



**THESE DE DOCTORAT DE L'ETABLISSEMENT UNIVERSITE BOURGOGNE FRANCHE-COMTE
PREPAREE AU LABORATOIRE COGNITION, ACTION ET PLASTICITE SENSORIMOTRICE –
INSERM UMR1093**

Ecole doctorale n°554

Environnements-Santé

Doctorat en Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives

Par

Madame Barbiero Marie

Amélioration des performances en gravité altérée

Thèse présentée et soutenue à Dijon, le 7 mars 2022

Composition du Jury :

Pr. Bringoux Lionel	Université Aix-Marseille	Président, Rapporteur
Pr. Siegler Isabelle	Université Paris-Saclay	Rapporteur
Dr. Scotto Cécile	Université de Poitiers	Examinatrice
Pr. Blohm Gunnar	Queen's University	Examineur
Dr. Gaveau Jérémie	Université Bourgogne Franche-Comté	Examineur
Dr. White Olivier	Université Bourgogne Franche-Comté	Directeur de thèse

Université de Bourgogne Franche-Comté

Faculté des Sciences du Sport – Unité de Formation et de Recherche en Sciences et Techniques des
Activités Physiques et Sportives

Laboratoire INSERM UMR1093 – Cognition, Action et Plasticité Sensorimotrice



THÈSE DE DOCTORAT

En vue de l'obtention du grade de Docteur d'Université

AMÉLIORATION DES PERFORMANCES EN GRAVITÉ ALTÉRÉE

Sous la direction d'Olivier White

Présentée et soutenue publiquement par

Marie BARBIERO

Le 7 Mars 2022

Devant le jury composé de :

Pr. Isabelle SIEGLER
Pr. Lionel BRINGOUX
Dr. Cécile SCOTTO
Pr. Gunnar BLOHM
Dr. Jérémie GAVEAU
Dr. Olivier WHITE

Université Paris-Saclay
Université Aix-Marseille
Université de Poitiers
Queen's University (Canada)
Université Bourgogne Franche-Comté
Université Bourgogne Franche-Comté

Rapporteur
Rapporteur
Examinatrice
Examineur
Examineur
Directeur de thèse

A ma fille Honorine, ma plus belle réussite

“Expliquer toute la nature est une tâche trop ardue pour un seul homme ou une seule époque. Il est plus sage de faire peu en étant sûr de soi et laisser le reste à ceux qui viendront après, que présumer de tout sans être sûr de rien.”

Isaac Newton, 1704

Financements

Ce travail de thèse a été réalisé dans le cadre d'un cofinancement alloué par le Centre National d'Etudes Spatiales (CNES) et l'Université de Bourgogne.



Remerciements

Ces dernières années ont été de vraies montagnes russes. Malgré tout, j'ai tenté de garder le cœur et l'estomac bien accrochés et ce, en partie grâce aux personnes qui gravitent, de près ou de loin, dans la lumière ou l'ombre de cette thèse. Je m'excuse par avance de ne pas citer les noms de toutes les personnes qui ont fait partie de ma route et remercie celles qui ne me tiendront pas rigueur de ne pas figurer dans les quelques lignes qui suivent.

Dans un premier temps, je tiens à exprimer ma profonde reconnaissance aux membres du jury pour avoir accepté d'évaluer ce manuscrit. A ce titre, je remercie *Isabelle Siegler* et *Lionel Bringoux* pour leur expertise. Je suis également reconnaissante envers *Cécile Scotto*, *Gunnar Blohm* et *Jérémie Gaveau* pour avoir passé du temps à juger mon travail.

J'ai évidemment une pensée pour *Olivier White*, mon directeur de thèse, mais également pour *Charalambos Papaxanthis*, directeur du laboratoire CAPS. Merci de m'avoir offert l'opportunité de travailler à l'U1093 et ce, dès ma première année de master. En outre, merci de m'avoir accompagnée dans cette aventure exceptionnelle. J'en ressors grandie.

Je remercie *Cyril* et *Yves* pour leur disponibilité et leur aide technique plus que précieuse dans ce travail de thèse mais également les différents membres du secrétariat que j'ai pu côtoyer durant ces trois ans passés de quelques mois : *Sylvain*, *Elisabeth*, *Virginie*, *Tania*, *Stefen* (dans l'ordre chronologique).

Quand j'évoque le laboratoire, je pense inmanquablement à mes acolytes d'îlot central en salle des doctorants (puis de bureau « à la cave ») ; j'ai nommé *Clem* et *Dydy*. Un grand merci pour votre écoute, pour ces échanges, pour ces rires, ... qui vident la tête et font du bien au moral. Mention spéciale à la vidéo du lundi, véritable pépite auditive à chaque fois, qui a permis de nous donner du courage. En regarder une oui, mais « pas quinze » (avec l'accent qui va bien) ;-)

Enfin, j'ai une pensée pour les enseignants, les personnels de l'UFR STAPS et les doctorants que j'ai côtoyés durant l'ensemble de mes années à la fac mais aussi aux âmes charitables qui ont accepté de donner un peu de leur temps pour la science.

Ce projet, bien que basé dans la région de la moutarde, n'est pas que bourguignon.

À ce titre, j'ai une pensée particulière pour *Alexandra Jacquemet*, coordinatrice technique de notre expérience à Novespace, qui m'a largement épaulée pour la mise en place de la manip' en vol parabolique. Je n'oublie pas non plus *l'ensemble de ses collègues* sans qui cette expérience (ô combien stressante) n'aurait pu embarquer. Je remercie également les *pilotes de l'A310 ZeroG* (dont *Thomas Pesquet*) sans qui je n'aurais pu connaître les joies de l'apesanteur.

J'ai également une pensée pour l'équipe Slovène (et notamment *Marko* et *Aleks*) avec qui j'ai eu la chance de partager un bout de chemin qui nous a conduit jusqu'à Bordeaux et ... en apesanteur. Evidemment, je n'oublie pas les autres partenaires du projet Sim-1g (chercheurs et participants) avec qui j'ai vécu une expérience extraordinaire pendant deux semaines dans le pays du cannellé.

Par ailleurs, je remercie toutes les *personnes du CNES* avec qui j'ai pu échanger de visu, par mail ou par téléphone. Je retiens de chacune d'entre vous beaucoup de bienveillance ; et cela fait du bien.

Enfin, et au-delà du volet scientifique, il y a également celles et ceux qui m'ont permis d'avoir un équilibre en dehors des murs du labo.

Merci à *Clémentine Hugol-Gential* pour m'avoir poussée à croire en moi il y a 6 ans maintenant. Votre écoute et conseils bienveillants m'ont été d'une grande aide.

Alex', Alexis, Audrey, Gab', Marie et *JA* ; merci pour les bouffées d'oxygène que vous m'apportez. Ces discussions à refaire le monde autour de repas tellement diététiques m'ont permis d'avoir une hygiène de vie (presque) irréprochable.

Je remercie *ma famille proche* qui m'a soutenue, même si l'annonce de m'engager dans une thèse a décroché pour certains un « encore des études ?! ».

Dadou, mon pilier, merci pour ton amour, ta patience et ton soutien. Tu as le courage de me supporter et cela n'est pas donné à tout le monde ... Sans toi, tout cela n'aurait pas été possible.

Honorine, ma chouquette, merci d'illuminer mon quotidien depuis cet été 2020. Tes petits yeux malicieux posés sur moi me donnent la force d'avancer. Sache que je ne laisserai personne voler la lumière qui est en toi.

Ce travail a fait l'objet des publications suivantes :

PUBLIÉ

Kunavar T., Jamšek M., **Barbiero M.**, Blohm G., Nozaki D., Papaxanthis C., White O., Babic J. (2021) Effects of local gravity compensation on motor control during altered environmental gravity. *Frontiers in Neural Circuits*. DOI: 10.3389/fncir.2021.750267

Rousseau C.¹, **Barbiero M.**¹, Pozzo T., Papaxanthis C.², White O.² (2020) Actual and imagined movements reveal a dual role of the insular cortex for motor control. *Cerebral Cortex*. DOI: 10.1093/cercor/bhaa376

White O.¹, **Barbiero M.**¹, Goswami N. (2019) The effects of varying gravito-inertial stressors on grip strength and hemodynamic responses in men and women. *European Journal of Applied Physiology*. DOI: 10.1007/s00421-019-04084-y

Barbiero M., Rousseau C., Papaxanthis C., White O. (2017) Coherent multimodal sensory information allows switching between gravitoinertial contexts. *Frontiers in Physiology*. DOI: 10.3389/fphys.2017.00290

IN PRESS

Rannaud Monany D., **Barbiero M.**, Lebon F., Babic J., Blohm G., Nozaki D., White O. (2022) Motor imagery helps updating internal models during microgravity exposure. *Journal of Neurophysiology*. DOI: 10.1152/jn.00214.2021

EN PRÉPARATION

Adjustment of finger gripping force in an incoherent environment.

Autres publications

White O., Karniel A., Papaxanthis C., **Barbiero M.**, Nisky I. (2018) Switching in feedforward control of grip force during tool-mediated interaction with elastic force fields. *Frontiers in Neurorobotics*. DOI: 10.3389/fnbot.2018.00031

White O., **Barbiero M.**, Maréchal Q., Orban de Xivry JJ. Visual and auditory information shed light on savings mechanism. DOI: 10.1101/569186 (Preprint)

¹ Co-premiers auteurs

² Co-derniers auteurs

Ce travail a fait l'objet des communications orales suivantes :

Barbiero M., Goswami N., White O. The effects of varying gravito-inertial stressors on grip strength and hemodynamic responses across gender. Workshop Human Spaceflight and Weightlessness Science, Toulouse, France, Septembre 2018.

Ce travail a fait l'objet des communications affichées suivantes :

Barbiero M., Maintenant A., White O. How does initial information affect performance in reaching? 18ème Congrès de l'Association des Chercheurs en Activités Physiques et Sportives, Paris, France, Octobre 2019.

Vulgarisation scientifique

Barbiero M. Comment rester parfaitement agile lorsque la gravité varie ?

Ce travail a été présenté dans le cadre de l'Expérimentarium®, programme conçu par l'Université de Bourgogne qui crée des rencontres sous forme d'ateliers entre chercheurs et différents auditoires tels que les publics scolaires.

COMMENT RESTER PARFAITEMENT AGILE LORSQUE LA GRAVITÉ VARIE ?

→ NEUROSCIENCES

MARIE BARBIERO est jeune chercheuse au laboratoire Cognition, Action et Plasticité Sensorimotrice à Dijon. Elle travaille dans une équipe internationale qui étudie les liens entre le cerveau et le mouvement. Sur Terre, attraper un petit objet est facile car notre cerveau a appris à faire des gestes adaptés à la gravité qui nous entoure. Dans l'espace, la gravité change. Les mouvements des astronautes sont donc perturbés. Marie cherche à réduire ce dérangement. Pour cela, elle teste des stratégies pour aider le cerveau à rester précis lorsque la gravité est modifiée.

« Voyager dans l'espace à travers les films fait rêver. Grâce à ma thèse, j'ai eu la chance de vivre un rêve éveillé en ressentant les mêmes sensations que les astronautes : l'apesanteur ! J'espère qu'un jour, mes expériences leur serviront ... »

Marie Barbiero

Sur Terre, nous bougeons sans nous poser de question. C'est possible grâce à un « chef d'orchestre » : notre cerveau ! Mais dans l'espace, le cerveau perd tous ses repères. Ceci est dû au fait que la force invisible qui détermine nos mouvements, appelée « gravité », est absente. Ainsi, appuyer sur un bouton devient un véritable challenge. Les astronautes ont donc besoin d'un grand entraînement pour habituer leur cerveau à l'apesanteur. Marie cherche à comprendre comment notre corps s'adapte lorsque la gravité change.

lourd que sur Terre, et d'autres où l'on flotte comme les astronautes. Les participants de l'étude de Marie devaient tenir un stylet et pointer des cibles sur un écran le plus précisément possible avant, pendant et après le vol. Leur poignet était attaché à un système de câbles permettant de l'alléger ou de l'alourdir. Ainsi, leur bras ressentait la gravité terrestre alors qu'au niveau du reste du corps, la gravité variait. Marie a mesuré si les participants arrivaient mieux à pointer lorsque cette aide était présente.

Grâce à ses expériences, Marie espère mettre en place des dispositifs qui permettront de rester agile quand la gravité change. Elle espère que ses recherches contribueront à optimiser l'entraînement des astronautes.

Pour ses recherches, Marie a réalisé son expérience dans un avion particulier qui alterne rapidement des périodes de fortes montées et de grandes descentes. Cette technique, appelée « vol parabolique », permet de faire varier la gravité. Il y a des phases où le corps pèse deux fois plus

LES OBJECTIFS

- Observer l'impact de variation de la gravité sur la précision du mouvement
- Comprendre comment le cerveau s'adapte aux modifications de gravité
- Trouver des stratégies permettant d'aider le cerveau à continuer à envoyer des ordres adaptés lorsque la gravité change

www.experimentarium.fr

Implication dans le programme ESERO France (porté par l'ESA) qui encourage l'enseignement des STEM (Sciences, Technology, Engineering and Mathematics) en prenant le spatial comme contexte. Intervention dans le cadre du projet **Mission X** ; programme international d'éducation à la santé qui prend l'entraînement et l'hygiène de vie des astronautes pour modèle. Présentation dans trois écoles primaires (80 élèves rencontrés).



Table des matières

REMERCIEMENTS	7
TABLE DES ILLUSTRATIONS	16
LISTE DES ABREVIATIONS.....	22
INTRODUCTION GENERALE	24
CADRE THEORIQUE.....	28
CHAPITRE 1 : Le contrôle sensorimoteur chez l’Homme, un système sophistiqué	29
1.1. Bases du mouvement volontaire.....	29
1.2. Rôle des informations sensorielles.....	33
1.3. Amélioration des performances motrices.....	38
CHAPITRE 2 : Principes fondamentaux du mouvement humain appliqué au membre supérieur..	42
2.1. Contrôle optimal.....	42
2.2. Adaptations sensorimotrices.....	43
2.3. Cas des mouvements dirigés.....	44
2.4. Cas de la prise manuelle.....	48
CHAPITRE 3 : La gravité, une force ubiquitaire.....	54
3.1. Les systèmes impliqués dans la perception de la gravité	55
3.2. Modèle interne de la gravité et adaptations associées	57
3.3. Modification du champ de force	61
OBJECTIFS ET HYPOTHESES	74
CONTRIBUTION EXPERIMENTALE.....	78
CHAPITRE 4 : Révélation du double rôle de l’insula dans le contrôle moteur	79
CHAPITRE 5 : Actualisation des modèles internes pendant l’exposition à la microgravité grâce à l’imagerie motrice	97
CHAPITRE 6 : Effet de la compensation normogravitare locale sur le contrôle moteur en situation de gravité altérée.....	116
CHAPITRE 7 : Ajustement de la force de préhension des doigts dans un environnement incohérent	142
DISCUSSION GÉNÉRALE	161
PERSPECTIVES ET APPLICATIONS.....	169
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	173
ANNEXES.....	189
ANNEXE 1 : Préparation de la campagne de vols paraboliques	190
ANNEXE 2 : Matériel supplémentaire de l’Expérimentation 1.....	193

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Cadre théorique

Figure 1 Représentation schématique du contrôle moteur volontaire. Les informations sensorielles permettent d’informer le SNC sur l’état actuel du corps et sur la cible à atteindre. À partir de ces indications, les aires motrices planifient une commande, qui va transiter par la moelle épinière puis le SNP avant d’atteindre les effecteurs. ----- 29

Figure 2 Schématisation du modèle interne inverse (inverse model). Son rôle est de fournir une commande motrice adaptée en fonction du mouvement désiré et de l’état du système. *Adapté de Vercher et al., 2003.* ----- 32

Figure 3 Schématisation du modèle interne direct (forward model). Sa mission consiste en la prédiction de l’état sensoriel de l’individu à partir de la copie de la commande motrice envoyée (flèche rouge) et de son état actuel. Si une différence est relevée entre l’état perçu et l’état prédit au niveau du comparateur (rond bleu et jaune), alors un message d’erreur est envoyé (flèche bleue) afin d’ajuster la commande motrice. ----- 33

Figure 4 Schématisation de l’intégration multi-sensorielle au cours d’un mouvement de saisie. Les informations visuelles permettent de localiser le pot à crayons (en vert) alors que les données proprioceptives renseignent sur la position du corps (en rouge). A partir de l’ensemble de ces renseignements, les aires motrices planifient une commande, dirigée vers les muscles de l’avant-bras et de la main (en bleu). Une fois le crayon atteint, les récepteurs sensoriels envoient l’information au SNC (en rouge). Une évaluation des forces de préhension est effectuée, induisant au besoin une correction de l’ordre moteur en cas d’erreur dans le mouvement. ----- 35

Figure 5 Angle du mouvement observé lors d’une tâche de pointage. Durant les essais 15 à 30 (matérialisés par le rectangle gris), le robot déplaçait la main du participant suivant une trajectoire inclinée de 8° vers la droite (en rouge) ou vers la gauche (en bleu). Une modification de la trajectoire du mouvement est observée durant les premiers essais après l’utilisation du robot. Les lignes pointillées représentent l’angle de mouvement prévu. *D’après Diedrichsen et al., 2010.* ----- 38

Figure 6 Trajectoire de la main durant une tâche de pointage ; **(A)** avant l’application de la perturbation, pendant l’administration du champ de force perturbateur **((B)** au 1^{er} essai vs. **(C)** au 250^{ème} essai) et **(D)** de nouveau en absence de perturbation. *D’après Shadmehr et Mussa-Ivaldi (1994).* ----- 43

Figure 7 Profils de vitesse (panel supérieur) et d’accélération (panel inférieur) d’un mouvement d’atteinte. Plusieurs paramètres peuvent être tirés de ces représentations tels que les pics de vitesse (PV), d’accélération (PA) et de décélération (PD) mais également les durées du mouvement, d’accélération et de décélération associées. *Adapté de Gaveau et Papaxanthis (2011).* ----- 45

Figure 8 Asymétrie directionnelle de profils de vitesse pour des mouvements dirigés vers le haut (en noir) et vers le bas (en gris). *Adapté de Gaveau et al. (2014).* ----- 46

Figure 9 Coupe transversale de la peau et représentation de ses mécanorécepteurs. *Source : www.dasgehirn.info*----- 49

Figure 10 Représentation d'un manipulandum tenu avec le pouce et l'index. La flèche verticale représente la force de contrainte (load force, LF) qui tend à faire glisser l'objet des doigts. Les flèches horizontales symbolisent la force de serrage (grip force, GF) exercée par les doigts, qui vise à contrecarrer les effets de LF. *D'après Crevecoeur et al. (2010).* ----- 51

Figure 11 Tracé du couplage GF/LF observé lors du transport d'une balle de ping-pong. La force de préhension (ligne pleine), la force de charge (ligne pointillée) ainsi que la position verticale de l'objet (ligne discontinue) sont représentées en fonction du temps. *D'après Kawato et al. (2003).*----- 52

Figure 12 (A) Position des participants et projections des cibles à atteindre. **(B)** Ratios de symétrie moyens enregistrés. Chaque couleur correspond à une cible présentée en (A). *D'après Gaveau et al., 2017.*----- 58

Figure 13 Réponse motrice du biceps lors de l'interception d'une balle qui chute sur Terre (en noir) et dans l'espace (en rouge). La réponse motrice survient précocement en 0g, sous-entendant que le cerveau s'attend à ce que l'objet en mouvement descendant devrait accélérer. *D'après McIntyre et al. (2001).*----- 60

Figure 14 (A) Illustration de la trajectoire de l'A310 ZeroG réalisant une parabole. Cet avion est, de nos jours, le plus gros appareil au monde permettant d'accéder aux conditions d'apesanteur. **(B)** Représentation des données brutes de l'accéléromètre de l'avion réalisant une parabole lors de la campagne de vols paraboliques d'avril 2019. La courbe bleue permet de considérer les phases d'hyper- et d'hypo-pesanteur pendant une parabole. *Crédit : Air Zero G et Novespace.*----- 63

Figure 15 Centrifugeuse à bras court utilisée pour différentes études cliniques confiées à la Clinique Spatiale de Toulouse (MEDES). Ce dispositif permet de recréer une gravité artificielle par centrifugation. *Source : www.medes.fr*----- 65

Figure 16 Terminologie décrivant la direction d'accélération suivant les trois axes de l'espace. En bleu, l'axe vertical ; en rouge, l'axe latéral ; en vert, l'axe longitudinal.----- 65

Figure 17 Relation entre GF et LF relevée durant des mouvements cycliques effectués en vol parabolique. Les mesures ont été relevées durant la 1^{ère}, 2^{nde}, 5^{ème} et dernière parabole, chez des participants ayant déjà vécu des variations gravitaires (ES, panel gauche) et des sujets n'ayant connu que la normogravité par le passé (NES, panel droit). Pour chaque essai, la relation GF/LF est présentée en fonction du niveau de gravité (0, 1 et 1.8g). *D'après Augurelle et al. (2003).*----- 68

Contribution expérimentale

Figure 18 Brain areas activated during motor execution (A) and during motor imagery of hand movements (B) compared to rest. Brain responses are projected onto the inflated T1 template of MNI. Most significant brain responses are highlighted in the primary motor cortex (PMC) and the primary somatosensory cortices (PSC), in the premotor cortex (PrC) and the supplementary motor area (SMA), and the insular cortex (INS). ----- 84

Figure 19 (A) Localization of the cluster found in the left insular cortex (white spot) specifically engaged during executed compared to imagined hand movements. Brain responses are projected onto the sagittal ($Y = -26$), coronal ($X = -38$) and axial ($Z = 24$) views of the T1-single subject template of MNI. **(B)** Percent contrast change in the left insular cortex during executed (black) and imagined (white) vertical hand movements. ----- 90

Figure 20 Mean periods of movements. **(Left panel)** Spontaneous periods of movements in the light loading condition (open bottle) and in the heavy loading condition (closed bottle). Gray bars and hatched bars denote real and imagined movement conditions, respectively. **(Right panel)** Periods measured during imagined movements performed in weightlessness (0 g) or in hypergravity (2 g). Error bars are SD.----- 91

Figure 21 Conceptual sketch illustrating the different roles of the posterior and anterior insula in internal models, with respect to the specific processing of gravity. ----- 94

Figure 22 Schematic representation of the experimental procedure. A_{1g} = Actual movement in 1g, I_{1g} = Imagined movement in 1g, I_{0g} = Imagined movement in 0g (during or not during exposure to 0g).- 103

Figure 23 Movement duration for Control, Exposed and Imagine groups in pre- and post-tests for actual movements in 1g (A_{1g}), imagined movement in 1g (I_{1g}) and 0g (I_{0g}). Vertical bars represent standard deviations. White circles represent individual observations per condition. ----- 108

Figure 24 Flying time measurements for the Imagine group. Black and red lozenges represent I_{1g} and I_{0g} averages for each parabola, respectively. Vertical bars represent standard deviations. Black and red circles represent individual observation for I_{1g} and I_{0g} , respectively. Pre and Post movement durations of the Imagine group are depicted in grey zones. I_{1g} = Imagined movement in 1g, I_{0g} = Imagined movement in 0g. P1, up to P10: Parabola 1, up to Parabola 10. ----- 110

Figure 25 Experimental setup and protocol. **(A)** Participants performed pointing movements in a seated position. The goal was to hit a target presented on a screen in front of them. Participant's arm was connected to the motors with thin strings. Motors were used to provide local gravity compensation at the arm. **(B)** Parabolic trajectory shows the flight path of the plane. The red box shows the part of the parabola when the measurements were taken. Experiment consisted of 10 parabolas; white squares show parabolas without local gravity compensation and grey squares show parabolas with local gravity compensation. ----- 121

Figure 26 Average movement duration for upward **(A)** and downward **(B)** movements. Blue-shaded colors represent movements in microgravity, green-shaded colors represent movements in normogravity while red-shaded colors represent movements in hypergravity. Conditions with local gravity compensation are shown in light colors and are emphasized with a gear sign. Error bars show standard error of mean. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. ----- 125

Figure 27 Distribution of hits around the target points from a representative subject for upward **(A)** and downward **(B)** movements. Gray circles represent the target area. Blue-shaded colors represent movements in microgravity, green-shaded colors represent movements in normogravity while red-shaded colors represent movements in hypergravity. Conditions with local gravity compensation are shown in light colors. ----- 127

Figure 28 Average absolute deviations for upward **(A)** and downward **(D)** movements. Signed deviations for every target in microgravity **(B, E)** and hypergravity **(C, F)** for upward and downward movements, respectively. Blue-shaded colors represent movements in microgravity, green-shaded colors represent movements in normogravity while red-shaded colors represent movements in hypergravity. Conditions with local gravity compensation are shown in light colors and are emphasized with gear sign. Error bars show standard error of mean. *** $p < 0.001$. ----- 127

Figure 29 Average trajectories, normalized in vertical direction, for upward **(A)** and downward **(D)** movements. Maximal deviation of trajectories (max x) for every target in microgravity **(B, C)** and hypergravity **(E, F)** for upward and downward movements, respectively. Blue-shaded colors represent movements in microgravity, green-shaded colors represent movements in normogravity while red-shaded colors represent movements in hypergravity. Conditions with local gravity compensation are shown in light colors. Error bars show standard error of mean. ----- 129

Figure 30 Average absolute velocity profiles for the upward **(A)** and downward **(C)** movements together with the average rTPV for all gravity conditions for the upward **(B)** and downward **(D)** movements. Blue-shaded colors represent movements in microgravity, green-shaded colors represent movements in normogravity while red-shaded colors represent movements in hypergravity. Conditions with local gravity compensation are shown in light colors and are emphasized with gear sign. Error bars show standard error of mean. ----- 132

Figure 31 Normalized EMG signals for all muscles across different gravitational and compensation conditions. This data corresponds to one representative subject for the target furthest away in the upward direction. ----- 133

Figure 32 Normalized iEMG of deltoid anterior **(A,E)**, deltoid posterior **(B,F)**, trapezius **(C,G)** and pectoralis **(D,H)** for upward and downward movements, respectively. Blue-shaded colors represent movements in microgravity, green-shaded colors represent movements in normogravity while red-shaded colors represent movements in hypergravity. Conditions with local gravity compensation are shown in light colors. Squares denote upward movements and circles denote downward movements. Error bars show standard error of mean. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. ----- 134

Figure 33 (A) Schematization of experimental position. The participant was seated in front of a screen with the wrist connected to two motors that locally recreated normogravity. **(B)** The instrumental object was held in the right hand in a precision grip. The cable of the grip force sensor was slipped in the wrist strap. ----- 147

Figure 34 (A) Chronological illustration of the experimental protocol. Measurements were recorded 20s before the entry in the parabola (1g), the pull-up phase (1.8g), and the injection phase (0g). **(B)** Schematic representation of the experimental procedure. During the four first and the last parabolas, motors were turned off (orange boxes), while during the five other parabolas, motors were turned on (purple boxes) and continuously recreated 1g on the arm. ----- 148

Figure 35 Grip force variations before the movement. The GFstatic was plotted in three gravitational level (0,1 and 1.8g) and in two motors conditions (orange: OFF; purple: ON). ----- 151

Figure 36 Ratio GF/LF when LF reached its maximum. The force ratio was plotted in three gravitational level (0,1 and 1.8g) and in two motors conditions (orange: OFF; purple: ON). ----- 154

Figure 37 Variation of GFmax, plotted in function of the parabolas for the three gravitational level (0g in blue, 1g in red and 1.8g in green line). The purple frame surrounds the parabolas (P5 to P9) during which the motors continuously recreate the Earth's gravity to the arm. ----- 155

Annexes

Figure S1 System model and equivalent mathematical pendulum. ----- 193

Figure S2 Model of the bottle. ----- 196

Figure S3 Frustum cone. ----- 197

Figure S4 Simulated periods in both conditions (open symbol = empty bottle; closed symbol = full bottle). SD correspond to standard deviation across subjects (n=15) that reflect small differences in their individual biomechanics. ----- 200

Liste des abréviations

CNES	Centre National d'Études Spatiales
GF	Grip Force
LF	Load Force
SNC	Système Nerveux Central
TTC	Time To Contact / temps de contact

INTRODUCTION

GENERALE

Notre corps est le résultat de millions d'années d'évolution. L'ensemble de ces modifications est à l'origine de notre optimalité au sein de l'environnement dans lequel nous avons l'habitude d'évoluer : la Terre. Depuis sa naissance, l'être humain est soumis à l'attraction gravitaire qui s'applique en tout point, communément présentée sous l'appellation $1g$ et agissant suivant une accélération approximative de 9.81 m.s^{-2} . De ce fait, grâce à la multitude de récepteurs sensoriels permettant de cartographier et représenter le monde extérieur, l'individu a appris à tenir compte de cette force gravitaire en intériorisant l'effet de son action au sein de son cerveau. L'ensemble des signaux recueillis implique une organisation et un traitement complexes afin d'établir un contrôle moteur optimal en réponse à une tâche donnée. Sa motricité est ainsi adaptée en conséquence ; rendant l'individu libre et agile de ses mouvements sur la planète bleue. Puisque le terrien s'est construit et modelé en tenant compte de la force gravitaire à chaque instant, l'Homme est généralement en capacité pour atteindre ses objectifs, sans pour autant avoir l'impression d'engager beaucoup d'attention et d'effort. Néanmoins, ce travail de longue haleine qui concède l'accommodation de l'individu au cœur de son environnement peut être mis en défaut en un instant, à l'instar du milieu spatial.

Bien que les astronautes se révèlent être parfaitement adaptés à l'absence de gravité, il n'est pas inné d'évoluer dans ce type d'environnement. Malgré l'entraînement complet et intensif suivi par les astronautes avant de s'envoler vers la station spatiale internationale, un temps d'adaptation leur est nécessaire. Cette acclimatation, qui peut prendre quelques jours, semblerait être la période la plus compliquée à vivre avant de pouvoir profiter des joies de l'apesanteur. Dans l'espace, toutes les activités opérationnelles (*e.g.*, se déplacer, manger ou écrire) sont à réinventer puisque la référence stable que constitue la gravité pour le cerveau n'est plus. Il est ainsi intéressant d'étudier comment le système utilise ce repère et quelle est sa réaction en absence de cette base immuable. Ceci est d'autant plus vrai puisque, dans un futur proche, les Hommes ne se limiteront plus à la station spatiale internationale et partiront explorer Mars. Par conséquent, et pour mieux les préparer à ces futures missions, l'étude des effets de la gravité sur le corps humain est plus que nécessaire.

Les sens, au même titre que l'ensemble du corps, s'adaptent aux contraintes liées à l'absence de gravité. Si certains phénomènes s'estompent au cours d'une mission, d'autres apparaissent permettant à l'individu de s'acclimater à ce nouveau contexte et évoluer ainsi de manière optimale dans celui-ci. L'aisance dont a fait preuve Thomas Pesquet durant les 390 jours qu'il a vécu dans l'espace (cumulés sur deux missions) témoigne de cette adaptation aux conditions extrêmes. Dans ce contexte, le temps représente une ressource cruciale. Il est de ce fait primordial que les astronautes soient performants et opérationnels rapidement afin de pouvoir réagir de manière optimale aux perturbations, pressions et autres difficultés qu'ils subissent dans cet environnement particulier.

Prendre les commandes d'un amarrage sur la station spatiale internationale requiert d'être en pleine possession de ses moyens pour effectuer parfaitement la mission. Les expériences menées en neurosciences sont donc capitales pour identifier et quantifier l'impact du champ gravitationnel modifié sur le corps dans le but de trouver des méthodes pour lutter ou s'adapter aux effets indésirables liés aux modifications gravitaires. Ce travail de thèse vise ainsi à développer des solutions optimisant les actions motrices dans un environnement contraignant. Pour cela, les études menées se sont basées sur des tâches simples exécutées avec le membre supérieur, en conditions gravitaires altérées, à la fois réelles et simulées.

La revue de littérature de ce manuscrit de thèse fait état du contrôle de la motricité de l'Homme, soumis à un environnement gravitaire singulier.

Le **Chapitre 1** présente la conception actuelle que nous avons du contrôle sensorimoteur humain ; système sophistiqué permettant à l'individu d'évoluer de manière optimale au sein de l'environnement qui l'entoure. L'aisance dont fait preuve l'individu sur Terre est tributaire de la capacité de prédiction de son cerveau. Le « chef d'orchestre » du corps traite diverses informations et les met en lien avec des représentations internalisées dans le but de produire une commande motrice pertinente pour atteindre l'objectif visé.

Le **Chapitre 2** expose les principes fondamentaux du mouvement humain, appliqués plus spécifiquement au membre supérieur. Compte tenu de la complexité de la motricité humaine, les études qui s'y intéressent explorent principalement les gestes relativement simples avant de poser des conclusions plus globales. De nombreux travaux antérieurs, au même titre que ceux regroupés dans cette thèse, analysent des mouvements simples et orientés vers un but, en limitant les degrés de liberté (généralement à l'épaule ou le coude). De cette manière, la façon dont le système nerveux central organise son mouvement, et le corrige au besoin, peut être étudiée.

Le **Chapitre 3** renseigne sur la gravité, force ubiquitaire à la surface de la Terre, qui conditionne le comportement moteur humain. Cette partie traite par ailleurs de la modification du champ de force et de son impact sur le mouvement. Bien que les astronautes évoluent de manière aisée dans la station spatiale, il n'est pas inné de se mouvoir dans un champ gravitationnel dissemblable à celui connu sur la planète bleue.

CADRE THEORIQUE

Chapitre 1 : Le contrôle sensorimoteur chez l'Homme, un système sophistiqué

1.1. Bases du mouvement volontaire

La motricité, qui correspond à un enchaînement d'étapes sensorimotrices, est contrôlée par le système nerveux (**Figure 1**). Celui-ci est décomposé en une sphère centrale (encéphale et moelle épinière) qui commande la contraction musculaire et intègre les retours sensoriels et un ensemble périphérique (nerfs) qui fait la jonction entre le système nerveux central (SNC) et le reste du corps. Les organes effecteurs reçoivent alors l'influx nerveux moteur envoyé par le centre nerveux, à l'origine de la contraction musculaire (Scott, 2004).

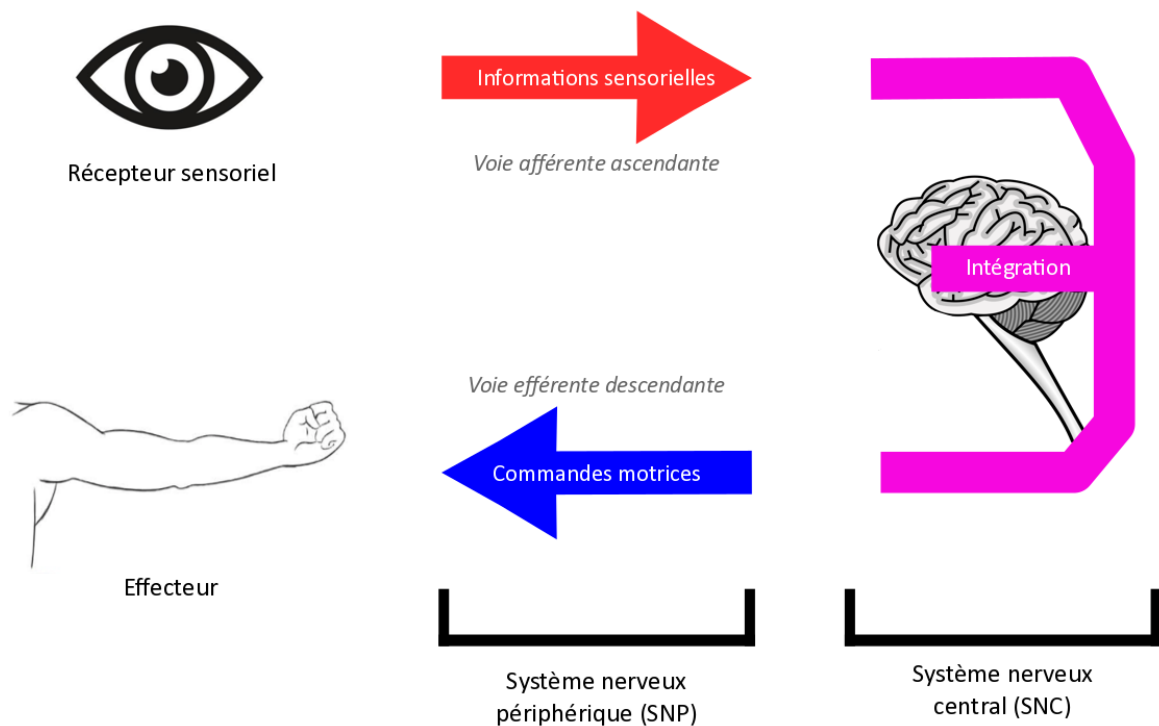


Figure 1 Représentation schématique du contrôle moteur volontaire. Les informations sensorielles permettent d'informer le SNC sur l'état actuel du corps et sur la cible à atteindre. À partir de ces indications, les aires motrices planifient une commande, qui va transiter par la moelle épinière puis le SNP avant d'atteindre les effecteurs.

Attraper un stylo dans un pot à crayons est une manœuvre simple à réaliser. Cependant, cette facilité n'est qu'apparente puisque le mouvement est le fruit d'interactions permanentes entre, au moins trois acteurs : le SNC, le corps et l'environnement. Cette action volontaire nécessite plusieurs

étapes parmi lesquelles se trouvent la planification du geste et l'évaluation du contexte dans lequel il survient. La perception de la position du stylo dans le pot à crayons mais aussi par rapport au corps de l'individu ainsi que la détermination de la forme et de la masse de l'objet sont primordiales pour mettre en place une représentation mentale avant d'aboutir à l'exécution de l'action. Le mouvement volontaire, qui correspond à une motricité intentionnelle, correspond donc à toute action dirigée vers un but, qui est défini par avance. Le geste est de ce fait planifié, exécuté et adapté au besoin, afin d'atteindre le but fixé.

L'ensemble de ces étapes ne s'effectue pas de manière instantanée. On observe en effet des délais sensorimoteurs qui interviennent d'une part dans le sens descendant (flèche bleue dans la **Figure 1**), lorsque la commande motrice est acheminée vers les effecteurs et d'autre part dans le sens ascendant (flèche rouge dans la **Figure 1**), lors de la transmission des informations issues des récepteurs sensoriels vers le contrôleur. Pour autant, la motricité humaine peut tout à fait être précise et rapide lorsque la situation le nécessite. Afin de s'affranchir de cette temporalité qui viendrait détériorer le contrôle de ses mouvements, l'Homme fait appel à la solide capacité d'anticipation dont il est pourvu.

1.1.1. La prédiction, essentielle pour l'action

Notre corps est en perpétuelle interaction avec le milieu qui l'entoure. Afin de prédire les effets d'une commande motrice, aussi simple soit-elle, il est nécessaire qu'un système puisse simuler le comportement de notre corps et les réponses de l'environnement qui en découle. Une telle structure, nommée *forward model* (et développée dans le §1.1.2.2), modélise le comportement de l'organisme et saisit la relation causale entre les actions et leurs conséquences. Compte tenu du fait que la dynamique de notre organisme est en constante évolution suivant nos expériences avec l'environnement, il est indispensable que les modèles soient mis à jour. Pour cela, les erreurs de prédiction jouent un rôle fondamental puisque la comparaison entre le résultat prédit et le résultat moteur réel permet d'améliorer les prévisions futures. Ainsi, d'après Paillard, le mécanisme de prédiction permettant une anticipation des actions s'organise en plusieurs phases. Avant que le mouvement soit généré, le SNC planifie et programme le mouvement grâce à une commande motrice. L'ordre envoyé se voit alors exécuté et corrigé si besoin. Cette organisation sous-tend l'implication d'un concept permettant à l'Homme de s'affranchir des délais sensorimoteurs physiologiques : les modèles internes.

1.1.2. Importance des modèles internes

Le contrôle de la motricité volontaire se distingue du phénomène réflexe par l'intervention de structures corticales constitutives du système sensorimoteur ainsi que d'une idéation préalable au mouvement. Il est actuellement proposé que la programmation et l'exécution de mouvements volontaires adaptés reposent sur l'action de réseaux neuronaux, appelés modèles internes, ayant pour fonction de reproduire certaines caractéristiques d'entrée/sortie du système sensorimoteur. Ces modèles internes, notamment développés via l'intégration d'informations internes (*e.g.*, proprioceptives) et externes (*e.g.*, visuelles ou tactiles) associées à nos expériences motrices, fourniraient une représentation simplifiée de notre corps dans l'environnement qui l'entoure. Ces connaissances seraient alors utilisées afin d'élaborer des commandes motrices adaptées, envoyées vers les muscles effecteurs impliqués dans la tâche visée.

Deux types de modèles internes se distinguent dans la littérature : le modèle inverse et le modèle direct (Wolpert & Kawato, 1998). Le premier modèle (inverse ou *inverse model* en anglais) transforme la position réelle dans laquelle se situe l'individu et la position désirée en une commande motrice appropriée pour atteindre l'objectif visé. Le second modèle (direct ou *forward model* en anglais) traite quant à lui les informations issues de l'état du système ainsi que de la commande motrice envoyée pour prédire l'état futur du corps.

1.1.2.1. Le modèle inverse

Le modèle inverse aurait pour fonction de paramétrer la commande motrice en fonction de l'état courant du système et de l'objectif désiré (**Figure 2**). La relation causale entre la commande motrice et le mouvement est ici inversée. Ainsi, dans l'exemple où l'individu souhaite se saisir du stylo rangé dans un pot à crayon, deux éléments seront pris en compte par le modèle interne inverse : la finalité de l'action (*i.e.*, prendre le stylo) et l'état dans lequel se trouve l'individu au moment de l'initiation du mouvement (*e.g.*, position de la main par rapport au pot à crayon, influence du champ gravitaire). Comptant sur ces informations, le modèle inverse peut ainsi mettre en place une commande appropriée au but visé.

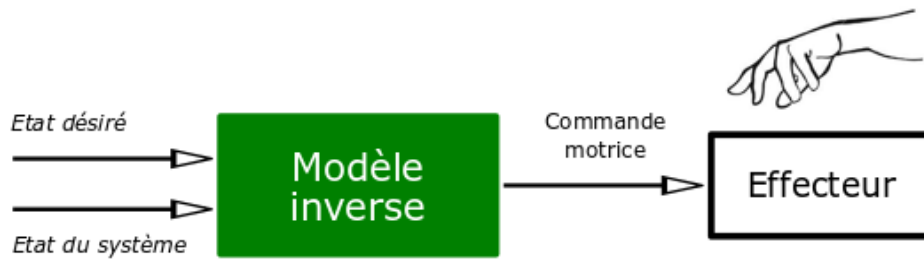


Figure 2 Schématisation du modèle interne inverse (inverse model). Son rôle est de fournir une commande motrice adaptée en fonction du mouvement désiré et de l'état du système. Adapté de Vercher et al., 2003.

1.1.2.2. Le modèle direct

Le modèle direct, ou *forward*, prédit les répercussions de l'ordre moteur en parallèle de l'exécution motrice, permettant d'ajuster la commande si la situation l'impose. Afin d'établir cette prédiction, le modèle interne direct recevrait en entrée une copie de la commande motrice, nommée copie d'efférence (flèche rouge sur la **Figure 3**). Sur la base de cette copie d'efférence, reflétant donc la commande motrice initiale, le modèle interne direct va prédire les conséquences sensorielles et dynamiques associées à l'action. Il est ici proposé que la détection de l'erreur liée à la commande motrice soit le fruit d'une comparaison entre les réafférences sensorielles associées au mouvement et la prédiction sensorimotrice établie par le modèle interne. L'écart entre réafférences et prédiction serait alors transmis, sous forme de signal d'erreur (flèche bleue sur la **Figure 3**), aux aires responsables de la programmation du mouvement, permettant de corriger et d'adapter ce dernier.

Dans le cas où l'individu, qui souhaite prendre un stylo dans un pot à crayons, voit celui-ci décalé vers la droite lors de l'exécution de son mouvement, la commande motrice initiale ne sera plus adaptée. Cependant, le modèle interne direct dont il est pourvu lui permet de simuler et prédire les conséquences de son action en fonction de son état. Une erreur sera ainsi détectée grâce au comparateur (cercle bleu et jaune dans la **Figure 3**), induisant une modification de l'ordre moteur et permettra de ce fait à l'individu de mouvoir son bras de manière appropriée, en direction du pot déplacé.

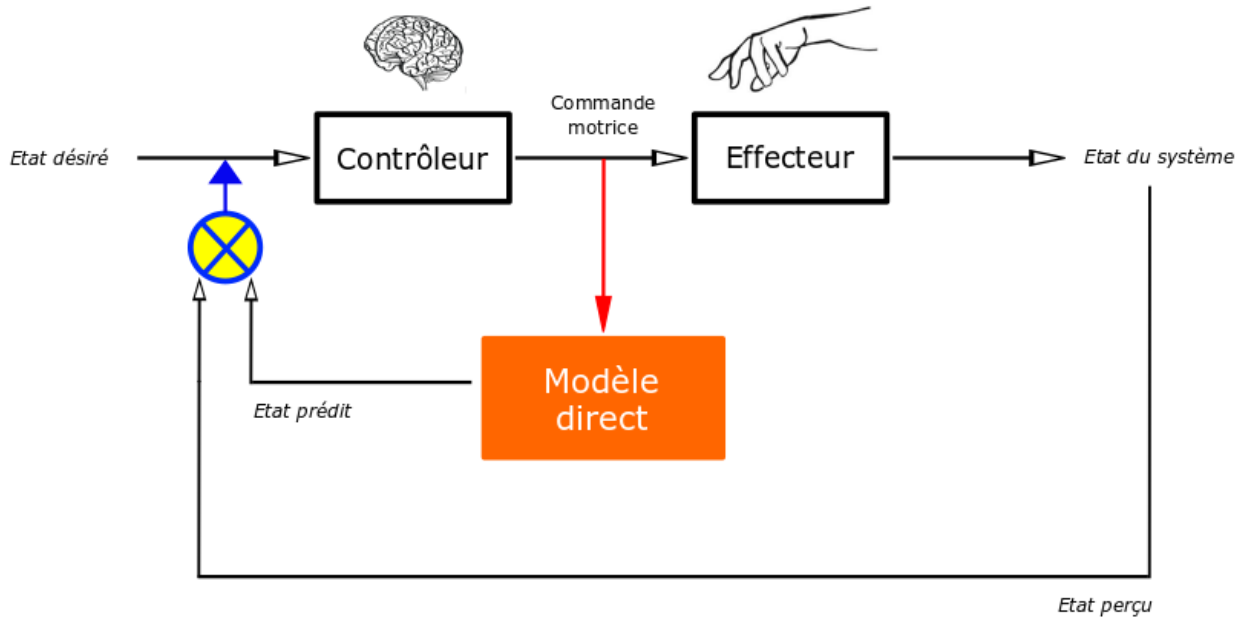


Figure 3 Schématisation du modèle interne direct (forward model). Sa mission consiste en la prédiction de l'état sensoriel de l'individu à partir de la copie de la commande motrice envoyée (flèche rouge) et de son état actuel. Si une différence est relevée entre l'état perçu et l'état prédit au niveau du comparateur (rond bleu et jaune), alors un message d'erreur est envoyé (flèche bleue) afin d'ajuster la commande motrice.

