der Veer AH, Alsmith AJT, Longo MR, Wong HY, Mohler BJ (2018) Where am I in virtual reality? *PLOS ONE* 13:e0204358.
- van der Veer AH, Longo MR, Alsmith AJT, Wong HY, Mohler BJ (2019) Self et Body Part Localization in Virtual Reality: Comparing a Headset et a Large-Screen Immersive Display. *Front Robot AI* 6 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/frobt.2019.00033/full> [Accessed May 28, 2019].
- van Tilburg MJ, Herrmann BS, Guinan JJ, Rauch SD (2014) Normalization reduces intersubject variability in cervical vestibular evoked myogenic potentials. *Otol Neurotol Off Publ Am Otol Soc Am Neurotol Soc Eur Acad Otol Neurotol* 35:e222-227.
- Ventre J, Faugier-Grimaud S (1988) Projections of the temporo-parietal cortex on vestibular complex in the macaque monkey (*Macaca fascicularis*). *Exp Brain Res* 72:653–658.
- Ventre-Dominey J, Gibert G, Bosse-Platiere M, Farnè A, Dominey PF, Pavani F (2019) Embodiment into a robot increases its acceptability. *Sci Rep* 9:10083.
- Vignemont F de (2017) *Mind the body: an exploration of bodily self-awareness*. Oxford, Royaume-Uni de Grande-Bretagne et d'Irlande du Nord: Oxford University Press.
- Vogeley K, Bussfeld P, Newen A, Herrmann S, Happé F, Falkai P, Maier W, Shah NJ, Fink GR, Zilles K (2001) Mind reading: neural mechanisms of theory of mind et self-perspective. *NeuroImage* 14:170–181.
- Vogeley K, Fink GR (2003) Neural correlates of the first-person-perspective. *Trends Cogn Sci* 7:38–42.
- Waespe W, Henn V (1977) Neuronal activity in the vestibular nuclei of the alert monkey during vestibular et optokinetic stimulation. *Exp Brain Res* 27:523–538.
- Waespe W, Henn V (1979) Motion information in the vestibular nuclei of alert monkeys: visual et vestibular input vs. optomotor output. *Prog Brain Res* 50:683–693.
- Watson SRD, Colebatch JG (1998) Vestibulocollic reflexes evoked by short-duration galvanic stimulation in man. *J Physiol* 513:587–597.
- Wehrle M (2019) Being a body et having a body. The twofold temporality of embodied intentionality. *Phenomenol Cogn Sci* Available at: <https://doi.org/10.1007/s11097-019-09610-z> [Accessed May 8, 2019].
- Weibel D, Wissmath B, Mast FW (2011) Influence of mental imagery on spatial presence et enjoyment assessed in different types of media. *Cyberpsychology Behav Soc Netw* 14:607–612.
- Welgampola MS, Colebatch JG (2005) Characteristics et clinical applications of vestibular-evoked myogenic potentials. *Neurology* 64:1682–1688.
- Wicker B, Keysers C, Plailly J, Royet JP, Gallese V, Rizzolatti G (2003) Both of us disgusted in My insula: the common neural basis of seeing et feeling disgust. *Neuron* 40:655–664.

- Wiens S (2005) Interoception in emotional experience. *Curr Opin Neurol* 18:442–447.
- Wijesinghe R, Protti DA, Camp AJ (2015) Vestibular Interactions in the Thalamus. *Front Neural Circuits*:79.
- Wilson VJ, Boyle R, Fukushima K, Rose PK, Shinoda Y, Sugiuchi Y, Uchino Y (1995) The vestibulocollic reflex. *J Vestib Res Equilib Orientat* 5:147–170.
- Wilson VJ, Zarzecki P, Schor RH, Isu N, Rose PK, Sato H, Thomson DB, Umezaki T (1999a) Cortical influences on the vestibular nuclei of the cat. *Exp Brain Res* 125:1–13.
- Wilson VJ, Zarzecki P, Schor RH, Isu N, Rose PK, Sato H, Thomson DB, Umezaki T (1999b) Cortical influences on the vestibular nuclei of the cat. *Exp Brain Res* 125:1–13.
- Windt JM (2010) The Immersive Spatiotemporal Hallucination Model of Dreaming. *Phenomenol Cogn Sci* 9:295–316.
- Windt JM (2015) *Dreaming: A Conceptual Framework for Philosophy of Mind et Empirical Research*. The MIT Press. Available at: <https://muse.jhu.edu/book/40649> [Accessed May 11, 2019].
- Winter L, Kruger THC, Laurens J, Engler H, Schedlowski M, Straumann D, Wollmer MA (2012) Vestibular Stimulation on a Motion-Simulator Impacts on Mood States. *Front Psychol* 3 Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3502037/> [Accessed April 26, 2019].
- Wirth W, Hartmann T, Böcking S, Vorderer P, Klimmt C, Schramm H, Saari T, Laarni J, Ravaja N, Gouveia FR, Biocca F, Sacau A, Jäncke L, Baumgartner T, Jäncke P (2007) A Process Model of the Formation of Spatial Presence Experiences. *Media Psychol* 9:493–525.
- Wissmath B, Weibel D, Schmutz J, Mast FW (2011) Being present in more than one place at a time? Patterns of mental self-localization. *Conscious Cogn* 20:1808–1815.
- Won AS, Bailenson J, Lee J, Lanier J (2015) Homuncular Flexibility in Virtual Reality. *J Comput-Mediat Commun* 20:241–259.
- Wong HY (2017) In et Out of Balance. In: *The Subject’s Matter: Self-Consciousness et the Body*, MIT Press. (de Vignemont F, Alsmith A, eds).
- Woollacott M, Shumway-Cook A (2002) Attention et the control of posture et gait: a review of an emerging area of research. *Gait Posture* 16:1–14.
- Wuehr M, Brandt T, Schniepp R (2017) Distracting attention in phobic postural vertigo normalizes leg muscle activity et balance. *Neurology* 88:284–288.
- Zahavi D (2005) *Subjectivity et Selfhood: Investigating the First-Person Perspective*. MIT Press.
- Zigmond AS, Snaith RP (1983) The hospital anxiety et depression scale. *Acta Psychiatr Scand* 67:361–370.
- zu Eulenburg P, Baumgärtner U, Treede R-D, Dieterich M (2013a) Interoceptive et multimodal functions of the operculo-insular cortex: Tactile, nociceptive et vestibular representations. *NeuroImage* 83:75–86.
- zu Eulenburg P, Müller-Forell W, Dieterich M (2013b) On the recall of vestibular sensations. *Brain Struct Funct* 218:255–267.

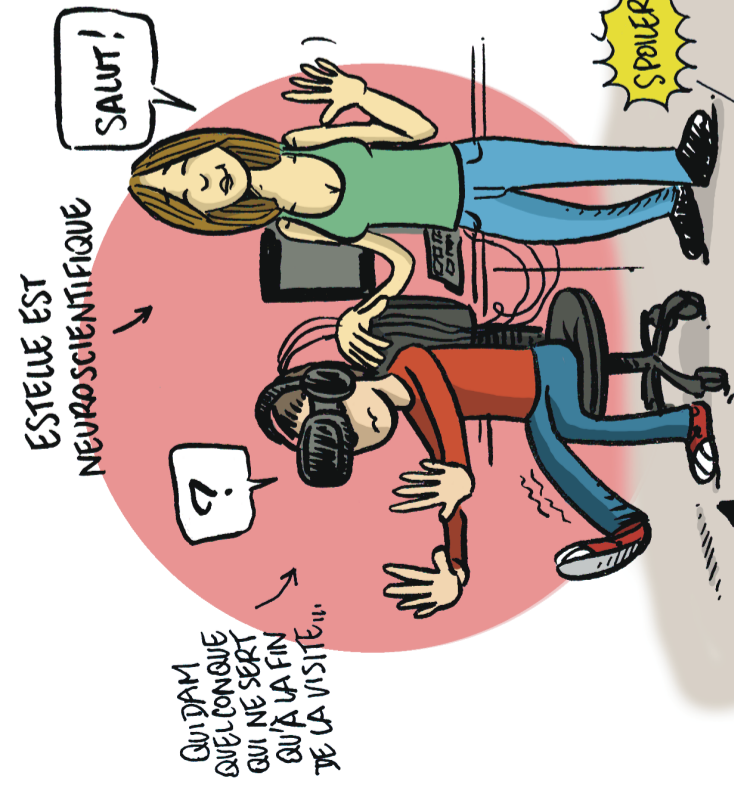






# ESTELLE & SES ELECTRODES

PAR THIBAUT ROY



ESTELLE EST NEUROSCIENTIFIQUE

SAUT!

QUIDAM QUEL-CONQUE QUI NE SERT QU'À LA FIN DE LA VISITE...