Ainsi, l'Homme est capable d'effectuer une grande diversité de mouvements sophistiqués au sein de contextes variés. La capacité que possède l'humain à s'adapter est rendue possible en considérant les stratégies de contrôle qu'il détient mais aussi grâce à la mise à jour de ses modèles internes. Cette actualisation, induite par ses interactions avec l'environnement, n'est possible qu'à condition de relever des informations sensorielles pertinentes.

1.2. Rôle des informations sensorielles

La perception de l'environnement ainsi que la connaissance de l'état du corps de l'individu jouent un rôle fondamental dans la réalisation de tâches motrices, aussi basiques soient-elles.

1.2.1. Une intégration multi-sensorielle

Chaque geste de la vie quotidienne suppose l'intervention de divers signaux sensoriels. L'ensemble des informations mis à disposition permettent à l'individu d'extraire des invariants directionnels l'aidant à se positionner dans l'espace mais également situer les objets environnants et interagir avec eux. Sur Terre, la verticale gravitaire dictée par la pesanteur terrestre fait partie de ces constantes qui planifient

l'organisation des êtres-vivants. Ainsi s'explique pourquoi la plante voit ses racines croître vers le bas alors que ses tiges se développent vers le haut et pourquoi les animaux s'orientent suivant le principe de géotactisme.

Plus concrètement, s'emparer d'un stylo posé sur une table implique d'identifier l'objet en termes de localisation, de forme et de poids entre autres. Cette étape passe généralement par la vision. Parallèlement, il est indispensable d'informer le SNC de la position du corps par rapport à la cible visée dans cet espace polarisé. Cette structuration dirigée permet aux fonctions vitales de l'organisme de s'exercer de façon optimale alors que les signaux proprioceptifs jouent un rôle déterminant durant cette phase. Enfin, une fois que le contact est établi entre le stylo et la main, les informations tactiles permettent d'adapter la saisie en ajustant la pression exercée par les doigts sur l'objet. Si les estimations initiales des propriétés de l'objet se révèlent être erronées, elles sont rapidement mises à jour grâce aux feedbacks sensoriels ; initiant ainsi des réponses correctives et actualisant la représentation interne des caractéristiques de l'objet (O'Shea & Redmond, 2021). La pesanteur s'exerçant également sur le stylo, il est indispensable que la prise en main soit adaptée en conséquence sous peine de laisser choir l'objet. L'intégration multi-sensorielle joue de ce fait un rôle de pivot entre la représentation extéroceptive (issue de la vision), la représentation par rapport au référentiel gravitaire et la représentation interne du corps (issue de la proprioception).

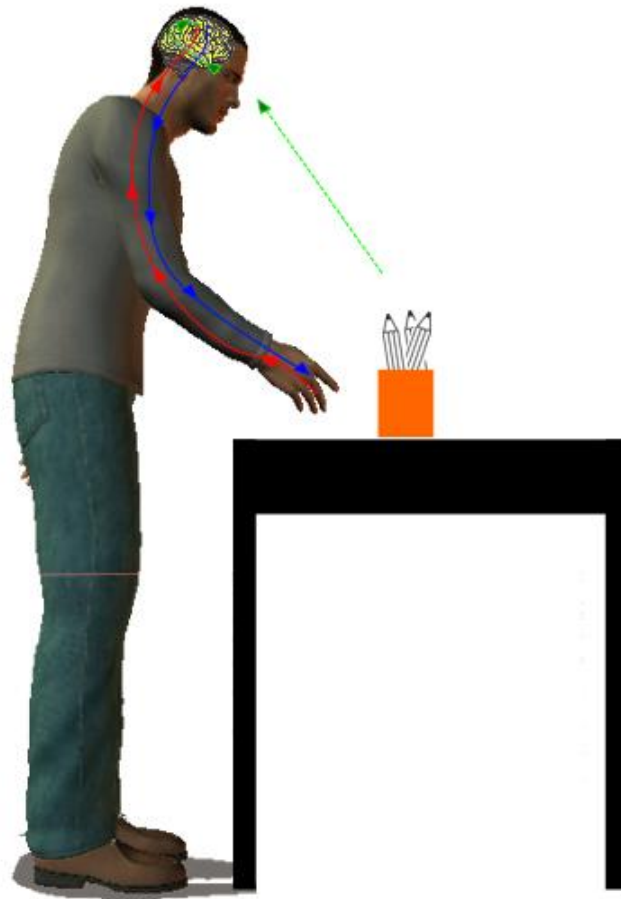


Figure 4 Schématisation de l'intégration multi-sensorielle au cours d'un mouvement de saisie. Les informations visuelles permettent de localiser le pot à crayons (en vert) alors que les données proprioceptives renseignent sur la position du corps (en rouge). À partir de l'ensemble de ces renseignements, les aires motrices planifient une commande, dirigée vers les muscles de l'avant-bras et de la main (en bleu). Une fois le crayon atteint, les récepteurs sensoriels envoient l'information au SNC (en rouge). Une évaluation des forces de préhension est effectuée, induisant au besoin une correction de l'ordre moteur en cas d'erreur dans le mouvement.

L'intégration multi-sensorielle fait référence à la combinaison issue de deux sens ou plus, qui interagissent entre eux et regroupent les informations dont chacun dispose individuellement. Ceci aboutit à une représentation robuste du contexte (Ernst & Bühlhoff, 2004). Compte tenu de son caractère variable, l'environnement est incertain. Pour s'adapter en permanence aux changements, les récepteurs sensoriels sont sollicités perpétuellement afin que le cerveau puisse mettre à jour les représentations du corps et de l'espace (Berthoz & Viaud-Delmon, 1999; Fetsch et al., 2012).

Grâce aux retours issus des différents récepteurs sensoriels, le cerveau est apte à construire une représentation interne fiable de la position de son corps et de l'environnement qui l'entoure et ce, de manière actualisée. L'usage de canaux d'informations variés suppose de croiser les données ; à l'origine d'une représentation rigoureuse de l'environnement tout en limitant le risque de message discordant ou bruité. D'autre part, l'utilisation simultanée de diverses sources sensorielles limiterait

l'impact des délais inhérents à l'acheminement et au traitement des informations sensorielles. L'intégration et l'implication des différents signaux sensoriels sont en effet spécifiques aux sens considérés (Crevecoeur et al., 2016). Si les retours proprioceptifs et visuels sont plus précis que d'autres réponses sensorielles, les premiers sont fournis plus rapidement que ceux issus de la vision. Ce flux de données disparates transmet ainsi un contexte unifié ; une fois que le cerveau a fusionné et transformé les informations relayées par l'ensemble des organes sensoriels.

L'utilisation des informations sensorielles dans le but de fournir une commande motrice sous-tend en effet des transformations sensorimotrices permettant de transformer des informations sensorielles en ordre moteur. Cette étape implique de modifier les coordonnées des diverses informations. En effet, si les messages visuels sont centrés sur l'œil, ceux relevant de la proprioception sont déterminés suivant la partie corporelle sur laquelle ils sont situés (*e.g.*, la main) alors que la commande est définie dans un contexte global : le corps. Le SNC doit donc procéder à plusieurs changements de cadre de référence (Paillard, 1971) pour déterminer la base sur laquelle la position du corps sera définie. Les interactions intermodales conduisent alors à une représentation cohérente du monde extérieur, autorisant le cerveau à produire des commandes motrices appropriées. Par ailleurs, il a été démontré que l'utilisation constante des retours sensoriels permettent au SNC de prendre en compte les altérations survenant lors de la préparation du mouvement ou pendant l'exécution de celui-ci via la mise en place d'ajustements de la commande motrice. Dans notre exemple d'atteinte de stylo, la combinaison des informations sensorielles permet ainsi de contrôler efficacement la trajectoire de la main lorsque celle-ci est dirigée vers l'objet. L'intégration multi-modalitaire donne lieu à un tableau décrivant plus précisément la situation comparativement aux informations issues d'un seul organe sensoriel (Brown et al., 2003). Pour autant, chaque élément sensoriel issu des multiples récepteurs n'a pas le même impact dans cette intégration multi-sensorielle.

1.2.2. Pondération des différentes informations sensorielles

Le poids attribué à chaque sens tient compte de la précision des informations délivrées par les différents organes. Plus le système considérera que la fiabilité d'une donnée sensorielle est accrue, plus celle-ci aura d'impact dans l'intégration multi-sensorielle. L'influence des diverses informations sensorielles est de ce fait inégale. Cette fluctuation est relative à l'action et l'environnement considérés mais également fonction de la disponibilité d'autres signaux sensoriels. La manière dont le cerveau assimile l'ensemble de ces données manifeste d'un processus bayésien ; menant à un raisonnement optimal plausible en présence d'incertitudes.

Les récepteurs sensoriels sont assaillis par les innombrables informations issues de l'environnement. Afin d'en tirer parti au maximum, l'Homme doit ainsi faire un tri parmi les multiples données à sa disposition. Le poids alloué aux divers sens varie de ce fait suivant l'individu. Celui-ci va en effet examiner ces signaux et effectuer une sélection en fonction de paramètres qui lui sont propres (*e.g.*, en termes d'expérience antérieure, d'objectif à atteindre, ...). La relation entre l'individu et son environnement à un instant donné va donc également impacter la répartition de la charge sensorielle.

Dans le cas de la manipulation manuelle d'objet, les retours issus de la proprioception ou de la vue jouent un rôle prépondérant malgré le fait que d'autres feedbacks puissent influencer sur la façon d'utiliser l'objet. La pondération sensorielle inhérente à un mouvement volontaire varie au cours de la production de celui-ci. Dans le cas d'un mouvement dirigé, il est tout d'abord nécessaire de localiser l'objet en question, situé dans un environnement gravitaire terrestre. Les informations visuelles servent massivement pour parvenir à cette étape. La perception de la position de la main se fait via les afférences proprioceptives. Ces informations sont primordiales pour construire une représentation mentale de la main, indispensable pour planifier de manière optimale le mouvement. Néanmoins, la vision joue par ailleurs un rôle dans la planification motrice, en supplémentant les informations proprioceptives. Des études ont en effet démontré que le fait de voir le membre impliqué dans la tâche avant d'initier le mouvement permet de réduire les imprécisions lors d'un exercice de pointage (Desmurget et al., 1997). La combinaison visuelle et proprioceptive, qui permet ainsi d'estimer de façon unique et plus précise la position de l'effecteur, a une large incidence lors de la planification du mouvement (Sarlegna & Sainburg, 2009). Les informations sensorielles servent également à corriger, si besoin, les erreurs durant l'exécution du mouvement (Sarlegna & Mutha, 2015). L'absence de retour visuel durant l'exécution de la commande motrice a en effet démontré une diminution de la performance comparativement à une situation où la rétroaction visuelle est possible.

Ce besoin de mise en commun entre informations visuelles et proprioceptives traduit en fait une flexibilité autorisant le système à s'adapter aux multiples variations de l'environnement. Comme souligné plus haut dans ce manuscrit, l'alignement des représentations issues des différents récepteurs sensoriels est un prérequis pour leur traitement optimal. Cet ajustement serait conséquent à la motricité volontaire qui, au fur et à mesure des expériences, favorise une adaptation (Miall & Wolpert, 1996). Des études précédentes ont démontré qu'en l'absence de réactualisation via la vision ou le mouvement, la position de la main ressentie via les récepteurs sensoriels dérive dans le temps (Desmurget & Grafton, 2000). Motricité et sensations sont donc intimement liées.

1.3. Amélioration des performances motrices

L'apparente aisance avec laquelle l'Homme réalise un vaste répertoire de mouvements cache en réalité une véritable complexité. Produire un mouvement, aussi facile soit-il, impose une harmonisation dans l'utilisation des muscles et articulations composant le corps humain. Cependant, cette coordination n'est pas innée mais s'acquiert grâce à l'apprentissage, qui associe pratique et expérience pour conduire à des changements durables au niveau des habiletés motrices (Schmidt, 1988). Ainsi, le résultat de l'adaptation du système face aux contraintes auxquelles il est confronté est lié à la capacité d'atteinte d'un but fixé et ce, de manière efficace et efficiente. Compte tenu du fait que l'apprentissage résulte de la pratique motrice, diverses techniques ont fait leurs preuves, parmi lesquelles se distingue l'apprentissage par répétitions.

1.3.1. Répétition et mouvement

La répétition du geste permet, à travers les adaptations qu'elle produit dans le cerveau, de modifier les propriétés de celui-ci. Dans ces conditions, le mouvement devient davantage optimal. Diedrichsen et collaborateurs ont ainsi démontré en 2010 que la réplique d'un mouvement, qu'elle soit active ou passive, permet de bouleverser sa trajectoire (**Figure 5**). Après avoir demandé aux participants de pointer 15 fois en direction d'une même cible, un robot a été utilisé pour guider les participants dans leur mouvement lors de 15 nouvelles tentatives. Durant ces pointages passifs, le mouvement était quelque peu dévié, sans que les participants s'en rendent compte. Lors du bloc d'essais suivant, alors que les mouvements n'étaient plus contraints par le robot, une déviation induite par les précédents mouvements, fut néanmoins observée.

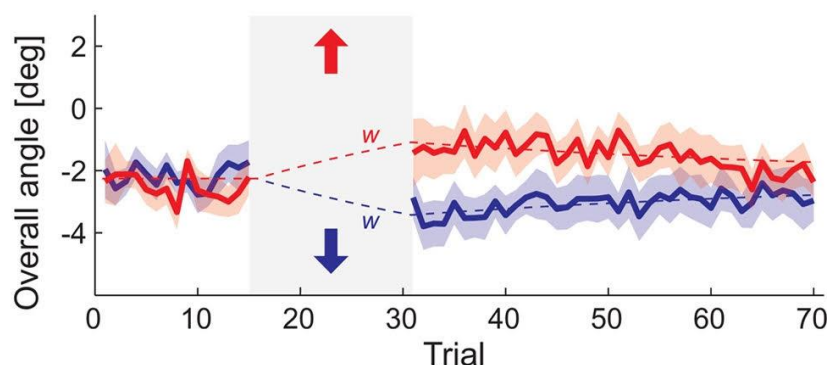


Figure 5 Angle du mouvement observé lors d'une tâche de pointage. Durant les essais 15 à 30 (matérialisés par le rectangle gris), le robot déplaçait la main du participant suivant une trajectoire inclinée de 8° vers la droite (en rouge) ou vers la gauche (en bleu). Une modification de la trajectoire du mouvement est observée durant les premiers essais après l'utilisation du robot. Les lignes pointillées représentent l'angle de mouvement prévu. D'après Diedrichsen et al., 2010.

L'expérience acquise par la reproduction d'un même geste permet d'acquérir des automatismes. Sous couvert que les défauts soient corrigés durant la réplication du mouvement, répéter une action renvoie à un perfectionnement du contrôle moteur, notamment en termes de préparation de commande, d'exécution mais aussi d'anticipation ou de régulation via la correction de l'instruction motrice au besoin. L'acquisition conséquente d'habiletés motrices se caractérise par une augmentation du degré d'automatisation du geste mais également par une forte capacité d'adaptation à une situation contraignante et en perpétuelle évolution. Grâce à la réitération d'un même mouvement, l'humain est capable de trier les informations sensorielles pertinentes à l'action. L'utilisation des retours sensoriels se fait donc de manière plus rapide et réorganisée. L'individu habitué à répéter une même tâche opère de ce fait comme étant un expert comparativement à un sujet novice ou débutant. Au fur et à mesure des répétitions, la variabilité intra-individuelle, inhérente à la redondance caractéristique du mouvement humain, diminue de même que le coût attentionnel propre à son exécution. Cette baisse se traduit par une augmentation de la capacité de traitement en parallèle, présentée par l'amélioration des performances dans des expériences en double-tâche (Fisk & Schneider, 1984).

La reproduction assidue d'un même mouvement conduit au perfectionnement de la performance motrice. L'analyse du temps de réaction (Robertson, 2007), de la vitesse d'exécution (Ariani et al., 2020), de la précision (Gentili et al., 2006) du geste sont autant de facteurs mesurables permettant d'apprécier l'effet de la répétition sur le mouvement. Au-delà de son impact sur l'action en elle-même, la répétition du geste permet également un transfert des compétences sensorimotrices acquises sur des tâches similaires ; ouvrant ainsi le champ des possibles.

1.3.2. Impact de l'imagerie motrice

Le moyen le plus efficace pour adapter et améliorer ses apprentissages réside dans la répétition du mouvement. Néanmoins, la pratique physique, bien que primordiale, n'est pas la seule solution existante pour perfectionner ses capacités motrices. Une technique alternative, largement employée dans les domaines du sport de haut niveau et de la réhabilitation motrice fonctionnelle, a fait ses preuves sur l'amélioration de la performance motrice et ce sans production de mouvement : l'imagerie motrice.

Cette méthode, complémentaire à la pratique physique, consiste en la simulation mentale d'une action sans sortie motrice associée ; *i.e.*, sans contraction concomitante (Papaxanthis et al., 2002). Bien qu'aucune manifestation physique ne soit observable, on constate néanmoins une activité

musculaire supérieure à celle de repos au niveau des muscles impliqués dans le mouvement imaginé (Lotze & Halsband, 2006) ainsi qu'une réponse physiologique corrélée à l'intensité de l'effort imaginé. Au même titre que la pratique physique, qui engendre des adaptations neuronales soutenant l'acquisition et la consolidation des habiletés motrice, la pratique basée sur l'imagerie motrice mène à des adaptations au sein du système sensorimoteur. Selon Jeannerod (2001), le mouvement imaginé serait de ce fait fonctionnellement équivalent au mouvement réellement exécuté, sous couvert de l'inhibition de l'envoi de la commande en direction des effecteurs et de l'absence de retours sensoriels.

Compte tenu du fait que l'imagerie motrice ne conduise pas à un mouvement physiquement exécuté, il est impossible d'analyser les paramètres cinématiques associés et les comparer aux données inhérentes au geste réel. Néanmoins, d'autres paramètres renseignent sur les similitudes entre simulation mentale et exécution réelle. Ainsi, on retrouve une équivalence temporelle, nommée également isochronie (Guillot & Collet, 2005; Papaxanthis et al., 2012) ainsi qu'une implication corticale et sous-corticale comparable (Hétu et al., 2013) entre mouvements réels et imaginés. Des études antérieures ont noté que la simulation mentale d'un mouvement sans consigne particulière répond aux mêmes lois que la réalisation réelle de ce mouvement tout en respectant les exigences biomécaniques liées au corps humain et ce, même en présence de contraintes externes (Papaxanthis et al., 2002). En demandant aux participants de réaliser et d'imaginer des mouvements dans deux plans (*i.e.*, sagittal et horizontal), suivant trois conditions de chargement du bras (*i.e.*, sans masse, +1 kg et +1.5 kg), les auteurs ont observé une congruence temporelle entre les deux types de mouvement. Leurs résultats montrent donc que les contraintes inertielles et gravitationnelles sont incorporées avec précision dans le processus d'imagerie motrice. Il a par ailleurs été observé que les mouvements réels et imaginés sont gouvernés par des relations d'amplitude-précision similaire (Decety & Jeannerod, 1996). Ainsi s'explique pourquoi Decety et Michel ont observé en 1989 que le temps nécessaire pour écrire est analogue à celui pour imaginer l'action d'écrire chez un même individu.

La mentalisation du geste se décompose suivant deux grandes modalités ; en fonction du type d'imagerie utilisé. Dans la configuration de mentalisation visuelle, aussi appelée imagerie motrice visuelle, l'individu se voit en train d'accomplir le mouvement. Il peut donc être spectateur (3^{ème} personne) ou acteur (1^{ère} personne). Dans le cas de l'imagerie motrice kinesthésique, l'individu ressent les sensations qui accompagnent le mouvement. Il ne peut alors être qu'acteur. De manière illustrée, l'imagination d'un mouvement de balancier du bras dans la condition visuelle peut impliquer que l'individu « sorte de son corps » afin de se faire face à lui-même et voir son bras se balancer. Dans le cas de l'imagerie kinesthésique, la personne ressent ses muscles se contracter pour effectuer les allers et retours du balancier alors qu'en réalité, son bras est en position de référence ; à savoir relâché le

long du tronc. Dans les deux cas, la représentation mentale du geste fait appel à la réactivation de sensations liées à l'action et évoquées lors d'expériences antérieures.

Pour conclure, et au vu des résultats présentés dans cette partie, l'imagerie motrice se révèle être une approche intéressante pour développer ses capacités, maximiser ses performances ou être utile en rééducation. Simuler mentalement une action représente un outil de choix dont les applications vont bien au-delà des domaines sportif ou lié à la santé. En effet, cette technique serait également un moyen utile pour préparer les individus dans leur confrontation à un environnement extrême. Par exemple, la pratique mentale de mouvement pouvant s'apparenter au test de time up and go (*i.e.*, se mettre debout, marcher, se retourner avant de repartir pour s'asseoir sur une chaise) contribuerait à améliorer les capacités de verticalisation et de marche chez les astronautes lors de leur retour sur Terre (Bock et al., 2015).

En résumé,

Nous avons vu dans ce premier chapitre du cadre théorique que l'Homme est capable d'effectuer bon nombre d'actions plus ou moins complexes, lui permettant d'évoluer de manière adéquate avec l'environnement qui l'entoure. L'aisance dont il fait preuve n'est cependant qu'apparente puisque sa motricité volontaire résulte en fait d'un processus délicat. L'individu est en effet un outil de prises d'informations sensorielles qui, assisté par des bases de connaissances stockées dans le cerveau, est capable de structurer un ensemble de réponses motrices, adaptées aux caractéristiques de la tâche. Les segments corporels répondent ainsi à une commande spécifique, pouvant être améliorée grâce à diverses techniques telles que la répétition du geste ou l'imagination de celui-ci. Fort heureusement, le système est capable de s'adapter aux variations de l'environnement.

Le chapitre suivant de ce cadre théorique s'intéresse spécifiquement à l'optimisation du contrôle moteur volontaire, et plus particulièrement aux mouvements dirigés vers une cible. Une attention particulière est portée sur la prise manuelle, largement employée dans les activités de la vie quotidienne.

Chapitre 2 : Principes fondamentaux du mouvement humain appliqué au membre supérieur

Le contrôle moteur est un processus complexe dans lequel le cerveau joue un rôle essentiel. C'est lui qui, à travers les commandes envoyées vers les muscles, va activer et coordonner les membres engagés dans le mouvement. Ce mécanisme, particulièrement important dans notre vie quotidienne, implique la coordination de multiples informations sensorielles et motrices, qui sont généralement redondantes et qui peuvent être bruitées.

2.1. Contrôle optimal

Le nombre conséquent d'articulations et de muscles (*i.e.*, plus de 200 et 600 respectivement) constituant le corps humain lui confère une large liberté pour se mouvoir. Réaliser une tâche motrice, aussi simple soit-elle, impose le contrôle des différents segments corporels qui peuvent être coordonnés de multiples façons. Accomplir une action suppose donc un traitement complexe de la part du système pour parvenir à une commande optimale. De manière illustrée, l'individu qui se saisit d'un stylo rangé dans un pot à crayons se verra offrir une multitude de combinaisons possibles pour utiliser son bras compte tenu des sept degrés de liberté offerts par les articulations de l'épaule, du coude et du poignet d'une part et de la position de l'objet déterminée par seulement trois paramètres d'autre part. Malgré la complexité inhérente à l'infinité de résolutions se présentant au SNC (Bernstein et al., 1967), celui-ci est capable de passer outre ce problème en choisissant une issue unique. Ainsi, le sujet engagé dans la prise en main du stylo suivra une trajectoire quasi-rectiligne avec son bras alors que divers schémas d'activation sont envisageables pour atteindre la cible. Le choix final se base sur une synthèse de solutions qui se veut être la plus efficace et la plus idéale possible ; indépendamment de la personne qui réalise la tâche. Autrement dit, le cerveau optera pour le procédé permettant d'atteindre son but avec un faible risque d'erreur tout en minimisant le coût énergétique. Plusieurs recherches étudiant le contrôle moteur ont permis d'aboutir sur des caractéristiques invariantes du mouvement basé sur l'optimisation de divers paramètres (Berret et al., 2008).

2.2. Adaptations sensorimotrices

Afin de produire des mouvements efficace et précis en toute circonstance, il est indispensable que notre système nerveux s'adapte en permanence sans quoi les commandes motrices générées seraient obsolètes. L'Homme voit son corps évoluer perpétuellement. La taille de ses membres augmente considérablement durant la croissance alors qu'une dégénérescence de ses capacités consécutive, entre autres, à une fonte musculaire ou un allongement du délai de traitement de l'information, apparaît avec l'avancée en âge. Le système prend en compte toutes ces modifications afin de produire une motricité adéquate. Néanmoins, elles ne sont pas les seules à intervenir dans les adaptations sensorimotrices puisque les évolutions survenant au sein de l'environnement sont également considérées. Ainsi s'explique pourquoi les astronautes sont capables de se déplacer et de réaliser des gestes de précision à l'intérieur de la station spatiale ou lors d'une sortie extravéhiculaire alors que l'espace est un milieu complètement différent de celui que nous connaissons sur Terre.

Les réorganisations sensorimotrices, fondamentales au contrôle moteur, ont largement fait l'objet d'études en laboratoire, généralement réalisées en trois phases (PRE-PER-POST perturbation). Le paradigme de la tâche de pointage est souvent exploité pour analyser la capacité d'adaptabilité du système en comparant les différentes performances relevées. Ainsi, la première phase (PRE) mesure la performance de base des sujets testés, en absence de tout bouleversement. La seconde étape (PER) fait état de modification externe, *e.g.*, du champ de force, à l'origine de désordres dans la motricité du sujet.

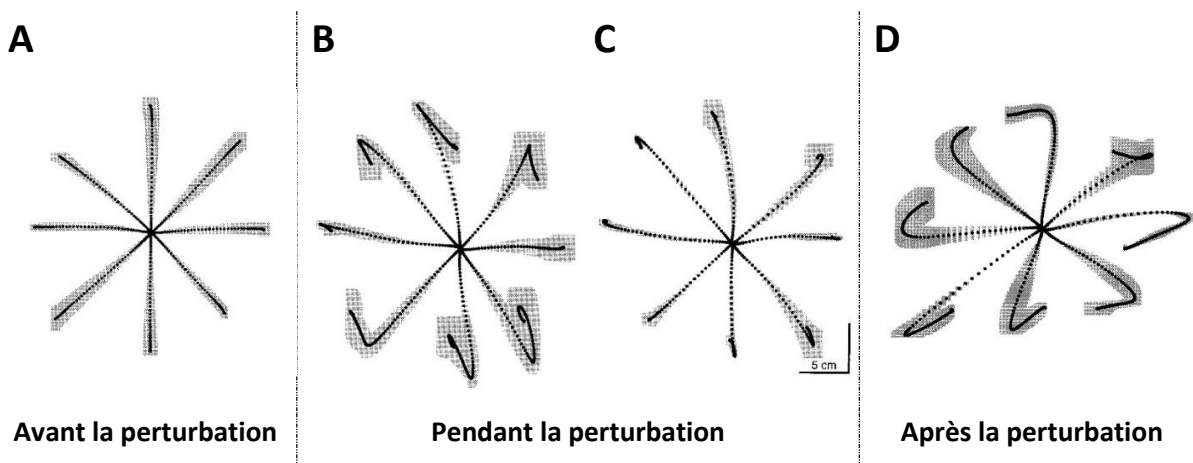


Figure 6 Trajectoire de la main durant une tâche de pointage ; (A) avant l'application de la perturbation, pendant l'administration du champ de force perturbateur ((B) au 1^{er} essai vs. (C) au 250^{ème} essai) et (D) de nouveau en absence de perturbation. D'après Shadmehr et Mussa-Ivaldi (1994).

Shadmehr & Mussa-Ivaldi ont ainsi montré en 1994 que l'addition locale d'une force pendant le mouvement de pointage, rectiligne et parfaitement maîtrisé en phase PRE (**Figure 6A**), conduit à une déviation de la trajectoire et une diminution de la précision (**Figure 6B**). Néanmoins, cette modification n'est pas définitive puisqu'à mesure des essais, les trajectoires deviennent de nouveau droites et les pointages plus précis (**Figure 6C**) ; traduisant une adaptation des participants à la perturbation. Durant la troisième et dernière phase (POST), lorsque le champ de force est rétabli à la normale (de manière similaire à la phase PRE), des erreurs sont observables dans le sens opposé à celles relevées durant la phase PER (**Figure 6D**). Ces effets secondaires disparaissent après quelques essais. Ces expériences montrent ainsi que les individus sont capables de s'adapter à une modification du champ de force, sous couvert d'une transition progressive. Si les changements observés pendant la phase appliquant la perturbation (PER) témoignent d'une adaptation, les transformations durant la phase POST attestent d'une désadaptation au champ de force inhabituel exécuté. Malgré une réadaptation aux conditions standards (i.e., en absence de perturbation), une trace du processus d'adaptation demeure ; comme en témoigne la vitesse plus rapide à laquelle l'individu s'acclimate à une nouvelle présentation de champ perturbateur.

2.3. Cas des mouvements dirigés

Compte-tenu de la complexité du mouvement humain, les études qui s'y intéressent explorent principalement les gestes relativement simples avant de poser des conclusions globales. Ainsi, de nombreuses études se sont portées sur l'analyse de mouvements volontaires effectués avec le membre supérieur et orientés vers un but. Les tâches d'atteinte ou de pointages de cible sont largement utilisées, limitant usuellement les degrés de liberté mobilisés à l'épaule et/ou le coude. Ces mouvements ont ainsi permis de démontrer des invariances caractéristiques de ce type de gestuelle, décrites dans les prochaines sous parties.

2.3.1. Propriétés cinématiques

Le profil de vitesse d'un mouvement de pointage se décrit de manière symétrique, suivant une « cloche ». Le profil d'accélération, qui s'accorde suivant le profil de vitesse, se décompose en deux phases opposées. La première partie, présentant l'accélération, s'étend entre le début du mouvement et se termine lorsque l'accélération est nulle, coïncidant avec le pic de vitesse. La seconde période de

ce profil traduit quant à lui le ralentissement du mouvement, suivant le principe de décélération qui s'étire entre le pic de vitesse et la fin du mouvement (**Figure 7**).

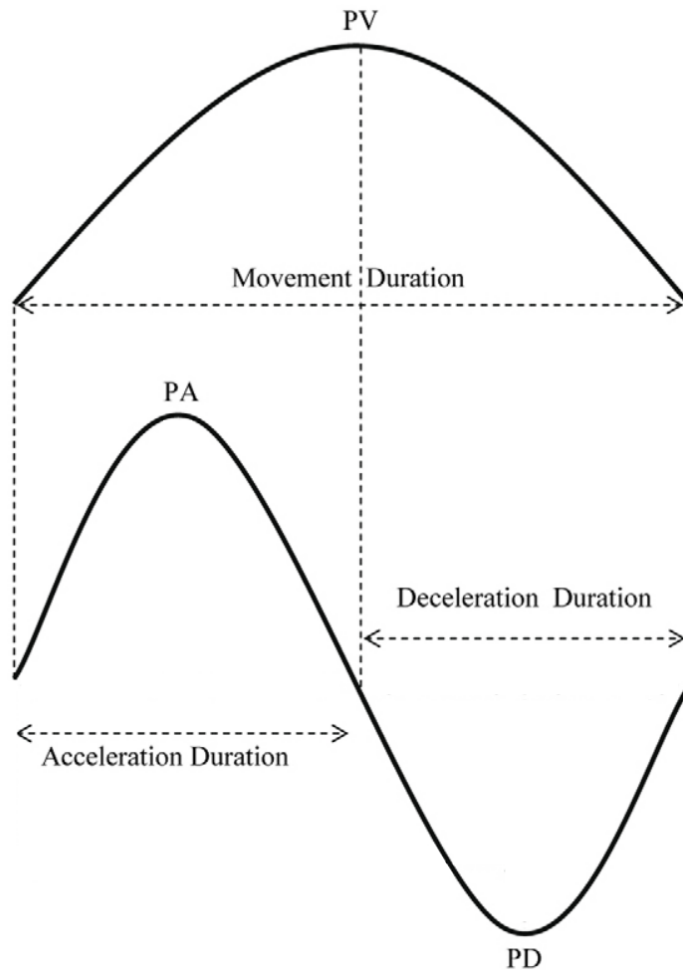


Figure 7 Profils de vitesse (panel supérieur) et d'accélération (panel inférieur) d'un mouvement d'atteinte. Plusieurs paramètres peuvent être tirés de ces représentations tels que les pics de vitesse (PV), d'accélération (PA) et de décélération (PD) mais également les durées du mouvement, d'accélération et de décélération associées. Adapté de Gaveau et Papaxanthis (2011).

Les nombreuses études portant sur les mouvements dirigés ont mis en évidence que le profil de vitesse diffère suivant l'orientation du geste (Gaveau et al., 2016; Gaveau & Papaxanthis, 2011; Gentili et al., 2007). Si les mouvements horizontaux présentent des durées d'accélération et de décélération équivalentes, la dissemblance est particulièrement retrouvée dans le cadre de mouvements verticaux. En effet, plusieurs auteurs ont observé qu'un déplacement mono-articulaire mené vers le haut atteint son pic de vitesse plus précocement qu'un mouvement effectué dans la direction opposée (**Figure 8**). De ce fait, la durée de décélération est davantage longue par rapport au temps d'accélération pour les mouvements orientés vers le haut. Inversement, dans le cas d'un geste conduit vers une position basse, la phase d'accélération est étendue comparativement à celle où le

mouvement est ralenti. La modulation de la cinématique du bras en fonction de la direction considérée témoigne de la prise en compte d'une variable par le SNC : la gravité ; particulièrement développée dans le Chapitre 3. En conséquence, le système considère l'action ambivalente de la force gravitaire (*i.e.*, freinage/accélération) dans la programmation de ses mouvements vers le haut et vers le bas respectivement. La verticalité, centrale dans le contrôle moteur, est continuellement prise en compte dans toutes les activités. Tirant profit des avantages liés à l'influence de la gravité et pour répondre à un souci d'économie d'énergie (Berret et al., 2008), le SNC allonge la phase de décélération des mouvements qui vont vers le haut, c'est-à-dire dans le sens inverse de l'attraction gravitaire, pour optimiser l'effet opposant de la gravité sur le geste. A contrario, le système diffère l'atteinte du pic de vitesse pour les mouvements dirigés vers le bas afin de bénéficier de l'impact de la pesanteur sur la gestuelle, dirigée dans le même sens (Papaxanthis et al., 1998).

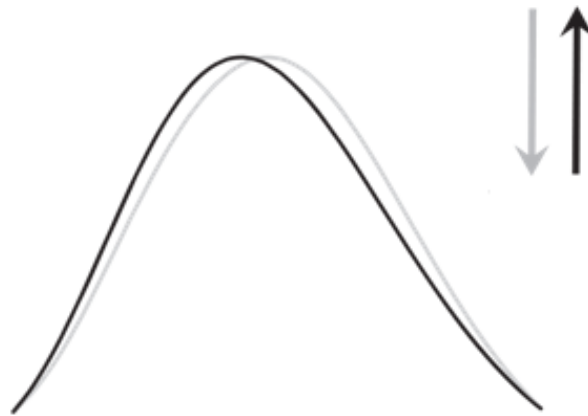


Figure 8 Asymétrie directionnelle de profils de vitesse pour des mouvements dirigés vers le haut (en noir) et vers le bas (en gris). Adapté de Gaveau et al. (2014).

Au-delà des lois immuables cinématiques décrites précédemment, d'autres invariants régissent le contrôle moteur et impliquent le versant dynamique du geste, qui décrit les forces et les couples s'exerçant sur le corps, à l'origine du mouvement.

2.3.2. Propriétés dynamiques

Les activations musculaires suivent une organisation temporelle spécifique qui s'organise suivant trois phases. L'initiation du mouvement résulte de la contraction du muscle agoniste. Le ralentissement du geste, conséquent à l'activation du muscle antagoniste, survient en seconde étape avant une dernière bouffée d'activation de l'agoniste. Cette structuration s'illustre pour un mouvement du bras vers le haut par la mobilisation successive du biceps puis du triceps et de nouveau du biceps (Cooke & Brown,

1994). Cette temporalité particulière est retrouvée en toute situation ; quand bien même la vitesse et l'amplitude du geste varient.

Au même titre de la variation des indicateurs cinématiques en fonction de la direction du geste, la chronologie suivant laquelle les muscles se contractent évolue également. Les asymétries décrites dans le §2.3.1 résultent en effet des activations musculaires. La présence du champ gravitaire induit une force externe dont l'individu doit prendre en compte à chaque instant afin d'optimiser sa gestuelle, en plus des forces d'inertie liées à la vitesse et l'accélération du membre au cours du mouvement. De ce fait, les activations musculaires lors un mouvement vertical sont quelque peu modifiées suivant la direction du mouvement (*i.e.*, s'appliquant ou s'opposant à la verticale gravitaire).

2.3.3. Conflit vitesse-précision

Malgré les propriétés stationnaires du mouvement énoncées plus haut, le temps de déplacement nécessaire au pointage varie en fonction des caractéristiques de l'élément à atteindre. Dès la fin du XIX^{ème} siècle, Woodworth exposa le lien qui associe la vitesse d'exécution et la variabilité du geste. D'après ces premiers travaux, la durée d'exécution d'un mouvement précis et rapide de la main est fonction de la justesse requise et de l'amplitude du geste. Ainsi, un geste précis serait davantage lent alors qu'un mouvement accompli rapidement verrait sa précision amoindrie. Ce principe, connu sous le terme de « conflit vitesse-précision » a été étudié de façon précise par Fitts dans les années 50 grâce à une tâche de pointage durant laquelle les participants visaient alternativement deux cibles autant de fois que possible durant un temps limité. Selon les conditions expérimentales, les cibles étaient plus ou moins éloignées (2 à 16 pouces) et plus ou moins grosses (0.5 à 2 pouces). L'auteur prédit que le temps nécessaire pour effectuer le mouvement est une fonction linéaire entre l'amplitude du geste à réaliser et la taille de la cible. Autrement dit, plus l'indice de difficulté sera élevé (*i.e.*, une cible de petite taille et/ou éloignée), plus la quantité d'indications nécessaires pour programmer une commande motrice optimale sera grande.

Les travaux de Woodworth, servant de base à ceux de Fitts, ont ainsi abouti sur une loi gouvernant nos activités motrices, et particulièrement celles dirigées vers un objectif. L'auteur postule que la mesure de difficulté d'un mouvement de pointage peut se faire grâce à la capacité de traitement de l'information par le cerveau (Fitts, 1954). Le système, qui analyse des informations sensorielles en entrée, libère des réponses comportementales (*i.e.*, les mouvements) en sortie. Cette capacité n'est néanmoins pas illimitée. Le temps requis pour effectuer une action est fonction de la quantité d'informations disponible. Plus la complexité est grande (*i.e.*, dans le cas d'une cible petite et/ou

éloignée), plus la quantité d'informations à examiner est importante. En assumant que la transmission des données est bruitée entre l'entrée et la sortie, il faudra du temps pour extraire l'indication pertinente parmi le bruit et ce, d'autant plus lorsque l'indice de difficulté est élevé. Être précis suppose donc qu'il n'est pas possible de dépasser une certaine vitesse maximale. Dans le cas où la vitesse est augmentée, la performance devient davantage approximative puisque le cerveau n'est plus en capacité de gérer convenablement le traitement des informations.

2.4. Cas de la prise manuelle

La main est un outil très perfectionné, mais complexe, situé à l'extrémité des membres supérieurs, faisant suite aux poignets. Cette partie de l'anatomie humaine est pourvue d'une grande richesse fonctionnelle, permettant de réaliser une grande quantité de mouvements et d'actions. Son utilisation est au cœur de nos interactions avec l'environnement qui nous entoure. Richement dotée de capteurs sensoriels, la main est le siège d'innombrables informations renvoyées vers le système nerveux central. Ce dernier va alors générer un traitement efficace de l'information pour engendrer une réponse motrice adaptée.

La capacité à saisir un objet avec la main a été acquise par l'Homme au cours de son évolution. Ce qui distingue l'Homme des autres primates réside dans la plus grande précision que fait preuve l'Homme dans la maniabilité des objets avec ses doigts. L'écriture en est un parfait exemple. La bonne position de la main et des doigts est acquise grâce à des exercices kinesthésiques et de motricité fine dès le plus jeune âge. Les mouvements rapides et précis des doigts, qui permettent une dextérité adéquate en fonction de la tâche à réaliser, est essentielle à la tenue du crayon.

Au-delà de son caractère exécutoire indispensable à notre survie, la main est également un récepteur sensoriel sophistiqué. En effet, elle capte de nombreuses informations indispensables à la bonne exécution de l'action en elle-même. Par exemple, en saisissant une pomme, la main détecte sa forme, sa texture et sa masse pour adapter sa prise afin d'être stable.

2.4.1. La main, siège de nombreux récepteurs

La main est composée de différents capteurs sensoriels situés plus ou moins profondément dans les couches de la peau (**Figure 9**) et réagissant différemment selon le type de sollicitation. Ces récepteurs permettent de transmettre les stimuli à la moelle épinière en les convertissant en signaux électriques. La moelle épinière va alors acheminer l'information jusqu'au cerveau, qui va traiter et intégrer les

messages sensoriels. De ce fait, la main, à travers la peau qui la recouvre, possède une aptitude sensorielle incroyable, au même titre que les autres organes liés aux sens tels que les yeux ou les oreilles.

Notre capacité à ressentir le monde, à la fois intérieur et extérieur, via le toucher fait ainsi appel à différents capteurs. Parmi ceux-ci, on retrouve -entre autres- de la couche la plus superficielle à la plus profonde, les corpuscules de Meissner qui perçoivent la vitesse à laquelle la peau s'enfonce sous l'effort, les cellules de Merkel qui détectent la pression tant que celle-ci est maintenue, les corpuscules de Ruffini qui captent les étirements prolongés et les corpuscules de Pacini qui réagissent aux vibrations courtes.

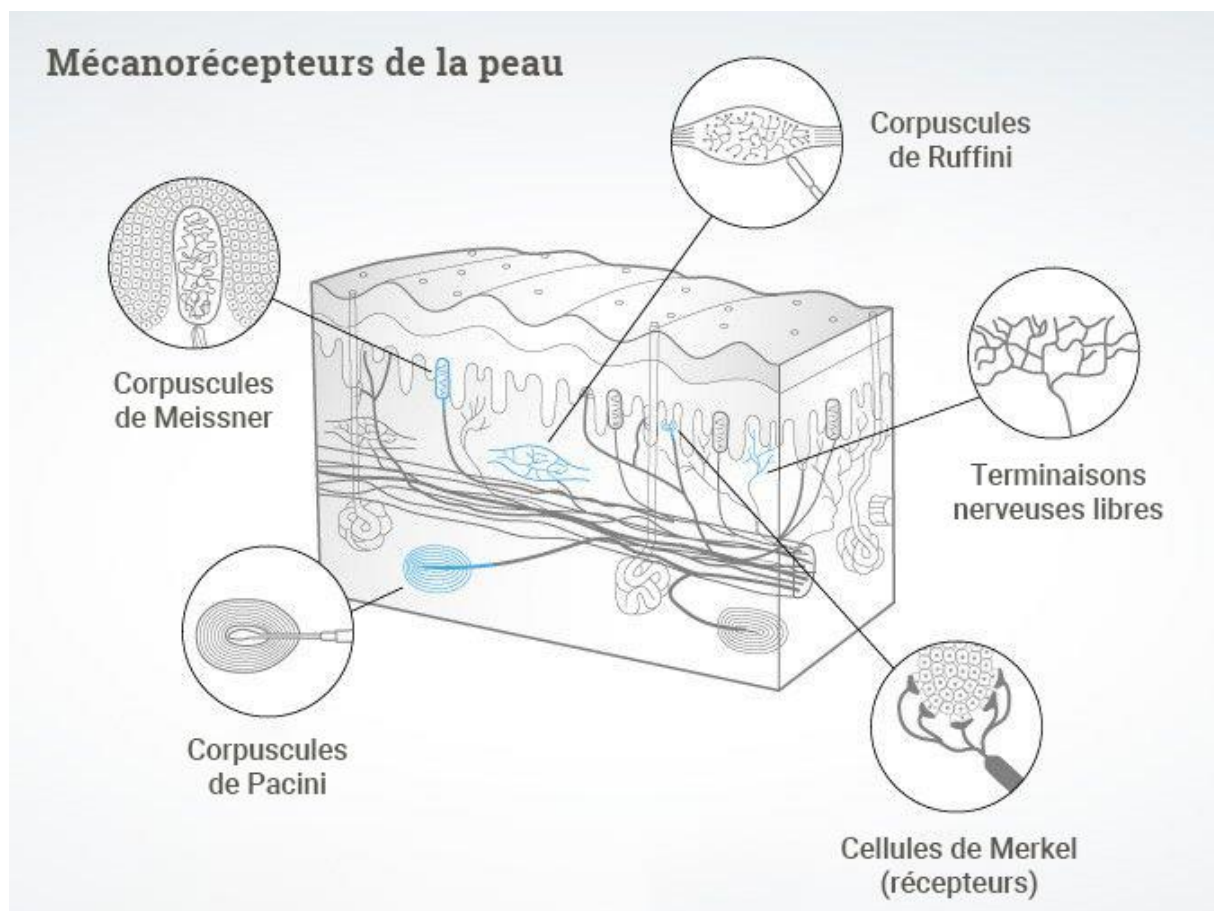


Figure 9 Coupe transversale de la peau et représentation de ses mécanorécepteurs. Source : www.dasgehirn.info

2.4.2. Complexité de la préhension

La préhension d'un objet correspond à la prise en main de celui-ci ; que ce soit pour estimer ses caractéristiques, pour le déplacer ou pour le manipuler. La préhension consiste en l'application avec la main de forces efficaces sur l'objet pour réaliser une tâche donnée, dans un contexte particulier. Bien que nous manipulions un nombre considérable d'objets chaque jour de manière aisée, la préhension

est une tâche compliquée. Elle implique donc un nombre immense de postures manuelle à maîtriser et nécessite une coordination de tous les instants. En effet, pour organiser une manipulation précise, le SNC doit prendre en compte les propriétés intrinsèques de l'objet (*e.g.*, sa taille, sa forme, sa texture) pour les mettre en commun, entre autres, avec les caractéristiques biomécaniques de la main (O'Shea & Redmond, 2021). Se saisir d'un stylo dans un pot à crayons et écrire sont des opérations qui se font aisément, sans impliquer beaucoup d'énergie pour réfléchir à l'organisation des différentes étapes de l'action. Cette faculté est le résultat d'un travail de longue haleine, commencé dès nos plus jeunes années. L'utilisation de nos mains, au contact de différentes textures et contextes, nous a permis de construire un éventail de possibilités, pouvant être rappelé afin de prédire par la suite les conséquences de l'action. Cette capacité nous aide ainsi à développer notre aptitude à effectuer des mouvements complexes. Les petits objets peuvent être manipulés avec précision grâce à notre habilité à planifier et contrôler précisément et indépendamment les forces et mouvements exercés par nos doigts en fonction du but de la tâche à accomplir et des caractéristiques de l'environnement.