SPUIER C'EST LA FIN

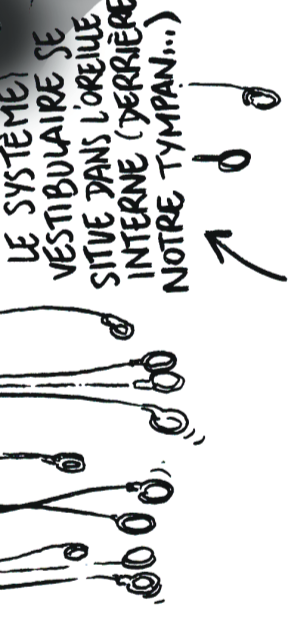
ALEZ DONC PLUTÔT PARLAI

ESTELLE TRAVAILLE SUR UNE ULTIME EXPERIENCE : ELLE STIMULE LE SYSTEME VESTIBULAIRE DE PARTICIPANTS QUI PORTENT UN CASQUE DE REALITE VIRTUELLE ! ILS SONT PLONGES DANS UNE PIECE VIRTUELLE AVEC UN AVATAR... ET VONT SE SENTIR DANS CE CORPS VIRTUEL...

AUUEEEZ SAPPANUTE LE MOUSACHU TO DUUU SAUTE SAPPANUTE! CHOP CHOP CHOOOP!

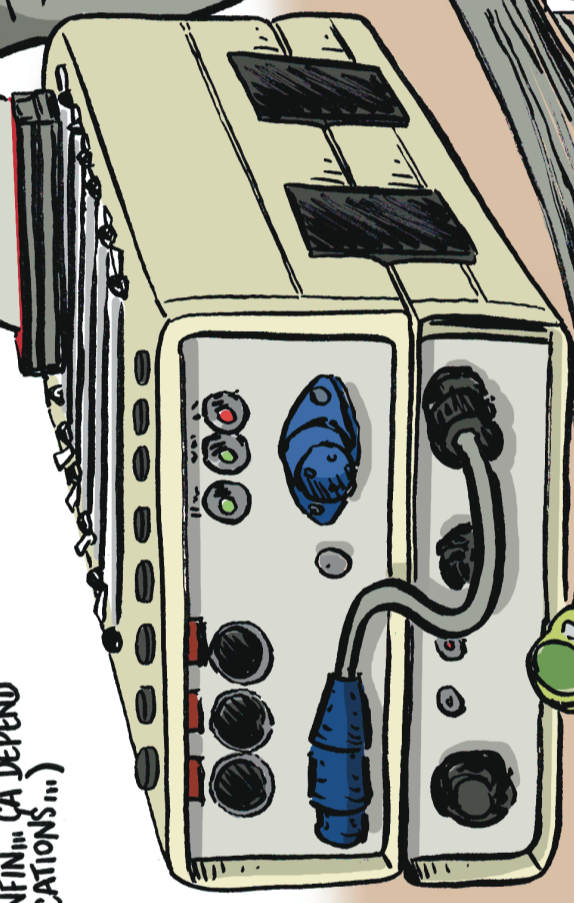


LA SCENE VOUS EST-ELLE FAMILIERE?



ELLE TRAVAILLE SUR LE SYSTEME VESTIBULAIRE UN DE NOS NOMBREUX SENS (EH QUI! ON POSSEDE ENTRE 20 ET 30 SENS ENFIN... CA DEPEND DES CLASSIFICATIONS...)

SCENE DU FILM "SIXIEME SENS" AVEC BRUCE WILLIS QUI EST EN FAIT!



CE BOTIER ENREGISTRE LES DONNEES...

LE SYSTEME VESTIBULAIRE INFLUENCE PLUSIEURS FACETES DE LA COGNITION COMME LES EMOTIONS, LA MEMOIRE DANS L'ESPACE ET LES REPRESENTATIONS DU CORPS... SI ON LE PERTURBE, CA PERTURBE LA REPRESENTATION QUE NOUS AVONS DE NOUS-MEME...

COMME QUAND ON JOUE A UN JEU VIDEO ET QUE L'ON AGITE NOTRE CORPS POUR FAIRE BOUGER L'AVATAR... ON EST ALORS, SANS LE SAVOIR, LOCALISE DANS LE CORPS DE SUPER MARIO ET PLUS TROP DANS NOTRE PROPRE CORPS !

ESTELLE VA PERTURBER LE SYSTEME VESTIBULAIRE DE PERSONNES SAINES ET SOUFFRANTES ET ENREGISTRER CE QU'IL SE PASSE DANS LES MUSCLES ET LE CERVEAU AVEC DES ELECTRODES

LE SYSTEME VESTIBULAIRE PERMET D'APPREHENDER TOUS LES MOUVEMENTS DE NOTRE TETE AINSI, QUE LA GRAVITE... D'AILLEURS ON A UN LONG TEMPS CANTONNE A UN ROLE UNIQUEMENT LIE AU SENS DE L'EQUILIBRE



HOT AU PASSAGE PETIT HOMMAGE A GOTTLIB

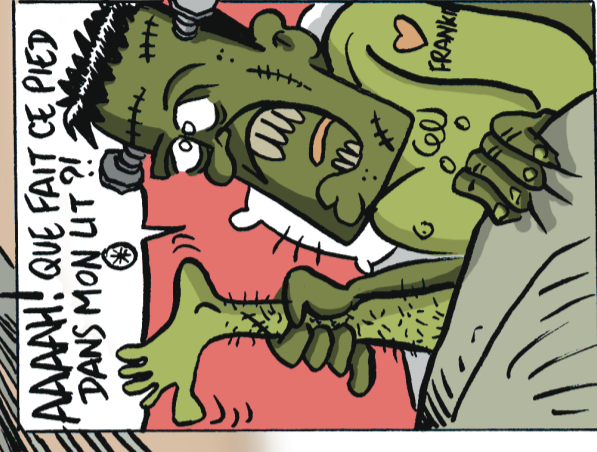
OR LE SYSTEME VESTIBULAIRE PARTICIPE AUSSI A LA CONSTRUCTION DES REPRESENTATIONS CORPORELLES IL EST LOIN D'ETRE LE SEUL RESPONSABLE MAIS IL EST TRÈS IMPORTANT!



ÇA CORRESPOND A PLUSIEURS SENSATIONS QUI CONSTITUENT NOTRE "SOI" : LE FAIT DE SE LOCALISER DANS NOTRE PROPRE CORPS, LE FAIT DE SAVOIR QUE NOTRE CORPS NOUS APPARTIENT ETC... CHEZ CERTAINES PERSONNES, CELA NE VA PAS DE SOI !



C'EST TON PIED IMBECILE...



AAAAH! QUE FAIT CE PIED DANS MON LIT ?!

SCENE AUTHENTIQUE OU LE PATIENT (DONT NOUS PRESERVERONS L'ANONYMAT EN LUI PRETANT LES TRAITES DE LA CREATURE DE FRANKENSTEIN) SE REVEILLE, VOIT UNE JAMBE DANS SON LIT, LA JETTE DUJUDIT UT ET SE REND COMPTE, EN TOMBANT DU LIT, QU'IL S'AGIT DE SA PROPRE JAMBE...

ESTELLE S'INTERESSE A CE TYPE DE DYSFONCTIONNEMENTS POUR ETUDIER LA CONSCIENCE DE NOTRE CORPS !!



La sensation d'être dans son corps ne va pas de soi : elle est construite et maintenue par le cerveau grâce aux informations sensorielles à sa disposition. Comme d'autres aspects de la conscience de soi corporelle – tels que le sentiment d'appartenance et la perspective en première personne – la localisation du soi peut être modifiée par des atteintes neurologiques et des manipulations expérimentales. Bien que la localisation du soi soit particulièrement difficile à étudier, ses bases multisensorielles se dévoilent progressivement. Il est maintenant reconnu que des informations vestibulaires, proprioceptives et intéroceptives sont tout aussi importantes pour la conscience de soi corporelle que les informations visuelles, tactiles ou auditives. Cependant, les mécanismes multisensoriels sous-jacents restent encore à élucider, particulièrement en ce qui concerne la contribution des informations vestibulaires et intéroceptives. Cette thèse a pour but d'approfondir l'étude des bases vestibulaires et multisensorielles de la localisation du soi.

Dans une première étude, nous avons étudié l'influence des informations sensorimotrices liées à la locomotion sur la localisation du soi. En adaptant le paradigme de l'illusion du corps entier en réalité virtuelle, nous avons montré que les informations générées par le mouvement du corps permettent d'ancrer le soi à ce corps. Une tâche de locomotion impliquait en effet un ancrage du soi au corps plus important qu'une tâche d'imagerie mentale chez les mêmes participants immobiles. Ces résultats soulignent la nécessité de développer des mesures efficaces de la localisation du soi. Une deuxième étude chez des patients avec une perte vestibulaire bilatérale ancienne ne révéla pas de changement au niveau de l'intéroception cardiaque, de la force de l'ancrage du soi au corps ni de la localisation du soi dans le corps, bien que les patients montrent une atténuation des sensations corporelles liées aux émotions. Le maintien des représentations corporelles à long terme après une perte vestibulaire ne dépendrait donc pas d'une compensation intéroceptive. Dans une troisième étude, combinant des techniques d'électrophysiologie vestibulaire avec des approches issues des neurosciences cognitives et sociales, nous montrons que l'observation de soi ou d'autrui inhibe le traitement des informations vestibulaires. La conscience de soi corporelle dépendrait donc de l'intégration de signaux multisensoriels eux-mêmes influencés par les contraintes cognitives des représentations du soi et d'autrui.

Mots clés : localisation du soi, système vestibulaire, conscience de soi corporelle, cognition incarnée, réalité virtuelle, intéroception, potentiels évoqués myogéniques vestibulaires.