Les configurations de préhension sont quasi infinies, grâce à l'indépendance des doigts. Cependant, en fonction de la singularité de l'objet à saisir, l'Homme adopte instinctivement une disposition particulière. Ainsi, pour saisir un objet quel qu'il soit, le bout des doigts s'approchent généralement du point de contact de manière plus ou moins perpendiculaire à la surface, diminuant ainsi le risque de glissement et augmentant la stabilité de la prise. Pour ce qui est du déplacement d'un stylo de manière efficace, précise et rapide, le pouce, l'index et le majeur sont utilisés. Parmi cette unité formée autour de l'outil d'écriture, les deux premiers doigts cités serrent l'objet sans se rejoindre, alors que le dernier fait office de support. Cet exemple, au même titre que les choix effectués dans d'autres circonstances, répondent à un critère de minimisation des variables biomécaniques telles que, entre autres, la dépense énergétique. Ce système de décision, prise pour faire face à la redondance, a été observé tant au niveau des membres supérieurs (Flash & Hogan, 1985; Uno et al., 1989), que les membres inférieurs (Martin, 2006).

Les actions mécaniques développées sur les parois de l'objet donnent également lieu, au même titre que la position des doigts sur l'objet, à une sélection parmi plusieurs possibilités.

2.4.3. Force de préhension

Le contrôle de la force est un élément clé de la manipulation d'objets. Il permet de doser l'effort exercé sur celui-ci lors de sa prise. Dans le cas où cette force est inadaptée, elle peut induire un glissement de l'élément dans le cas où elle est insuffisante. Inversement, lorsque la force est trop importante, mais

tout autant inadaptée, une déformation peut être relevée pouvant aller jusqu'à la destruction de l'objet, accompagnée d'une fatigue excessive.

Pour ajuster correctement la force de préhension, plusieurs facteurs tels que la charge ou les forces inertielles doivent être contrebalancés (Zatsiorsky et al., 2005). Ainsi, afin que l'objet ne glisse pas des doigts, il est indispensable que la force exercée sur ses parois soit au moins égale à la force qui déstabilise l'objet, appelée load force (LF), représentée dans la **Figure 10** par la flèche verticale.

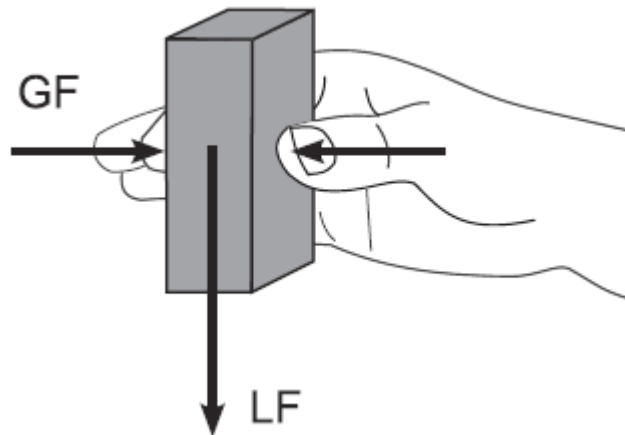


Figure 10 Représentation d'un manipulandum tenu avec le pouce et l'index. La flèche verticale représente la force de contrainte (load force, LF) qui tend à faire glisser l'objet des doigts. Les flèches horizontales symbolisent la force de serrage (grip force, GF) exercée par les doigts, qui vise à contrecarrer les effets de LF. D'après Crevecoeur et al. (2010).

En condition statique, l'équilibre est maintenu lorsque les forces appliquées sont suffisamment élevées pour vaincre la force de gravité. Cette composante, égale au poids de l'objet et dirigée vers le centre de la Terre, implique de tirer parti des frottements à l'interface doigt/manipulandum. Cependant, connaître la masse de l'objet n'est pas une fin en soi. En effet, bien que cette donnée ne soit pas connue précisément, il est néanmoins facile de réunir suffisamment de force pour le manipuler entre les doigts dans la vie courante. Ceci est rendu possible grâce à l'utilisation d'une marge de sécurité (Westling & Johansson, 1984) qui consiste en la production d'un niveau de force quelque peu supérieur au seuil d'équilibre afin de prévenir de tout glissement. Par ailleurs, la capacité de prédiction que possède l'Homme pour estimer les propriétés de l'objet permettent d'anticiper l'ajustement des forces de préhension. Basées sur un modèle interne de l'objet émanant de la vision et de la mémoire des expériences antérieures avec un objet identique ou similaire, ces forces sont adaptées au contexte et ajustées de manière appropriée à l'essai suivant en cas de mauvaise estimation durant la prédiction.

Lorsque l'objet est en mouvement, la LF contient également une composante inertielle qui provient de l'accélération de l'objet et qui s'ajoute à la composante gravitationnelle constante. De ce fait, le système nerveux central doit ajuster sa force de serrage (ou grip force, GF) en fonction de la

part inertielle variable de la LF afin de conserver une prise adéquate. Sur Terre, cet ajustement se fait sans trop de difficultés puisqu'un contrôle prédictif de l'inertie de l'objet est mis en place (Flanagan & Wing, 1995). Comme le présente la **Figure 11**, la GF est modulée de manière synchrone avec la LF, malgré que celle-ci présente des variations. Cette observation appuie solidement le fait qu'il existe un composant prédictif dans le contrôle de la force de préhension. Si le contrôle ne s'effectuait qu'uniquement sur base de feedbacks, les forces de préhension ne seraient pas synchronisées puisqu'il existe un délai physiologique de traitement de l'information. D'autres analyses antérieures ont par ailleurs démontré que notre cerveau est capable d'anticiper les effets liés au mouvement et plus précisément prévenir les variations de force de charge lors du déplacement d'un objet (Augurelle, 2002; Flanagan & Wing, 1997; Kawato et al., 2003).

La force de préhension qui s'applique perpendiculairement à la surface de l'objet témoigne de l'optimisation des effets de la gravité sur le mouvement. La synchronisation de GF avec la force tangentielle associée dans le but d'anticiper les variations de LF est traduite par une relation linéaire du couplage GF/LF.

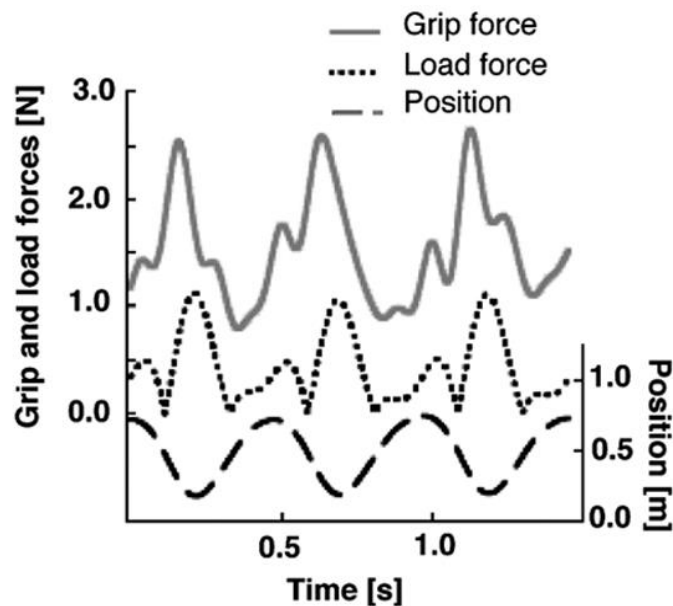


Figure 11 Tracé du couplage GF/LF observé lors du transport d'une balle de ping-pong. La force de préhension (ligne pleine), la force de charge (ligne pointillée) ainsi que la position verticale de l'objet (ligne discontinue) sont représentées en fonction du temps. D'après Kawato et al. (2003).

Plusieurs facteurs influencent la force produite par les doigts. Parmi eux, certains sont inhérents aux spécificités de l'objet alors que d'autres sont propres à l'individu lui-même. Ainsi, la masse ou la texture de l'outil à mobiliser jouent un rôle sur la production de force ; de même que l'âge du sujet, impactant directement le nombre de récepteurs qu'il possède au bout des doigts. Par ailleurs,

la situation dans laquelle se déroule l'action, génératrice d'un stress plus ou moins conséquent, peut également impacter la GF.

En résumé,

Dans le second chapitre du cadre théorique, nous avons vu que les êtres humains sont habiles dans leur capacité à atteindre, saisir ou manipuler les objets de l'environnement comme en témoigne l'ajustement du couplage GF/LF. Au-delà des multiples possibilités qu'offre la biomécanique du corps, des caractéristiques invariantes sont retrouvées lors de mouvements dirigés vers un but ; accordant une économie d'énergie tout en assurant une optimisation de la tâche réalisée. Les mouvements volontaires du membre supérieur, qui constituent la base des principaux procédés permettant à l'individu d'interagir avec son environnement, résultent de notions élémentaires qu'il est primordial de maîtriser. Ainsi, l'Homme s'adapte perpétuellement à l'environnement en anticipant et prédisant les conséquences de celui-ci sur son mouvement. Pour y parvenir, il peut compter, entre autres, sur les multiples récepteurs sensoriels dont est dotée la main.

Dans le dernier chapitre de ce cadre théorique, nous évoquerons une des caractéristiques environnementales fondamentales à l'organisation du mouvement humain : la gravité. Bien que ses propriétés jouent un rôle primordial dans l'optimisation du contrôle moteur sur Terre, il est intéressant d'étudier les modifications provoquées par des variations de ce champ de force compte tenu du fait que l'être humain puisse y être confronté.

Chapitre 3 : La gravité, une force ubiquitaire

Un bébé qui lance un hochet fera le constat que celui-ci ne lui reviendra pas - à moins qu'un de ses parents n'intervienne. Un verre qui tombe d'une table se brisera au sol. Un fruit trop mûr se détachera de sa branche pour finir également par terre. Si les objets tombent, alors ils doivent subir une attraction.

C'est de la même façon et à partir de ses différentes observations qu'Isaac Newton développa la *théorie de la gravitation universelle*. L'attraction qui tend à faire tomber la pomme de l'arbre est la même que celle qui maintient les planètes en orbite solaire. Il décrivit, dans son ouvrage *Philosophiæ naturalis principia mathematica* en 1687, que :

« Chaque objet de l'Univers attire un autre objet par une force dirigée le long de la droite qui relie les centres de masse des deux objets ; dont l'intensité est directement proportionnelle au produit de leurs masses et inversement proportionnelle au carré de leur distance. »

Et traduit algébriquement par la formule :

$$F = G \frac{m_r \cdot m}{d^2}$$

Avec F : résultante de la force qui agit entre les deux corps (Terre et objet dans ce cas précis) ; G : constante de gravitation universelle ; m_r : masse de la Terre ; m : masse de l'objet ; d : distance entre l'objet et le centre de la Terre soit le rayon de la planète puisque l'objet est situé à sa surface.

Dans les exemples cités plus haut, tous les objets sont attirés vers la Terre. Ce constat s'explique par le fait que la planète bleue est plus lourde que le hochet, le verre ou le fruit avec qui elle est en interaction. En conséquence, toute chose qui chute sera dirigée vers le centre de la Terre.

La partie de l'équation $G \frac{m_r}{d^2}$ est constante et vaut approximativement 9.81 N/kg. Elle se trouve identique à la constante de la pesanteur g , qui avoisine 9.81 m.s^{-2} . De ce fait, on assimile souvent, dans le cas de la Terre, la force gravitationnelle et le poids ($P = m.g$). Or, contrairement à la masse qui caractérise une quantité de matière, le poids varie selon l'astre considéré et l'attraction qu'il exerce sur l'objet. Discerner la gravité est de ce fait capital pour contrôler le mouvement de manière appropriée.

La gravité a un effet ambivalent sur le comportement moteur puisqu'elle est à la fois la force à contrecarrer et celle qui permet de nous mouvoir correctement. Sa détection est donc cruciale pour

que l'individu puisse appréhender ce champ de force de manière optimale. Les différents capteurs, susceptibles d'être employés dans cette mission de repérage, sont brièvement présentés dans le point suivant.

3.1. Les systèmes impliqués dans la perception de la gravité

La gravité est un signal sensoriel qui n'est pas senti en tant que tel, malgré son imposante contribution sur nos actions de la vie quotidienne (marcher, se saisir et déplacer un objet, ...). Pourtant, parmi les nombreux récepteurs que composent le corps humain, certains sont capables de détecter l'action de la gravité terrestre. Ces gravicepteurs permettent de fournir une représentation neuronale robuste de la direction de la gravité (via un modèle interne, développé ci-après). Percevoir cette force gravitaire de manière continue est cruciale pour permettre à l'Homme d'avoir un contrôle moteur adapté et efficace en toute situation.

La graviception (ou perception de la gravité) est multi-sensorielle puisque trois informateurs étroitement imbriqués renseignent sur la position du corps par rapport à la direction gravitaire. La pléthore de ces informations sensorielles, issue des systèmes vestibulaire, visuel et somesthésique, permet aux individus de percevoir la direction gravitaire dans des situations habituelles de stimulation.

3.1.1. Le système vestibulaire

Le système vestibulaire est un organe pair situé dans l'oreille interne. Les différents composants de ce récepteur réagissent spécifiquement aux accélérations. Ainsi, les canaux semi-circulaires détectent les accélérations angulaires qui interviennent au cours du mouvement alors que les organes otolithiques (utricule et saccule) répondent continuellement aux accélérations linéaires telles que la gravité.

Les propriétés graviceptives de ce récepteur interviennent dans la stabilisation posturale et plus généralement dans la perception de l'espace. Une information précise sur l'orientation de la tête par rapport à la verticale gravitaire est en effet prodiguée en permanence (Pozzo et al., 1990; Young et al., 1984), notamment grâce au rôle de « fil à plomb » exercé par l'utricule. Ce recueil d'informations, même en condition statique, joue un rôle majeur dans le contrôle de la gestuelle puisque le SNC prend perpétuellement en compte les effets de la gravité, accélération constante dirigée verticalement de bas en haut, pour programmer ses actions. Néanmoins, le système vestibulaire est incapable de faire la différence entre un mouvement réel de la tête (à l'origine d'une

accélération inertielle) et l'accélération gravitationnelle (Young 1984). Ainsi, une rotation couplée à une translation de la tête peut conduire à une annulation de la résultante des forces bien que celles-ci soient présentes (Gibb et al., 2011). Fort heureusement, d'autres informations sensorielles entrent dans l'équation et permettent ainsi de lever l'ambiguïté caractéristique au système vestibulaire. Ainsi, bien que les récepteurs vestibulaires constituent un système de choix pour percevoir la gravité, d'autres récepteurs sensoriels jouent un rôle important dans la représentation gravitaire en procurant des informations statiques et dynamiques.

3.1.2. Le système visuel

La vision, qui informe sur le cadre extérieur, permet de fixer la référence dans laquelle évolue l'individu. Ce récepteur sensoriel, qui sert à prédire de manière précoce les situations qui peuvent potentiellement fragiliser l'équilibre du système, possède de ce fait un rôle crucial dans le contrôle proactif du mouvement. En plus de ces informations déterminantes, le système visuel renseigne de manière indirecte sur les propriétés de la force gravitaire (Howard, 1982). La pluie qui tombe du ciel lorsqu'il n'y a pas de vent, la pomme trop mure qui se décroche de l'arbre pour finir sur le sol, les fleurs qui sortent de terre pour s'épanouir dans les airs ou le fil à plomb utilisé pour ajuster la pose d'un papier peint sur le mur sont autant d'éléments qui nous entourent et nous renseignent sur la verticale gravitaire. Cet invariant directionnel permet à l'individu de localiser spatialement son corps, de manière spontanée et sans contrainte. Cette constante est déterminée par le fait que les objets chutent suivant un alignement allant de haut en bas d'une part mais également par la force de réaction, opposée à la gravité et dirigée de bas en haut ; induisant un déplacement adéquat chez l'être humain qui marche à la surface de la Terre. Dans la majorité des cas, la verticale gravitaire est orientée de la même manière que la verticale perçue dans notre environnement largement polarisé (Mittelstaedt, 1983) où les nuages planent dans le ciel, le toit des maisons est posé sur la partie haute de celles-ci et où les automobiles roulent sur le sol.

Contrairement au système vestibulaire, qui détecte continuellement la gravité, les informations issues de la vision se font grâce à des saccades oculaires. Afin de potentialiser la quantité de signaux acquis et transmis au cerveau, l'individu oriente son regard suivant l'environnement et la tâche à effectuer. Bien que ce qui fait partie de l'environnement nous avise sur la verticale gravitaire, le SNC ne se base pas uniquement sur les données rapportées par la vision, jugées insuffisantes. Néanmoins, il existe un autre système sensoriel pouvant suppléer les informations présentées ci-dessus : le système somesthésique.

3.1.3. Le système somesthésique

Les récepteurs liés à la somesthésie, principal système sensoriel de l'organisme, sont nombreux et spécialisés. Bien qu'il existe plusieurs sortes de sensibilités, nous nous intéresserons dans ce manuscrit à la réceptivité somatique au sens strict, qui regroupe sensibilité superficielle ou extéroceptive et sensibilité profonde ou proprioceptive ; largement impliquées dans la motricité.

La peau de l'Homme est dotée d'un grand nombre de récepteurs sensibles aux différents aspects liés au contact extérieur comme la pression, le frottement, la température ou la douleur. La répartition de ces récepteurs est inégale sur le corps ; rendant encore plus spécifiques ces multiples récepteurs. Ceux impliqués dans la détection de la gravité sont retrouvés en grande densité dans les zones impliquées dans la perception tactile, notamment la plante des pieds. Ainsi, l'individu est informé de manière indirecte sur la force gravitaire puisque, sous l'effet du poids de son propre corps, il perçoit une pression plantaire qui tient compte des caractéristiques du champ gravitaire.

Contrairement aux autres récepteurs sensibles aux informations extérieures, les canaux réceptifs aux messages proprioceptifs détectent les variations internes, à l'origine de la perception de la position et du mouvement (Berthoz, 1997). Leur principale fonction réside dans l'information précise et continue de la position des membres corporels les uns par rapport aux autres suivant l'attraction de la gravité sur chacun d'entre eux. La proprioception est donc indissociable du contrôle moteur puisqu'elle permet d'anticiper, maintenir ou restaurer la stabilité globale et segmentaire du corps. Ces récepteurs proprioceptifs, contenus entre autres dans les muscles et les tendons, notifient à chaque instant le SNC de la position du corps dans l'espace via l'état de tension des muscles, eux-mêmes soumis à la gravité dont l'impact est ubiquitaire.

Bien que l'Homme ne ressente pas directement sa masse à la surface de la Terre, il perçoit, grâce au système somesthésique, toutes les forces de contact à la surface de son corps. L'individu est ainsi capable de ressentir la pression du sol exercée sous ses pieds en réaction à son propre poids. On dit que l'Homme est dans un état de pesanteur.

3.2. Modèle interne de la gravité et adaptations associées

Il est difficile d'imaginer une modalité plus fondamentale et omniprésente de la vie sur Terre que la gravité. Celle-ci agit sur la moindre particule massique qui compose un corps, y compris le nôtre. Le SNC doit donc composer avec cette force et l'intégrer dans ses commandes afin de planifier et

contrôler de manière adéquate la gestuelle puisqu'elle gouverne la dynamique de chaque mouvement. Grâce à un réseau d'activations neuronales modélisant l'impact de la pesanteur, l'Homme est capable de prévoir l'effet de la gravité terrestre ; que ce soit sur les objets (*e.g.*, une balle qui chute) ou sur son propre corps (*e.g.*, maintien de l'équilibre).

Le cerveau utilise le modèle internalisé de la gravité pour tirer bénéfice des effets mécaniques de cette force sur le corps et ainsi réduire l'énergie dépensée. Cette optimisation des efforts a été mise en évidence grâce à diverses études, portées notamment sur l'observation du déplacement mono-articulaire du bras dans le plan sagittal. Cette configuration permettant de se focaliser sur l'effet de la gravité, varie en fonction de l'orientation du geste par rapport à la verticale gravitaire (*i.e.*, vers « le haut » ou vers « le bas »). En effet, l'accélération gravitaire s'oppose à l'accélération et s'ajoute à la décélération lors d'un mouvement vers le haut et inversement pour un déplacement dans le même sens que la pesanteur terrestre, *i.e.*, dirigé vers le bas (Berret et al., 2008; Gaveau et al., 2011, 2014). Récemment, Gaveau et collaborateurs (2017) ont étudié l'organisation temporelle d'un mouvement centré sur l'épaule et exécuté suivant 17 directions différentes en calculant l'importance des phases d'accélération et de décélération par rapport à la durée totale du mouvement.

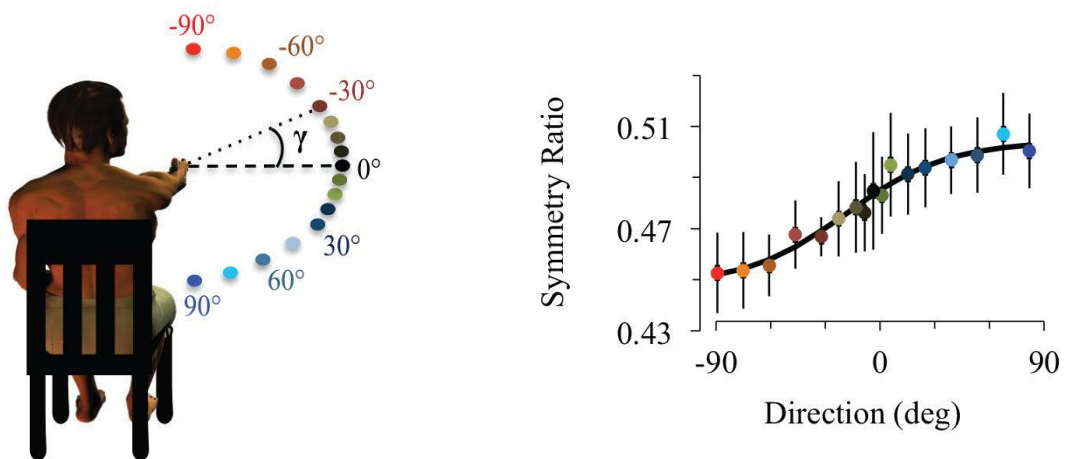


Figure 12 (A) Position des participants et projections des cibles à atteindre. **(B)** Ratios de symétrie moyens enregistrés. Chaque couleur correspond à une cible présentée en (A). D'après Gaveau et al., 2017.

Ce ratio de symétrie du profil de vitesse (présenté dans la **Figure 12B** et calculé suivant la formule durée d'accélération/durée du mouvement) révèle une organisation sigmoïdale, en fonction de la direction du mouvement. En d'autres termes, la cinématique du bras est modulée relativement à l'effet de la gravité. Les mouvements dirigés vers le haut atteignent leur pic de vitesse de manière anticipée par rapport aux mouvements orientés vers le bas. Lors d'un geste effectué contre la gravité (*i.e.*, vers le haut), le SNC profite du ralentissement induit par la gravité sur le membre en augmentant

la phase de décélération. À l'inverse, l'accélération provoquée par la force gravitaire sur le membre dirigé vers le bas, facilite le mouvement. L'organisation temporelle du mouvement dans cette direction se voit en conséquence modifiée, avec une phase accélérative allongée. Les gestes horizontaux présentent quant à eux un rapport proche de 0.5, traduisant une durée similaire entre phase d'accélération et phase de décélération. Les cibles intermédiaires (*e.g.*, 30° ou 60° vers le haut ou vers le bas) voient leur ratio de symétrie suivre un continuum sur cette modulation sigmoïdale. Ces résultats appuient donc le fait que le cerveau exploite les effets de la force gravitaire pour planifier la cinématique du mouvement dans le but de minimiser les efforts musculaires lors d'une tâche. Afin d'avoir la certitude que les lois de la pesanteur soient effectivement inscrites dans les mécanismes de contrôle du mouvement, il est nécessaire de tester cette hypothèse d'optimisation de l'effort dans une situation où la gravité n'a d'influence ni sur le corps ni sur les objets composants l'environnement. Les auteurs ont ainsi demandé aux participants de pointer dans deux directions opposées (haute et basse) lors de périodes microgravitaires, générées en vol parabolique. Les résultats ont montré que l'asymétrie relevée sur Terre disparaissait au fur et à mesure des essais en 0g. Au bout de cinq paraboles, le ratio de symétrie s'approchait de 0.5, témoignant d'une durée d'accélération équivalente à la durée de décélération. L'absence de gravité, s'appliquant suivant une direction spécifique, ne conduit ainsi plus à un ajustement fin des mouvements dans un but d'économie d'énergie.

La capacité que possède l'individu à intérioriser la constante gravitationnelle afin de prévoir ses effets sur les objets a également été mise en lumière ; en plus de d'appuyer le caractère indispensable de l'anticipation et de la prédiction pour l'action. Nombreux sont les verres qui ont échappé à une fin tragique, explosés sur le carrelage, grâce à ces propriétés fondamentales du contrôle moteur. Lorsque l'individu attrape un objet qui tombe, il prévoit une contraction musculaire qui va servir à contrecarrer le choc de la chute avant même que l'objet n'atteigne la main. Dans la plupart des cas, le poids de l'objet couplé à l'accélération liée à la chute sont parfaitement estimés. Ces observations suggèrent que les lois de la pesanteur terrestre sont inscrites dans les mécanismes qui contrôlent le mouvement et que les informations sensorielles ne sont pas les seules à intervenir dans l'estimation de la durée qui s'écoule entre la perception et le contact entre l'objet et la main (TTC pour *time to contact* en anglais). Au début du XXI^{ème} siècle, McIntyre et son équipe ont observé que l'archivage des représentations internes des lois physiques est mis à profit pour contrôler le mouvement dans un environnement modifié (McIntyre et al., 2001). Les auteurs ont examiné les réponses motrices d'astronautes au cours d'une tâche d'interception de balle, lancée depuis une position haute en situation normogravitare (1g) et dans l'espace (0g). Les mesures ont permis de constater que le muscle impliqué dans le mouvement répondait plus précocement en 0g par rapport à l'impact, comparativement en 1g (**Figure 13**). Ces résultats montrent ainsi que même dans l'espace,

les individus s'attendent à ce que la balle s'accélère au cours de sa chute comme elle pourrait le faire sur Terre. Dans cette condition, la force gravitaire agit en effet sur les objets en les attirant vers le centre de la planète suivant une vitesse qui augmente chaque seconde d'un taux constant et valant 9.81 m.s^{-1} à condition de négliger l'effet de la résistance de l'air. Les participants se sont donc basés sur leur représentation interne de la gravité, élaborée à partir des informations sensorielles et de leurs expériences antérieures menées sur Terre.

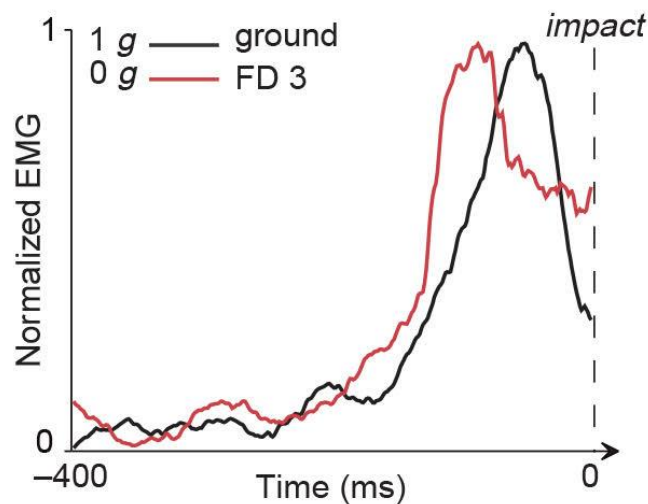


Figure 13 Réponse motrice du biceps lors de l'interception d'une balle qui chute sur Terre (en noir) et dans l'espace (en rouge). La réponse motrice survient précocement en 0g, sous-entendant que le cerveau s'attend à ce que l'objet en mouvement descendant devrait accélérer. D'après McIntyre et al. (2001).

Suite à la confirmation de l'existence de modèles internes de la gravité, Indovina et collaborateurs ont tenté de déterminer en 2005 quelles sont les aires cérébrales impliquées dans le traitement des informations relatives à la gravité. Grâce à une expérience qui visait à observer une balle qui chute, les chercheurs ont ainsi mis en évidence le rôle du cortex vestibulaire dans le stockage de ce modèle interne. Ce cortex vestibulaire, qui forme un réseau complexe comprenant plusieurs régions, s'étend jusqu'à l'insula, zone impliquée dans une grande variété de fonctions.

Nous avons constaté que sur Terre, l'Homme est capable de gérer l'omniprésence de la force gravitaire à laquelle il est soumis depuis sa naissance. Cette propriété fondamentale de l'environnement est en effet intériorisée, permettant à l'individu de prédire l'effet de la gravité sur le mouvement afin de contrôler de manière optimale sa motricité. Néanmoins, il n'est pas impossible que l'Homme soit assujéti à des variations du champ de force. Il est donc intéressant d'étudier les changements occasionnés par une modification de force gravitaire pour tirer des conclusions sur la façon dont l'individu appréhende un environnement inhabituel.

3.3. Modification du champ de force

L'absence de pesanteur ou l'apesanteur est décrite par l'absence de sensation de poids (bien qu'il existe toujours). Cette notion est théorique puisqu'elle correspond à l'omission totale de la force gravitationnelle alors qu'elle n'a pas de distance limite dans l'univers. Il est donc plus juste de parler de micropesanteur, faisant référence à un niveau de gravité inférieur à 1g. C'est une situation unique pour étudier le vivant. Cependant, l'espace est un environnement hostile étant donné, entre autres, l'absence de gravité ou les radiations, qu'elles soient cosmiques ou solaires. D'un point de vue pratique, effectuer des recherches durant des missions spatiales est complexe puisque les ressources sont limitées, tant sur le plan matériel qu'humain. Le nombre d'études est de facto fortement limité au sein de la station spatiale internationale. Pour pallier cela, diverses méthodes ont été développées pour recréer artificiellement l'absence de gravité au voisinage du sol terrestre. Même si la durée en 0g artificielle est de courte durée, elle permet néanmoins d'observer ses effets et de tester des méthodes qui préviennent son impact sur le corps humain.

Les études en hypergravité, incluant tout niveau de gravité supérieur à 1g, apportent également des informations précieuses sur le contrôle moteur. Simuler une forte pesanteur apparente est intéressante pour observer si le SNC est capable de différencier une variation de poids : soit en fonction d'une modification de la masse m de l'objet considéré soit en fonction d'un changement de gravité g .

Divers outils méthodologiques permettant d'immerger totalement les individus dans un nouvel environnement gravitaire existent. Certains font partie du programme d'entraînement des astronautes comme c'est le cas de la centrifugation, de l'immersion ou des vols paraboliques. Chaque méthode présente des caractéristiques spécifiques, que ce soit en termes de variation de gravité et de durée d'exposition. Dans ce manuscrit, nous développerons la technique des vols paraboliques, utilisée au cours de ce travail de thèse, ainsi que la centrifugation humaine.

3.3.1. Les outils modulant le niveau de gravité

Contrairement aux expériences conventionnelles, où le membre testé (*e.g.*, la main) est perturbé localement, le vol parabolique et la centrifugation humaine permettent de plonger les participants dans un environnement radicalement nouveau ; permettant ainsi d'étudier les effets globaux de la gravité altérée sur l'individu.

3.3.1.1. Les vols paraboliques

Initialement utilisés pour l'entraînement des astronautes, ces vols sont, de nos jours, principalement utilisés pour le test d'équipements spatiaux ou la réalisation d'expérimentations scientifiques. Depuis le début des années 1950, les vols paraboliques représentent une véritable opportunité d'accès à la microgravité, tout en offrant des contraintes techniques relativement souples. Même si les critères de sécurité (en termes de résistance mécanique, risques électrique, ...) sont incontournables, ils sont moindres par rapport aux contraintes imposées par une expérimentation testée dans l'espace. Le matériel utilisé se rapprochant de celui utilisé en laboratoire et le volume expérimental accordé par l'avion étant important, les expériences menées au sein de l'Airbus A310 ZeroG (depuis 2015) sont plus faciles à concevoir, plus aisées à mettre en place et moins onéreuses qu'à bord de la station spatiale internationale. Par ailleurs, ce système offre la possibilité aux expérimentateurs d'interagir avec leur expérience pendant le vol et réagir rapidement en cas de problème. Ce laboratoire volant alloue ainsi une grande souplesse de travail pour effectuer une recherche de pointe en situation de gravité altérée.

Un vol parabolique typique dure entre deux et trois heures. Grâce à ses 31 manœuvres, il permet d'étudier les effets de la microgravité et de l'hypergravité à court terme. Même si le vol parabolique offre une durée de microgravité réduite (22 secondes répétées 93 fois soit 34 min cumulées au cours d'une campagne), il représente néanmoins un outil de choix pour la recherche spatiale.

Les vols paraboliques décrivent une trajectoire en forme de cloche ou parabole (**Figure 14A**) suivant le protocole validé par la société Novespace, filiale du Centre National d'Etudes Spatiales (CNES). Ce travail de thèse a pu bénéficier des conditions de micro- et d'hyperpesanteur offertes par ce dispositif pour la réalisation des expériences 2, 3 et 4 présentées respectivement dans les Chapitres 5, 6 et 7. La préparation de cette campagne de vols paraboliques est présentée en **Annexe 1**.

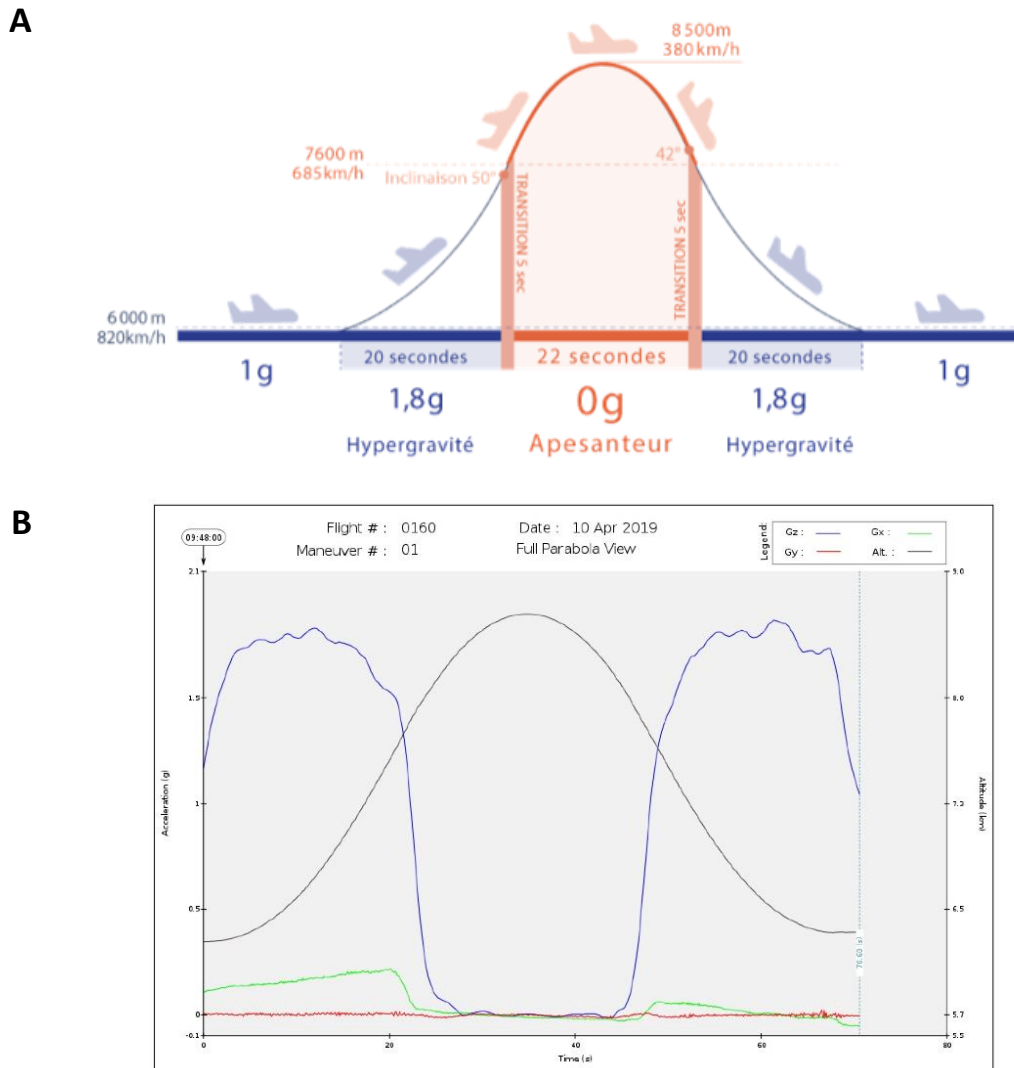


Figure 14 (A) Illustration de la trajectoire de l’A310 ZeroG réalisant une parabole. Cet avion est, de nos jours, le plus gros appareil au monde permettant d’accéder aux conditions d’apesanteur. **(B)** Représentation des données brutes de l’accéléromètre de l’avion réalisant une parabole lors de la campagne de vols paraboliques d’avril 2019. La courbe bleue permet de considérer les phases d’hyper- et d’hypo-pesanteur pendant une parabole. Crédit : Air Zero G et Novespace.

Chaque parabole est composée de trois phases. Tout d’abord, l’avion se cabre pour atteindre 50° d’inclinaison, à l’origine d’une gravité dans la cabine équivalente à 1.8 fois la pesanteur terrestre pendant une vingtaine de secondes. L’appareil entre ensuite en phase d’injection en parabole. Durant cette fraction d’ellipse, l’avion n’est soumis qu’à la seule force de gravitation terrestre, induisant une situation de chute libre ressentie par les passagers. Pendant 22 secondes, la gravité avoisine 0g ($\pm 2 \cdot 10^{-2}$ g). La dernière séquence de la parabole soumet une nouvelle fois les passagers à l’hypergravité ; lorsque l’avion atteint 42° d’inclinaison durant la descente. Cette dernière phase dure, comme celles précédemment décrites, une vingtaine de secondes. Le palier d’hypo-pesanteur est borné par des phases transitionnelles qui s’étendent pendant 5 secondes. Chaque parabole est

séparée de la suivante par une période d'au-moins 1 minute où l'avion est en phase stationnaire. Le niveau gravitaire à l'intérieur de la cabine est alors semblable à celle ressentie sur Terre, à savoir 1g. Après chaque groupe de 5 paraboles, la pause en phase stationnaire est plus longue (entre 5 et 8 min), permettant ainsi aux expérimentateurs d'effectuer des manœuvres complexes, en fonction de leurs protocoles (telles que le changement de participants).

3.3.1.2. La centrifugeuse humaine

Au même titre que les vols paraboliques, la centrifugation humaine a plusieurs champs d'application tels que l'entraînement des pilotes, la recherche ou l'expertise d'équipements en conditions extrêmes. La centrifugation humaine représente un moyen efficace pour étudier les effets de fortes accélérations sur la physiologie humaine, conduisant ainsi à tester des moyens de protection contre ces effets mais aussi mettre au point de nouvelles méthodes permettant d'augmenter la tolérance à ces accélérations (*e.g.*, combinaison anti G, inclinaison du siège, ...). La gravité apparente recréée par la force centrifuge grâce à la rotation peut également servir de contre-mesure pour lutter contre les effets négatifs de la microgravité (Clément & Pavy-Le Traon, 2004 pour une revue).

L'Homme est habitué aux accélérations verticales puisqu'il est soumis en tout temps à la gravité terrestre. Néanmoins, lorsque celles-ci sont importantes, des effets physiologiques sur le corps humain sont observés. Une augmentation du niveau de gravité suivant l'axe vertical (G_z dans la **Figure 16**) représente une contrainte majeure pour l'organisme. Une sensation de lourdeur est en effet ressentie, provoquant des difficultés à se mouvoir. Par ailleurs, le flux sanguin se réorganise en direction des membres inférieurs, à l'origine d'une diminution de pression au niveau de la tête. Une perte de conscience et/ou de vision (voile gris puis noir) peut alors être observée.

Bien qu'il existe différents types de centrifugeuses (avec un ou plusieurs bras, plus ou moins longs), toutes sont constituées de trois parties principales (**Figure 15**). La nacelle où s'installe le participant est fixée à l'extrémité d'un bras, lui-même assemblé au moteur permettant de faire tourner le système autour d'un axe vertical. Afin de surveiller l'état du participant au cours de la centrifugation, plusieurs équipements (*e.g.*, caméra, micro, écran de contrôle) établissent la communication en continu entre la nacelle et le centre de contrôle, composé en partie de médecins. Ces derniers reçoivent en direct des informations sur l'état de santé des participants, équipés entre autres d'électrocardiographe ou de tensiomètre. Ainsi, le centre de contrôle peut arrêter au besoin, la centrifugation en cours d'expérience. Afin de réduire les risques nauséux, les participants ont pour instruction d'éviter tout mouvement de tête. Par ailleurs, un cache noir au niveau de leur visage permet de ne pas avoir de contact visuel avec l'extérieur de la nacelle.



Figure 15 Centrifugeuse à bras court utilisée pour différentes études cliniques confiées à la Clinique Spatiale de Toulouse (MEDES). Ce dispositif permet de recréer une gravité artificielle par centrifugation. Source : www.medes.fr

L'amplitude de l'accélération générée par la centrifugation varie suivant la vitesse de rotation et de la longueur du bras de la centrifugeuse ; pouvant atteindre une dizaine de g. Dans le cas où un sujet est placé dans une centrifugeuse à bras court (*i.e.*, moins de 2 m), un gradient de gravité est relevé dans l'ensemble du corps ; avec un niveau plus élevé vers les pieds comparativement à la tête, située proche de l'axe de rotation.

3.3.2. Forces s'appliquant sur le corps humain

L'accélération, à l'égal de tout déplacement, se définit par rapport un système de coordonnées à trois axes (décrits dans la **Figure 16**) ; à savoir longitudinal (Gx), latéral (Gy) et vertical (Gz).

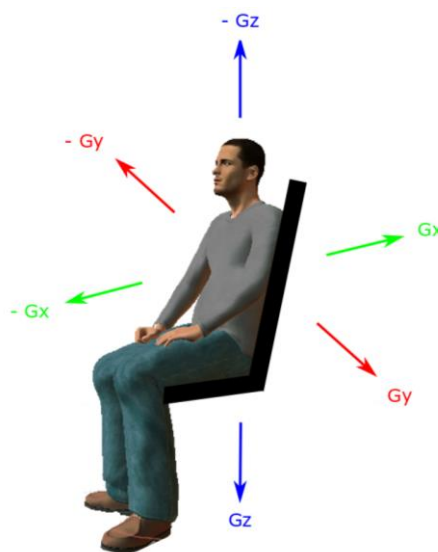


Figure 16 Terminologie décrivant la direction d'accélération suivant les trois axes de l'espace. En bleu, l'axe vertical ; en rouge, l'axe latéral ; en vert, l'axe longitudinal.

Dans les chapitres suivants, nous constaterons que les participants assis et sanglés sur un siège et embarqués en vol parabolique ou dans une centrifugeuse sont soumis à des accélérations selon l'axe Gz. Dans ce travail de thèse, toute accélération évoquée (1.8 g par exemple lors de la phase ascendante du vol parabolique), sera admise par défaut comme étant appliquée suivant l'axe Gz.

3.3.3. *Impacts sur le mouvement humain*

Bien que la gravité conditionne l'ensemble des actions de l'individu ; il n'est pas rare que l'Homme soit soumis à des variations d'intensité de ce champ de force. La façon dont l'individu gère ces perturbations pique l'intérêt de nombreux scientifiques, qui étudient les tactiques de contrôle du mouvement mobilisées dans le contexte de champ gravitaire modifié.

Nombreuses sont les études qui se sont penchées sur l'impact de la micropesanteur sur le mouvement dirigé vers une cible. D'une manière générale, les gestes présentent une imprécision accrue, comparativement à la condition normogravitaire (Bock et al., 1992; Bringoux et al., 2012; Fisk et al., 1993). Cette motricité approximative est souvent expliquée par une altération de la sensation des différents membres en micropesanteur. L'absence de stimulation au niveau vestibulaire perturbe l'individu. Bringoux et collaborateurs ont ainsi observé en 2012 que les mouvements dirigés étaient affectés en conditions gravitaires altérées induites en vol parabolique. Les participants dépassaient la cible en hyper-pesanteur alors qu'ils ne l'atteignaient pas en micropesanteur et ce, pendant l'ensemble des essais. Cette persistance des erreurs peut s'expliquer par le fait que les participants effectuaient la tâche avec les yeux fermés ; induisant une perturbation dans leur capacité à s'adapter aux nouveaux champs gravitationnels (Lackner & DiZio, 2000). Néanmoins, les auteurs ont observé que l'ajout artificiel d'informations gravitaires au niveau du membre impliqué dans la tâche améliore la perception de localisation du membre et restaure la précision. Dans cette étude, l'ajout d'élastiques au niveau du bras, permettant de simuler l'influence de la gravité terrestre au niveau de l'épaule alors que l'ensemble du corps est soumis à 0g, a en effet permis de retrouver une précision du geste similaire à celle relevée sur Terre. Ces résultats suggèrent que la planification motrice est réglée en fonction de l'information gravitationnelle provenant du couple articulaire. Ainsi, la perception de la position du bras est améliorée en plus d'activer les modèles internes, optimisant de ce fait les mouvements du membre. Une étude menée dans notre laboratoire a corroboré l'impact du signal proprioceptif dans la planification du mouvement grâce à la manipulation de l'état initial du système sensorimoteur par un dispositif robotique, et ce, avant une tâche de pointage de cibles. Durant les 5 secondes qui précédaient l'ordre de pointer, les participants étaient exposés à l'une des modalités préparatoires qui consistaient à effectuer des mouvements horizontaux ou verticaux autour du point de départ, de

manière volontaire ou sous l'influence du robot. Au cours de l'expérience, les sujets étaient également soumis à une préparation sans indication durant laquelle ils étaient libres de bouger à leur convenance ou de rester statiques sur la cible de départ. Les données relevées ont révélé que l'exactitude de l'atteinte de la cible dépend d'une interaction complexe entre la nature et la direction du mouvement préparatoire. Ainsi, une exploration passive de l'espace optimiserait la précision et ce, d'autant plus quand le mouvement préparatoire est dans la même direction que celle de la tâche.

Au-delà d'affecter la précision du geste, la modification de la gravité touche l'organisation temporelle du geste. Ainsi, la structuration asymétrique du profil de vitesse des mouvements verticaux (§ 2.3.1) se voit affectée. Si la trajectoire et la vitesse du mouvement du bras restent semblables à celles relevées sur Terre au début de l'exposition à la micropesanteur, les profils de vitesses des mouvements verticaux deviennent davantage symétriques au fur et à mesure du vol spatial (McIntyre et al., 1998). Des études menées en vol parabolique concluent également en ce sens. Gaveau et collaborateurs ont observé en 2016 que les asymétries relevées sur Terre lors de pointages verticaux discrets persistaient durant les premières paraboles avant de disparaître après cinq expositions à la microgravité. Ce constat suggère ainsi que l'anticipation motrice se base sur une représentation interne de la gravité (Gaveau et al., 2016; Papaxanthis et al., 1998, 2005) sans quoi les trajectoires seraient instantanément transformées, dès la première parabole. En condition microgravitaire, le SNC, ne pouvant tirer aucun bénéfice des effets ralentissant et accélérant de la gravité, recalibre ainsi son modèle interne en fonction de cette situation gravitaire singulière.

Diverses expériences ont montré que, bien que les modifications de gravité affectent le corps dans sa globalité, l'individu est capable de s'y adapter. Les protocoles de manipulations manuelles en contexte altéré témoignent en ce sens. Le niveau de gravité ayant un fort impact sur nos mouvements doit, en outre, être pris en compte pour utiliser des objets de manière efficace. Le couplage GF/LF, permettant de manier aisément les objets sur Terre, se voit également vérifié en conditions extrêmes, sous couvert d'un temps d'adaptation. Plusieurs auteurs ont en effet montré que la GF augmente lors de la découverte d'un environnement gravitaire inhabituel, généré en vol parabolique (Hermsdörfer et al., 1999) ou en centrifugeuse humaine (White et al., 2018). Cette marge de sécurité, en réponse à une situation inédite, reflète le stress provoqué par celle-ci. Si le couplage des forces de préhension n'est pas optimal durant les premières expositions en gravité altérée, il le devient rapidement, après quelques essais. Augurelle et collaborateurs ont tiré ces conclusions en 2003 grâce à une expérience étudiant la coordination des forces de préhension lors de mouvements cycliques verticaux au cours desquels un objet était tenu en main. Les auteurs ont démontré que la relation linéaire entre GF et LF observée lors de ce type de mouvement réalisé en normogravité n'est pas retrouvé durant la première exposition à un niveau de gravité altéré. Néanmoins, cette absence de relation s'estompe

progressivement pour tendre à un couplage GF/LF optimal quel que soit le niveau de pesanteur environnant, à l'instar de la relation GF/LF relevée sur Terre. Ces résultats suggèrent ainsi que la répétition de la gestuelle réalisée en gravité altérée permet de perfectionner la représentation interne de ce nouveau champ gravitaire, alimenté par ailleurs par les informations sensorielles en présence.

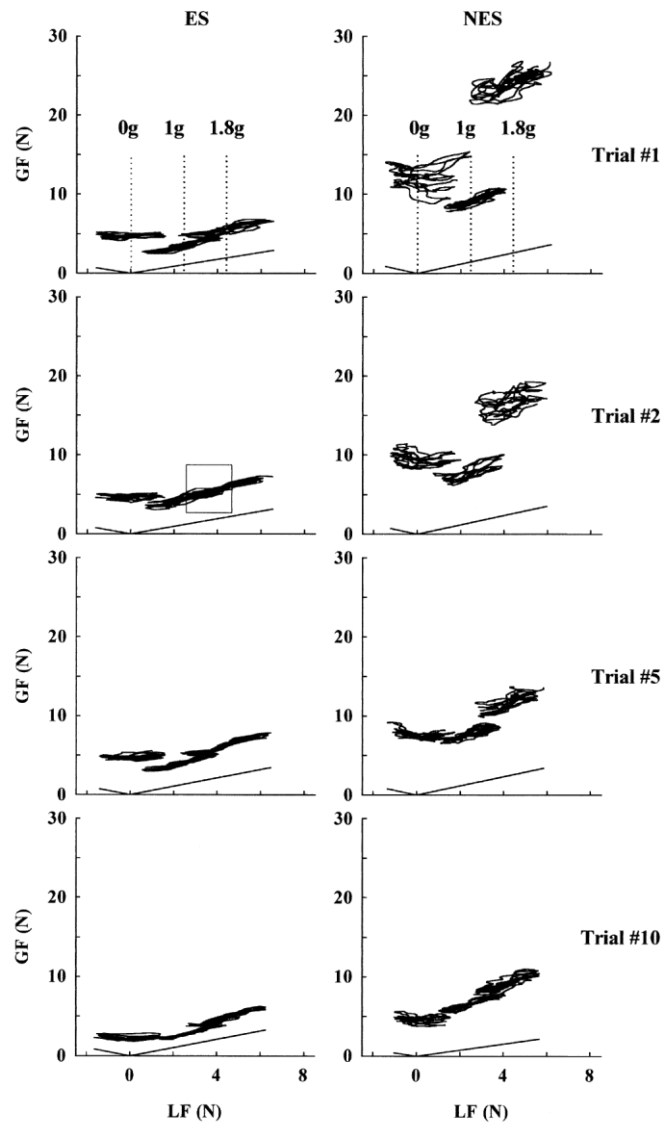


Figure 17 Relation entre GF et LF relevée durant des mouvements cycliques effectués en vol parabolique. Les mesures ont été relevées durant la 1^{ère}, 2^{nde}, 5^{ème} et dernière parabole, chez des participants ayant déjà vécu des variations gravitaires (ES, panel gauche) et des sujets n'ayant connu que la normogravité par le passé (NES, panel droit). Pour chaque essai, la relation GF/LF est présentée en fonction du niveau de gravité (0, 1 et 1.8g). D'après Augurelle et al. (2003).

Cette étude présente également des résultats intéressants chez les sujets ayant déjà vécu des variations de gravité par le passé (ES, panel gauche dans la **Figure 17**). Ces participants ont, dès la première parabole, adapté de manière adéquate leur force de préhension aux variations gravitaires.

Ceci confirme l'hypothèse suivant laquelle le cerveau conserve des modèles internes issus d'expériences antérieures dans le but de les décomposer et les combiner selon les besoins de la situation (Flanagan et al., 1999). La flexibilité inhérente aux modèles internes permet ainsi de ne pas repartir du départ lorsque l'individu est confronté à un nouveau contexte gravitaire mais plutôt d'adapter les modèles élaborés en normogravité. L'ajustement des forces de préhension en conditions extrêmes supporte l'idée selon laquelle le cerveau intègre les effets de l'environnement gravito-inertiel pour optimiser sa motricité. Barbiero et collaborateurs ont en effet observé en 2017 que des participants testés en centrifugeuse sont capables, sous couvert de réaliser plusieurs essais, d'adapter leur couplage GF/LF bien que le rythme d'exécution de leurs mouvements verticaux soit imposé de manière randomisée par un métronome (lent, moyen ou rapide). Les auteurs ont constaté que le système moteur est capable de passer d'un contexte dynamique à un autre, comme en témoigne l'ajustement des forces exercées par les doigts sur l'objet. Ceci serait dû aux différentes informations cohérentes véhiculées par divers organes sensoriels et traitées efficacement par le cerveau.

Les effets de la microgravité sur le corps humain sont globaux, bien que communément étudiés de manière individualisée, structure par structure. L'Homme n'est pourtant pas constitué de systèmes physiologiques indépendants les uns des autres. Les différents sous-systèmes interagissent en permanence entre eux. Afin de maintenir en santé les équipages soumis à des expositions prolongées en conditions extrêmes, il est donc indispensable d'étudier les effets de la gravité modifiée de manière intégrative. White et collaborateurs ont ainsi observé en 2019 que les réponses cardiovasculaires et cognitives interagissaient lors d'une exposition en gravité altérée, générée par centrifugation. L'évaluation de l'efficacité avec laquelle les participants ont effectué la tâche motrice a permis d'identifier le profil des participants finissant ou non le protocole. De manière intéressante, les auteurs ont observé dans cette étude un effet de genre sur les performances de motricité fine. Les résultats obtenus ont démontré que les hommes, qui sont pour la plupart arrivés au bout du protocole, ont optimisé la modulation entre la grip force et la load force, contrairement aux femmes. Le manque d'adaptation de la force de préhension relevé chez les femmes serait lié aux réponses cardiovasculaires constatées pendant les épisodes de gravité altérée. Bien qu'il existe des potentielles différences de genre dans les réponses physiologiques aux conditions extrêmes (Harm et al., 2001), il est à ce jour compliqué de tirer des conclusions valables. En effet, peu d'études se sont spécifiquement portées sur l'impact du genre associé aux effets de la gravité altérée ; en partie à cause du faible ratio femmes/hommes au sein des équipages.

Les multiples études effectuées en gravité altérée ont permis de prendre conscience de ses effets sur le corps et le mouvement humains. Pour pallier la baisse de performances liée à ces effets, d'importantes recherches visent à mettre au point des protocoles et autres systèmes visant à réduire

ou au moins prévenir les altérations inhérentes à la gravité altérée. Si certaines de ces mesures se basent sur des principes reconnus sur Terre, tels que la nutrition ou les bienfaits de l'activité physique, il n'est pas déraisonnable de considérer une autre technique prometteuse à la surface du globe : l'assistance via exosquelette.

3.3.4. Mouvements assistés et exosquelettes

Depuis plusieurs années, les exosquelettes suscitent un engouement certain, comme en témoigne le nombre grandissant d'études traitant de ce domaine.

Les exosquelettes ou squelettes externes sont des dispositifs d'assistance mécanique et/ou robotique, généralement anthropomorphiques, conçus pour accompagner le mouvement de l'utilisateur et interagir avec celui-ci. Les intérêts de ces dispositifs sont multiples pour l'individu sain comme pour la personne porteuse de troubles. Dans le premier cas, l'exosquelette servira de supplémentation pour aider son utilisateur alors qu'il réhabilitera les capacités du sujet présentant une déficience et/ou suppléera le thérapeute afin d'intensifier le traitement. Différentes méthodes de rééducation par assistance sont développées avec des systèmes exosquelettiques. Suivant l'assistance apportée, l'amélioration des performances sera conséquente à un mouvement passif, actif aidé ou contraint. Dans le premier cas, le dispositif déplace le membre de l'utilisateur alors que dans les deux autres cas, le sujet est actif dans son geste, mais secondé ou forcé par le robot à travailler dans une configuration particulière. Les systèmes d'assistance ont démontré leurs atouts dans différents champs de la santé, de même que le vieillissement, qui entraîne un déclin de la force physique et de la santé pouvant affecter les capacités à accomplir des activités quotidiennes. Dans ces circonstances, l'assistance apportée par un exosquelette tend à réduire la charge physique des utilisateurs tout en prévenant les troubles musculo-squelettiques en plus d'apporter un soutien dans la vie quotidienne. Dans le cadre d'un processus de rééducation à la marche pour les personnes souffrant d'atteinte au niveau du SNC, la méthode du Lokomat® permet de reproduire un mouvement le plus naturellement possible afin de redonner une marche autonome. Avec ce système, la marche est verticale, robotisée et répétitive avec une assistance générée par l'exosquelette pouvant être diminuée au fur et à mesure des séances. Grâce aux multiples capteurs dont il est pourvu, ce dispositif fournit un rétrocontrôle en direct des performances au patient, orientant ainsi la rééducation.

En fonction de ses caractéristiques, l'exosquelette considéré peut agir comme une carapace, servant d'interface avec le monde extérieur tout en protégeant son utilisateur. Dans le cas où cette enveloppe externe est pourvue de capteurs sensoriels, elle joue un rôle de messenger en transmettant

les informations à son utilisateur. D'une manière générale, le dispositif d'assistance que représente l'exosquelette contribue à l'amélioration des performances de l'individu (*e.g.*, sa force) tout en réduisant la fatigabilité et l'effort associés. Nasir et collaborateurs ont cherché à comprendre en 2017 l'adaptation spécifique à une force d'assistance en testant un effort volontaire simple. Les participants ont ainsi effectué une flexion isométrique du coude dans deux conditions de charge de travail submaximale (20 et 40 % de la contraction volontaire maximale) et trois niveaux (0, 50 et 100 %) de force d'assistance. L'activité électromyographique des muscles agonistes (biceps brachial) et l'évaluation de l'effort perçu diminuaient avec l'augmentation des niveaux de la force d'assistance, surtout dans la condition de charge de travail élevé. Les muscles antagonistes (triceps brachial) étaient quant à eux non influencés par l'assistance. Ces résultats suggèrent que l'efficacité de la force d'assistance change en fonction du niveau de charge de travail et de la force d'assistance. De ce fait, l'utilisation de dispositif d'assistance de ce type serait efficace à condition de tenir compte des régulations physiologiques humaines. L'efficacité du système d'assistance dépend ainsi d'une coopération entre le dispositif motorisé et son utilisateur. Des auteurs ont récemment démontré que dans le cadre d'une tâche manuelle, la performance est bonifiée lorsque la dextérité et la capacité de décision de l'Homme d'une part et la force et l'endurance du robot d'autre part sont mis en commun (Djuric et al., 2016).

Compte tenu des bénéfices apportés par ce type de dispositif et au vu de l'impact généré par une variation de gravité sur le mouvement humain, il apparaît intéressant d'étudier les effets de l'application d'un système d'assistance dans un contexte extrême.

En résumé,

Dans le dernier chapitre du cadre théorique, nous nous sommes intéressés au champ de pesanteur qui représente une modalité capitale dans le développement et le contrôle de la motricité humaine. L'exposition à une gravité modifiée, induite par diverses méthodes, perturbe le fonctionnement du corps humain de manière globale ; comme en témoignent les altérations de ses mouvements dirigés vers une cible et la diminution de la précision associée. Dans ces conditions particulières, les informations fournies par les différents systèmes sensoriels sont modifiées et ne renseignent plus sur la verticale de référence. Néanmoins, bien qu'il n'existe pas d'aire spécifiquement dédiée au traitement de changements de gravité au sein du SNC, le système utilise un modèle internalisé de cette force ubiquitaire afin d'optimiser les commandes motrices. De ce fait, l'individu est en capacité de s'adapter aux variations du niveau de pesanteur, à condition d'effectuer plusieurs répétitions.

OBJECTIFS ET HYPOTHESES

Le Cadre théorique de ce travail de thèse expose le caractère crucial de l'adaptation motrice afin de permettre à l'individu d'évoluer de manière adéquate avec l'environnement qui l'entoure. Dans les actions de la vie quotidienne, l'Homme parvient à atteindre ses objectifs, sans pour autant avoir l'impression d'engager beaucoup d'attention et d'effort. Ceci est rendu possible grâce au cerveau, qui a développé des stratégies efficaces pour optimiser ses mouvements. Pour ce faire, le système recueille et traite les informations extérieures, dont une, omniprésente à la surface de la Terre, est bien ancrée : la gravité. Le corps humain n'est pourtant pas équipé d'organes dédiés à la mesure de la gravité elle-même, comme peuvent l'être les yeux pour la vision ou les oreilles pour l'audition. En réalité, le cerveau combine une série de mesures au travers de divers sens tels que la vision, le système vestibulaire ou la proprioception. Dans le cas où le contexte gravitaire est modifié, les repères que possède le cerveau sont mis à mal. S'interroger sur le challenge accompli par le système pour que l'individu puisse rester maître de ses actions en toutes circonstances demeure une question fondamentale. L'objectif principal de ce travail doctoral cherche ainsi à développer des solutions pour optimiser les actions de l'individu lorsque celui-ci est confronté à un environnement contraignant.

Avant de se pencher sur les effets de la gravité sur le comportement moteur, l'**Expérimentation 1** cherche à caractériser les différentes représentations de cette force dans une zone cérébrale déterminante dans la production de mouvements : l'insula. Par ailleurs, au-delà du fait que le cerveau stocke les représentations internes des lois physiques pour contrôler efficacement les mouvements réels dans un environnement modifié, nous avons voulu voir s'il en était de même pour les mouvements imaginés. En d'autres termes, nous avons observé si les individus étaient en capacité de se projeter dans un environnement inconnu.

L'**Expérimentation 2** poursuit le volet psychophysique développé dans l'expérimentation 1 puisque nous avons cherché à déterminer l'effet d'une courte exposition en gravité altérée sur les représentations internes du mouvement. Il a été déjà démontré que les individus sont capables d'extrapoler avec succès les paramètres des modèles internes pour répondre aux exigences d'un nouveau contexte gravito-inertiel ; comme en témoignent leurs adaptations motrices en contextes altérés. Ce versant est intéressant à étudier lorsque aucun mouvement n'est physiquement réalisé. Puisque l'imagerie motrice permet d'apprendre une tâche sans la réaliser réellement, simuler une action en étant immergé dans un environnement challengeant optimiserait l'adaptation motrice dans cette situation.

Dans les **Expérimentations 3 et 4**, dont le protocole est similaire, nous avons cherché à maximiser les performances motrices en gravité altérée. Pour ce faire, nous avons utilisé le contre-pied des expériences conventionnelles en utilisant le contexte très particulier des vols paraboliques.

Totalement immergés dans un environnement foncièrement nouveau, les participants se sont retrouvés complètement déstabilisés. Compte tenu de l'agilité des individus sur Terre, nous avons conçu un dispositif robotisé recréant localement des informations sensorielles terrestres au niveau du membre engagé dans la tâche. L'effet de l'utilisation de ce dispositif a été mesuré en étudiant les caractéristiques cinématiques d'un mouvement de pointage et la force de préhension associée.

De manière globale, l'ensemble de ces travaux cherche à mieux comprendre l'adaptation motrice de base. Par ailleurs, ils tendent à fournir des informations utiles pour la conception et le contrôle optimal des interfaces homme-machine dans les environnements spatiaux et pourquoi pas d'autres dynamiques immersives.

**CONTRIBUTION
EXPERIMENTALE**

Chapitre 4 : Révélation du double rôle de l'insula dans le contrôle moteur

4.1. Résumé de l'expérimentation 1

Dans cette première expérimentation, nous avons examiné une partie du réseau qui traite les effets de la gravité sur nos mouvements. Ainsi, nous avons tenté de nuancer les différentes parties de l'insula, zone cérébrale capitale dans la production de mouvements dans le champ gravitaire. Pour ce faire, nous avons comparé les activations neuronales issues de l'exécution réelle d'une tâche avec son exécution en imagerie motrice grâce à des mesures réalisées en IRMf. Nous avons demandé à 26 participants d'accomplir des mouvements de la main dont l'exécution est impactée par la gravité (flexion-extension dans le plan sagittal). Nous avons constaté une activation postérieure de l'insula lors de la réalisation des mouvements et une activation antérieure de l'insula lorsque le mouvement était imaginé. Nos analyses ont ainsi montré qu'il existe une double représentation de la gravité à l'intérieur de l'insula, zone clé de la graviception. Ainsi, l'insula antérieure est plus impliquée dans les mécanismes prédictifs tandis que l'insula postérieure est davantage activée en présence de rétroaction.

En plus d'affiner le rôle de l'insula dans le traitement de la gravité, nous avons développé un modèle simple pour démontrer que les facteurs biomécaniques nécessaires au contrôle du mouvement sont également intégrés au cours d'une action mentale. Pour cela, nous avons demandé à 15 participants d'exécuter réellement et d'imaginer des mouvements pendulaires avec le bras tendu, suivant un rythme libre. Ils étaient munis d'un manipulandum augmentant plus ou moins l'inertie du segment. Enfin, nous avons demandé aux participants de simuler mentalement les mêmes mouvements pendulaires, mais dans deux environnements non naturels (hyper- et microgravité) après avoir regardé de courts extraits de films tournés en gravité altérée et n'ayant aucun lien avec le mouvement à imaginer. Les résultats ont démontré que les participants ont bougé leur bras à un rythme plus lent dans les conditions de chargement lourd ; que ce soit pour des mouvements exécutés réellement ou imaginés. Par ailleurs, nous avons observé que les mouvements imaginés deviennent plus lents lorsque la gravité diminue et inversement en condition 2g. La gravité et l'inertie qui caractérisent la tâche influencent donc les processus d'imagerie motrice.

4.2. Expérimentation 1 : article publié dans *Cerebral Cortex* (2020)

Actual and imagined movements reveal a dual role of the insular cortex for motor control

Célia Rousseau^{1*}, Marie Barbiero^{1,2*}, Thierry Pozzo^{1,3}, Charalambos Papaxanthis^{1,μ}, Olivier White^{1,μ}

¹ INSERM UMR1093-CAPS, Université Bourgogne Franche-Comté, UFR des Sciences du Sport, F-21000, Dijon, France.

² Centre National d'Etudes Spatiales (CNES), Paris, France.

³ IIT@UniFe Center for Translational Neurophysiology of Speech and Communication, Istituto Italiano di Tecnologia, Via Fossato di Mortara, 17-19, Ferrara, Italy.

4.2.1. Abstract

Movements rely on a mixture of feedforward and feedback mechanisms. With experience, the brain builds internal representations of actions in different contexts. Many factors are taken into account in this process among which is the immutable presence of gravity. Any displacement of a massive body in the gravitational field generates forces and torques that must be predicted and compensated by appropriate motor commands. The insular cortex is a key brain area for graviception. However, no attempt has been made to address whether the same internal representation of gravity is shared between feedforward and feedback mechanisms. Here, participants either mentally simulated (only feedforward) or performed (feedforward and feedback) vertical movements of the hand. We found that the posterior part of the insular cortex was engaged when feedback was processed. The anterior insula, however, was activated only in mental simulation of the action. A psychophysical experiment demonstrates participants' ability to integrate the effects of gravity. Our results point toward a dual internal representation of gravity within the insula. We discuss how the conceptual link between these two dualities.

Keywords: arm movements, graviception, internal simulation, motor imagery

4.2.2. Introduction

Mental simulation is a precious tool for the human mind to recall previous or to anticipate future events. Through mental actions, we can simulate the consequences of our movements on the environment without physically interacting with it. Because motor imagery does not involve movement, the actual motor command is inhibited during mental simulation of movements. This mental process is particularly beneficial when physical movements are not possible, for example, for a patient in a bed rest. It is captivating that mental and actual actions engage similar neural networks, such as the parietal and prefrontal cortices, the supplementary motor area, the premotor and primary motor cortices, the basal ganglia, the cerebellum, and even the spinal cord (Jeannerod, 2001; Guillot and Collet, 2005; Héту et al., 2013; Grosprêtre et al., 2016; Hardwick et al., 2018). At the computational level, evidence support the hypothesis that mental simulation of movements is generated by internal forward models, which are neural networks that mimic the causal flow of the physical process by predicting the future sensorimotor state (*e.g.*, position, velocity) given the efferent copy of the motor command and the current state (Miall and Wolpert, 1996; Wolpert & Flanagan, 2001; Kilteni et al., 2018). This computational perspective assumes that actual and mental movements trigger similar (comparable) motor representations (simulation Theory, Jeannerod 2001) and predicted sensory consequences (emulation theory, Grush 2004). Interestingly, motor imagery circumvents any influence of sensory feedback: while mental movement is only a prior of motor planning, actual movement embeds motor planning corrected by sensory feedback. In both cases, sensorimotor information about the initial state is available. Contrasting the execution of movement with motor imagery offers an approach to probe the influence of feedback on an action.

Up to now, most studies have investigated mental actions by analysing kinematic variables. One interesting question, therefore, is whether mental simulation also echoes alterations of dynamic parameters that subserve more fundamental properties of a motor action? It is well established that the brain stores internal representations of physical laws to efficiently control movements in altered environment (Angelaki et al., 2004; Barbiero et al., 2017; Gaveau et al., 2016b; McIntyre et al., 2001; D. M. Wolpert & Ghahramani, 2000). One of the most omnipresent and constant environmental features is the gravitational force. The neural representation of gravity helps optimizing movement execution (Berret et al., 2008; White et al., 2008; Crevecoeur et al., 2009; Gaveau et al., 2016), interacting with falling objects (Zago and Lacquaniti, 2005; Zago et al., 2008; Lacquaniti et al., 2013), accurately perceive the body (Angelaki et al., 1999, 2004; Merfeld et al., 1999; Laurens et al., 2013) by solving the ambiguity between gravitational and inertial accelerations (Einstein's equivalence principle). Previous studies showed that the interaction with visual objects relies on an internal model of gravity stored in the vestibular cortex, assumed to be located in the posterior insula (Indovina et al.,

2005; Lacquaniti et al., 2013). This internal representation of gravity was found to be activated by visual motion that appears to be coherent with natural gravity (Indovina et al., 2005; Lacquaniti et al., 2014). Interestingly, the same authors found that mental imagery of objects' visual motion does not have access to the internal model of Earth gravity but resorts to a simulation of visual motion compatible with a 0-g environment (Gravano et al., 2017). Therefore, it seems that the gravitational acceleration on falling objects influences the behavior of the forward model (that incorporates a representation of gravity) when one performs real actions that involve movements in the environment. A remaining question, however, is whether an internal model of gravity is used when we mentally simulate our own body movements that rely on non-trivial interactions between voluntary limb acceleration and gravitational acceleration.

At the neural level, recent studies have clearly shown that, apart motor-related cortical and sub-cortical networks, the insula is a crucial brain area involved in the production of arm movements in the gravitational field (Rousseau et al., 2016). This is, however, a nuanced story. Indeed, the posterior insula is activated when the task requires visual gravity cues to plan interceptive actions (Indovina et al., 2005). In contrast, when the task is imagined (that is, only simulated without execution and feedback) or is governed by more abstract rules, the neural activity seems more prominent in the anterior insula (Mutschler et al., 2009). It seems, therefore, important to elucidate the roles of the anterior and posterior insulae when we physically interact with gravity, *e.g.*, during vertical movements, or when we mentally simulate this interaction. Here, participants physically performed or imagined vertical right-hand movements during fMRI sessions. We found that the posterior insula was activated when a movement occurs, but less when forming a mental image of the same task. Furthermore, we also verify in a psychophysical control experiment that both gravity and inertia that characterize the task influence motor imagery processes. Altogether, our studies suggest a dual internal representation of gravity within the insula, but with distinct roles.

4.2.3. Methods

4.2.3.1. Brain imaging experiment

4.2.3.1.1. Participants

Twenty-six healthy adults (11 females and 15 males, mean age: 28.3 ± 7.4 years) volunteered for the experiment. All were right-handed, as assessed by the Edinburgh Handedness Inventory (Oldfield, 1971), and none of them had history of neurological disorders or any indication against a fMRI examination. No participant had previous sensorimotor experience in hypo- or hyper-gravity. The Movement Imagery Questionnaire-Revised (MIQ-RS, Loison et al. 2013) was used to evaluate

participants' motor imagery ability prior to fMRI. The average score (40 ± 7.8 ; maximum score = 56) indicated good imagery ability. The entire experiment complied with the Declaration of Helsinki and informed consents were obtained from all participants. The protocol was approved by the clinical Ethics Committee of the University Hospital of Dijon (registered number 2009-A00646-51).

4.2.3.1.2. Data acquisition

To avoid any circadian bias, we conducted all fMRI experimental sessions during a 2-pm-6-pm interval (Bonzano et al., 2016; Gueugneau et al., 2009). Data were acquired using a 3-T Magnetom Trio system (Siemens AG, Munich, Germany), equipped with a standard head coil configuration. We used standard single shot echo planar (EPI) T2*-weighted sequence in order to measure blood oxygenation level-dependent (BOLD) contrast. The whole brain was covered in 40 adjacent interlaced axial slices (3mm thickness, TR = 3050 ms, TE = 45 ms, flip angle = 90°), each of which was acquired within a 64 x 64 matrix (FOV was 20 x 20 cm), resulting in a voxel size of 3.125 x 3.125 mm.

4.2.3.1.3. Experimental procedure

We adopted a block design paradigm that alternated periods of rest (10 volumes) and periods of either motor execution (10 volumes) or kinesthetic motor imagery (10 volumes). Each bloc lasted for 20 s and allowed participants to naturally complete about 10 movement cycles. In the MRI scanner, the upper right limb was maintained slightly elevated by small cushions. The hand was in supine position (palm up) with fingers released (**Figure 18A**). In the *rest* condition, participants were instructed to remain quiet, motionless, and to keep their eyes open without thinking of anything in particular. In the *executed* condition, participants performed hand flexion-extension in the sagittal plane at free pace. In the *imagined* condition, they internally simulated the same vertical hand movements (**Figure 18B**) without actually performing them and by adopting the same hand configuration as during the *rest* condition. Specifically, participants had to feel themselves performing hand flexions and extensions in a first-person perspective (as in Demougeot and Papaxanthis 2011). After the *imagined* session, participants reported the quality of imagined movements on a 7-point scale (1 corresponding to "Very difficult to feel/reproduce the motor task" and 7 "Very easy to feel/reproduce the motor task"). The average score (5 ± 1.1) indicated that all participants were actively engaged in the motor imagery process without experiencing any difficulty. Participants executed or imagined the motor task between a "GO" and a "STOP" signal delivered by the experimenter through headphones. We repeated the *rest* and *executed* conditions or the *rest* and *imagined* conditions four times during one recording session. Therefore, 80 volumes in each experimental condition were recorded per participant (4 x 10 volumes

in the *rest* condition and 4 x 10 volumes of either the *executed* or the *imagined* condition). Half of the participants started with the *executed* condition and half with the *imagined* condition.

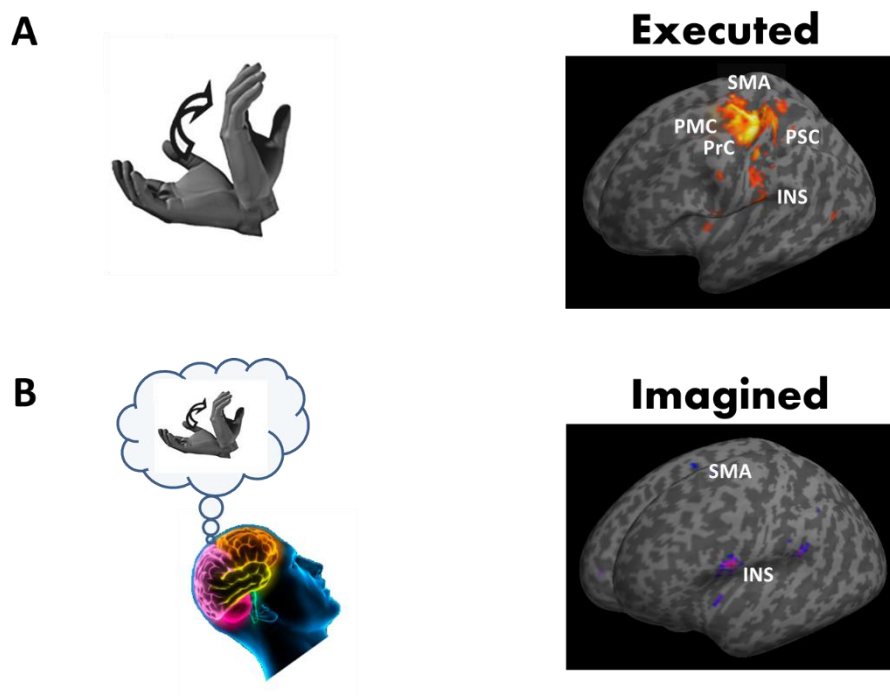


Figure 18 Brain areas activated during motor execution (A) and during motor imagery of hand movements (B) compared to rest. Brain responses are projected onto the inflated T1 template of MNI. Most significant brain responses are highlighted in the primary motor cortex (PMC) and the primary somatosensory cortices (PSC), in the premotor cortex (PrC) and the supplementary motor area (SMA), and the insular cortex (INS).

4.2.3.1.4. Data pre-processing and analysis

Data analysis was performed using SPM 12 (www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm). For functional data pre-processing, each volume of both sessions was spatially realigned with the first volume of the first session using a 6-parameter fixed body transformation. Then, the T1-weighted anatomical volume was co-registered to mean images created by the realignment procedure and was normalized to the Montreal Neurological Institute (MNI) space resampled to 2-mm isotropic voxel size. The anatomical normalization parameters were subsequently used for the normalization of functional volumes. Finally, the normalized functional images were spatially smoothed with $8 \times 8 \times 8 \text{ mm}^3$ full-width at half-maximum isotropic Gaussian kernel. Time series at each voxel for each participant were high-pass filtered at 128 s to remove low-frequency drifts in signal and pre-whitened by means of an autoregressive model AR(1). Data were subsequently analysed by applying a General Linear Model (GLM) separately for each participant. Blocks of *executed*, *imagined* and *rest* conditions were modelled using a box-car function convolved with the hemodynamic response function. Movement parameters derived from realignment corrections were also used as regressors of no interest.

At the individual level, we first assessed the whole network of brain areas involved in the processing of *executed* and *imagined* hand movements by contrasting the active phases with the *rest* blocks. Then, we performed a group analysis and applied one sample *t*-tests for the basic contrasts *executed*>*rest* and *imagined*>*rest*. A particular emphasis was given to insular cortex activation. We specifically tested insular cortex activation by contrasting *executed* and *imagined* conditions (*executed-rest*>*imagined-rest* and *imagined-rest*> *executed-rest*). We used an anatomical mask of the bilateral insula when performing group analysis and applied *one sample t*-tests for each of the two contrasts. For the whole brain network analysis, as well as for the insular cortex analysis, clusters of activated voxels were identified based on the intensity of the individual response for all contrasts ($p < 0.05$, corrected for multiple comparisons with Bonferroni correction, $t > 6.3$). An extended threshold of 10 voxels was determined empirically and then used for all contrasts. Results of brain activations were characterized in terms of their peak height and spatial extent and were presented in normalized stereotactic space (MNI). Brain responses were identified by means of the anatomic automatic labelling (Tzourio-Mazoyer et al., 2002).

4.2.3.2. Psychophysical experiment

The aim of this experiment was to examine whether dynamic constraints, such as the effects of gravity on movements, are integrated into the processes that subserve motor imagery. A very simple and natural movement that is influenced by gravity and by the biomechanics of the system is a pendular arm movement. Previous studies showed that participants tend to adopt a pace that is faster (respectively slower) when gravity increases (respectively decreases) (Mechtcheriakov et al., 2002; White et al., 2008) or when inertia increases (Hatsopoulos & Warren, 1996). This strong effect holds even if participants are instructed to maintain a constant pace.

4.2.3.2.1. Participants

Fifteen right-handed healthy adults (6 females and 9 males, mean age: 25.3 ± 7.8 years), who did not participate in the fMRI experiment, volunteered for the psychophysical experiment. No participant had history of neurological disorders, neuromuscular or chronic disease. The Movement Imagery Questionnaire-Revised (MIQ-RS, Loison et al. 2013) was used to evaluate participants' motor imagery ability prior to taking part to the psychophysical experiment. The average score (36.7 ± 8.8 ; maximum score = 56) indicated good kinesthesia imagery ability. The protocol was approved by the clinical Ethics Committee of the University Hospital of Dijon (registered number 2009-A00646-51) and complied with

the Declaration of Helsinki. Written informed consent was obtained from all participants. All of them were naïve as to the purpose of the experiment and were debriefed after the experimental session.

4.2.3.2.2. Experimental procedure

We asked participants to perform free rhythmic upper arm movements in two biomechanical conditions that predict different periods of motion. We then asked the participants to mentally simulate the same movements in these two conditions. We controlled that, as shown before in movements, spontaneous periods match and are modulated by simple biomechanical parameters. We reasoned that if biomechanical parameters, including gravity, are also relevant to motor imagery, the time taken to mentally simulate the same number of movement cycles in the two conditions should be different. We developed a computational model of the task (see supplementary materials, in **Annexe 2**) to quantitatively support our prediction. The natural period depends on the inertia (I_i) of the four different subsystems that compose the physical pendulum that models the task (upper arm, lower arm, wrist and mass of a hand-held bottle), total mass (m), gravity (g) and position of the center of mass (l) of the equivalent system according to:

$$T = 2\pi \sqrt{\frac{\sum_i I_i}{m l g}}$$

Participants were comfortably seated in an armless chair and positioned the dominant arm vertically outstretched. In the *light* loading condition, participants held an empty plastic bottle (0.039 kg). In the *heavy* loading condition, participants held the same bottle, but full of water (1.089 kg), therefore, increasing the inertia of the arm-bottle system. We positioned markers on the bottle, as well as on the shoulder, elbow, forearm, and wrist joints and recorded their 3D position (200 Hz, dual-pass autoregressive filter at 20 Hz) with a Vicon motion tracking system. Participants were asked to perform rhythmic movements at a free comfortable and natural pace for 30 s with the outstretched arm, holding either the empty bottle or the full bottle. Each bottle was used five times and trials were randomly interleaved. We then extracted the period of oscillations with a fast Fourier transform.

We repeated the same experiment in motor imagery. Participants adopted the same starting posture, but were now asked to mentally simulate 15 continuous cycles of movement in each loading condition (four with the empty bottle and four with the full bottle, randomized). The participants were instructed to keep their arm fixed along the body. As previously, they did not have an imposed pace to follow. However, they had to imagine performing constant swing amplitudes throughout the experimental session. The same experimenter triggered a stopwatch when the participant said “GO” and stopped it at his/her “STOP” injunction.

Finally, we pushed the exercise one step further and asked the participants to mentally simulate the same pendular movements, but in two unnatural environments. In the first, they had to imagine as if they were in weightlessness (0 g condition). In the second, they had to project themselves in hyper-gravity (2 g condition), as if they weighted twice as much. Participants watched short movie clips of unrelated movements (jumps) performed in weightlessness and hyper-gravity contexts (recorded during parabolic flights). As before, there were four trials of 15 cycles in each gravitational condition randomly presented. The posture adopted was the same as in the imagined *light* condition.

4.2.3.2.3. Data analysis

Normal distribution of the variables was verified before using parametric statistical tests (Shapiro-Wilk W test; $p > 0.05$). We used a 2-way RM ANOVA to analyze the effects of modality (2 levels; *executed* vs. *imagined*) and loading (2 levels; *light* vs. *heavy*) on period. We also used paired two-tailed t-tests to compare periods between 0 g and 2 g in the *imagined* modality. We calculated linear correlation between the periods predicted by the model and the measured periods, separately in each modality, by taking into account the different anthropometric characteristics of participants. Data processing and statistical analyses were done using Matlab (The Mathworks, Chicago, IL).

4.2.4. Results

Our main objective is to refine the roles of the anterior and posterior insulae with respect to the processing of gravity in the control of actions. We compared neuronal activations between executed and imagined hand movements in an MRI scanner. While both modalities require a cognitive step for movement preparation, only executed movements process feedback signals. We also developed a simple biomechanical model to demonstrate that even during motor imagery, biomechanical factors are integrated into mental states and thus influence the spontaneous timing of the mental action.

4.2.4.1. Actual and mental movements activate different parts of the insula

Participants performed actual and mental movements of hand flexion-extension in the sagittal plane at free pace. **Table 1** summarizes the brain network involved in the execution (*executed*>*rest*) and the mental simulation (*imagined*>*rest*) of hand movements. In actual movement production, the largest clusters were identified in the left primary motor and somatosensory cortices, in the bilateral supplementary motor area (SMA), as well as in the right cerebellum (lobes IV, V, VI). Activations were also highlighted in the left thalamus, in the left premotor cortex, in the left cerebellum (VI), and in the

left middle temporal gyrus. For the imagined hand movements, the largest clusters were recorded in the right cerebellum (lobes VI) and the SMA bilaterally. The right inferior frontal gyrus, the left putamen, the right inferior frontal operculum and the left inferior parietal lobule were also activated. **Figure 18** depicts the main brain areas activated during actual movement production and its mental simulation.

Table 1. Significant activations to the contrasts [executed>rest] and [imagined>rest] (*p*-corrected for multiple comparisons<0.05). Brain lobe, regions from AAL atlas and coordinates (*x*, *y*, *z*) in the MNI space are reported. The first region has the highest number of voxels in the cluster and the other regions [between brackets] belong to the cluster with lower number of voxels. The two last columns correspond respectively to the maximum *T*-value and the number of voxels in the cluster.

Lobes	X	Y	Z	T-value	Voxels in
<i>AAL Regions</i>					
<i>Executed>Rest</i>					
<i>Parietal, frontal, sub-lobar and limbic lobe, Left postcentral gyrus, [Left precentral gyrus, Left superior motor area, Left midcingulate area, Left supramarginal, Left rolandic operculum, Left inferior parietal lobule, Right superior motor area]</i>	-30	-26	56	17.57	3260
<i>Anterior lobe of cerebellum, Right cerebellum (lobules IV, V, VI), [Vermis IV, V, VI]</i>	22	-50	-22	15.80	1738
<i>Parietal lobe, Left thalamus</i>	-14	-22	6	9.99	75
<i>Sub lobar & frontal lobe, Left insula, [Left rolandic operculum]</i>	-44	0	2	9.32	208
<i>Parietal lobe</i>	56	-32	24	9.22	233
<i>Right supramarginal</i>					
<i>Frontal lobe, Left precentral gyrus</i>	-56	4	32	7.96	30
<i>Anterior lobe of cerebellum, Left cerebellum (lobules VI)</i>	-30	-54	-26	7.88	57
<i>Sub lobar, frontal and temporal lobe, Right rolandic operculum</i>	46	2	6	7.82	103
<i>[Right inferior frontal operculum], [Right insula]</i>					
<i>Temporal lobe, Left middle temporal gyrus</i>	-52	-70	6	7.78	20
<i>Anterior lobe of cerebellum, Vermis IV, V</i>	2	-44	-2	7.59	17

Lobes	X	Y	Z	T-value	Voxels in
<i>AAL Regions</i>					
<i>Imagined>Rest</i>					
<i>Anterior lobe of cerebellum, Right cerebellum (lobules VI)</i>	34	-54	-28	10.79	138
<i>Sub lobar, frontal and temporal lobe, Left rolandic operculum</i>	-54	6	10	10.15	356
<i>[Left inferior frontal operculum], [Left insula]</i>					
<i>Frontal lobe, Left superior motor area, [Right superior motor area]</i>	-6	-8	66	9.04	125
<i>Parietal lobe, Left supramarginal</i>	-48	-36	22	8.47	88
<i>Frontal lobe, Right inferior frontal gyrus</i>	46	42	-6	8.28	49
<i>Sub-lobar, Left putamen</i>	-26	-4	12	8.24	27
<i>Frontal lobe, Right inferior frontal operculum</i>	56	8	20	7.77	21
<i>Parietal lobe, Right supramarginal</i>	60	-32	26	7.69	44
<i>Parietal lobe, Left inferior parietal lobule</i>	-50	46	40	7.59	12
<i>Sub lobar, frontal and temporal lobe, Right rolandic operculum</i>	50	6	6	7.23	27
<i>Frontal lobe, Right inferior frontal operculum</i>	54	16	14	6.80	10

The main objective of this report was to investigate whether the insula, known to be involved in the processing of gravity-relevant signals during executed movements, was also activated during imagined hand movements. We therefore focussed our analysis on that brain region. The contrasts *executed>rest* and *imagined>rest* revealed the activation of both the right and left insulae. The analysis did not highlight clear differences in insular responses between the two contrasts, likely due to the size of the clusters covering the insula. Noteworthy, the peak activity was localized in a more anterior part of the insular cortex in imagined movements (compare **Figure 18A,B**). To further compare the activation of the insular cortex between executed and imagined movements, we examined the contrasts *executed-rest>imagined-rest* and *imagined-rest>executed-rest* by using an anatomical mask of the bilateral insula ($p < 0.05$, corrected for multiple comparisons). Interestingly, we identified one cluster in the posterior part of the left insular cortex ($x = -38$, $y = -26$, $z = 24$) when contrasting executed with imagined movements (**Figure 19**), but not when we contrasted imagined with executed hand movements.

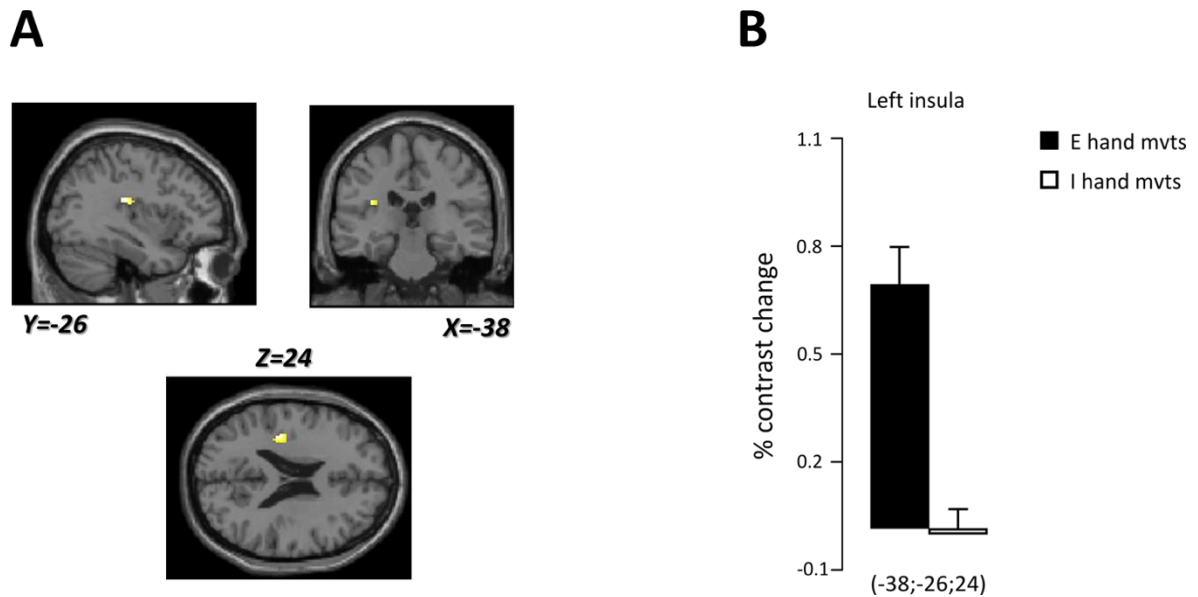


Figure 19 (A) Localization of the cluster found in the left insular cortex (white spot) specifically engaged during executed compared to imagined hand movements. Brain responses are projected onto the sagittal ($Y = -26$), coronal ($X = -38$) and axial ($Z = 24$) views of the T1-single subject template of MNI. **(B)** Percent contrast change in the left insular cortex during executed (black) and imagined (white) vertical hand movements.

4.2.4.2. Imagined movements integrate gravito-inertial constraints

The aim of the psychophysical experiment was to verify that gravito-inertial constraints are taken into account during motor imagery. Participants imagined and performed rhythmic pendular movements in two inertial conditions in the lab environment and imagined the same movements as if they were in microgravity (0 g) or hyper-gravity (2 g).

Figure 20 (left panel) depicts the average periods spontaneously adopted by participants (in the normal gravity environment of the lab) in the *light* (empty bottle) and *heavy* (filled bottle) loading conditions and separately for the real (gray bars) and imagined movement conditions (hatched bars).

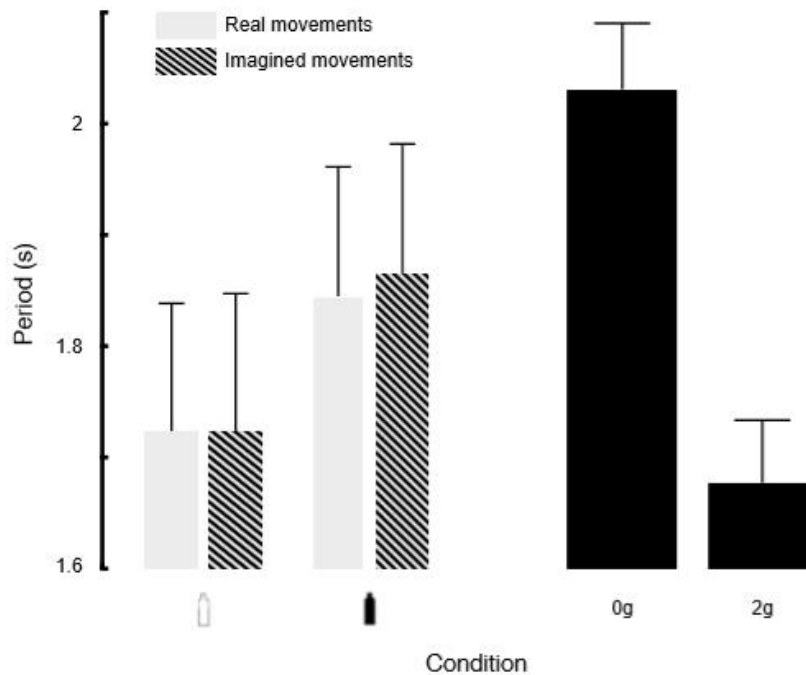


Figure 20 Mean periods of movements. **(Left panel)** Spontaneous periods of movements in the light loading condition (open bottle) and in the heavy loading condition (closed bottle). Gray bars and hatched bars denote real and imagined movement conditions, respectively. **(Right panel)** Periods measured during imagined movements performed in weightlessness (0 g) or in hypergravity (2 g). Error bars are SD.

The ANOVA revealed a main effect of *loading* condition ($F_{1,14} = 14.62$, $p = 0.002$, $\eta^2 = 0.51$), but no effect of *movement* condition ($F_{1,14} = 0.02$, $p = 0.90$) or interaction effect ($F_{1,14} = 0.01$, $p = 0.74$). Consistently, participants moved at a slower pace (i.e., spontaneously adopted longer periods) in the executed and imagined *heavy* movement conditions compared to the *light* loading condition. A correlation analysis within each loading condition and between both movement modalities confirmed these results. The correlation coefficient was 0.66 ($p < 0.001$) between the executed and imagined light condition and 0.75 ($p < 0.001$) between the executed and imagined heavy condition. The model also predicts small changes with body segment lengths. To quantify this, we calculated the correlation between model predictions of the spontaneous period (by specifying the exact lengths of the upper arm, lower arm and wrist) and the measured period. We found significant correlations in the executed modality ($r = 0.54$, $p < 0.001$) and imagined modality ($r = 0.42$, $p = 0.038$).

We also indirectly tested the effect of the gravitational environment in which we mentally simulate the action. Remarkably, **Figure 20** (right panel) shows that periods naturally adopted to mentally simulate the same task in weightlessness (0 g) increased by 30% compared to hyper-gravity (2 g) ($t_{14} = 2.5$, $p = 0.023$, $\eta^2 = 0.23$). Furthermore, periods in the 1-g condition were longer than periods in the 2-g condition (compare panels of **Figure 20**). These effects are compatible with our model which predicts that movements become slower (and have a larger period) as gravity decreases and

conversely in hyper-gravity. Therefore, by assuming one can reliably imagine a movement in the normal Earth environment (1 g), we used the model to predict what should be the theoretical value of gravity to account for this period change. To do so, we calculated, for each participant, the difference between periods (ΔT) in both conditions. We also matched each biomechanical factor (m , l and J) to individual participants in the model. We then solved the following equation for alpha, which we interpret as a gravitational gain:

$$\Delta T = T_{1g} - T_{2g} = 2\pi \sqrt{\frac{J}{m l g}} - 2\pi \sqrt{\frac{J}{m l (\alpha g)}}$$

Straightforward algebraic development yields:

$$\alpha = \frac{4\pi^2 J}{(2\pi\sqrt{J} - \Delta T\sqrt{m l g})^2}$$

We found an average value of $\alpha = 1.79$ (SEM = 0.37), which is not exactly 2 but approaches a reasonable hyper-gravity level. A similar development allows to infer the estimated (imagined) value of weightlessness:

$$\alpha = \frac{4\pi^2 J}{(2\pi\sqrt{J} + \Delta T\sqrt{m l g})^2}$$

The average value of α is 0.61 (SEM = 0.12), which is below 1 but clearly not zero. This is not surprising since the model is ill-defined for $g = 0$ (it predicts infinite periods). It was shown previously that other neural mechanisms take over when g approaches zero (White et al., 2008).

Together, this psychophysical experiment shows that participants do not only integrate biomechanical factors to simulate a movement including their own morphology, but also fundamental environmental factors such as gravity. This underlines a good capacity of kinesthetic mental imagery and puts us on safe grounds to assume that gravity is indeed encoded in mental simulation.

4.2.5. Discussion

Our aim was to disentangle the roles of the anterior and posterior insulae in the way they process gravity by contrasting actual and mental movements. We found that mental movements activated brain areas similar to actual movements. This confirms that motor execution and motor imagery engage common neural representations (for a review, see Héту et al., 2013; Hardwick et al., 2018). Our findings also revealed brain responses in the insular cortex in both actual and imagined movements. More specifically, we found posterior activation of the insula in movement execution and anterior activation of the insula in mental movement simulation. The gravitational force significantly alters motion dynamics during the execution of movements. The insula, known to process the effects of gravity via a stored internal representation of gravitational acceleration, is activated for actual hand

movements (Indovina et al., 2005; Lacquaniti et al., 2014; Rousseau et al., 2016). Here, we made a step forward by showing that the insula is also activated when the task mainly relies on mental feedforward states.

Visual tasks have been shown to activate the insula. In an elegant study, Lacquaniti and colleagues demonstrated that an internal representation of gravity is activated by visual motion that appears to be coherent with natural gravity (Indovina et al., 2005; Lacquaniti et al., 2014). The insular activation associated to neural feedforward mechanisms was also observed during experiment of visual motion when comparing prediction versus perception of visual motion (Cheong et al., 2012). Here, we go one step beyond these previous investigations by showing that the insular cortex is activated during mental movement simulation in absence of gravity-relevant visual feedback. In line with our results, global body movements, such as active balance simulation task (Karim et al., 2014) and mental imagery of balance (Jahn et al., 2004; Malouin et al., 2003) elicited fMRI responses in the insula. Further, Sacco and colleagues showed that the insula plays an important role in mental imagery of tactile and proprioceptive sensations and therefore in the imagery of actions and sensations in general (Sacco et al., 2006; Dijkerman & de Haan, 2007). Our results demonstrate that the insular cortex integrates dynamical constraints - including gravity - to implement feedforward mechanisms, even in absence of physical interaction between the body and the environment.

We, however, found different activations within the insula across experimental conditions. The posterior insula was more activated during actual hand movements compared to imagined hand movements, which, to the best of our knowledge, is an original finding. The largest number of afferences with the sensorimotor system in the posterior insula may explain why its activity during real movements was higher compared to the anterior insula. At this stage of investigation, we can speculate that the anterior and posterior insulae entail different roles. On the one hand, the anterior insula may implement feedforward mechanisms (internal simulations) to integrate the expected dynamical constraints caused by gravity when no gravity-relevant feedback is available. On the other hand, the posterior insula could be fundamental to process the effects of gravity by including the information conveyed by sensory feedback. More precisely, our data suggest there may be two complementary representations of gravity in the insular cortex, conceptually illustrated in **Figure 21**. The first, situated in the posterior insula (dotted bottom box), is used when sensory feedback is available. In that case, feedback signals directly update the internal representation of gravity (vertical up arrow). The output of the forward model (slanted up arrow) is compared with the feedback to evaluate the presence of errors. The second, offline, representation of gravity is held in the anterior part of the insula (dotted top box) and can be considered as a proxy of the first. Since no task-relevant feedback is available, we posit this dual internal model of gravity cannot be adapted during motor

imagery, but is accessible for simulations. In this case, the posterior insula is not included in the online control loop. During motor imagery, the output of the anterior insula (slanted down arrow) is compared with feedback. These two regions are unidirectionally connected in such a way to allow the posterior insula to update the abstract representation of gravity in the anterior insula (vertical black dashed line). The question remains open as to why two different versions exists.

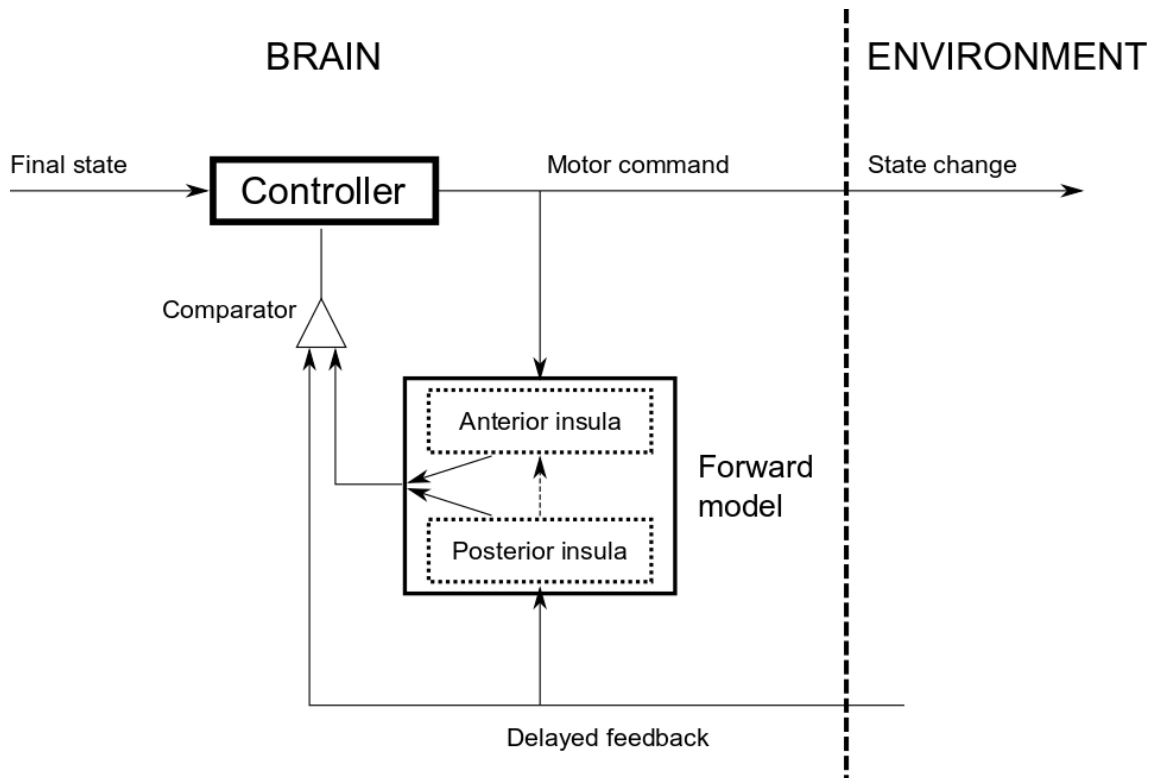


Figure 21 Conceptual sketch illustrating the different roles of the posterior and anterior insula in internal models, with respect to the specific processing of gravity.

We also examined the temporal features of actual and mental movements performed under different gravito-inertial constraints. Our results showed, regardless of task dynamics, a high temporal correspondence between them. This isochronism extends previous findings that reported comparable durations of actual and mental movements (Gentili et al., 2004; Guillot and Collet, 2005; Papaxanthis et al., 2012) and reinforces the well-documented idea of a similar neurocognitive network between actual and mental states (Ruffino et al., 2017; Grosprêtre et al., 2019). Temporal similarities between actual and mental movements reinforce the idea that the brain preserves an accurate internal model of arm and environmental dynamics. A controller and a forward internal model, integrating task dynamics, could provide similar durations for actual and mental movements. The controller would generate the appropriate neural commands necessary to move the segment into the vertical plane. The forward model would relate the sensory signals of the actual state of the segment (*e.g.*, position,

velocity) to the motor commands, and would predict its future states. In the case of imagined movements, the motor commands do not reach muscles, i.e., no movement occurs. However, a copy of these motor commands is still available to the forward model, which predicts the future states of the segment and therefore provides temporal information very similar to that of actual movements. In general, our results indicate that the CNS maintains an accurate representation of gravito-inertial dynamics and uses this representation to appropriately simulate arm movements in the vertical plane.

Strikingly, albeit participants were in a normal gravity environment, they could mentally simulate arm movements in radically new contexts (i.e., microgravity or hyper-gravity) by appropriately changing their temporal features (see modelling results). Specifically, movement imagined in microgravity and hyper-gravity were, correspondingly, slower and faster than movements imagined in normal gravity. This further suggests that the brain can imagine movements in a purely cognitive process (none of the participants had a personal sensorimotor experience of these altered contexts) in other environments than the habitual Earth's environment. Should the brain had imagined movements irrespective of gravitational constraints, similar durations would have been observed between the different conditions. Note that the integration of gravity into motor prediction per se is not a de facto condition. Indeed, it has been proposed that mental imagery of objects' visual motion does not have access to the internal model of Earth gravity, but resorts to a simulation of visual motion compatible with a 0-g environment (Gravano et al., 2017). It is possible that when trying to extrapolate object trajectories in the environment, the internal model of gravity for these tasks is triggered by visual information of the object motion. In contrast, during internally generated feedforward movements (mental imagery), the brain could rely on a more physical (in the Newtonian sense) internal model of gravity (Mcintyre et al., 2001). The question of whether the body is actively involved in the task may therefore be decisive as to which gravitational representation to load. It remains to be tested, however, which part of the insula and therefore which modality of the gravitational model is activated when purely imagining an object moving in the gravitational field as opposed to motor imagery.

4.2.6. Supplementary material

Supplementary material can be found at *Cerebral Cortex* online.

4.2.7. Notes

The authors thank J. Gaveau for interesting discussions to refine the psychophysics experiment. The authors also warmly thank the University Hospital and its kind personnel to assist the first author (CR) during the fMRI sessions. *Conflict of Interest*: The authors declare no conflict of interest.

4.2.8. Funding

Conseil Général de Bourgogne-Franche Comté (France); Fonds Européen de Développement Régional (FEDER); Centre National d'Etudes Spatiales (CNES), French « INVESTISSEMENTS D'AVENIR » program, project ISITE-BFC (contract ANR-15-IDEX-0003); ANR (Motion, ANR-14-CE30-0007).

Chapitre 5 : Actualisation des modèles internes pendant l'exposition à la microgravité grâce à l'imagerie motrice

5.1. Résumé de l'expérimentation 2

Dans cette seconde expérimentation, nous avons cherché à déterminer si une courte exposition dans un contexte radicalement nouveau induit un effet sur les représentations internes du mouvement. Les recherches actuelles suggèrent que l'imagerie permet de mettre à jour les mécanismes de feedforward ; conduisant à de meilleures performances dans des contextes familiers. Mais qu'en est-il dans un environnement inhabituel ? Dans cette expérience, nous testons cette capacité d'actualisation grâce à des mesures de chronométrie mentale effectuées sur une tâche de mouvements pendulaires du bras réels et imaginés effectuée avant et après une exposition à la microgravité induite en vol parabolique. Trois groupes de participants ont été constitués : le premier groupe a imaginé les mouvements pendulaires pendant qu'il vivait les variations de gravité durant le vol. Le second groupe était également exposé à ces variations mais n'était pas impliqué dans la tâche pendant le vol. Le dernier groupe, contrôle, était composé de personnes ne participant pas au vol (et soumis de facto à 1g exclusivement).

Les résultats ont montré que les représentations internes de la gravité ont été mises à jour après le vol seulement pour les participants qui ont imaginé des mouvements alors qu'ils subissaient la microgravité. En effet, notre prédiction concernant un allongement de la durée des mouvements imaginés en microgravité s'est révélée être vraie uniquement pour le groupe qui imaginait le mouvement pendant l'exposition en gravité altérée. Aucun effet similaire n'a été noté dans le groupe exposé à la microgravité malgré le fait que les participants vivaient les mêmes variations gravitationnelles que le premier groupe.

Le constat tiré de cette étude suggère que l'imagerie motrice a aidé la mise à jour des modèles internes de gravité bien que le passage en microgravité soit bref. Les conclusions tirées tendent également à penser qu'une simple exposition en gravité altérée est insuffisante pour induire une actualisation des modèles internes.

5.2. Expérimentation 2 : article in press dans *Journal of Neurophysiology* (2022)

Motor imagery helps updating internal models during microgravity exposure

Rannaud Monany D¹, Barbiero M^{1,2}, Lebon F¹, Babič J³, Blohm G⁴, Nozaki D⁵, White O¹

¹ Cognition, Action and Sensorimotor Plasticity (Inserm U1093), Université Bourgogne-Franche Comté (Dijon, France)

² Centre National d'Etudes Spatiales (Paris, France)

³ Laboratory for Neuromechanics and Biorobotics, Department of Automation, Biocybernetics and Robotics, Jožef Stefan Institute (Ljubljana, Slovenia)

⁴ Centre for Neuroscience Studies, Queen's University, Kingston (Ontario, Canada)

⁵ Graduate School of Education, The University of Tokyo, (Tokyo, Japan)

5.2.1. Abstract

Skilled movements result from a mixture of feedforward and feedback mechanisms conceptualized by internal models. These mechanisms subserve both motor execution and motor imagery. Current research suggests that imagery allows updating feedforward mechanisms, leading to better performance in familiar contexts. Does this still hold in radically new contexts? Here, we test this ability by asking participants to imagine swinging arm movements around shoulder in normal gravity condition and in microgravity in which studies showed that movements slow down. We timed several cycles of actual and imagined arm pendular movements in three groups of subjects during parabolic flight campaign. The first, control, group remained on the ground. The second group was exposed to microgravity but did not imagine movements in flight. The third group was exposed to microgravity and imagined movements in flight. All groups performed and imagined the movements before and after the flight. We predicted that a mere exposure to microgravity would induce changes in imagined movement duration. We found this held true for the group who imagined the movements, suggesting an update of internal representations of gravity. However, we did not find a similar effect in the group exposed to microgravity despite the fact participants lived the same gravitational variations as the first group. Overall, these results suggest that motor imagery contributes to update internal representations of movement in unfamiliar environments, while a mere exposure proved to be insufficient.

Keywords: internal models, microgravity, motor imagery, parabolic flight

5.2.2. Introduction

The execution of the simplest daily life movements, such as grabbing a mug, requires intense computational transformations. These processes depend on body dynamics, object properties, and the nature of the environment. Theories of motor control suggest that these computational steps rely on feedback and feedforward neural mechanisms formalized in internal models. Appropriate motor commands to reach a desired goal are derived through the integration of sensory prediction and recent system states. Forward models implement prediction of sensory consequences of actions by feeding a copy of the motor commands (“efference copy”) in a simulator of the dynamics of the action (Flanagan & Wing, 1997; Friston, 2011; Haith & Krakauer, 2013; Izawa & Shadmehr, 2011; Kawato et al., 2003; Wolpert et al., 1995). Internal models are sensitive to neuroplastic changes, which guarantees sensorimotor flexibility and adaptability when the system is exposed to external disturbances and/or new physical constraints (Ishikawa et al., 2016).

Studies have reported that gravity influences all stages of the chain that lead to an action, from planning to execution (see White et al., 2020, for review). Efficient control of any movement is then conditioned by the storage of a distributed internal representations of gravity in internal models. When gravity is altered, time is necessary to adapt to the new environment, for instance in object manipulation (Augurelle et al., 2003; Barbiero et al., 2017; Hermsdörfer et al., 1999) or arm reaching movements (Papaxanthis et al., 1998). For example, Augurelle et al. demonstrated that, although the grip force developed on object is much higher than required in an unnatural gravity context, a progressive adaptation of the force exerted by the fingers is possible. This adjustment started as early as the 2nd trial to achieve optimal force coordination after the 5th trial. The gravitational signal is so strong that it seems to set the pace of free rhythmic movements. In a previous study, White and colleagues (White et al., 2008) showed that the larger (resp. smaller) the gravity, the faster (resp. slower) the cyclic movements. This effect was even observable when the pace of the movement was imposed by a metronome. This behavior was driven by a strategy that minimized energy: participants naturally adopted the pace close to the resonant frequency of the biomechanical system, itself function of gravity. This demonstrates the massive influence of the external environment on movement production and provides a simple and reliable behavioral task to probe the integration of gravity in internal processes.

Motor adaptation is efficient through practice of the motor task. However, it is also possible to learn the task without doing per se. Indeed, kinesthetic motor imagery, defined as the mental simulation of movement based on sensorimotor information (Jeannerod, 1995), relies on internal simulation of actions and hence, on forward models (Kilteni et al., 2018). A robust and well

documented property of motor imagery is isochrony: behavioral observations (Papaxanthis et al., 2002; Parsons, 1994) reported a temporal correspondence between motor imagery and execution of the same action, modulated by task constraints (e.g., distance, difficulty, environmental changes). This property is assumed to reflect a common involvement of motor prediction processes between actual execution and motor imagery. Also, another interesting property of motor imagery is that the motor predictions are not impacted by action-related sensory feedbacks. This is supported by Rousseau et al. (2020), who pointed a dual representation of the gravity in the insula. Specifically, the authors found that posterior part of the insular cortex was engaged when action-related sensory feedback was processed, while the anterior insula was activated only when mentally simulating the action. The above-mentioned properties of motor imagery make the latter a useful tool to probe whether the environment itself (without reinforcement by feedback) updates internal representations. In that way, Papaxanthis and colleagues (Papaxanthis et al., 2003) tested how internal models were updated following long-term exposure to microgravity during a spaceflight mission. The authors found an isochrone slowdown of actual and imagined movements immediately after spaceflight, suggesting that immersion in microgravity led to an update of internal representations.

Here, we question the nature of the information about the new gravitational environments required to update motor prediction processes. In other words, is motor imagery *alone* powerful enough to extrapolate the way we would move in a new gravitational environment? If not, then, is it necessary to perform the movement in the new environment to update internal models or, instead, is a mere exposure of the body to the new environment sufficient? If an exposure is sufficient, it would mean that task-specific feedback information are not essential in the adaptation process. To answer this, we asked participants to imagine and execute arm pendular movements before and after short-term exposure to microgravity during parabolic flights. Such rhythmic movement was chosen because of its simplicity and its sensitivity to gravitational variations considering actual (Mechtcheriakov et al., 2002; Weber et al., 2019; White et al., 2008) and imagined movements (Rousseau et al., 2020). Three experimental groups were formed. In the *Imagine* group, participants were explicitly told to imagine – without doing - a few cycles of arm pendular movements in microgravity. In the *Exposed* group, participants were immersed in microgravity but did not do the motor imagery task. The third, *Control* group, did not fly and was free to perform any normal activities during the flight period. These included walking, sitting, and working on a computer. We formulated the following specific hypotheses. (1) If sensory feedback is necessary for adaptation, then, the *Imagine* and *Exposed* group should not be different from the *Control* group. Thus, we should observe similar movement duration for both actual and imagined movements after the flight for all groups. (2) If active mental processes dedicated to the task are necessary, then, only the *Imagine* group should exhibit a change in imagined movement

duration after the flight. (3) Finally, if being passively immersed in microgravity is powerful enough, such change should be observed for the *Exposed* group as well.

5.2.3. Materials and methods

5.2.3.1. Participants and Ethical considerations

Twenty-three participants (19 men, 26.9 ± 7.1 years old and 4 women, 27.3 ± 5.3 years old) without sensory or motor deficits took part in the experiment performed during a parabolic flight campaign funded by the French space agency (Centre National d'Etudes Spatiales). None of the participants had previously been exposed to microgravity. Among the 23 participants, a group of 15 participants took part in one parabolic flight and 8 participants remained on the ground. Flyers were examined by a medical doctor and were qualified for parabolic flights after an in-depth medical examination including rest electrocardiography (ECG). Prior to the flights, participants were invited to take medication (scopolamine) to limit motion sickness. It has been shown that scopolamine does not alter sensorimotor performances (Ritzmann et al., 2016).

All participants were naïve as to the purpose of the experiment, that took place at Novespace-Merignac airport (France). The study was conducted in accordance with the Declaration of Helsinki (1964), was authorized by the ANSM (French National Agency for Biomedical Security) and received formal ethical approval (agreement #2018-A03379-46). All participants signed an informed consent form stored at the Caen University Hospital.

5.2.3.2. Parabolic flight maneuvers

The experiment was performed during the 142th CNES parabolic flight campaign. Every flight lasted for approximately 2.5 hours. Each of the 15 flying participants experienced one flight in which they were exposed to 31 parabolas described as follows. From a steady horizontal flight (normogravity, $1g = 9.81 \text{ ms}^{-2}$), the aircraft gradually pulled up its nose and started climbing up to an angle of approximately 45° for about 20 s, during which the aircraft experienced an acceleration of around $1.8g$. The engine thrust was then reduced to the minimum required to compensate for air drag and the aircraft then followed a close-to free-fall ballistic trajectory (a parabola) lasting an additional 20 s, during which microgravity ($0 \pm 0.02 g$) was achieved. At the end of this period, the aircraft pulled out of the parabola, which gave rise to another 20 s of $1.8g$. Finally, the aircraft returned to normal flight attitude ($1g$) before the entry into the next parabola within 1 min to 8 min. During the parabolas, the resultant g vector was always

perpendicular to the floor of the aircraft. Lateral and forward/backward components were in the range $10^{-3}g$ and were negligible.

5.2.3.3. Experimental procedure

All participants underwent three experimental phases (*Pre*, *Flying time* and *Post* in **Figure 22**). The first phase took place before the flight (*Pre* in **Figure 22**). During that phase, we assessed i) the motor imagery vividness with the Kinesthetic and Visual Imagery Questionnaire (KVIQ, short version: kinesthetic items only; Malouin et al., 2007) and ii) the duration of actual and imagined arm pendular movements. Participants were seated and had to swing their dominant upper limb around shoulder at comfortable pace and natural amplitude according to three conditions: i) actual movements, ii) imagined movements in 1g, and iii) imagined movements in 0g. In the last condition, participants had to feel the sensations of the movement as if they imagined themselves evolving in a microgravity environment. Here, we expected that the participants would be unable to extrapolate such information before the flight, and thus to imagine the movement in the same way as in 1g. A slowdown of imagined movement duration after the flight would, in our opinion, reflect a capacity to extrapolate microgravity features in the motor imagery process. Each participant performed four trials per condition. A trial was composed of 2 contiguous cycles of actual or imagined arm pendular movements. Note that participants were not instructed to imagine *similar* movement, because similarity between actual and imagine movements is a well-known, implicit, and expected phenomenon that is assumed to be a hallmark of the involvement of internal models during motor imagery (Miall & Wolpert, 1996). To normalize, however (and not impose a specific behavior), the task was shown by the same experimenter to every participant. The starting position of the first trial was either in front of or behind the participant and were counterbalanced across participants. Starting positions alternated between trials. The order of the imagined gravitational environment (1g or 0g) was counterbalanced between participants.

In the second phase of the experiment (*Flying time* in **Figure 22**), participants were distributed in three groups. In the first group (*Control*, $n = 8$), non-flyer participants remained on the ground for the duration of the flight. Participants of the two other groups were considered as flyers. In the second group, participants were exposed to the parabolas while being engaged in various scientific activities, depending on their respective research teams (*Exposed*, $n = 6$). In the third group (*Imagine*, $n = 9$), participants were asked to imagine arm pendular movements while physically immersed in 1g or 0g. Each participant of the *Imagine* group was tested for 10 parabolas. More specifically, during each flight day, one participant was tested either during the first batch of 10 parabolas, the second batch of 10 or

the last batch of 10. Participants had to imagine 2 cycles of pendular movements during the 1g-phase, prior to entering the parabola, and during the 0g-phase. They started to imagine the motor task as soon as they felt ready after having heard the signal « steady flight » and « injection », announcing 1g and 0g phases, respectively. To limit motion sickness and to normalize behaviour, participants of the *Imagine* group were instructed to keep their eyes open during the task while not gazing at anything in particular. When not tested during the flight, participants of the *Imagine* group were engaged in other scientific activities.

After the flight (*Post* in **Figure 22**), participants repeated exactly the same procedure as the one described in the preflight phase with one notable exception: in order to avoid a potential resetting of internal representation due to actual execution, participants always first imagined movements under 1g and 0g (still counterbalanced) before actually performing the movement. Participants were tested as soon as possible after the flight (between 10 and 30min depending on their personal priorities).

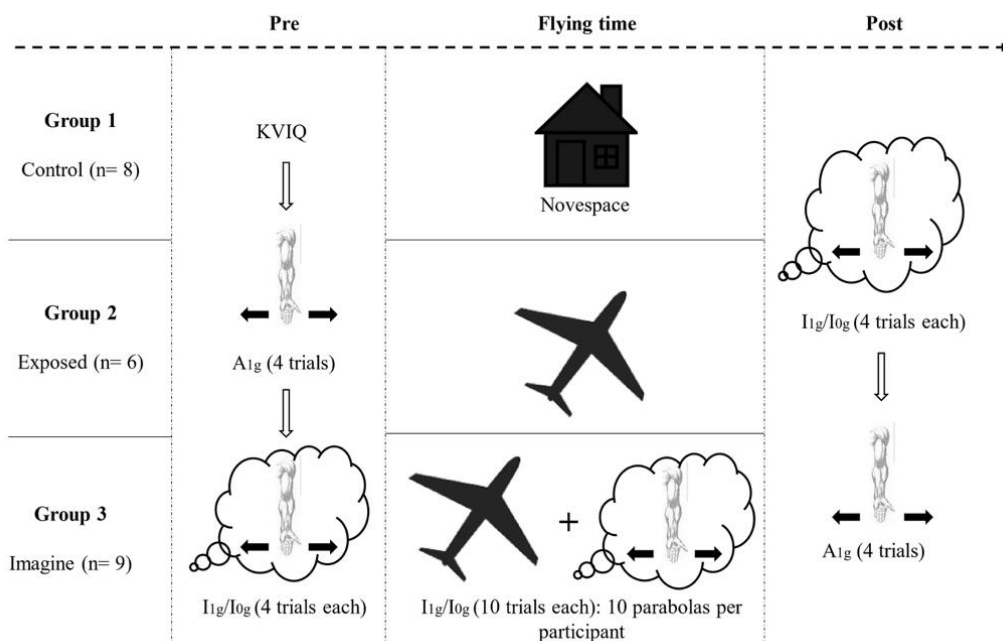


Figure 22 Schematic representation of the experimental procedure. A_{1g} = Actual movement in 1g, I_{1g} = Imagined movement in 1g, I_{0g} = Imagined movement in 0g (during or not during exposure to 0g).

The duration of actual and imagery movements was recorded with an electronic stopwatch. Participants held the stopwatch in their left hand. They triggered it when they started to move/imagine their right arm and they stopped the device when they had completed the two cycles of pendular

movements. Participants never received any information about their actual or imagined movement times to avoid the setting up of implicit strategies.

5.2.3.4. Data processing and Statistical Analysis

For each condition and for each group, the mean duration of actual and imagined movements in each condition was calculated. Normality and variance homogeneity assumptions were checked before inferential statistics using visual inspection of residuals Q-Q plots and Bartlett tests. One participant from the *Imagine* group experienced motion sickness during the flight and has been excluded from further analysis. Presence of outliers has been tested using the median absolute deviation method (Leys et al., 2019). Since outliers concerns the same participant (too long movement durations for I_{1g} in Pre and A_{1g} in Post), data from this participant (in the *Imagine* group), were removed from the analysis. The threshold of statistical significance was set to $\alpha = 0.05$.

The first step of the analysis consisted of ensuring that imagery vividness was statistically not different between groups. Therefore, KVIQ results were averaged and compared across groups using a one-way analysis of variance. Then, the temporal correspondence (isochrony) between actual and imagined motions in 1g was examined before and after the flight. In order to quantify isochrony between actual and imagined movements in 1g, we calculated the following index (ISO_{1g}) inspired by Marchesotti et al., 2016:

$$ISO_{1g} = 1 - (I_{1g}/A_{1g})$$

where I_{1g} corresponds to imagined movement times in 1g and A_{1g} to actual movement times in 1g. A perfect isochrony would yield an ISO_{1g} equal to 0. In case of mismatch, the ISO_{1g} can be negative (if $I_{1g} > A_{1g}$) or positive (if $I_{1g} < A_{1g}$). To ensure isochrony between A_{1g} and I_{1g} , one-samples t-tests against isochrony (0) were conducted for pre- and post-tests ISO_{1g} and for each group separately. Paired-sample t-tests were also conducted between pre and post for each group, to check if parabolic maneuvers disturbed the motor prediction process. Each one and paired-sample t-tests conducted on isochrony was completed by an equivalence test (Lakens et al., 2018).

Concerning the Pre-Post effects, a general linear model with Greenhouse-Geisser correction was performed with GROUP (*Control*, *Exposed* and *Imagine*) as categorical predictor and 6-repeated measures factor hierarchized in two levels. The first level is TIME (Pre vs Post) and the second level is MOVEMENT (actual 1g, imagined 1g and imagined 0g). Post-hoc pairwise comparisons were performed

on the GROUP x TIME x MOVEMENT in case of significance and corrected using Bonferroni method. Partial eta-squared (η_p^2) values were reported to provide indication on effect sizes.

Given that a lot of between-subject variability characterizes our dataset, the differences of data dispersion between pre- and post-tests led us to an analysis of between-subject variability through the use of coefficients of variation (CV), calculated on averaged pre- and post-test data for each group separately.

Inflight imagined movement durations of the *Imagine* group were then analyzed. Inflight time measurements were analyzed with one-sided paired-sample t-tests, opposing imagined movement in 1g (I_{1g}) and imagined movement in 0g (I_{0g}) for each parabola (10 tests). P-values were adjusted accordingly using Bonferroni method for multiple testing. Cohen's d values are reported for each test. A percentage of change with respect to 1g ($\Delta_{0g}(\%)$) was calculated for each parabola to provide a complementary descriptive measure of differences between I_{1g} and I_{0g} using the following formula:

$$\Delta_{0g}(\%) = (I_{0g} - I_{1g})/I_{1g} * 100$$

in which Δ_{0g} can be < 0 (if $I_{0g} < I_{1g}$) or > 0 (if $I_{0g} > I_{1g}$).

Non-normalized differences between I_{1g} and I_{0g} ($\Delta_{0g}(s)$) for each parabola were also presented for the same purpose.

Finally, we used the computational model developed in a recent publication of our team (see Rousseau et al. (2020) for an exhaustive presentation of the model). Briefly, the natural period of a simple compound pendulum depends on the derive moment of inertia of the arm when moving around the shoulder insertion point (J), total mass (m), gravity (g), and position of the center of mass (l) of the equivalent system according to:

$$T = 2\pi\sqrt{\frac{\sum iJ_i}{mJg}}$$

The model predicts that movements become slower (and having thus a larger period) as gravity decreases. By assuming one can reliably imagine a movement in 1g, we used the model to predict what should be the theoretical value of gravity to account for this period change. We calculated the difference between I_{1g} and I_{0g} periods (ΔT) before and after the flight for each participant. We matched m, l and J to individual participants in the model and solved the following equation for alpha (α), interpreted here as a "gravitational gain":

$$\Delta T = T_{I_{0g}} - T_{I_{1g}} = 2\pi\sqrt{\frac{J}{mJg}} - 2\pi\sqrt{\frac{J}{mJ(\alpha g)}}$$

Algebraic development yields:

$$\alpha = \frac{4\pi^2 J}{(2\pi\sqrt{J} + \Delta T\sqrt{m}g)^2}$$

Then, we used paired-sample t-tests to compare alpha values between the Pre and the Post for the *Imagine* group. Because arm segments lengths were not recorded for *Exposed* and *Control* groups, that analysis has been conducted for the *Imagine* group only.

Data processing and statistical analysis were done using Statistica (version 13.3. *Stat-Soft*, USA). Equivalence testings were done using the TOSTER package (Lakens, 2017) on R (*R Core Software*, 2012).

5.2.4. Results

Participants cyclically moved and imagined pendulum movements of the arm on the ground (1g) and during gravitational variations induced by parabolic flight maneuvers (1g and 0g). The main purpose of the following analysis was to investigate whether the brain can generalize a movement executed in a normal terrestrial context to a microgravity environment.

5.2.4.1. Vividness

In terms of vividness, participants of the *Control* group (3.02 ± 0.69), *Exposed* group (2.68 ± 0.9) and *Imagine* group (2.94 ± 0.76) are not statistically different ($F(2, 18) < 0.1$, $p = 0.72$).

5.2.4.2. Isochrony between actual and imagined movements in 1g

One-sample t-tests suggest that the ISO_{1g} score is not statistically different from 0 whatever the group or time (all $p > 0.08$). ISO_{1g} is not statistically different between Pre and Post for each group either (all $p > 0.15$). ISO_{1g} values are reported in **Table 2**. Equivalence test are non-significant (all $p > 0.25$), suggesting that the present ISO_{1g} values cannot either be considered as equivalent. These results are therefore inconclusive.

Table 2. Means (\pm SD) for ISO_{1g} scores in Pre and Post for the three groups.

	Control	Exposed	Imagine
	Mean (SD)	Mean (SD)	Mean (SD)
Pre	-0.03 (0.18)	0.004 (0.16)	-0.11 (0.14)
Post	-0.1 (0.14)	-0.07 (0.17)	-0.09 (0.30)

5.2.4.3. Post-test effects of parabolic maneuvers

Table 3 presents means and standard deviations of movement durations at Pre and Post for the three groups. **Figure 23** depicts averaged durations for each type of movement (A_{1g} in blue, I_{1g} in black and I_{0g} in red) for each group separately (*Control*, *Exposed* or *Imagine*) and broken down between Pre and Post phases.

Table 3. Means (\pm SD) for Pre and Post movement durations according to the three experimental groups. A_{1g} : Actual movements in 1g; I_{1g} : Imagined movements in 1g; I_{0g} : Actual movement in 1g; s: second.

		Pre	Post
		Mean (SD)	Mean (SD)
Control	A_{1g} (s)	3.19 (0.57)	3.24 (0.95)
	I_{1g} (s)	3.29 (0.79)	3.52 (0.92)
	I_{0g} (s)	3.49 (0.69)	3.62 (1.07)
Exposed	A_{1g} (s)	2.86 (0.42)	2.94 (0.57)
	I_{1g} (s)	2.82 (0.46)	3.16 (0.85)
	I_{0g} (s)	3.42 (1.37)	3.84(1.62)
Imagine	A_{1g} (s)	2.84 (0.23)	3.27 (0.59)
	I_{1g} (s)	3.13 (0.22)	3.60 (1.26)
	I_{0g} (s)	3.74 (0.62)	5.33 (1.81)

There is no significant main effect of GROUP on movement duration ($F(2,18) = 0.72, p = 0.50$). However, main effects are reported for TIME ($F(1,18) = 4.43, p = 0.014, \eta_p^2 = 0.29$) and MOVEMENT ($F(2,32) = 14.41, p < 0.01, \eta_p^2 = 0.44$). The main effect of TIME is explained by longer movement duration, on average, post- than pre-flight ($p = 0.015$). Regarding the main effect of MOVEMENT, post-hoc comparisons reveal differences between I_{0g} and the two other conditions (all $p < 0.01$), since no statistical differences appeared between A_{1g} and I_{1g} ($p = 0.68$). As can be observed in **Figure 23**, the I_{0g} movements durations were indeed longer than those in other conditions, independently of group and time. The study of interactions, summarized below, allows to unravel this effect regarding the influence of GROUP and TIME factors.

There is no significant interaction for TIME x GROUP ($p = 0.13$). Significant interactions are observed for TIME x MOVEMENT ($F(4,36) = 5.39, p < 0.01, \eta_p^2 = 0.23$), GROUP x MOVEMENT ($F(4,36) = 2.64, p = 0.049, \eta_p^2 = 0.23$) and GROUP x TIME x MOVEMENT ($F(4,36) = 3.23, p = 0.023, \eta_p^2 = 0.26$). Post-hoc pairwise comparisons reveal that I_{0g} movement times increase in post-test (see Fig. 3) for the *Imagine* group (5.33 ± 1.81 s) when compared to A_{1g} and I_{1g} in Post, as well as A_{1g} , I_{1g} and I_{0g} in Pre (all $p < 0.01$), confirming an increase of movement duration of I_{0g} after the flight for this group. That increase would indicate that the update of gravity-related internal representations can persist over time. Pairwise comparisons also revealed a significant difference between A_{1g} and I_{0g} in pre-test for the *Imagine* group ($p < 0.01$).

The coefficients of variation suggest an increase of variability at post-test, more pronounced for the *Imagine* (CV-Pre = 16.78%, CV-Post = 38.28%) than for the *Exposed* (CV-Pre = 28.99%, CV-Post = 33.59%) and *Control* (CV-Pre = 20.23%, CV-Post = 27.57%) groups.

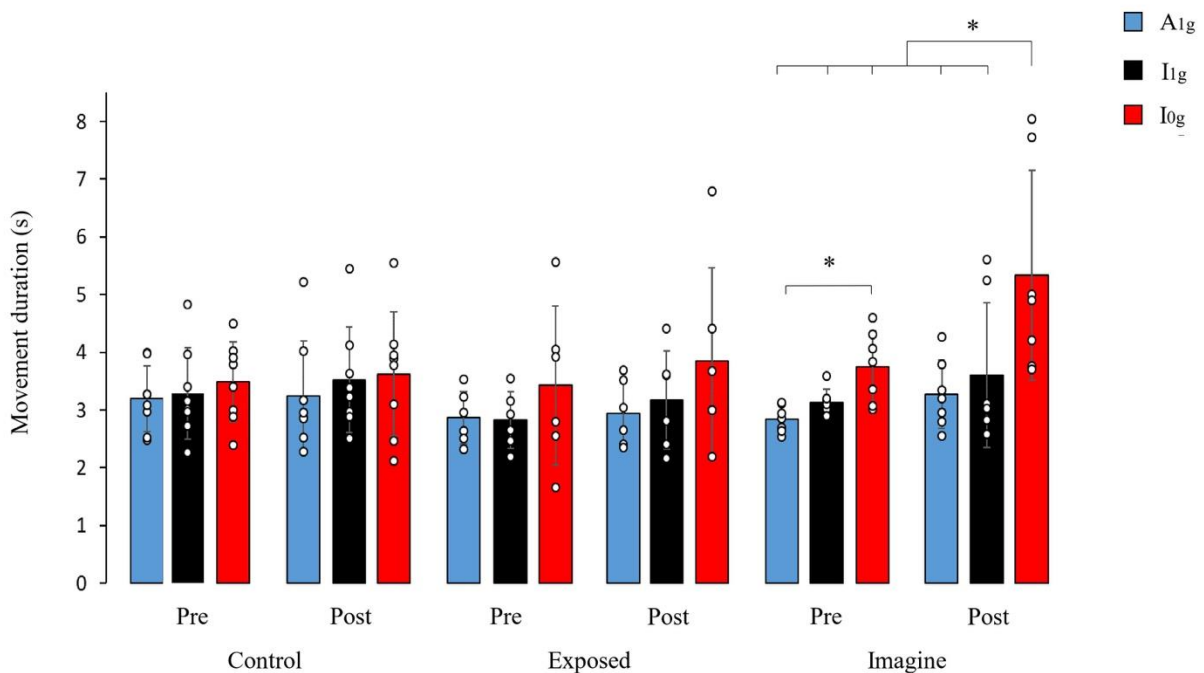


Figure 23 Movement duration for Control, Exposed and Imagine groups in pre- and post-tests for actual movements in 1g (A_{1g}), imagined movement in 1g (I_{1g}) and 0g (I_{0g}). Vertical bars represent standard deviations. White circles represent individual observations per condition.

To sum-up, the increase of I_{0g} duration at post-test for the *Imagine* group suggests that motor imagery inflight helped to update internal representations of microgravity, which, in turn, influences motor prediction processes. However, we did not find a similar effect in the *Exposed* group despite the fact participants experienced the same gravitational variations as the *Imagine* group.

5.2.4.4. Inflight effects of parabolic maneuvers

In this section, we test how gravitational variations, induced by parabolic maneuvers, influenced the duration of imagined movements of participants involved in the mental task during the flight (*Imagine* group).

Descriptive statistics, Δ_{0g} (s) and Δ_{0g} (%), t-tests results, adjusted p-values and Cohen's d are reported in

Table 4 and presented in **Figure 24**.

Table 4. Descriptive statistics and paired-samples t-tests results for inflight measurements. I_{1g} : Imagined movements in 1g; I_{0g} : Actual movement in 1g; s: second; P1, up to P10: Parabola 1, up to Parabola 10; Δ_{0g} (s): Non-normalized differences between I_{1g} and I_{0g} ; Δ_{0g} (%): percentage of change between I_{1g} and I_{0g} .

Parabola	I_{1g} (means \pm SD, in s)	I_{0g} (means \pm SD, in s)	Δ_{0g} (s)	Δ_{0g} (%)	t	Adjusted p-values	Cohen's d
P1	3.28 (0.95)	3.99 (2.25)	0.71	21.52	1.20	1	0.44
P2	3.17 (0.85)	4.42 (1.48)	1.35	39.39	2.72	0.20	1.06
P3	3.34 (0.55)	4.02 (1.60)	0.78	20.47	1.28	1	0.63
P4	3.20 (0.92)	4.53 (1.78)	1.33	41.31	2.79	0.20	0.98
P5	3.20 (1.02)	4.47 (1.64)	1.27	39.64	3.99	0.051	0.95
P6	3.57 (1.04)	4.34 (1.25)	0.77	21.57	1.22	1	0.67
P7	2.91 (0.49)	3.46 (0.94)	0.55	18.90	2.07	0.53	0.77
P8	2.78 (0.63)	3.73 (1.75)	0.95	34.41	1.96	0.52	0.80
P9	3.00 (1.21)	3.46 (1.16)	0.46	15.33	1.54	0.90	0.39
P10	2.60 (0.48)	3.13 (1.14)	0.53	20.46	1.03	1	0.66

The I_{1g} movement durations remain relatively stable during the flight when compared to the average I_{1g} movement durations before the flight for the *Imagine* group (*i.e.*, 3.13 s). The I_{0g} durations were 0.71s longer than I_{1g} (*i.e.*, +21.52%) at the beginning of the flight (Parabola 1), then increased between the beginning and the middle of the flight, reaching a maximal difference of 1.33 s (+41.31%) and 1.27 s (+39.64%) for Parabolas 4 and 5, respectively. The I_{0g} durations gradually decreased over the second half of the flight and were 0.53s longer than I_{1g} (+20.46%) at the end of the flight (Parabola 10). However, considering the adjusted p-values, I_{0g} was not statistically different from I_{1g} during the flight, despite large effect sizes for certain parabolas (notably parabolas 2, 4 and 5).

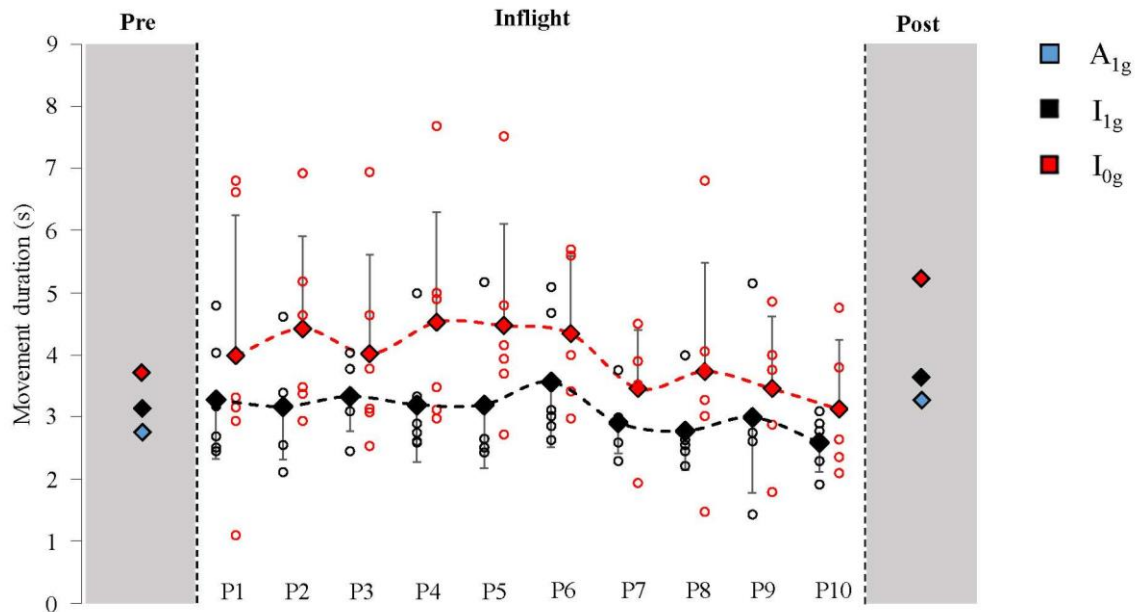


Figure 24 Flying time measurements for the Imagine group. Black and red lozenges represent I_{1g} and I_{0g} averages for each parabola, respectively. Vertical bars represent standard deviations. Black and red circles represent individual observation for I_{1g} and I_{0g} , respectively. Pre and Post movement durations of the Imagine group are depicted in grey zones. I_{1g} = Imagined movement in $1g$, I_{0g} = Imagined movement in $0g$. P1, up to P10: Parabola 1, up to Parabola 10.

5.2.4.5. Pendulum model

The average value for α is 0.74 ± 0.24 before the flight and 0.43 ± 0.15 after the flight, which is closer to zero but clearly not zero. This is not surprising since the model is ill-defined for $g=0$ (it predicts infinite periods). Furthermore, it was previously shown that the slowdown of cyclic movement periods remains stable between $0g$ and $0.5g$ (White et al., 2008), which fits with the current results. Please also note that α values were significantly different when comparing before and after the flight ($t(7) = -3.65$, $p = 0.01$, *Cohen's d* = 1.38), supporting that motor imagery when exposed to microgravity changes the way movement are simulated after it.

5.2.5. Discussion

The purpose of this study was to investigate what information about a novel gravitational environment is required to allow participants to update internal models of gravity and extrapolate their behavior. To this end, we used mental chronometric measurements before, during, and after exposure to microgravity induced by parabolic flights. We found that the duration of movements imagined in microgravity after the flight was longer after the exposure only for the participants engaged in the motor imagery task during the flight (*Imagine group*), suggesting that the exposure to microgravity and

motor imagery helped updating motor representation of gravity. Despite the fact the *Exposed* and the *Imagine* groups underwent equivalent exposure to altered gravity, the imagined movement duration of the *Exposed* group showed no variations after the flight. The results of the *Exposed* group suggest that a mere exposure, nor the execution of movements that are not related to the task, are not sufficient to elicit changes in the internal representation of gravity. With regards to our hypothesis, this suggests that being passively immersed in microgravity is not powerful enough to update these internal representations, at least for short-term exposure.

According to current theories of motor adaptation and learning, sensorimotor adaptation occurs because internal models are updated (Pierella et al., 2019). Most of the time, a parametric change is sufficient, for instance, when switching between objects of different masses. In that case, it was shown that internal models can be additively combined (Davidson & Wolpert, 2004). In a number of cases however, structural learning is necessary and becomes much more challenging. For instance, when exposed to new and/or unexperienced constraints (e.g., microgravity), the action is initially disturbed because its characteristics are not reflected in the control policy and therefore in the generated motor command. The generalization of internal models is made possible by a form of learning. One powerful mechanism is error-based learning: exploration induces errors defined as discrepancies between sensorimotor predictions and actual feedback. The difference between predictions and outcomes is a teaching signal for internal models, adapting subsequent motor commands through repetition. Here, participants were confronted to a radically new environment and had then to implement a structural change in the internal models. Such extrapolation of motor plans in completely new environments has been observed recently in a large radius human centrifuge experiment (White et al., 2018). In that study, participants performed a series of three object lifts in hypergravity that varied stair wise between 1g and 3g. The analysis of fine parameters underlying object grasping showed that the task was immediately adjusted during the first trial in the new hypergravity phase. This demonstrated that participants could successfully extrapolate parameters of the internal models to match the requirements of the upcoming gravitoinertial context. In the present study, however, participants did not physically performed the task in microgravity. Nevertheless, we found that isochrony was maintained in the group who was actively engaged in the imagery task. Through inflight kinesthetic motor imagery, participants anticipated the consequences of their imagined movement (sensory prediction) and coupled these simulations with the multimodal sensory inflows induced by altered gravity. In a way, participants closed an internal loop and this learning happened in absence of relevant feedback. How can we adapt without the sensory prediction error derived from feedback?

Several studies strengthened the view that imagined and executed movement are functionally comparable (albeit not identical) in terms of involved neurocognitive resources (Héту et al., 2013). Recently, using a somatosensory attenuation paradigm, Kilteni and colleagues (2018) also reported that motor imagery generates sensorimotor predictions comparable to physical execution. As stated by the authors, internal forward models could predict the sensory consequences and the end state of the limbs for imagined movements based on the efference copy and the current system state. Michel et al., 2013 showed that motor imagery is likely to induce sensorimotor adaptation using prismatic adaptation tasks. The authors suggested that such update would be driven by the integration of sensory inflow in sensorimotor predictions (Gentili et al., 2006). The teaching signal would here correspond to the gap between the non-updated motor command and the sensorimotor prediction. Through mental repetition, that teaching signal would be fed back to the controller, correcting the subsequent motor commands via a “self-supervised process” (Gentili et al., 2010).

When immersed in microgravity, the partial integration of the latter during computation of the motor command would result in a gap between the command and the sensorimotor prediction. That information would be sent as input to correct the next motor command, progressively integrating microgravity-related information in motor command computation. We thus suggest that the activation of internal models during motor imagery, combined with the integration of sensory inflow in microgravity, helped update internal models of gravity. In this way, the results of the *Imagine* group would support that the formation of an adapted internal model of gravity could result from combined motor imagery and sensory integration when exposed to microgravity. This approach is of course quite limitative and not optimal since it prevents using feedback to update internal representation.

That statement could be supported by a recent functional imaging study that pointed towards a redundancy in the internal representation of dynamical constraints for both actual and imagined wrist flexion/extension movements (Rousseau et al., 2020). The authors attempted to identify distinct roles within the insula with respect to mechanisms of internal models. The results showed that the posterior part of the insular cortex was engaged when feedback was processed while the anterior insula was activated only in mental simulation of the action. Based on their results, the authors also suggested that the two parts of the insula are unidirectionally connected to allow the update of gravity representation in the anterior insula via its posterior part when sensory feedback is available. The results of the current study could suggest that, when imagining movements while being physically immersed in microgravity, the integration of sensory feedbacks within the posterior insula is conveyed to the anterior insula to update internal representation of gravity that is used during mental simulation.

The proposed interpretation is however to be nuanced when considering the inflight results. Indeed, we expected that I_{0g} movements duration would deviate from I_{1g} as the flight progresses. The emergence of this gap across the parabolas would also have witnessed such update. Although the difference between I_{1g} and I_{0g} seems to increase during the first half of the flight, we reported only a marginally significant difference at the middle of the flight ($p= 0.051$; 5th parabola). As addressed in further details in the following section, we believe that such absence of significant differences is likely to reflect study own limitations rather than a “true” absence of effects. Also, and surprisingly, I_{0g} movement durations seem to converge towards I_{1g} ones at the second half of the flight. We indeed expected that the difference between I_{1g} and I_{0g} that seem to emerge at the first half of the flight would be maintained during the second half. A tentative explanation could be that, since the imagined movement was never executed when exposed to $0g$, there was no practical needs to adapt it. In absence of such needs, imagined movement durations in $0g$ could have progressively converged to normogravitational values.

As stated above, our study has some limitations. During this experiment, we also examined the temporal characteristics of imagined movements during the flight. Surprisingly, the present results showed no statistical differences in the duration of imagined movements when exposed to microgravity (I_{0g}) and to normogravity (I_{1g}). This finding could be explained by methodological limitations, the main one being the weak statistical power inherent to this kind of experimental context. It is worth mentioning that this lack of statistical power could explain the absence of significant equivalence tests regarding vividness, despite extremely close averages for certain tests (Lakens, 2017). In addition, participants were tested in succession, each for 10 parabolas. Thus, the cumulative exposure to gravitational variations prior to the experiment differed between subjects, which could have influenced motor imagery. While it has been showed that only six parabolas are required to adjust grip force to load force in a rhythmic object manipulation task (Augurelle et al., 2003), in our case, however, no action immediately related to the imagined task was performed. Finally, the voluntary mental effort required for motor imagery tasks might have been impacted by vestibular and proprioceptive systems disruption caused by parabolic flight maneuvers (Lacquaniti et al., 2013, for review). It is conceivable that the lack of statistical power and the large variability have masked significant inflight effects, though suggested by some large effect sizes for certain parabolas. Further, there was a lot of variability in the post-test dataset in both flyer groups. One could argue that variability increase in post-test was caused by the fact the imagined movements preceded the execution of actual movements. However, the *Control* group data remained stable whereas this group received the same order of measurements than *Exposed* and *Imagine* groups. Variability increase could instead be understood as resulting from several factors as stress (Schneider et al., 2007; Steinberg et

al., 2015), scopolamine injection (Bestaven et al., 2016), fatigue induced by parabolic maneuvers (Collado, 2017) and the task-related difficulty of imagining a movement while projecting into different gravitational environments. As participants had to trigger the stopwatch themselves, there could be a potential influence of microgravity on reaction times (Clément, 2018). However, while being a potential confounding factor, the difference observed by Clement (20 ms difference between reaction times in 1g and 0g) cannot account for the results reported here. Finally, our results contrast with those of Chabeauti et al. (2012), who reported no effects of parabolic maneuvers on the duration of imagined movement. The authors used a sit-to-stand-to-sit task which involved a set of complex and sequential polyarticular movements. Simple pendular arm movements and whole body movement may not be directly comparable. Finally, the absence of actual movements during exposure to microgravity is an important limitation in the current study, because it would have allowed to verify congruency between actual movement in flight and imagined movement post flight.

In conclusion, our results suggest that motor imagery helped update internal models of gravity during short-term exposure to microgravity. Despite the very strong environmental signals, living microgravity in a context unlinked from the task at hand is not sufficient to fine tune the parameters of the internal model engaged in the task.

5.2.6. Ethics statement

The protocol was approved by the CPP (2018-A03379-46). This study was carried out in accordance with the recommendations of the ANSM (given on 15th February 2019) with written informed consent from all participants. They gave written informed consent in accordance with the Declaration of Helsinki.

5.2.7. Author contributions

DRM, MB, FL and OW designed the experiment; DRM recorded the data; DRM analyzed the data; DRM and MB implemented the pendulum model; DRM and MB developed figures; DRM, MB and OW wrote the manuscript; FL, GB, DN, JB and OW provided feedback on the manuscript; all co-authors read and approved the submitted version.

5.2.8. Funding

This research was supported by the “Centre National d’Etudes Spatiales” (CNES), the “Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale” (Inserm), the Jožef Stefan Institute of Ljubljana (Slovenia), the Queen’s University (Canada) and the French-German ANR program in human and social sciences (contract ANR-17-FRAL-0012-01).

5.2.9. Acknowledgments

The authors wish to thank the CNES and Novespace teams for their excellent technical support for carrying out the experiment in the AirZeroG airplane. We are also grateful to the university hospital center of Caen for their valuable help in the passing of the ethical agreement and Hervé Normand for medical inclusion of participants. We thank Lionel Bringoux for the participants’ recruitment. Finally, we would like to thank the participants who took part in this experiment.

5.2.10. Conflict of Interest Statement

The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationship that could be construed as a potential conflict of interest.

Chapitre 6 : Effet de la compensation normogravitaire locale sur le contrôle moteur en situation de gravité altérée

6.1. Résumé de l'expérimentation 3

Au travers de cette troisième expérimentation, nous avons testé une autre façon d'améliorer ses performances que celle développée dans l'expérience précédente. Utilisant le contre-pied des expérimentations traditionnelles, où seul le membre testé est perturbé, nous avons développé un dispositif robotique permettant de recréer localement des informations sensorielles connues (1g) au niveau du bras alors que le reste du corps est immergé dans un environnement extrême (0 ou 1.8g). L'efficacité de la compensation en gravité locale a été évaluée grâce à une expérience durant laquelle 9 participants effectuaient une série de mouvements de pointage verticaux au cours d'un vol parabolique. Pour ce faire, nous avons comparé divers paramètres (*i.e.*, durée, précision, trajectoire du mouvement et activations musculaires liées) relevés pendant les périodes de microgravité et d'hypergravité, avec ou sans compensation locale.

Comme on pouvait s'y attendre, les modifications de gravité ont affecté de manière significative la plupart des paramètres observés par rapport à la condition normogravitaire. Ainsi, nous notons entre autres une modification de la durée de mouvement (*i.e.*, plus longue/plus courte en micro-/hypergravité respectivement) ainsi qu'une diminution de la précision dans la tâche de pointage. L'ajout d'informations connues au niveau du bras a permis de retrouver des caractéristiques similaires à celles d'un mouvement effectué en 1g alors que l'action se déroulait dans des environnements gravitationnels altérés. En conséquence, bien que le système vestibulaire ait mesuré un environnement altéré, le message véhiculé par la proprioception du bras était dominant dans le flux d'informations contribuant à la graviception.

Nos résultats suggèrent donc que l'utilisation d'un tel dispositif d'assistance faciliterait les mouvements dans des conditions de gravité non familière. Néanmoins, des analyses portant sur d'autres variables motrices sont nécessaires avant de porter une conclusion définitive sur ce type de système.

6.2. Expérimentation 3 : article publié dans *Frontiers in Neural Circuits* (2021)

Effects of local gravity compensation on motor control during altered environmental gravity

Tjasa Kunavar^{1,2‡}, Marko Jamšek^{1,2‡}, Marie Barbiero^{3,4}, Gunnar Blohm⁵, Daichi Nozaki⁶,
Charalambos Papaxanthis³, Olivier White^{3†}, Jan Babič^{1†}

¹Laboratory for Neuromechanics and Biorobotics, Jožef Stefan Institute, Department of Automatics, Biocybernetics and Robotics, Ljubljana, Slovenia

²Jožef Stefan International Postgraduate School, Ljubljana, Slovenia

³INSERM UMR1093-CAPS, Université Bourgogne Franche-Comté, UFR des Sciences du Sport, Dijon, France

⁴Centre National d'Etudes Spatiales, Paris, France

⁵Centre for Neuroscience Studies, Queen's University, Kingston, ON, Canada

⁶Division of Physical and Health Education, Graduate School of Education, The University of Tokyo, Tokyo, Japan

‡ These authors have contributed equally to this work and share first authorship

† These authors have contributed equally to this work and share senior authorship

Keywords: motor assistance, gravitational effects, parabolic flight, motor control, microgravity, hypergravity

6.2.1. Abstract

Our sensorimotor control is well adapted to normogravity environment encountered on Earth and any change in gravity significantly disturbs our movement. In order to produce appropriate motor commands for aimed arm movements such as pointing or reaching, environmental changes have to be taken into account. This adaptation is crucial in order to perform successful movements during microgravity and hypergravity conditions. To mitigate the effects of changing gravitational levels, such as the changed movement duration and decreased accuracy, we explored the possible beneficial effects of gravity compensation on movement. Local gravity compensation was achieved using a motorized robotic device capable of applying precise forces to the subject's wrist that generated a normogravity equivalent torque at the shoulder joint during periods of microgravity and hypergravity. The efficiency of the local gravity compensation was assessed with an experiment in which participants performed a series of pointing movements toward the target on a screen during a parabolic flight. We compared movement duration, accuracy, movement trajectory and muscle activations of movements during periods of microgravity and hypergravity with conditions when local gravity compensation was provided. The use of local gravity compensation at the arm mitigated the changes in movement duration, accuracy and muscle activity. Our results suggest that the use of such an assistive device helps with movements during unfamiliar environmental gravity.

6.2.2. Introduction

Our sensorimotor control is adapted for the Earth's environment, where all movements are conditioned by the gravitational force (Fisk et al., 1993). This omnipresent force is taken into account by our central nervous system (CNS) during all motor actions. Exposure to altered gravity significantly disturbs our movements (Bock et al., 1992). Aimed arm movements, such as pointing and reaching, constitute complex acts of sensorimotor integration, and gravitational information is imperative when anticipating the consequences of motor commands on the position of the arm (Bock et al., 1992). Arm movements have several kinematic characteristics that depend on the direction of movement with respect to the direction of gravity (*i.e.*, upward or downward movements). Upward movements tend to have a smaller proportion of acceleration time to deceleration time compared to the movements of equal distance and duration in the downward direction (Papaxanthis et al., 2005). On the other hand, peak and average speed of arm movements are not affected by the direction of movement (Papaxanthis et al., 2005).

Motor commands used for a specific movement in normogravity produce a different movement in other environments due to the different gravitational forces acting on the body. Motor commands planned for Earth's environment produce lower movement responses in hypergravity and

higher movement responses in microgravity (Bock et al., 1992). Moreover, arm movement studies in microgravity and hypergravity showed mixed results regarding the movement duration, pointing accuracy, and movement trajectory characteristics (Bock, 1998). Specifically, movement duration was shown to be longer in microgravity (Tafforin et al., 1989; Berger et al., 1997; Papaxanthis et al., 2005) and shorter in hypergravity (Bock et al., 1996) compared to normogravity. However, some experiments showed that movement duration of movements in hypergravity and microgravity did not differ from those in normogravity (Bringoux et al., 2012; Macaluso et al., 2017). In addition to the changes in movement duration, different gravitational conditions can also affect the accuracy of movements. There have been several studies that showed a decreased movement accuracy (Fisk et al., 1993) and pointing precision (Bock et al., 1992). It has been proposed that errors due to visual localization and proprioceptive information result in overshooting in hypergravity and undershooting in microgravity, while errors due to the inappropriate motor commands produce undershooting in hypergravity and overshooting in microgravity (Bock et al., 1992).

When movements are performed in a non-terrestrial environment, the CNS has to adapt to the new environment by taking into account the new gravitational force. This is especially relevant for astronauts and airplane pilots who encounter significant gravitoinertial variations. There are significant operational risks during the periods of altered gravitational environments, especially during the transitions between them (Shelhamer, 2016). To effectively operate a spacecraft or an airplane, it is important to have a proficient motor performance in all gravitational environments (Paloski et al., 2008). Altered sensorimotor functions affect fundamental skills required for operating the airplanes and spacecrafts, such as timely reaching to switches on instrumental panels and smoothly guiding the trajectory of a vehicle (Paloski et al., 2008).

To mitigate the possible effects of changing gravitational levels, such as the changed movement duration and/or decreased accuracy, various methods of movement assistance could be applied. In their study, Weber et al. (2020) adapted haptic settings of a human-machine interface (joystick in this case) to mitigate changes caused by microgravity, however this procedure did not produce satisfactory results. Moreover, Bringoux et al. (2012) showed that the effects of microgravity on arm movements can be mitigated by elastic bands that produce gravity-like torques in the shoulder joints. However, the results of this study are methodologically limited to the supine position of the body with upward extended arm in which the gravity vector is aligned with the kinematical chain of the arm. It therefore remains largely unclear how a local compensation of gravitational force on the arm affects the movement characteristics, and whether such compensation could mitigate the effects of both stable and altered gravitational environment on motor control.

The main goals of our study are to investigate the effects of local gravity compensation on movement during altered environmental gravity and to decide whether assistive devices could be beneficial in these conditions. To address this, we designed a realistic pointing task experiment that participants performed while being subjected to the changing gravitational levels. Our experiment took place on an airplane during a set of parabolic flights which provide a suitable equivalent for a wide range of effects seen in orbital and deep-space flights (Shelhamer, 2016). The participants were seated and had to perform a series of pointing tasks on the screen in front of them while we systematically employed local gravity compensation at the arm with a motorized robotic device. To verify the efficiency of the local gravity compensation approach, we first identified the changes in movements caused by unfamiliar gravitational levels of microgravity and hypergravity with respect to the movements in normogravity and then investigated how these changes are affected by providing local gravity compensation at the arm.

6.2.3. Materials and Methods

The study was performed during the 142nd CNES (French Space Agency) parabolic flight campaign that included 3 days of flights at Novespace-Merignac (France). Flights were composed of 31 parabolas, each consisting of three different gravitational conditions: normogravity (Earth gravity, $\sim 1g$), microgravity ($\sim 0g$) and hypergravity ($\sim 1.8g$).

6.2.3.1. Participants

Nine right-handed participants (seven males and two females, mean \pm SD; age 29.8 ± 7.4 years, height 176 ± 10.8 cm and body mass 71 ± 15.7 kg) took part in the study. None of them reported sensory or motor deficits. A medical examination qualified each participant for parabolic flights prior to participation. To avoid motion sickness, participants received medication (scopolamine) before boarding. It has been previously demonstrated that scopolamine utilization does not influence sensorimotor control of participants during parabolic flight (Ritzmann et al., 2016). None of the participants had previously experienced altered gravitational effects and they were all naive with respect to the specific purpose of this experiment.

6.2.3.2. Experimental Setup

Participants were seated in front of a touchscreen display (display size 521 mm \times 293 mm, ProLite T2435MSC-B2, Iiyama, Hoofddorp, Netherlands) oriented in a portrait mode as seen in **Figure 25A**. The seat was positioned low, so that the participants' legs were extended horizontally and their feet rested

on the aircraft floor. To prevent displacement and floating of the body during the experiment, the body was tied to the backrest of the seat and the legs were tied to the floor with straps.

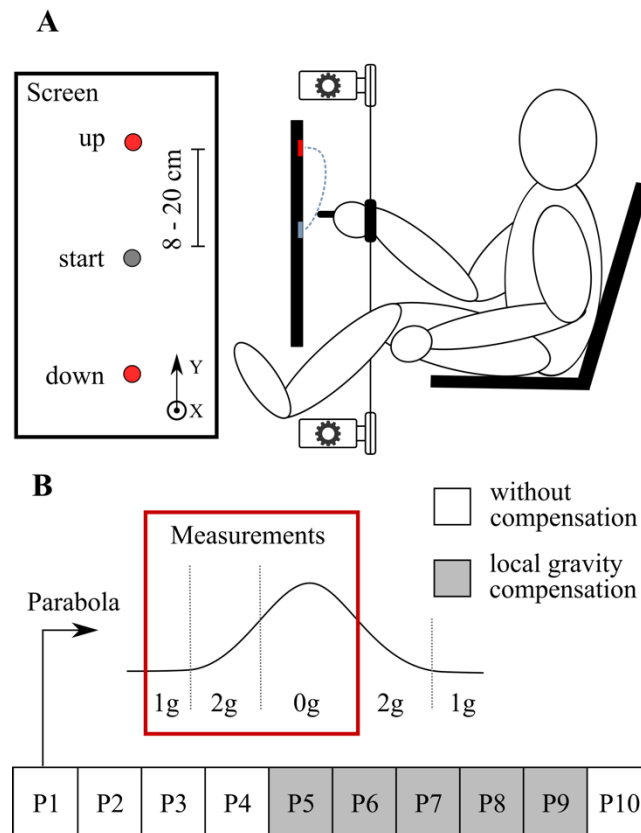


Figure 25 Experimental setup and protocol. **(A)** Participants performed pointing movements in a seated position. The goal was to hit a target presented on a screen in front of them. Participant's arm was connected to the motors with thin strings. Motors were used to provide local gravity compensation at the arm. **(B)** Parabolic trajectory shows the flight path of the plane. The red box shows the part of the parabola when the measurements were taken. Experiment consisted of 10 parabolas; white squares show parabolas without local gravity compensation and grey squares show parabolas with local gravity compensation.

Participants were using their right hand to hold a tactile stylus and were asked to perform a series of pointing movements from an initial position towards a target displayed either above or below the initial position. They were instructed to perform the movements as accurately and as fast as possible. The initial position was displayed on the screen as a grey circle 60 mm in diameter and was located approximately at the shoulder height. The target was displayed on the screen as a red circle 20 mm in diameter. There were seven upper and seven lower targets, positioned either 8, 10, 12, 14, 16, 18 or 20 cm from the initial position in either direction. They were aligned on a vertical axis in front of the participant's right shoulder. Only one target was displayed for a given pointing movement. To avoid possible anticipation of the target location, the targets were displayed in a pseudo-random order where each target was represented an equal number of time, but the sequence was long enough to

prevent memorization and therefore any anticipation effects. The motion of the stylus was measured by recording the position of a reflective marker placed on the stylus using a contactless motion capture system (Vicon, Yarton, UK) recording at 100 Hz sampling frequency. Moreover, the exact location of where the stylus touched the display was acquired by the touchscreen interface. Additionally, we measured the muscular activity of deltoid anterior, deltoid posterior, trapezius and pectoralis of the right arm using an EMG system (SX230 sensor, Biometrics Ltd, Newport, UK). Raw signals were acquired with sampling frequency of 1000 Hz.

In some conditions (defined in experimental protocol) a motorized robotic device was used to provide local gravity compensation at the arm. Two motors (EMMS-AS-55-S-TM, Festo, Esslingen, Germany), positioned above and below the participant's arm, were connected to two thin strings (Dyneema® 1.5 mm, YSM and Partners, Dobra, Poland) that ensured a negligible extension with respect to the movement amplitude. The strings were further attached to a large Velcro strap that was strapped around the participant's right wrist. When gravity compensation was provided, the motors generated limited vertical forces (the force was limited to 30 N in either direction in order to ensure safety while allowing for full support of the arm) in order to locally re-establish normogravity environment at the wrist, and hence normal gravitational torque at the shoulder joint. The motors generated forces to lighten or add weight on the wrist in hypergravity or microgravity conditions, respectively. The force required to keep the arm in a horizontal position was measured beforehand for each participant (18.6 ± 4.8 N) and was used to compensate for the weight of the arm so that the torque felt by the participant in the shoulder joint was equal to that felt in normogravity. To control the motors in closed-loop according to the experimental conditions, a three-dimensional accelerometer (Xsens, Enschede, Netherlands), fixed on the floor of the aircraft, recorded the ambient gravitational phase and transferred the signal to the motor controllers in real-time with a rate of 1 kHz. When gravity compensation was not provided, a constant pretension force of 10 N was applied by both motors in the opposite direction to prevent the string slack.

6.2.3.3. Experimental Protocol

Participants completed 10 successive parabolas, during which they were exposed to the normogravity, hypergravity and microgravity environments, also referred to as 1g, 2g and 0g, respectively. The data recording period in each parabola consisted of a steady flight phase 20 s before the entry in the parabola (normogravity), the pull-up phase (hypergravity) and the weightlessness phase (microgravity) as shown in **Figure 25B**. During this period, participants performed continuous pointing movements that lasted for around 1 minute. They rested during the remaining time of the parabola and in between parabolas (ca 1 min). During the first four parabolas (P1 to P4) and the last parabola (P10), participants

experienced all gravitational conditions without any compensation. From P5 to P9, local gravity compensation was enabled. When compensation was used, participants experienced constant local normogravity at the wrist while the body was immersed into the changing environmental gravity conditions.

6.2.3.4. Data Processing and Statistical Analysis

Arm movements were analyzed by looking at the movement duration, accuracy, shape of the trajectory, movement symmetry and muscle activity for each pointing movement. We defined movement onset as the time when the stylus left the initial position on the screen and the end when the stylus touched the screen again. The start and the end of the movement were calculated based on the data from the touch screen since that gave us the most accurate timeframe of the movement. We calculated movement duration as the time between movement onset and offset. To analyze the accuracy of pointing, we looked at the location of the hit with respect to the target location calculated as a vertical distance between the center of the target and the position where the stylus touched the screen. We looked at the absolute deviations as well as signed deviations of the hits, where a positive deviation represents a hit above the target and a negative deviation represents a hit under the target. If the hit was above the target for upward movements or under the target for downward movements, the target was overshoot. Contrary, if the hit was under the target for upward movements or above the target for downward movements, the target was undershoot. Movements with an absolute deviation greater than 20 mm (which is the distance between the two targets) were excluded from the analysis. Moreover, to analyze the kinematics of arm movements, we looked at the shape of the trajectory and movement symmetry. The shape of the trajectory was assessed by determining trajectory curvature calculated as a maximal deviation of the trajectory in horizontal direction, while movement symmetry was assessed by determining relative time to peak velocity (rTPV) obtained by dividing time to peak velocity by movement duration. Both the trajectory curvature and rTPV were calculated based on marker position data. Marker positions were interpolated for missing data and low pass filtered with 2nd order Butterworth filter (zero phase lag, 10Hz cut-off frequency). We excluded data where environmental or hand simulated gravity level changed during a single trial, the standard deviation of stationary markers on the screen exceeded 4 mm, there were more than five consecutive instances of missing markers in the raw data, there were discontinues jumps in marker data, the movement did not start in the area of start target, stylus marker moved in the opposite direction of the target, or stylus marker trajectory was abnormal. Finally, muscle activity was analyzed by calculating integrated EMG (iEMG). EMG data was band-pass filtered with 2nd order Butterworth filter (zero phase lag) with 20 Hz

and 350 Hz cut-off frequencies. Afterward, the EMG envelope was calculated and the signal was integrated over time for each movement to determine muscular effort.

To compare the measured parameters across different conditions we conducted a linear mixed models analysis with three gravity conditions (1g, 0g, 2g) \times 2 compensation conditions (local gravity compensation, no compensation) \times 7 targets statistical design. For EMG analysis we used linear mixed models analysis with 3 gravity conditions (1g, 0g, 2g) \times 2 compensation conditions (local gravity compensation, no compensation) \times 4 muscles (deltoid anterior, deltoid posterior, trapezius and pectoralis) statistical design. The statistical analysis was conducted in R (R Core Team, 2020) with the nlme (Pinheiro et al., 2020) and multcomp (Hothorn et al., 2008) packages, while all other analysis were conducted in Matlab (Mathworks, Natick, MA, USA). The focus of the experiment was to study the effects of changed gravity on human arm movements and how local gravity compensation mitigates these effects, therefore we were mainly interested in main effect of gravity and interaction effect between gravity and compensation. Additionally, the analysis was performed separately for both directions and we did not directly compare downward and upward movements. *Post hoc t*-tests with Bonferroni correction were conducted to determine the significant differences between the specific conditions. To determine the effects of gravity, we compared microgravity and hypergravity to normogravity (1g – 0g and 1g – 2g). Moreover, to determine if changes caused by the changed gravity can be decreased with the local gravity compensation, we compared the conditions without compensation to the conditions with local gravity compensation (0g – 0gC and 2g – 2gC). We further compared the conditions with local gravity compensation in microgravity and hypergravity to normogravity to see if the effects of gravitational change were eliminated (1g – 0gC and 1g – 2gC). The level of statistical significance was set at 0.05. For statistical analysis, we used average values of each target for all parameters. However, for visual presentation, we calculated average values across targets and only present values of each target for accuracy and shape of the trajectory.

6.2.4. Results

Our experiment investigated the effects of local gravity compensation on movements during microgravity and hypergravity. It took place on an airplane during a set of parabolic flights. The participants were holding a tactile stylus and performed a series of pointing movements towards the screen in front of them from an initial position towards a target displayed either above or below the initial position. We systematically employed local gravity compensation at the arm with a motorized robotic device. To investigate the effects of local gravity compensation on the pointing performance, we looked at the duration and accuracy of movements. Moreover, to determine the effects of gravity

compensation on the kinematics of arm movement, we analyzed the shape of arm movement and the corresponding velocity profiles. Finally, muscle activity was investigated to determine whether muscle activation patterns during local gravity compensation resemble those in normogravity.

6.2.4.1. Movement Duration

Participants performed upward and downward movements towards the targets of different distances. Movement durations for each combination of gravity and compensation conditions, averaged for all targets, are shown in **Figure 26**.

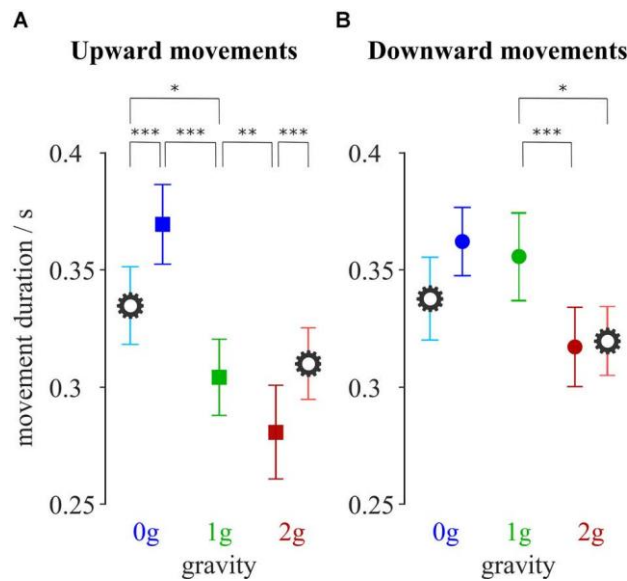


Figure 26 Average movement duration for upward (A) and downward (B) movements. Blue-shaded colors represent movements in microgravity, green-shaded colors represent movements in normogravity while red-shaded colors represent movements in hypergravity. Conditions with local gravity compensation are shown in light colors and are emphasized with a gear sign. Error bars show standard error of mean. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Table 5. Post hoc analysis of movement duration

	MICROGRAVITY			HYPERGRAVITY		
	Comparison	z value	p value	Comparison	z value	p value
UP	1g – 0g	-8.322	< 0.001	1g – 2g	3.240	0.008
	0g – 0gC	5.114	< 0.001	2g – 2gC	-3.494	0.003
	1g – 0gC	-3.102	0.013	1g – 2gC	-0.287	1.000
DOWN	1g – 0g	-0.535	1.000	1g – 2g	4.956	< 0.001
	0g – 0gC	2.573	0.071	2g – 2gC	-1.604	0.760
	1g – 0gC	2.078	0.264	1g – 2gC	3.028	0.017

Results of post hoc tests (z value and p value) for every specified pair of conditions. p values that are statistically significant are shown in bold.

The gravitational changes had a significant effect on the duration of movement. This was confirmed by the analysis of variance that showed a main effect of gravity on the movement duration for both upward ($F_{(2,312)} = 61.72$, $p < 0.001$) and downward ($F_{(2,302)} = 16.78$, $p < 0.001$) movements. Additionally, there was a significant interaction between gravity and compensation for both the upward ($F_{(2,312)} = 18.32$, $p < 0.001$) and downward ($F_{(2,302)} = 4.79$, $p = 0.009$) movements.

Post hoc analyses showed that upward movements in microgravity took a longer time compared to movements in normogravity (**Table 5**). On the other hand, movements in hypergravity took less time compared to movements in normogravity which was statistically significant for both upward and downward movements.

Local gravity compensation decreased movement duration in microgravity and increased it in hypergravity, however, this was only statistically significant for the upward movements (**Table 5**).

The impact of local gravity compensation resulted in values for movement duration during microgravity and hypergravity that were closer to the values observed in normogravity. *Post hoc* analysis showed no statistical differences between hypergravity with local gravity compensation and normogravity for upward movements, as well as no statistical difference between microgravity with local gravity compensation and normogravity for downward movements. Additionally, the movement duration of movements with local gravity compensation in microgravity was reduced compared to movements without local gravity compensation, yet still remained longer than the movement duration for movements in normogravity.

6.2.4.2. Accuracy

To investigate the accuracy of pointing, we looked at the location of the hits on the screen on which the targets were displayed (**Figure 27**). The absolute deviations of the hits with respect to the target location for each combination of gravity and compensation conditions, averaged for all targets, are shown in **Figure 28A, D**. Moreover, the signed deviations of the hits for the individual targets are shown separately in **Figure 28B, E** for microgravity and in **Figure 28C, F** for hypergravity. All statistical analyses for accuracy were performed on signed deviation values.

The analysis of variance revealed a main effect of gravity on accuracy for both upward ($F_{(2,312)} = 61.72$, $p < 0.001$) and downward ($F_{(2,302)} = 19.96$, $p < 0.001$) movements. Moreover, there was a significant interaction between gravity and compensation on signed deviation of the hits for the upward ($F_{(2,312)} = 18.60$, $p < 0.001$) and downward ($F_{(2,302)} = 5.29$, $p = 0.005$) movements.

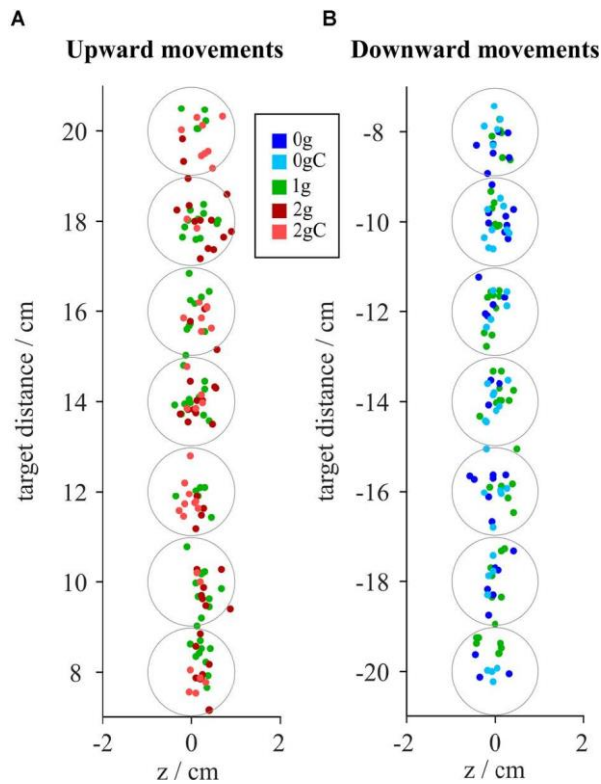


Figure 27 Distribution of hits around the target points from a representative subject for upward (A) and downward (B) movements. Gray circles represent the target area. Blue-shaded colors represent movements in microgravity, green-shaded colors represent movements in normogravity while red-shaded colors represent movements in hypergravity. Conditions with local gravity compensation are shown in light colors.

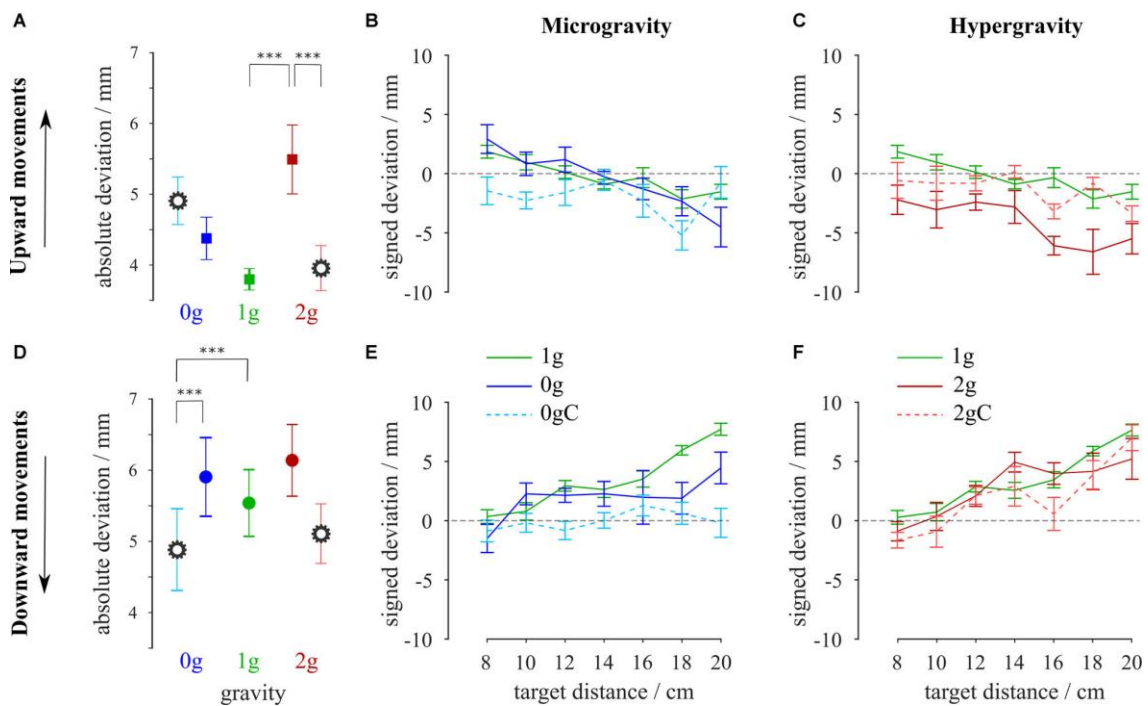


Figure 28 Average absolute deviations for upward (A) and downward (D) movements. Signed deviations for every target in microgravity (B, E) and hypergravity (C, F) for upward and downward movements, respectively. Blue-shaded colors represent movements in microgravity, green-shaded colors represent movements in normogravity while red-shaded colors

represent movements in hypergravity. Conditions with local gravity compensation are shown in light colors and are emphasized with gear sign. Error bars show standard error of mean. *** $p < 0.001$.

Table 6. Post hoc analysis of signed deviations of the hits.

		MICROGRAVITY		HYPERGRAVITY			
		Comparison	z value	p value	Comparison	z value	p value
UP		1g – 0g	-0.234	1.000	1g – 2g	5.729	< 0.001
		0g – 0gC	2.007	0.313	2g – 2gC	-4.586	< 0.001
		1g – 0gC	1.783	0.522	1g – 2gC	1.114	1.000
DOWN		1g – 0g	-2.060	0.276	1g – 2g	-0.467	1.000
		0g – 0gC	-3.890	< 0.001	2g – 2gC	-0.945	1.000
		1g – 0gC	-6.025	< 0.001	1g – 2gC	-1.396	1.000

Results of post hoc tests (z value and p value) for every specified pair of conditions. p values that are statistically significant are shown in bold.

Accuracy of movements in microgravity and hypergravity slightly decreased compared to movements in normogravity, which is shown as the increase in absolute deviations. Notably, *post hoc* analysis showed a significant difference in accuracy between the normogravity and hypergravity conditions for the upward movements (**Table 6**). Upward movements in hypergravity had a negative signed deviation that clearly shows an undershoot in pointing movements (**Figure 28C**). However, there was no statistical difference in accuracy of downward movements between hypergravity and normogravity, as well as in accuracy of both the upward and downward movements between microgravity and normogravity.

Post hoc analysis showed an increase in the signed deviation for upward movements in hypergravity with local gravity compensation compared to movements in hypergravity without compensation (**Table 6**). This resulted in eliminating the undershoot observed in upward movements in hypergravity without compensation. Comparison between movements in hypergravity with local gravity compensation and normogravity revealed no statistical differences for both directions of movement. Additionally, there was a decrease in the signed deviation for the downward movements in microgravity with local gravity compensation compared to movements in microgravity without compensation. The location of the hits of movements in microgravity with local gravity compensation was closer to the center of the target. Comparison between movements in microgravity with local gravity compensation and normogravity showed a statistical difference for downward movements and no statistical difference for upward movements (**Table 6**).

6.2.4.3. Movement Trajectory

To investigate the effects of environmental gravity, the direction of movement, and local gravity compensation on the shape of the arm movements, we looked at the trajectory curvature. By comparing the arm movement trajectories in microgravity with those in normogravity irrespective to local gravity compensation, we observed larger curvatures towards the trunk for the upward movements and lower curvatures for the downward movements (green vs. blue shaded lines in **Figure 29A-C**). On the other hand, by comparing the shapes of trajectories in hypergravity with those in normogravity, we observed similar curvatures for the upward movements and smaller curvatures for the downward movements (green vs. red shaded lines in **Figure 29D-F**).

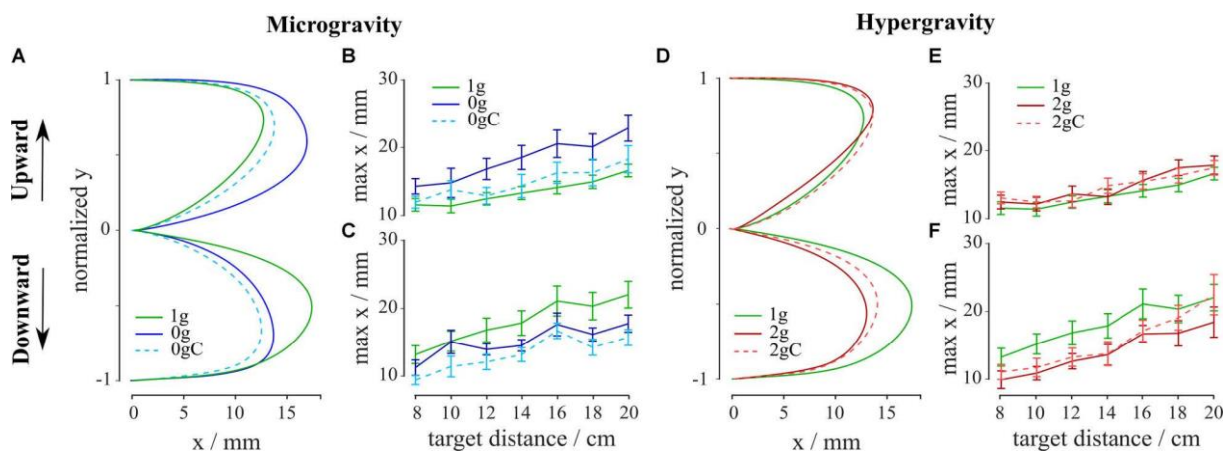


Figure 29 Average trajectories, normalized in vertical direction, for upward (**A**) and downward (**D**) movements. Maximal deviation of trajectories (max x) for every target in microgravity (**B, C**) and hypergravity (**E, F**) for upward and downward movements, respectively. Blue-shaded colors represent movements in microgravity, green-shaded colors represent movements in normogravity while red-shaded colors represent movements in hypergravity. Conditions with local gravity compensation are shown in light colors. Error bars show standard error of mean.

The analysis of variance showed a main effect of gravity on the curvature for both upward ($F_{(2,312)} = 41.27$, $p < 0.001$) and downward ($F_{(2,302)} = 86.21$, $p < 0.001$) movements. Moreover, we investigated the effects of local gravity compensation on the movement trajectories in both microgravity and hypergravity. The analysis of variance revealed a significant interaction between gravity and compensation on trajectory curvature for both upward ($F_{(2,312)} = 12.91$, $p < 0.001$) and downward ($F_{(2,302)} = 9.36$, $p = 0.001$) movements.

Looking at the movements without the local gravity compensation, *post hoc* analysis showed that there was a significant difference between normogravity and microgravity conditions for both movement directions and between normogravity and hypergravity conditions for the downward movements (**Table 7**).

Table 7. Post hoc analysis of trajectory curvatures.

		MICROGRAVITY			HYPERGRAVITY		
		Comparison	z value	p value	Comparison	z value	p value
UP		1g – 0g	-9.081	< 0.001	1g – 2g	-1.450	1.000
		0g – 0gC	7.035	< 0.001	2g – 2gC	0.208	1.000
		1g – 0gC	-1.925	0.380	1g – 2gC	-1.251	1.000
DOWN		1g – 0g	7.369	< 0.001	1g – 2g	8.898	< 0.001
		0g – 0gC	3.526	0.003	2g – 2gC	-2.522	0.081
		1g – 0gC	10.986	< 0.001	1g – 2gC	5.798	< 0.001

Results of post hoc tests (z value and p value) for every specified pair of conditions. p values that are statistically significant are shown in bold.

Local gravity compensation significantly decreased the curvature of the movements in microgravity in both directions (blue shaded lines in **Figure 29A-C**), but on the other hand, the curvature of movements in hypergravity remained largely unchanged (red shaded lines in **Figure 29D-F**). Comparison of trajectory curvatures during local gravity compensation with those in normogravity revealed no statistical differences between normogravity and microgravity and between normogravity and hypergravity conditions for the upward movements and significant differences between the same conditions for the downward movements (**Table 7**).

To get a further insight into the changes of the arm movements, we looked at the rTPV which characterizes the symmetry of the trajectories. **Figure 30** shows the velocity profiles and rTPV for all combinations of gravity and compensation conditions and for both movement directions. Mean rTPV in normogravity for the upward movements was 0.44 ± 0.01 and 0.47 ± 0.01 for the downward movements. The analysis of variance showed no main effect of gravity ($F_{(2,312)} = 1.52$, $p = 0.220$) and no interaction between gravity and compensation ($F_{(2,312)} = 1.63$, $p = 0.197$) on rTPV of the upward movements. However, there was a main effect of gravity ($F_{(2,302)} = 8.52$, $p < 0.001$) and an interaction between gravity and compensation ($F_{(2,302)} = 3.66$, $p = 0.027$) on rTPV of the downward movements, yet the *post hoc* tests showed no statistically significant differences for the relevant comparisons.

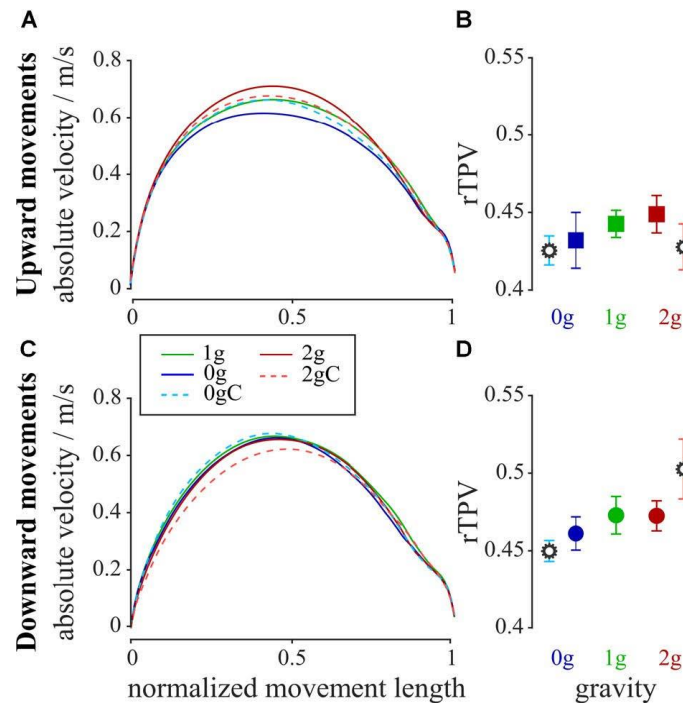


Figure 30 Average absolute velocity profiles for the upward (A) and downward (C) movements together with the average rTPV for all gravity conditions for the upward (B) and downward (D) movements. Blue-shaded colors represent movements in microgravity, green-shaded colors represent movements in normogravity while red-shaded colors represent movements in hypergravity. Conditions with local gravity compensation are shown in light colors and are emphasized with gear sign. Error bars show standard error of mean.

6.2.4.4. Muscle Activity

We recorded EMG of the major shoulder muscles: deltoid anterior, deltoid posterior, trapezius, and pectoralis (Figure 31). To determine whether environmental gravity, the direction of movement, and local gravity compensation have an effect on the muscular effort, we calculated the iEMG for each arm movement (Figure 32).

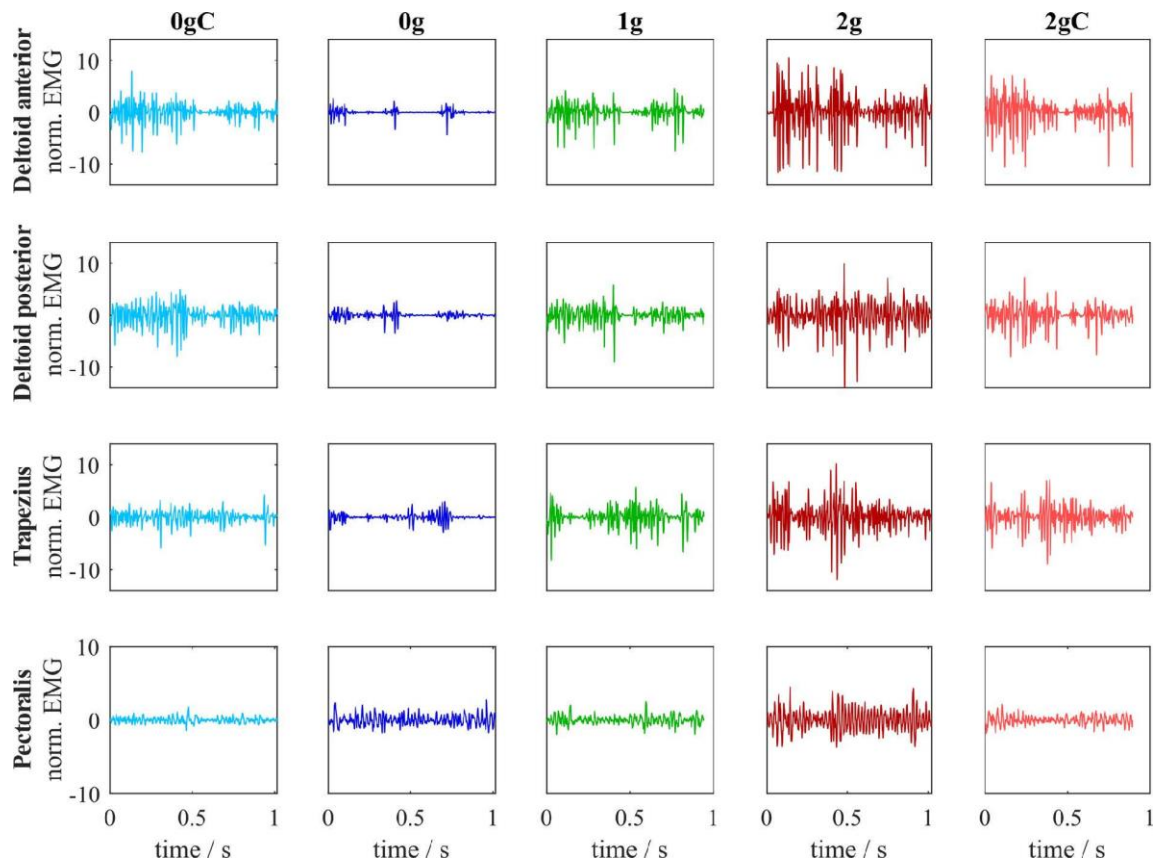


Figure 31 Normalized EMG signals for all muscles across different gravitational and compensation conditions. This data corresponds to one representative subject for the target furthest away in the upward direction.

The analysis of variance revealed a significant main effect of gravity on iEMG of the upward movements for deltoid anterior ($F_{(2,33)} = 75.81$, $p < 0.001$), deltoid posterior ($F_{(2,33)} = 27.67$, $p = 0.001$) and trapezius ($F_{(2,33)} = 45.55$, $p < 0.001$), but not for pectoralis ($F_{(2,32)} = 3.08$, $p = 0.06$). There was a significant main effect of gravity on iEMG of the downward movements for deltoid anterior ($F_{(2,32)} = 41.74$, $p < 0.001$), deltoid posterior ($F_{(2,32)} = 16.27$, $p < 0.001$) and trapezius ($F_{(2,32)} = 26.23$, $p < 0.001$), but again not for pectoralis ($F_{(2,31)} = 2.43$, $p = 0.10$). With the exception of pectoralis, iEMG decreased in microgravity and increased in hypergravity compared to normogravity for movements in both directions. Specific comparisons are given in **Table 8**. The analysis of variance further revealed interaction between gravity and compensation on iEMG of the upward movements for deltoid anterior ($F_{(2,33)} = 28.23$, $p < 0.001$), deltoid posterior ($F_{(2,33)} = 14.16$, $p = 0.001$) and trapezius ($F_{(2,33)} = 14.91$, $p < 0.001$), but not for pectoralis ($F_{(2,32)} = 0.20$, $p = 0.82$). Similarly, there was an interaction between gravity and compensation for iEMG of the downward movements for deltoid anterior ($F_{(2,32)} = 10.02$, $p < 0.001$), deltoid posterior ($F_{(2,32)} = 8.19$, $p = 0.001$) and trapezius ($F_{(2,32)} = 5.96$, $p = 0.006$), but not for pectoralis ($F_{(2,31)} = 0.41$, $p = 0.67$).

Comparing the iEMG during local gravity compensation in microgravity and hypergravity with iEMG during normogravity (**Table 8**) indicates that, with an exception of trapezius during the upward motion, local gravity compensation largely mitigates the effects of altered environmental gravity on the muscular effort of the major shoulder muscles.

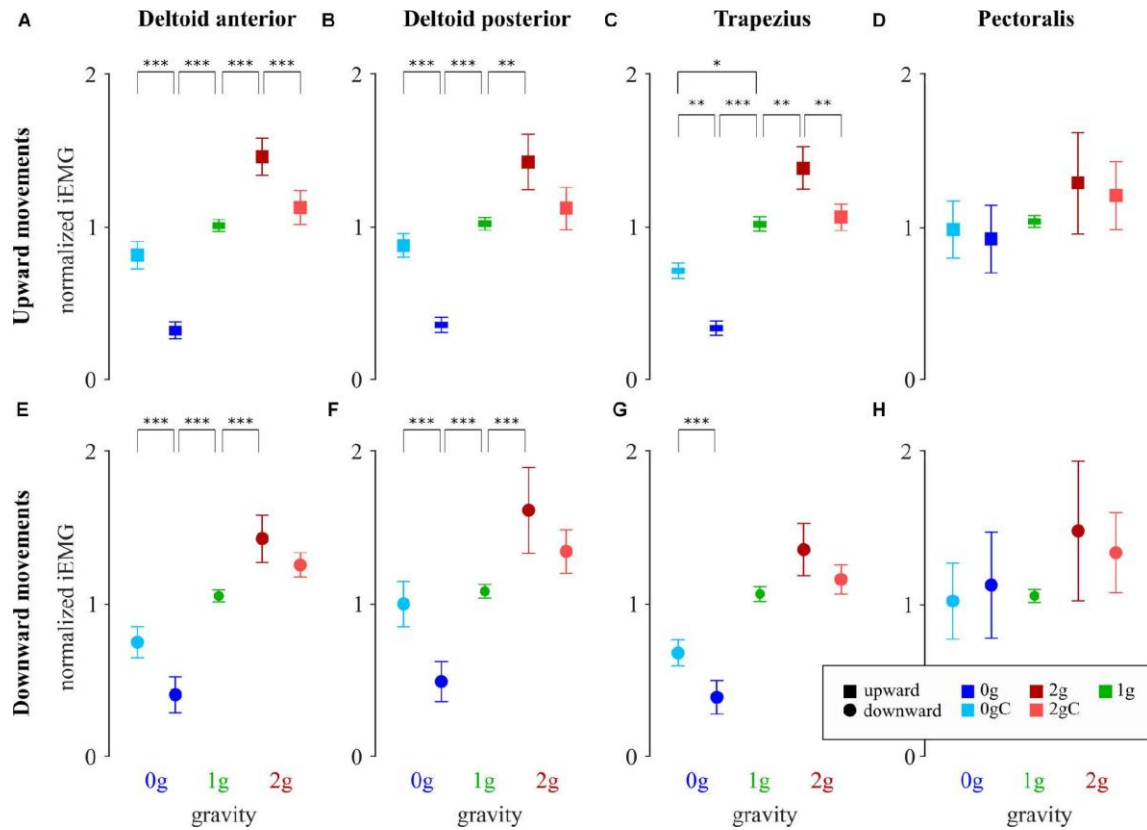


Figure 32 Normalized iEMG of deltoid anterior (A,E), deltoid posterior (B,F), trapezius (C,G) and pectoralis (D,H) for upward and downward movements, respectively. Blue-shaded colors represent movements in microgravity, green-shaded colors represent movements in normogravity while red-shaded colors represent movements in hypergravity. Conditions with local gravity compensation are shown in light colors. Squares denote upward movements and circles denote downward movements. Error bars show standard error of mean. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Table 8. Post hoc analysis of iEMG.

		MICROGRAVITY			HYPERGRAVITY		
		Comparison	z value	p value	Comparison	z value	p value
DELTOID ANTERIOR	UP	1g – 0g	8.466	< 0.001	1g – 2g	-5.922	< 0.001
		0g – 0gC	-5.542	< 0.001	2g – 2gC	4.475	< 0.001
		1g – 0gC	2.609	0.063	1g – 2gC	-1.434	1.000
	DOWN	1g – 0g	5.847	< 0.001	1g – 2g	-3.587	< 0.001
		0g – 0gC	-3.292	< 0.001	2g – 2gC	1.996	0.322
		1g – 0gC	2.301	0.150	1g – 2gC	-1.255	1.000
DELTOID POSTERIOR	UP	1g – 0g	5.442	< 0.001	1g – 2g	-3.551	0.003
		0g – 0gC	-4.051	< 0.001	2g – 2gC	2.628	0.060
		1g – 0gC	1.155	1.00	1g – 2gC	-0.912	1.000
	DOWN	1g – 0g	3.341	< 0.001	1g – 2g	-3.083	< 0.001
		0g – 0gC	-3.079	< 0.001	2g – 2gC	1.733	0.582
		1g – 0gC	0.082	1.000	1g – 2gC	-1.059	1.000
TRAPEZIUS	UP	1g – 0g	6.952	< 0.001	1g – 2g	-3.759	0.001
		0g – 0gC	-3.598	0.002	2g – 2gC	3.251	0.008
		1g – 0gC	3.138	0.012	1g – 2gC	-0.455	1.000
	DOWN	1g – 0g	5.059	< 0.001	1g – 2g	-2.236	0.177
		0g – 0gC	-2.143	0.225	2g – 2gC	1.520	0.900
		1g – 0gC	2.673	0.053	1g – 2gC	-0.498	1.000

Results of post hoc tests (z value and p value) for every specified pair of conditions. p values that are statistically significant are shown in bold.

6.2.5. Discussion

The main purpose of this study was to investigate if local gravity compensation could mitigate the well-known changes to arm movements caused by novel gravitational environments (Berger et al., 1997; Bock et al., 1992, 1996; J. Fisk et al., 1993; Papaxanthis et al., 2005; Ritzmann et al., 2019; Tafforin et al., 1989). In fact, the altered environmental gravity during our experiment significantly affected most of the observed parameters of arm movements with respect to normogravity. Our method of local gravity compensation was able to mitigate some of these changes in the observed parameters caused

by the novel gravitational environment.

6.2.5.1. Changes Due to Novel Environmental Gravity

We first identified the changes in movements caused by unfamiliar environmental gravity. With respect to the movements in normogravity, most of the observed parameters, *e.g.*, the movement duration, accuracy, shape of the trajectory, and muscle activity were significantly changed. The only parameter that was not affected by the altered environmental gravity was movement symmetry.

We observed changes in movement duration that are consistent with previous studies that showed increased movement duration in microgravity (Berger et al., 1997; Papaxanthis et al., 2005; Tafforin et al., 1989) and decreased movement duration in hypergravity (Bock et al., 1996) compared to normogravity. During microgravity participants did not feel the weight of the tactile stylus as well as the weight of their arm. The sensorimotor system could have misunderstood the absence of weight as the absence of the stylus's mass which resulted in reduced motor commands. The unchanged mass and reduced acceleration consequentially lead to a longer movement duration. During hypergravity participants felt an increased weight of the tactile stylus and their arm. Increased motor commands, therefore, lead to shorter movement duration.

The accuracy of pointing movements in microgravity was not affected, while accuracy in hypergravity worsened. There was a decrease of pointing accuracy in hypergravity compared to the accuracy in normogravity, however, it is significantly different only for the upward movements. To a certain degree, this is consistent with the studies that showed decreased accuracy (Fisk et al., 1993) and pointing precision (Bock et al., 1992) of movements in hypergravity. There was an undershoot observed during the upward movements in hypergravity. Participants tended to point lower with respect to the center of the target. This might be due to the under compensation of the extra weight that the participants experienced at the hand or due to the lower responses in hypergravity. In contrast to hypergravity, microgravity did not affect the accuracy. The duration of movements was longer compared to the duration of movements in normogravity. Consequently, the prolonged feedback likely helped with accuracy.

Changes in the environmental gravity had a significant effect on the shape of the movement trajectory. Upward movements in microgravity had a larger curvature while downward movements had a smaller curvature towards the trunk compared to movements in normogravity. Similar changes were previously observed in upward and downward arm movements, where movement trajectory in microgravity shifted away from the trunk for upward movements and closer to the trunk for downward movements compared to movements in normogravity (Papaxanthis et al., 1998).

On the other hand, upward movements in hypergravity had a comparable curvature to upward movements in normogravity while downward movements had a smaller curvature than downward movements in normogravity and, interestingly, similar to those in microgravity.

Muscle activation were lower during the arm movements in microgravity and higher in hypergravity with respect to the corresponding muscle activations in normogravity. This is in line with a previous study where they showed that increased environmental gravity increases EMG amplitudes (Ritzmann et al., 2019). Changes in muscle activations were observed in deltoid anterior, deltoid posterior, and trapezius for movements in both directions. During microgravity, the weight of the participant's arm and stylus was reduced therefore the muscle activity needed for the movement was lower. On the contrary, the weight of the arm and stylus in hypergravity was increased and the muscle activity needed for a successful movement was also increased. However, there were no changes in the muscle activity of the pectoralis, probably because it acts primarily perpendicular to the gravitational vector.

6.2.5.2. Effects of Local Gravity Compensation

We further verified the effects of the local gravity compensation approach on arm movement characteristics, and whether such compensation could mitigate the effects of altered environmental gravity on motor control. Additionally, we wanted to check whether movement symmetry, which was not affected by altered environmental gravity would be affected by local gravity compensation. The use of local gravity compensation significantly affected arm movements with respect to the same gravity conditions without compensation. Specifically, it affected movement durations of upward movement, improved overall accuracy of movements, and restored muscle activations to values observed in normogravity. On the other hand, movement symmetry, which was not affected by changed environmental gravity was not affected by local gravity compensation and remained the same as in normogravity.

With respect to uncompensated movements, movements in microgravity with local gravity compensation took less time, while movements in hypergravity took a longer time. When compared to movements in normogravity, movements with local gravity compensation had similar movement duration for both microgravity and hypergravity conditions. This shows the effectiveness of local gravity compensation in regards to restoring movement duration observed in normogravity. We presume that, by applying the external force with the motors, the proprioceptive feedback was augmented and participants were better able to estimate the mass of the stylus and their arm. Motor commands were, therefore, neither reduced nor increased, which resulted in similar movement duration as for the normogravity condition. This shows that proprioceptive feedback contributes

indispensable information for generating suitable motor commands and should therefore not be underestimated.

Movements in microgravity with local gravity compensation had similar accuracy while movements in hypergravity were more accurate compared to uncompensated movements. When compared to movements in normogravity, the accuracy of movements with local gravity compensation was similar or even improved. Local gravity compensation improved the accuracy in hypergravity, especially for the upward movement. Gravity compensation compensated for the extra weight and the movements likely became easier to perform. On the other hand, there was no statistical difference in signed deviations between movements in normogravity and microgravity, however local gravity compensation still had an effect on the accuracy of movements in microgravity. Movements in microgravity with local gravity compensation had smaller signed deviations compared to movements in microgravity without compensation as well as compared to normogravity, meaning that in microgravity participants tended to point closer to the target when local gravity compensation was provided. Moreover, differences between targets mostly disappeared which could be an additional benefit of gravity compensation that we used. Local gravity compensation in microgravity added a downward force which might be a reason why hit dispersions shifted downwards and closer to the center of the target. Another possibility is that participants were able to easily dissociate the effects of local gravity compensation and its effects on the movement control and take advantage of it.

Both upward and downward movements in microgravity with local gravity compensation had a smaller curvature compared to movements in microgravity without compensation. On the other hand, movements in hypergravity with local gravity compensation had a similar curvature as movements in hypergravity without compensation. When compared to movements in normogravity, upward movements with local gravity compensation in microgravity as well as in hypergravity had similar curvatures. Downward movements with local gravity compensation in both microgravity and hypergravity had smaller curvature compared to movements in normogravity. Local gravity compensation affected the shape of the trajectory in microgravity but not in hypergravity. In microgravity, local gravity compensation reduced the curvatures of both upward and downward movements. We can conclude that local gravity compensation had an effect on the movement trajectories but did not mitigate the changes due to the altered environmental gravity.

The only parameter that was not affected by altered environmental gravity was movement symmetry. Velocity profiles as well as rTPV, for both conditions with local gravity compensation compared to normogravity condition, showed no undesired effects of using gravity compensation during unfamiliar environmental gravity.

Lastly, muscle activations in microgravity and hypergravity were significantly affected by the decreased or increased gravitational forces exerted on the limb. Our method of compensation restored normal gravitational constraints at the shoulder joint by adding or subtracting the appropriate amount of torque. The beneficial use of gravity compensation was previously observed in rehabilitation systems with arm-weight support where they reduced muscle activity and preserved muscle synergies (Coscia et al., 2014; Prange et al., 2009). Our results show how local gravity compensation could be used to restore normal gravity muscle activations while preserving muscle synergies in novel gravitational environments.

6.2.5.3. Conclusion

It has been previously hypothesized and showed that the central nervous system contains an internal representation of gravitational torques used for sensorimotor predictions (Gentili et al., 2009). Additionally, due to our evolutionary process, motor commands are optimized with respect to the effect of gravity on our body (Berret et al., 2008; Crevecoeur et al., 2009; Gaveau et al., 2011). By restoring the shoulder torque and consequently muscle activations to normogravity levels, we provided the CNS with additional proprioceptive information, and reestablished a more familiar environment, in order to prepare an appropriate motor plan for executing the movements necessary to complete the task. This resulted in more comparable movement durations with respect to the normogravity as well as improved accuracy of performing the task. Our results further confirmed the findings from Bringoux et al. (2012), where they showed normal gravity arm torque contributes to appropriate motor planning.

The improvement however was not complete, since there was still some sensory conflict between the proprioceptive feedback from the arm and the information gathered from the vestibular system. Moreover, the gravitational compensation was induced by vertical forces that only acted on a single part of the arm and were not distributed over the whole upper limb. This could be the reason why gravity compensation did not mitigate the changes to the shape of the trajectory and why some observed parameters, despite the improvement, did not reach the same values as in normogravity. Nevertheless, the proprioceptive feedback appears to have high importance in generating appropriate motor planning, since we saw significant changes in the movement parameters with local gravity compensation during which, the vestibular system was still experiencing microgravity or hypergravity effects.

We showed how a local gravity compensation system could be effectively used to mitigate undesired effects while performing motion in altered gravitational levels. We showed that local gravity compensation significantly alleviates the deviations of movement duration and muscle activations due

to the altered environmental gravity and improves the accuracy of pointing. Overall, the results of our study strongly suggest that local compensation systems have a high potential to assist humans during movements in environments where gravity is different from what we daily experience on Earth.

6.2.6. Data availability statement

The raw data supporting the conclusions of this article will be made available by the authors, without undue reservation.

6.2.7. Ethics Statement

The studies involving human participants were reviewed and approved by Committee for Personal Protection (CPP). The patients/participants provided their written informed consent to participate in this study.

6.2.8. Author Contributions

GB, DN, CP, OW, and JB designed the study. MJ, MB, JB, OW, and GB performed the experiment. TK, MJ, and MB analyzed the data. T and MJ wrote the manuscript. MJ, OW, JB, GB, DN, and CP gave feedback on the manuscript. MJ, TK, GB, DN, CP, OW, and JB read and approved the submitted version. All authors contributed to the article and approved the submitted version.

6.2.9. Funding

This research was supported by the “Centre National d’Etudes Spatiales” (CNES), the “Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale” (Inserm), the French “Investissements d’Avenir” program (project ISITE-BFC), by the Slovenian Research Agency, programme P2-0076 and the Queen’s University (Canada).

6.2.10. Acknowledgments

We wish to thank the CNES and Novespace teams for their excellent technical support in carrying out the experiment in the Air ZeroG airplane. We are also grateful to the CHU de Caen for their valuable help in the passing of the ethical agreement and Hervé Normand for medical inclusion of participants. We would also like to thank Aleksander Rajhard for his help with developing the experimental system

and Jernej Camernik for the acquisition and preliminary analysis of the EMG data. Finally, we would like to thank the participants who took part in this experiment.

Chapitre 7 : Ajustement de la force de préhension des doigts dans un environnement incohérent

7.1. Résumé de l'expérimentation 4

En complément de l'étude précédente, nous avons, au travers de cette quatrième expérimentation, examiné si l'ajout d'informations sensorielles connues permet d'adapter la force de préhension dans des contextes gravitationnels altérés. Pour ce faire, neuf participants, engagés dans une tâche de pointage verticaux lors d'une campagne de vols paraboliques, ont vu leur bras alourdi ou allégé (selon les phases de microgravité et d'hypergravité respectivement) grâce au dispositif robotique présenté précédemment. L'efficacité de la supplémentation locale en normogravité a été spécifiquement évaluée grâce au capteur de force relevant l'évolution de la préhension à travers les variations de gravité générées par les paraboles successives.

Nos analyses ont montré que la modulation de la force de préhension dépend du niveau de gravité considéré et du nombre de répétitions puisque l'effort généré au niveau des doigts a diminué au fur et à mesure des essais. Nous avons également observé que l'activation de la supplémentation gravitationnelle induit une force de préhension stable et similaire à la valeur de la force développée sur Terre et ce, dès le premier essai.

La dernière étude de ce travail doctoral, couplée aux conclusions de l'expérimentation 3, implique que le cerveau tire profit de ces données familières. L'ajout local d'informations terrestres au bras a permis d'adapter la force des doigts à des environnements changeants et difficiles plus rapidement qu'en laissant le temps agir en faveur d'une adaptation naturelle. L'ensemble de nos résultats suggèrent que l'ajout d'informations connues peut améliorer la performance motrice dans des contextes inhabituels. En conséquence, l'utilisation d'un tel soutien au niveau du corps entier pourrait être bénéfique dans des situations gravitaires altérées.

7.2. Expérimentation 4 : article en préparation

Adjustment of finger gripping force in an incoherent environment

7.2.1. Abstract

Human has developed and adapted all its motor performance to the presence of a ubiquitous force: gravity. The slightest change in the external environment leads to a perturbation which is taken into account to set up an appropriate motor control to the context. However, an adaptation period may be necessary before optimal motor skills are regained, especially when the changes are radical. Here, we test whether adding known sensory information to the limb involved in a task improves reaching performances in an altered context. To do this, we have developed a robotic device that generate a specific force to locally recreate a normogravitational context. The participants, engaged in a pointing task during a parabolic flight, had their arm made heavier or lighter (according to the micro- and hypergravity phases respectively). The efficiency of the local gravity supplementation was assessed by the evolution of grip force across the parabola and the gravity variations. We observed that the grip force exerted in an altered environment decreased as the trials progress. We also found that when normogravitational supplementation is activated, the grip force was stable and similar to the value of force developed on Earth. Our results suggest that the addition of well-known information can improve motor performance in unusual contexts. The use of such whole-body support could be beneficial in altered situations.

Keywords: grip-load force coupling, arm movement, motor assistance, altered gravity, parabolic flight

7.2.2. Introduction

Each morning, we are able to fill up our cup of coffee and put in our mouth even if we are not yet awake. To counteract the addition of weight and inertial forces applied on the cup when it is lifted (*i.e.*, load force, LF), the fingers exert a grip force (GF) sufficiently large on the object sides to avoid accidental slip (Johansson & Westling, 1984). Previous studies have largely observed the coupling between LF and GF in multitude context (Descoins et al., 2006; Flanagan et al., 1993; Flanagan & Wing, 1995) as evidenced by our ability to drink our coffee without making an abrupt movement that would spill it everywhere. Although the coffee cup getting lighter as the breakfast progresses, our central nervous system (CNS) is thus able to anticipate effects of a modification of LF to adjust GF accordingly (Flanagan et al., 1993; Flanagan & Wing, 1995). In other words, these two forces covary, whatever the mass of the object held and the type of movement done (*i.e.*, lifting, pointing, ...).

Coordination of grip and load forces is assisted by anticipatory mechanisms developed by the brain, essentials to avoid physiological delays to getting in action. The CNS uses efference motor copy in addition to internal representations of mechanical properties and physical laws of environment (Wolpert & Ghahramani, 2000) to perfectly adjust motion commands. Moreover, external information plays a fundamental role in the implementation of suitable motor control (Ernst & Bühlhoff, 2004; Wolpert et al., 1995). Among these, an elementary parameter is crucial because of its omnipresence: the terrestrial gravity ($1g = 9.81 \text{ m.s}^{-2}$). Thus, the brain constantly integrates this force oriented to the planet center (Crevecoeur et al., 2009; Macaluso et al., 2017; Pozzo et al., 1998) in motor commands to be as economical as possible in the movement and therefore reduce the cost of the task-related. Indeed, GF was modulated in step with vertical forces, composed among others of LF, during up and down arm displacements. In upward motion, GF and vertical forces increase simultaneously at the start of movement until they reach their maximum at the same time and then decline. For downward movements, GF decreases at the beginning of motion because the amplitude of vertical forces falls and the danger of slipping is reduced and after, increases with vertical forces. In other words, the timing of peak of grip force depends on the timing of maximum load force, which depends on the direction of movement (Flanagan et al., 1993). With experience, internal models are fine-tuned, in function of contexts and enhance motor memory (Wolpert & Kawato, 1998). For this reason, we are able to successfully carry out a myriad of voluntary actions in daily life because internal models are flexible (White & Diedrichsen, 2013).

It has also been demonstrated in the past that it is possible to adapt motor skills in extreme environments (*e.g.*, generated by parabolic flight or human centrifuge) although these affect the human body in its entirety. It has been noted that the level of GF increases during first exposition of

new environmental conditions. As the trials are carried out, humans are able to adapt to this situation and adjust their motor commands (Barbiero et al., 2017). In that way, the coupling between GF and LF in altered context becomes optimal again and return to a similar level than normogravity (Augurelle et al., 2003; White et al., 2005) just as GF adapts to LF, depending on the flexible parameters of object.

Previous investigations demonstrated that dynamic consequences of motion locally or globally disturbed are taken into account under the guise of practicing as evidenced by the preservation of the GF/LF coupling in manifold situations on Earth or when gravity is changed. We also know that we are perfectly adapted to move on Earth because fully submitted to 1g since our birth. Based on these findings, we investigate the effects of addition of familiar information on the control of GF in changing and challenging gravitational environments. First, we examined if participants exert a smaller, similar or higher GF when the upper limb was locally supplemented with terrestrial information during a series of pointing movements. Then, we investigate whether this assistance would help to speed up adaptation in atypical dynamics, normally observed as time passes. We expected that participants would adopt a reduced GF when the motorized robotic device makes the arm lighter or heavier (respectively in hyper- and microgravity) compared to the force deployed in altered condition. We also hope optimal LF/GF correlation since the first trial in altered environment when motors are on and recreate 1g to the arm.

7.2.3. Materials and methods

The experiment took place during the 142nd CNES parabolic flight campaign, which lasted three days, with one flight per day. Every flight was composed of 31 parabolas during which three participants take turns, each being tested on 10 parabolas. Each parabola comported three phases, each lasted 20 s: (i) pull-up step with an increase of gravitational load to 1.8g (hypergravity), (ii) injection phase at 0g (microgravity), and (iii) again pull-out step to 1.8g. Between the parabolas, the plane passed through phases of 1g (normogravity, duration of 2 minutes). There was an extra pause of 5 to 8 minutes every 10 parabolas.

7.2.3.1. Participants

Nine healthy right-handed participants (29.8 ± 7.4 years old, two females) took part in this protocol after giving their informed consent. The experiment was conducted following the ethical practices in the Declaration of Helsinki (1964), approved by the National Ethics committee (2018-A03379-46), and authorized by the ANSM (French National Agency for Biomedical Security). Before their inclusion, the

participants received a comprehensive medical examination to detect contraindication to exposure in gravitational variations. None of the participants have previously experienced periods of altered gravity and all received medication (scopolamine) before each flight to prevent motion sickness. Note that scopolamine does not influence sensorimotor performance (Ritzmann et al., 2016).

7.2.3.2. Experimental procedures

The participants were sited and strapped on a floor chair in front of a tactile screen (display size 521 x 293 mm, **Figure 33A**). The screen was fixed on an aluminium plate and its position was adapted to each participant's anthropometric characteristics. All participants hold an instrumental object between the thumb and the index-middle finger (**Figure 33B**) and adopted the same initial position: the right shoulder raised at 90°, the elbow joint extended, the hand in semi-pronated position, aligned with the upper arm and the forearm (**Figure 33A**). This instrumental object was composed of a force sensor on which is fixed a tactile stylus, allowing to aim the targets on the touch screen. The object's design ($m = 0.26$ kg) was ergonomic and ensured a comfortable grasp. The force sensor captured the 3d forces (F_x, F_y, F_z) applied by the fingers and 3d accelerations of the object (mini40 force-torque sensor, 0.04 kg, ATI Industrial Automation, NC, USA). The sensing ranges for each force were 40, 40, and 120 N, respectively. The digits, placed at about the center of the object's grasp surfaces, were aligned along the Z-axis, whereas the X-axis was upward.

The initial position of the arm was aligned with the location of the starting target on the screen (grey target, diameter of 60 mm) with the right wrist was attached to two low friction torque motors. In some condition defined in experimental protocol, motors were used to locally recreate the 1g level, by making the arm lighter or heavier in hypergravity and microgravity conditions, respectively. The force used to compensate for altered gravitational effects was subject-specific (18.6 ± 4.8 N) and was adapted before the flight. When normogravitational compensation was not applied, a constant force was ensured by motors in the opposite direction to prevent the string slack. This configuration was adopted to match technical requirements in a complementary study (Kunavar et al., 2021).

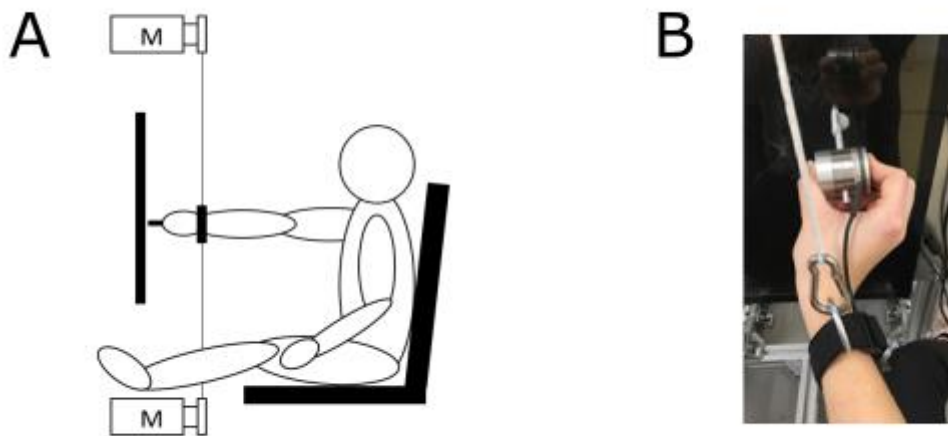


Figure 33 (A) Schematization of experimental position. The participant was seated in front of a screen with the wrist connected to two motors that locally recreated normogravity. (B) The instrumental object was held in the right hand in a precision grip. The cable of the grip force sensor was slipped in the wrist strap.

From the starting position, materialized on the screen by a grey target, participants carried out visually guided arm pointing movements as fast and accurate as possible toward 14 red targets (diameter 20 mm) placed on either side of the grey starting target along a vertical line. This configuration limited the cable twisting during the reaching task. In order to not disturb the pointing movement and to avoid a slackening of the cables, a pretention force has been constantly applied. After each movement, the participants had to return to their initial position. To avoid anticipation, the presentation of the targets on the screen was randomized and revealed after a long-time pressure of the grey starting target.

7.2.3.3. Altered gravitational protocol

Prior (PRE) and after (POST) each parabolic flight, we recorded upward and downward pointing movement during five blocks of 1 min. During the flight, each participant was involved in 10 consecutives parabolas (PER). Measurements were taken 20 s before entering in the parabola (steady flight, 1g) as well as during the pull up (1.8g) and injection (0g) phases (**Figure 34A**). Thus, the participants performed pointing movements continuously throughout the successive gravitational variations. During one parabola, the participants performed on average 11.84 ± 2.75 , 17.22 ± 3.77 , and 11.55 ± 2.72 pointing movements in normo-, micro- and hyper-gravity, respectively. During the rest of the parabola and the hover flight, the participants were in a resting position with the right arm laid on his thigh and the grip sensor still held between the thumb, the index, and the middle fingers.

During the four first parabolas, the participants experienced gravitational variations without any local gravity compensation being provided to the arm. During the parabolas 5 to 9, they experienced constant local normogravity at the arm, while the rest of the body was immersed in changing gravitational conditions (either 0g or 1.8g). During this period, the motors reacted in the function of the gravitational accelerations to locally re-establish 1g. For the latest parabola, the motors were again turned off.

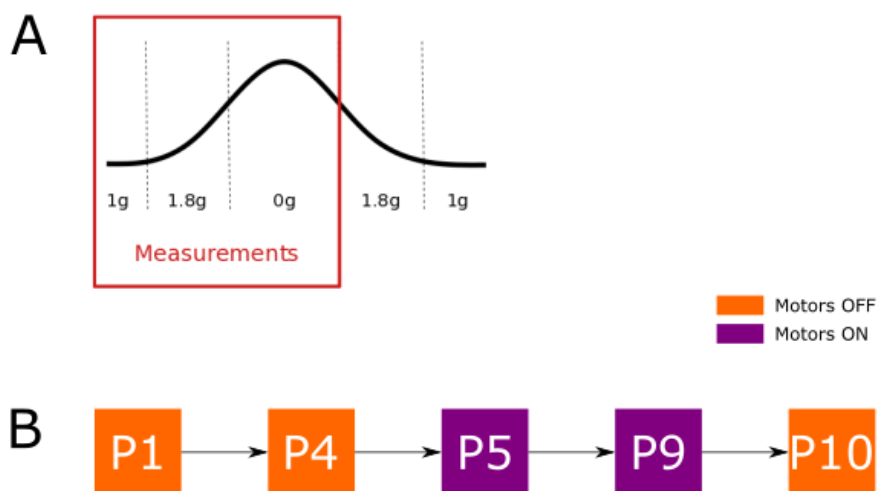


Figure 34 (A) Chronological illustration of the experimental protocol. Measurements were recorded 20s before the entry in the parabola (1g), the pull-up phase (1.8g), and the injection phase (0g). **(B)** Schematic representation of the experimental procedure. During the four first and the last parabolas, motors were turned off (orange boxes), while during the five other parabolas, motors were turned on (purple boxes) and continuously recreated 1g on the arm.

7.2.3.4. Data processing

Kinematics (3d acceleration) and forces applied by the fingers on the sensor were continuously recorded (1000 Hz) and stored on a computed laptop. This information allowed to characterize how participants manipulate the object while the gravitational context was changing. These gravitational variations were provided by a 3d accelerometer (Xsens, Enschede, Netherlands) fixed on the floor of the aircraft and transmitted in real-time to motors to control their action to the arm according to the experimental protocol.

When the sensor is held stationary, the only force that the hand needs to counteract is the sensor's weight [$W = m \times g$, characterized by the object's mass (m) and the gravitational acceleration (g)]. This force, which tends to make the object slide off the fingers, is the load force (LF). Measurements of 3d forces with the force sensor allow to calculate the load force according to $\sqrt{F_x^2 + F_y^2}$, where F_x and F_y are the horizontal and vertical components of the LF, respectively. In

static condition, the load force and the object's weight were equal and worth 2.59 N. When the object is moved, another component enters in the composition of load force: acceleration (a). Consequently, LF is a function of mass, variation of gravity, and acceleration ($LF = m \times g + m \times a$). To counteract the LF constraint, Human produces a specific grip force (GF, calculated as $-F_z$ from the 3d force measurements), equivalent to the load force and orthogonal to object's surface.

Hand movement onset was defined as the absolute object velocity went above 10% of the peak velocity value. The collision force between the instrumental object and the screen was computed by averaging values of 3 samples centred on the maximum of LF.

After analog-to-digital conversion, force signals were smoothed with a zero phase-lag autoregressive filter (cutoff 5 Hz).

7.2.3.5. Statistical analysis

Fine motor learning was analysed by looking the grip force adjustment before, during the movement toward the target and when the stylus collided with the screen. On the other hand, we studied the GF/LF ratio to monitor the control maintain on the force sensor. For each parameter, we compared the weighted average and the standard deviation in function of gravity conditions (0, 1 and 1.8g for micro-, normo- and hyper-gravity, respectively), motors state (ON vs. OFF inducing inconsistent vs. consistent environment), direction (Upward vs. Downward), and parabola (1 to 10). Due to a technical problem and an episode of motion sickness experienced by one participant, two parabolas were withdrawn from the analysis. As a result, 8 out of 10 parabolas were included in the analyses; divided into 2 groups according to whether the motorized robotic device added terrestrial information or not to the arm. Therefore, the number of parabolas ranged from 1 to 4 for each motors state. Before each analyze, normality and variance homogeneity assumptions were checked using Shapiro-Wilk test. Alpha level was set to 0.05. In case of significance, post-hoc pairwise comparisons were performed and corrected using Bonferroni method. To provide indication on effect sizes, partial eta-squared values (η_p^2) were reported. JASP (version 0.14.1 for Windows) was used for data processing and statistical analysis. All data are presented as means +/- standard error of the mean.

7.2.4. Results

Participants performed pointing movements with an instrumental object toward targets located above or below the starting position on a tactile screen. These shoots were conducted in normo- (1g) and altered gravity (0 and 1.8g) induced by parabolic flight. We measured the grip force profiles during the arm displacements and at the reaching contact to investigate the strategy to cope with load forces in various gravitational environments. When the object was moving up and down at 1g, the tangential load force fluctuated around the object weight (2.60 N). In this gravitational condition, the grip force varied in parallel with load force fluctuation. The level of force deployed at 1g was similar (respectively 14.51, 15.23 and 12.85 N, all $p > .25$ between PRE, PER and POST measurements), whether the measurements were taken before or after the flight but also during its stationary period throughout parabolic maneuvers. Thus, the demanding context inherent to the boarding experiment did not have an impact on the fingers force in normogravity. In hypergravity (1.8g), the mean of load force increased (4.52 N) because the object weight was almost doubled whereas in microgravity (0g), the load force corresponded only to the acceleration component since g was negligible. In these two altered gravity conditions, and in the same way as the fluctuations observed in normogravity, we observed that GF and LF covary. In other words, we note that GF oscillates in parallel with the fluctuations of LF.

7.2.4.1. Before the movement

During the flight, the aircraft followed a parabolic path inducing gravity variations in the cabin (alternatively 1, 1.8 and 0g). For a single parabola, the participants continuously reached target toward the screen with the instrumental object. Prior to each pointing sequence, the participants were in resting position, holding the force sensor between the thumb and the index. The static grip force level (GF static) for each combination of gravity and motor state conditions, averaged for all targets, are presented in Erreur ! Source du renvoi introuvable..

There are significant main effects of GRAVITY ($F(2,16) = 22.97, p < .001, \eta_p^2 = .74$) on static grip force. Post-hoc pairwise comparisons reveal that static grip force was significantly higher in 1.8g than both other gravitational conditions (18.56 ± 4.46 N, all $p < .001$) and whatever the movement direction. On the other hand, we observed that the force deployed in microgravity was statistically not different from that exercised in normogravity.

Furthermore, the state of MOTORS had a significant effect on the force exerted before the movement for all gravitational condition and all movement directions ($F(1,8) = 25.26, p = .001, \eta_p^2 = .76$). The impact of local normogravitational information induced reduction of GF level between that developed in altered gravity and that measured in compensated altered conditions (0g / 1.8g plus local 1g information). This decrease in static grip force level was particularly observed in hypergravity from

21.37 to 16.47 N ($p < .001$). No one significant interaction between the GRAVITY and MOTORS factors was raised ($p = .08$).

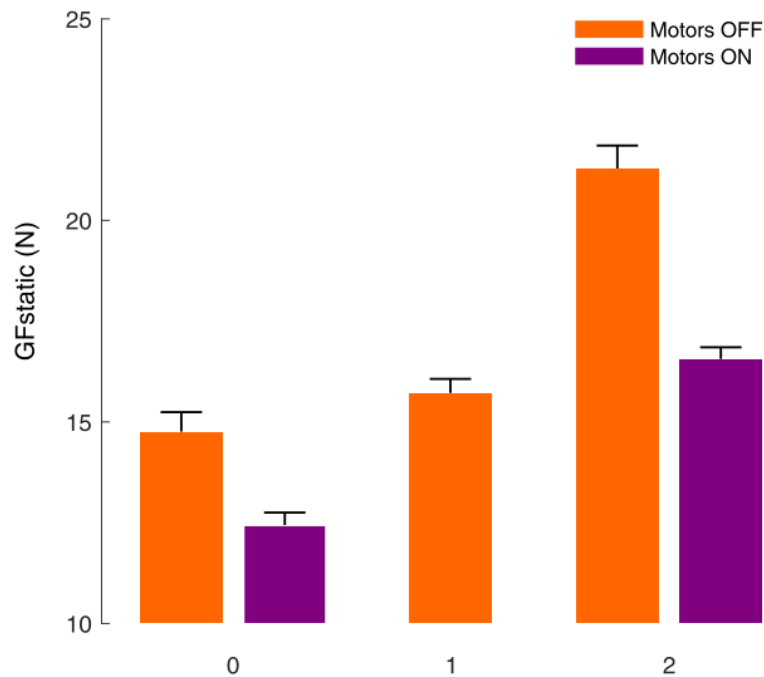


Figure 35 Grip force variations before the movement. The GF_{static} was plotted in three gravitational level (0,1 and 1.8g) and in two motors conditions (orange: OFF; purple: ON).

To investigate the effects of familiar information supplementation on GF control, we tested the participants in two conditions, characterized by the state of the motors (ON or OFF). Data were thus split into two clumps, depending on whether the gravity condition was coherent situation with global gravitational variations (“motors off” (in orange) for parabolas 1 to 4 plus last parabola) or inconsistent, with 1g continuously recreated despite variations in the gravity environment (“motors on” (in purple) for parabolas 5 to 9). The sequence of PARABOLA also has an impact on the static grip force ($F(3,21) = 16.48, p < .001, \eta_p^2 = .70$). The large grip force developed before starting the movement during the first parabola shows a significant decrease from the second parabola when the motors were switched off (25.45 ± 9.52 N vs. 11.08 ± 4.69 N, $p < .001$). Indeed, the repetition of new gravitational exposure seemed to induce a diminution of force applied to the object. When the motors are on, the static grip force was nearly constant across the parabolas (all $p > .07$) and reduced compared to the force exerted without the normogravitational information to the hand. When the motors were switched off again (during the last parabola), the static grip force showed a slight rebound, but not a significant one. The removal of the local compensation did not lead to a return to a high static grip force level in altered condition.

The location of the target (above or below the grey starting target) had no effect on the force deployed in the static phase ($p = 0.86$). Nevertheless, it is observed that the addition of local information allows the force level to be stabilised, especially when the reaching target is localized in the downward space.

7.2.4.2. During the phase of movement towards the target

After a long pressure on the starting target, the participants performed continuous reaching arm displacements despite gravity variations toward targets whose position varied randomly. In this section, the force deployed during the transport phase of the sensor, characterised as the period from the start of the movement until the contact with the screen, was studied.

As observed before the starting movement, there is significant main effect of GRAVITY ($F(2,16) = 22.96, p < .001, \eta_p^2 = .74$) and MOTORS ($F(1,8) = 16.48, p < .01, \eta_p^2 = .67$) without any interaction between these two factors being noted ($p = .06$) during the hand movement. When the motors locally recreated the terrestrial environment to the arm whereas the surrounding gravity was atypical, the grip force was reduced. This decrease was particularly amplified in hypergravity (15.35 ± 3.49 N when motors were on vs. 19.50 ± 6.21 N when motors switched off, $p < .01$). The incoherent information between what was felt in the arm (1g continuously) and what was registered by the brain (1, 1.8 and 0g alternately) allowed to limit the force applied by the fingers on the object.

Although repeated exposure to modified gravity substantially decrease the grip force, no PARABOLA effect was found during the movement. In hypergravity, the grip force level raised during the last parabola without compensation was equivalent to the one observed in 1.8g with motors on, during the first trial ($p = 1.00$). The same observation was carried out in microgravity. The grip force developed during the last trial in altered environment and on the first attempt with motors compensation were similar.

Furthermore, it was interesting to note that the locally addition of normogravitational information in 1.8g tended to stabilize the grip force at a level close to that developed during the stationary phase of the flight (16.10 ± 1.12 N in 1.8g compensated vs. 15.12 ± 1.08 N in 1g).

In the same way as observed in the static phase, there was no significant difference between the force deployed for high targets and that deployed for low targets.

7.2.4.3. During the collision

The participants increased the mean level of grip force when they touched the tactile screen with the stylus (+7.28%, +6.12%, +5.11% in average in 0, 1, 1.8g respectively). There was a significant effect of GRAVITY ($F(2,16) = 21.66, p < .001, \eta_p^2 = .73$) on the grip force developed during the collision. The grip

force raised in hypergravity was significantly larger than micro- and normogravity, in the same way as the grip force developed before and during the movement (as shown in the analyzes above). Additionally, there was a significant effect of MOTORS ($F(1,8) = 22.43, p = .001, \eta_p^2 = .74$). The addition of normogravitational information to the arm reduced the grip force during the collision. This effect was particularly observed in hypergravity (21.11 ± 6.41 N when motors turned off vs. 16.56 ± 3.50 N when motors were on, $p < .01$).

We observed a significant decrease in grip force level at the collision between the first exposure in altered gravity and the second parabola (all $p < .001$). At the same time, we found that no difference of grip force was identified during the first parabola with the addition of terrestrial information to the arm compared to the previous parabola in coherent situation (with the motors switched off). Indeed, the passage to inconsistent situation between what was felt in the arm and what was registered by the brain had no impact on the grip force. This 1g-supplementation induced a stable level of strength during all trials in incoherent situation, for all altered gravitational conditions (12.54 ± 5.71 N in 0g; 14.40 ± 5.27 N in 1.8g, all $p > .07$). During the last parabola, when the motors switched off again and the sensorial information were completely consistent, the grip force level was not different from that observed during the previous parabola (with motors on).

When the stylus came into contact with the touch screen, the grip force has increased, as has the load force. However, this increase was not amplified at the same level between load force and grip force. The ratio of forces deployed on the object was a good indicator of the control maintain exerted on the force sensor by the participants. As shown in **Figure 36**, this ratio was nearly equivalent in normo- and hypergravity regardless the location of the target and the state of motors (all $p > .64$). The quotient between grip force and load force seemed to be specially affected by microgravity. It was larger compared to both other gravitational conditions (9.46 ± 0.73 in 0g vs. 3.63 ± 0.17 in 1g and 3.13 ± 0.33 in 1.8g). The addition of terrestrial information to the arm did not significantly change the ratio in absence of gravity. Thus, while the load force reached its maximum at the collision time, the grip force did not achieve its peak but reached it until a few seconds later (0.07 ± 0.10 s). There is an effect of GRAVITY ($F(2,16) = 4.43, p < .05, \eta_p^2 = .36$) on this delay. The maximal value of grip force occurred with a reduced delay only in microgravity comparatively in 1g ($p = .03$) as revealed by the post-hoc study. The participants therefore squeezed the instrumental object more tightly in microgravity, quickly reaching their maximum grip force. The motor-induced compensation has no effect on the time to peak grip force in this altered condition gravity ($p = 1.00$).

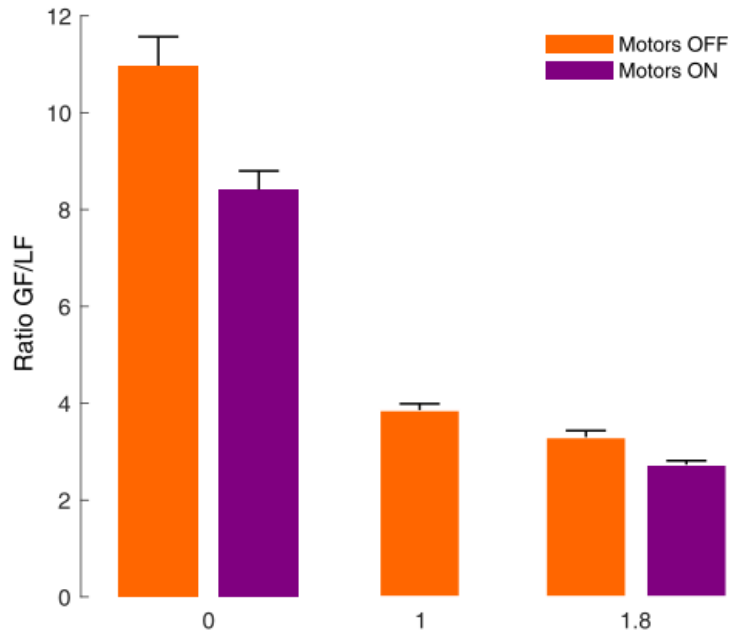


Figure 36 Ratio GF/LF when LF reached its maximum. The force ratio was plotted in three gravitational level (0,1 and 1.8g) and in two motors conditions (orange: OFF; purple: ON).

The maximal value of grip force was significantly influenced by GRAVITY ($F(2,16) = 14.36, p < .001, \eta_p^2 = .64$). In the same way as the static force, the force exerted during movement or collision, it was observed that the grip force was higher in hypergravity than both other gravity conditions. The addition of terrestrial information to the arm induced a reduction of maximal grip force level ($F(1,8) = 19.04, p < .01, \eta_p^2 = .70$) without any interaction between these two factors ($p = .15$). The maximal grip force in hypergravity with 1g compensation was significantly different from the level of force in this altered environment ($p < 0.01$) and reached a similar value to that found in normogravity (25.83 ± 4.35 N 1.8g compensated vs. 22.56 ± 4.20 N in 1g, $p = 0.21$).

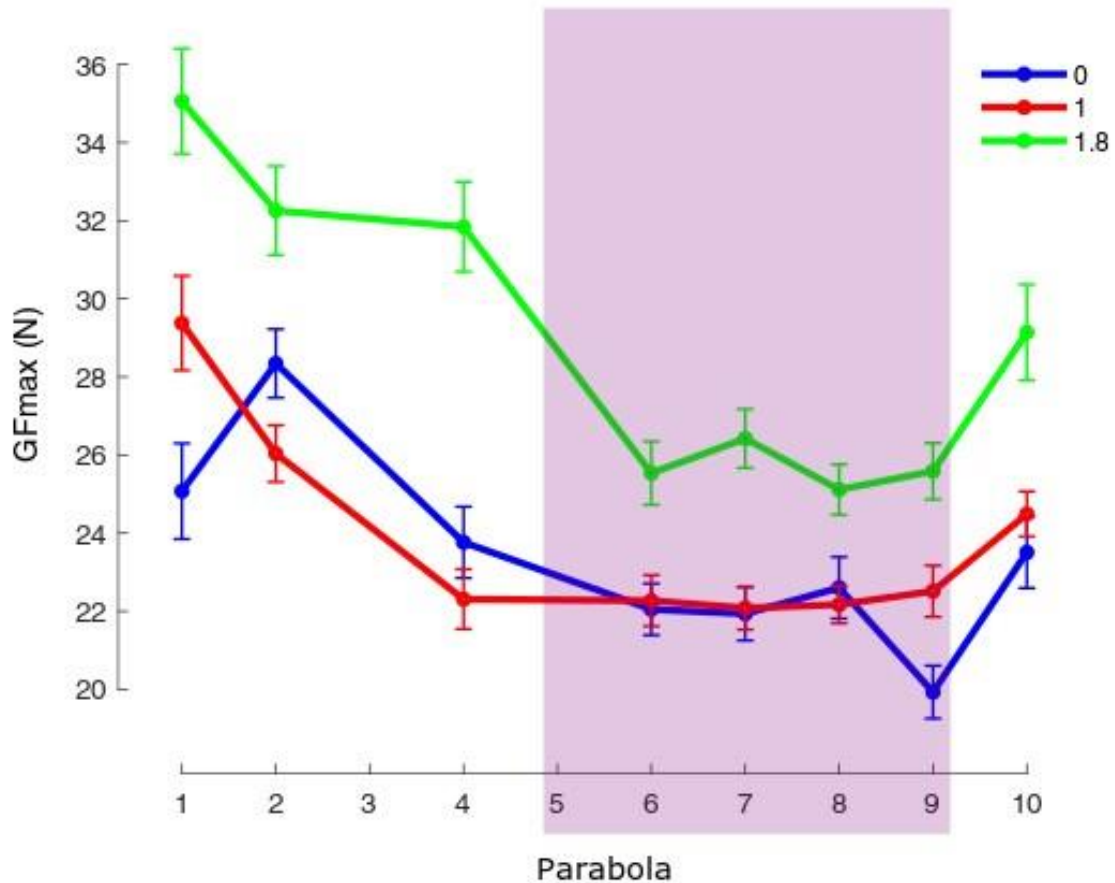


Figure 37 Variation of GFmax, plotted in function of the parabolas for the three gravitational level (0g in blue, 1g in red and 1.8g in green line). The purple frame surrounds the parabolas (P5 to P9) during which the motors continuously recreate the Earth's gravity to the arm.

Post-hoc pairwise comparisons reveal that, during the first parabola, the maximal grip force in 1.8g was significantly higher than both other gravitational conditions (all $p < .05$). Moreover, the maximal force deployed by fingers during the first parabola was significantly different than the last one (P10, $p < .05$) and all parabolas in incoherent situation (P5-P9 in the purple frame, all $p < .01$) when the gravitational level was higher than Earth.

In microgravity, the maximum value of grip force was no significantly different from one parabola to another. The presence of known sensory information in the arm did not have a major impact on the maximum force developed on the instrumental object.

7.2.5. Discussion

The purpose of this study was to investigate whether the addition of known sensorial information allows for adaptation of grip strength in altered gravitational contexts. To this end, the participants

were equipped with a force sensor and a motorized robotic device to the arm that continuously and locally recreate 1g. They were engaged in a simple pointing task during a parabolic flight, enabling us to study the coordination of the fingers' forces. In this present experiment, the force sensor was submitted to the same gravitational variations like everything else inside the aircraft cabin involved in parabolic flight. The modification of this object's weight was obtained without of modification of its mass. The transitional phases between gravitational conditions (0, 1 and 1.8g) were not included in the analyses because the acceleration changes of the aircraft were large and unpredictable, inducing disjointed handgrip forces. We found that the grip force level was largely higher in hypergravity than other gravitational conditions suggesting that the grip force modulation was dependent upon the gravity level. The use of local gravity compensation significantly modified the grip force in altered condition from the first trial. This result implying that the locally addition of terrestrial information to the arm helped adapting the fingers' force on changing and challenging environments more quickly than allowing time to adapt.

The human, like all species that populate the Earth's surface, has developed by adapting to the ubiquitous gravitational force that applies to it. Consequently, the gravitational environment in which humans live has a massive impact on their motor skills. Both movements, from simple to complex, necessitate the integration of gravity. Here, we observed a reduction of grip force with trials. The large level of force deployed during the first parabola was reduced on the following. However, we noted that grip force was modulated in phase with load force for each gravitational context; confirming earlier results (Augurelle et al., 2003; Flanagan & Wing, 1997; Hermsdörfer et al., 1999; Nowak et al., 2001; White et al., 2005) and the anticipatory control of grip force. In order to ensure this, our brain integrates the effect of the gravito-inertial environment to set up an optimal motor control. This internal representation of gravity is not definitely fixed. The experiences in which individuals are involved update this representation as the trials progressed. This updating is then stored in memory and recalled as needed to facilitate motor skills later on. Furthermore, Rousseau et al. has recently demonstrated that the brain is capable to simulate in a purely cognitive process in environments different from the usual one via a dual and accurate internal representation of gravity in the insula. The authors found that individuals could mentally simulate arm movements in new altered context whereas they were in a normal gravity environment. Although they never got physical experience in challenging environments, the participants took longer time to imagine a sequence of movement in microgravity (and conversely in hypergravity) than movements imagined in normogravity.

The relationship between grip force and load force was also demonstrated by the force ratio (GF/LF). If grip force varied in parallel with load force during the hypergravity phase, it was not the same for the ratio noted during the injection phase (0g). The force quotient was indeed nearly constant

in 1.8g compared to that recorded at 1g. This result confirmed the ability of individuals to adjust their motor command despite the fact that it required mobilizing more force in hypergravity to hold and move the instrumental object (White et al., 2005).

In microgravity, the force ratio was significantly higher comparatively in normogravity. This difference could be explained by the fact that microgravity condition offers its own set of unknowns, so the risk to fail is high. In this present experiment, the participants hold an instrumental object that is also submitted to gravity variations. Although they know the mass of the object, as it was weighed before the flight, the participants are surprised by the change in weight of the object, which is achieved without any change in mass. In 0g, the participants did not feel any weight on the stylus. To avoid missing the target (and dropping the object from the fingers what is more) related to the deficiency of sensory information, the participants pressed the instrumental object more tightly; certainly more than necessary. This observation could also explain why in this altered environment the maximum force was reached earlier than in other gravity conditions. Moreover, the stress induced by the exciting and challenging condition of flight (Schneider et al., 2007) may have contributed to increase the baseline threshold of grip force.

To counteract the disruptive effect linked to gravitational variations, we used a robotic device set on the arm of the participant. The wrist involved in the task was linked to two motors that locally and continuously recreated terrestrial gravity. We noted a reduction of grip force applied when terrestrial information was added to the arm. Moreover, we noticed that the force with motors compensation was similar to the one developed in Earth. As surprising as it may seem, the inconsistency of information between what is felt to the arm and what is raised by the central nervous system is not detrimental to the adaptation of grip force, rather the opposite. This was explained by the fact that in hypergravity, the force applied to the whole body is doubled. Because of that, all tasks are therefore more complicated to perform than on Earth. In this specific case on our experiment, the motors of the robotic device lightened the arm by pulling it upwards and thus regain a torque similar to that found in normogravity. The motor effort required to reach the target was therefore less and probably helped to reduce the force applied to the sensor, despite the fact that the object was still subject to 1.8g. Our robotic device has also an impact in microgravity, in which proprioception is modified. In this fact, the judgement of the object's mass was also upset whereas the force sensor was lifted in normogravity before the flight and its mass has not been changed. Although the vestibular system was affected by the modification of gravity, the addition of 1g information to the arm allowed to early stabilize the force applied to the object, from the first trial with the motors on. Our results support the conclusions of Bringoux et al., in 2012: the application of gravity like torque during a movement can be incorporated in motor commands. These authors have demonstrated that the use of

elastic bands that mimicked the gravitational constraints (1g) on the arm whereas the movement was performed in microgravity allowed participants to improve their movement accuracy. Although no gravitational force acting on the vestibular system or on the arm, this system allowed participants to perform movements in a comparable manner to those carried out in normogravity. Our present robotic system, that recreate a local terrestrial gravity to the arm, also demonstrated that it was possible to recover kinematic characteristics similar to those of a movement performed in normogravity when the action takes place in altered gravitational environments (Kunavar et al., 2021). While the participants were engaged in the same pointing task as in the protocol described here, their movement duration, accuracy and muscles activation during gesture in altered environments were comparable to the movements executed in normogravity. The authors observed that known proprioceptive feedback provides a lot of relevant information to control kinematics and have a beneficial effect on movement despite the surrounding gravitational variability. The addition of known sensory information is therefore a major asset, especially in microgravity where the vestibular system is confused, with signals less reliable to adjust motor control efficiently. In this context, a reorganisation of sensory signals takes place, with an increase in the importance of tactile signals, as demonstrated by Lowrey et al., in 2014.

The importance of the role of sensory receptors has also been highlighted recently. Jamšek et al. tested in 2021 a ground-training that locally simulated micro- and hypergravity with the similar robotic device used in this experiment. They compared the results of a pointing task during the simulation with those acquired for the same task carried out in altered gravity, generated by parabolic flight and affected the whole body. The authors observed that this simulation system makes it possible to reproduce similar modifications to those noted when the participant is immersed in an altered environment.

The present data show that our robotic device provided a lot of local relevant sensory information to control grip force and adapt kinematics despite the fact that induces incoherent information between what was felt in the arm and what was registered by the brain. Indeed, the brain takes advantage of this familiar data. Generalize the use of this system to the whole body seems to have a positive impact on the motor skills of humans in altered situations because the proprioceptive impact is dominant with respect to information that contribute to graviception. Although he adapts over time, this robotic device would enable humans to quickly become as accurate as on normogravity. On the other hand, this system could help astronauts to recalibrate their motor behaviour before landing back on Earth and thus facilitate their rehabilitation. Further research is needed to develop an optimised instrument adapted to the constraints of small space environments (capsule or space station).

7.2.6. Ethics statement

The study was approved by the CPP (2018-A03379-46) and it was carried out in accordance with the recommendations of the ANSM (given on 15th February 2019). All participants gave written informed consent in accordance with the Declaration of Helsinki.

7.2.7. Funding

This research was supported by the “Centre National d’Etudes Spatiales” (CNES), the “Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale” (Inserm), the French “Investissements d’Avenir” program (project ISITE-BFC), the Jožef Stefan Institute of Ljubljana (Slovenia) and the Queen’s University (Canada).

7.2.8. Acknowledgments

The authors wish to thank the CNES and Novespace teams for their excellent technical support for carrying out the experiment in the Air ZeroG airplane. We are also grateful to the CHU de Caen for their valuable help in the passing of the ethical agreement and Hervé Normand for medical inclusion of participants. We particularly thank Yves Ballay and Cyril Sirandré for their technical assistance and for their invaluable help during the pre-processing phase. Finally, we would like to thank the participants who took part in this experiment.

DISCUSSION

GENERALE

L'objectif de ce travail de thèse consistait en la compréhension de l'adaptation motrice de base ainsi qu'en l'identification et le développement de solutions visant à optimiser le contrôle moteur dans un environnement gravitaire modifié. Pour ce faire, quatre études expérimentales ont été menées dans le but, d'une part, de caractériser la représentation interne de la gravité (Expérimentation 1 et 2) avant de se pencher sur la maximisation des performances motrices en contexte altéré d'autre part (Expérimentations 3 et 4).

Selon les théories actuelles de l'apprentissage moteur, l'adaptation sensorimotrice se produit grâce à la mise à jour des modèles internes. Ces représentations, construites en partie sur la base d'expériences motrices antérieures et en partie sur les descriptions des lois physiques, prédestinent les relations entre le corps et l'environnement. Ces représentations internalisées se doivent d'être modulables afin d'être ajustables aux changements ; permettant la flexibilité du comportement humain. Le mouvement se définit de ce fait spécifiquement pour une tâche précise et un contexte particulier. Ainsi, soulever et manipuler deux objets ayant une forme et/ou une masse différentes n'induit généralement pas de perturbation majeure dans la motricité de l'individu. Ce dernier est en capacité d'ajuster sa prise et d'adapter la force développée en conséquence. Les caractéristiques temporelles des mouvements de balancier imaginés et physiquement réalisés dans l'Expérimentation 1 témoignent en ce sens. Les participants déplaçaient leur bras suivant un rythme plus lent dans les conditions de chargement lourd, comparativement à la condition légère et ce, pour les deux types de mouvement. Les similitudes temporelles entre balanciers réels et imaginés, nommé isochronisme, renforce l'idée que le cerveau intègre la dynamique de la tâche dans son modèle interne afin de déplacer le membre supérieur de manière appropriée à la situation. L'adaptation à de nouvelles charges et la réadaptation aux anciennes plaident pour le développement de modèles internes qui anticipent les forces perturbatrices (Shadmehr, 2017). Parmi celles-ci, une est primordiale à prendre en compte : la gravité. Son caractère ubiquitaire sur Terre implique que le SNC l'intègre et maintienne une représentation gravito-inertielle précise pour simuler et exécuter tout type de mouvement.

Il est néanmoins intéressant de savoir si ce modèle de gravité est utilisé lors de la simulation mentale de mouvements qui reposent sur des accélérations gravitationnelles dissemblables à celle communément établie ?

Bien que nous évoluions dans un monde physique présentant des propriétés invariantes telles que la gravité, notre système est capable d'interpréter les lois de la nature et d'extrapoler un monde alternatif. Même s'il est immergé dans son contexte gravitaire écologique (*i.e.*, 1g), l'individu est habile à simuler mentalement une gestuelle conforme à un contexte radicalement nouveau. En effet, les résultats de l'Expérimentation 1 ont démontré que, bien qu'ayant aucune expérience sensorimotrice en environnement modifié, le cerveau arrive à imaginer des mouvements de manière purement cognitive en tenant compte de l'impact gravitaire. Les mouvements imaginés de balancier étaient respectivement, plus lents et plus rapides dans les conditions micro- et hypergravitaires représentées mentalement. Ces résultats confirment de la prise en compte des contraintes gravitationnelles lors de la simulation du mouvement sans quoi des durées similaires seraient relevées quelle que soit la condition considérée. Les informations visuelles issues des vidéos présentées avant la tâche d'imagerie mais n'ayant aucun lien avec le mouvement évoqué mentalement semblent donc avoir un impact sur la modulation du modèle interne.

L'imagerie motrice seule est-elle suffisamment puissante pour extrapoler la façon dont l'individu se meut dans un nouvel environnement gravitationnel ?

De manière surprenante, les mesures relevées en vol parabolique durant l'Expérimentation 2, se différencient de ceux précédemment évoqués. En effet, nous avons constaté que la durée des mouvements de balancier imaginés était plus longue après l'exposition à ce contexte atypique, uniquement pour les participants ayant été engagés dans la tâche d'imagerie pendant le vol (*i.e.*, le groupe *Imagine*). Bien que le groupe *Exposé* subissait les variations gravitaires et visualisait les effets de l'apesanteur sur les objets et individus présents dans la cabine, celui-ci n'a pas démontré de différence significative dans la durée d'imagination du mouvement, mesurée avant et après le vol. Ces données suggèrent qu'une simple exposition de courte durée à un environnement inhabituel n'est pas suffisant pour apporter des changements dans la représentation interne de la gravité. Cette constatation pourrait s'expliquer en partie par les limites inhérentes à cette expérimentation. La faible puissance statistique immanente à ce type de contexte, associé à la variabilité induite par les manœuvres paraboliques (à l'origine, entre autres, de stress et de fatigue accrus), pourraient avoir masqué les effets du vol. Par ailleurs, la perturbation des systèmes sensoriels (et plus particulièrement des appareils vestibulaire et proprioceptif) suite à l'absence de gravité ont très certainement impacté la simulation mentale. Enfin, la privation de mouvements réels durant l'exposition ne nous a pas permis de vérifier la congruence des durées réelles et imaginées. Cette exécution réelle du mouvement

aurait très certainement induit des résultats différents dans le groupe *Exposé*, suite à la mise à jour de la représentation de la gravité. Les conclusions tirées à partir des mesures effectuées dans le groupe *Imagine* de cette Expérimentation 2 appuie néanmoins la redondance de la représentation interne de la contrainte gravitaire au sein de l'insula, mise en évidence dans l'Expérimentation 1.

Quels sont les rôles des différentes parties de l'insula lorsque l'individu interagit physiquement ou simule mentalement une interaction avec la verticale gravitaire ?

Les mesures effectuées en IRMf ont en effet mis en exergue une double expression du modèle interne de la gravité au sein du cortex insulaire dont une dichotomie avait déjà été mise en évidence par Chang et collaborateurs en 2013. Les résultats de l'Expérimentation 1 ont montré que les différentes parties de l'insula, connue pour traiter les effets de la gravité, sont activées spécifiquement en fonction du type de mouvements effectués. Ainsi, compte tenu du grand nombre d'afférences sensorielles avec le système sensorimoteur, la partie postérieure est engagée lors de mouvement réel en présence de feedbacks sensoriels, alors que la partie antérieure est activée uniquement lors de la simulation mentale du mouvement testé (à savoir une flexion-extension du poignet). Bien qu'ayant des conditions d'activation différentes, ces deux régions sont connectées de manière unidirectionnelle permettant à la représentation « statique » de l'insula antérieure d'être actualisée par la représentation « dynamique » de l'insula postérieure, exploitée en direct lors de la production réelle de geste dans le champ gravitaire. Impliqué dans les processus d'anticipation des effets de la gravité sur le mouvement, le cortex insulaire utiliserait les retours sensoriels afin d'adapter au mieux la motricité de l'individu.

Les effets de la gravité ont massivement été démontré par le passé. Grâce à la mémorisation des effets de cette force invisible, le SNC est apte à planifier des mouvements optimaux, en tirant profit de l'action gravitaire sur le corps, répondant ainsi favorablement à un principe d'économie. Lors d'une perturbation massive, *e.g.*, lors d'une exposition à une nouvelle contrainte gravitaire, l'action motrice produite est classiquement perturbée dans un premier temps. Suivant ce principe, l'espace induit sur le cerveau deux effets majeurs qui coexistent : dysfonctionnement et adaptation. Si les astronautes sont perturbés par la gravité réduite durant les premiers jours suivant leur arrivée dans la station spatiale internationale, ils arrivent néanmoins à s'acclimater à leur nouvel environnement. Leur locomotion pouvant être quelque peu incertaine au départ laisse ainsi place à un déplacement digne de super-héros ; *i.e.*, traversant la station sans toucher aucune paroi. En effet, l'application d'un champ

gravitaire différent de celui habituellement connu sur Terre tend à perturber l'équilibre humain ainsi que sa façon de se mouvoir. Dans ce cas, l'image neurale de la gravité, qui sert à optimiser le mouvement sur Terre (Berret et al., 2008; Gaveau et al., 2016; White et al., 2008), induit la génération d'une commande motrice non compatible avec le contexte altéré. Malgré ce constat, l'individu est capable, grâce à la répétition, de modifier ses commandes ultérieures. Au-delà de la reproduction d'un même geste, il est indispensable que les changements environnementaux soient pris en compte. Pour cela, l'Homme peut compter sur la multitude de récepteurs sensoriels dont il est doté. L'ensemble lui permet ainsi de cartographier et de se représenter le monde extérieur. Se basant sur les retours sensoriels et moteurs ainsi que sur sa plasticité, le système est en mesure d'ajuster ses commandes motrices. Le retour sur l'action réalisée, qui précède celle à venir, la conditionne de ce fait grâce au phénomène de proaction.

La ressource temporelle représente néanmoins une donnée critique, notamment dans les conditions extrêmes. Dans ce cas, les individus se doivent d'être performants rapidement. De manière concrète, il est impératif qu'un astronaute soit opérationnel malgré le fait que son environnement soit modifié sous peine de dommages pouvant aller jusqu'à faire échouer la mission dans laquelle il est impliqué. Partant du constat que l'astronaute est un terrien avant tout, il est intéressant de se questionner sur l'impact de l'ajout d'informations qui sont bien connues de l'individu (*i.e.*, 1g) au niveau du membre impliqué dans une tâche motrice définie.

Quels sont les effets d'une compensation locale en normogravité appliqué sur le membre engagé dans un mouvement réalisé dans un contexte altéré ?

Afin de contrecarrer les perturbations liées aux variations gravitaires, nous avons développé un dispositif motorisé recréant localement la normogravité au niveau du bras, engagé dans une tâche simple de pointage verticaux au cours d'un vol parabolique. Ainsi, nous avons vérifié si la compensation locale en normogravité pouvait atténuer les effets de la gravité altérée sur le contrôle moteur. Pour cela, l'Expérimentation 3 a été consacrée à l'analyse des caractéristiques des mouvements du bras en présence et en absence de compensation locale. La restauration d'informations normogravitaires lors des variations gravitaires a modifié de manière significative les déplacements du membre supérieur par rapport aux mouvements effectués dans les mêmes conditions de gravité altérée, en absence de compensation. De manière illustrée, la durée des mouvements réalisés en micro- et hypergravité s'est respectivement vu réduite et allongée lorsque le bras était constamment soumis à 1g alors que

l'environnement gravitaire était altéré. Dans les deux conditions de gravité modifiée, la compensation a permis de retrouver une durée de mouvement similaire à celle relevée sur Terre. D'autre part, la précision des gestes avec compensation locale s'est avérée être améliorée alors que le niveau de gravité environnant était atypique. Ainsi, les participants avaient tendance à pointer plus près de la cible lorsque les moteurs étaient actifs. Les activations musculaires, également perturbées avec les variations gravitaires, se sont vues restaurées en présence de la compensation locale. Ainsi, les synergies musculaires ont été préservées dans des environnements gravitaires nouveaux, facilitant l'exécution motrice dans des conditions atypiques. Ces résultats confortent la portée bénéfique d'une compensation partielle ou totale des effets de la gravité utilisée par exemple dans des systèmes de réadaptation où le poids du bras est supporté (Coscia et al., 2014). En rétablissant une valeur normogravitare au niveau du membre supérieur, des informations sensorielles familières ont été localement restituées. Celles-ci sont pertinentes pour mettre en place un plan moteur approprié à l'exécution d'une tâche donnée, malgré les conditions gravitaires atypiques. Lors des phases de gravité modifiée, la proprioception, au même titre que les autres systèmes du corps humain, sont perturbés et soumis à confusion. Considérant le contexte particulier inhérent à la microgravité, la compensation locale normogravitare administrée soutient les conclusions tirées par Bringoux et collaborateurs en 2012. L'application d'un couple semblable à la gravité terrestre pendant un mouvement peut être incorporée dans la commande motrice, bien que celui-ci soit exécuté dans un contexte atypique. Appliquer des informations pertinentes et connues au niveau de la partie du corps engagée dans une tâche motrice précise permet ainsi de retrouver une optimalité du mouvement proche à celle observée sur Terre et ce, dès les premiers essais. Il convient néanmoins de noter que cette amélioration n'était pas totalement complète, probablement à cause d'une compensation appliquée localement (*i.e.*, au niveau du poignet uniquement) alors que l'ensemble du membre supérieur était impliqué dans le mouvement. Ceci expliquerait pourquoi certains paramètres observés, bien qu'améliorés en présence de compensation normogravitare, n'ont pas atteint des valeurs semblables à celles relevées sur Terre.

Au-delà des caractéristiques cinématiques, l'impact de l'ajout d'une compensation locale a été également testé sur l'adaptation des forces de préhension développées par les doigts sur l'objet instrumental tenu avec la prise en pince. La modulation de la force déployée, qui dépend du niveau de gravité, se fait au fur et à mesure des essais. En d'autres termes, bien que les participants n'aient pas échappé l'objet, ils l'ont serré plus que nécessaire lors de la première parabole, induisant les premières variations de gravité. Ainsi, le rapport de force GF/LF observé en gravité modifiée (et plus particulièrement en phase d'injection, *i.e.*, 0g) s'est montré être significativement plus élevé que celui observé à 1g. Le grand nombre d'inconnues lié à ce nouvel environnement gravitaire, couplé à la carence d'informations sensorielles, pourraient expliquer pourquoi les participants serraient

davantage le capteur de force. Néanmoins, il a été observé qu'au fil des pointages, les participants relâchaient progressivement leur prise, tout en étant toujours en phase avec le niveau de force de charge pour chaque contexte gravitationnel, corroborant des résultats antérieurs tels que ceux relevés par Augurelle et collaborateurs en 2003 ou White et collaborateurs en 2005.

L'assistance normogravitaire permet-elle d'accélérer l'adaptation des forces de préhension relevée dans des conditions dynamiques atypiques ?

L'utilisation du dispositif expérimental, fixé au niveau du poignet du participant, a permis d'observer une réduction de la force de préhension appliquée lorsque l'information terrestre était recréée et ce, dès la première mise en action des moteurs. Durant les variations hypergravitaires, le dispositif a allégé le bras, qui s'est vu « tirer » vers le haut. L'effort moteur pour atteindre la cible était donc moindre et à probablement contribué à réduire la force exercée sur le capteur. Les phases microgravitaires, qui ont bouleversé massivement la proprioception, ont perturbé le jugement des participants sur les propriétés du capteur alors que la masse de l'objet n'était pas modifiée comparativement à celle relevée sur Terre. L'ajout d'informations normogravitaires au niveau du bras a permis de stabiliser précocement la force de préhension et ce, dès la première activation des moteurs constituant le dispositif expérimental. Ainsi, les informations normogravitaires ont permis d'accélérer l'adaptation des forces de préhension, conduisant à une pression similaire à celle développée sur Terre.

Les Expérimentations 3 et 4, qui traitaient respectivement de la cinématique du geste ainsi que de la force de préhension des doigts s'accordent ainsi à conclure sur le fait que l'ajout de la compensation locale a permis d'atténuer les modifications causées par l'exposition à un nouvel environnement gravitaire. Aussi surprenant que cela puisse paraître, l'incohérence des informations entre ce qui est ressenti au niveau du bras (1g) et ce qui est perçu par le système vestibulaire (alternant 0 et 1.8g) n'est pas préjudiciable à l'adaptation motrice, bien au contraire. Un feedback proprioceptif connu fournit de ce fait une mine d'informations pertinentes pour contrôler la gestuelle malgré la variabilité gravitaire environnante. Généraliser l'utilisation de ce type de dispositif à l'ensemble du corps semblerait avoir un fort potentiel afin de perfectionner les capacités motrices en situation altérée.

PERSPECTIVES ET APPLICATIONS

La quête du dépassement des frontières et du surpassement de ses limites ont le vent en poupe de nos jours. La course à l'espace est un des principaux moteurs de la recherche actuelle où il faut aller toujours plus loin, toujours plus vite. À l'aube des vols spatiaux commerciaux, qui permettront à toutes et à tous de profiter de l'espace, il est indispensable de comprendre l'impact de la gravité sur notre cerveau. Néanmoins, au-delà de l'aspect direct des recherches spatiales, qui aident les astronautes en mission (et bientôt les terriens en quête d'aventures) ; les études menées en gravité modifiée, et plus particulièrement en impesanteur, se révèlent être une mine d'or d'informations concernant la physiologie humaine. L'absence de gravité mettant à rude épreuve le corps, il est intéressant d'observer les mécanismes de dégénérescence survenant de manière accélérée en microgravité afin d'en tirer des contre-mesures applicables sur Terre.

Les êtres humains sont dotés de la capacité de se mouvoir et d'interagir avec l'environnement qui les entoure. Pour cela, ils utilisent leur corps, formidable machine à tout faire (ou presque) engagée dans l'action. Sur Terre, leurs agissements se soldent généralement par des réussites, permises par la flexibilité du système qui envoie des commandes motrices optimales. Il en est de même dans des situations singulières (*e.g.*, en absence de pesanteur), sous couvert d'un temps d'adaptation. Néanmoins, les nombreux mois que passent les astronautes dans la station spatiale internationale ne sont pas sans conséquence sur leur organisme. Le conflit sensoriel qu'ils subissent à leur retour, à l'origine du « mal de Terre », se définit par une décalibration du système vestibulaire. Leur organisme n'étant plus soumis à la force invisible qu'est la gravité, tout un travail de réhabilitation doit se faire lors de leur retour sur le plancher terrien.

L'environnement dans lequel évolue l'individu a un impact massif sur celui-ci et particulièrement sur ses capacités motrices. Tous ses mouvements, des plus simples au plus complexes, impliquent l'intégration de la gravité. Partant de ces constats, il est indéniable qu'il est fondamental de trouver des solutions pour faciliter l'adaptation du comportement moteur des astronautes dès leur arrivée dans l'espace, mais également aider à préparer au mieux leur retour sur Terre. L'exposition à un environnement atypique, grâce notamment à des techniques telles que la centrifugation humaine ou les vols paraboliques, a déjà fait ses preuves sur l'intégration des signaux inhabituels associés. Ces techniques, utilisées notamment durant les entraînements des astronautes, rendent l'individu capable de construire des modèles internes appropriés au nouveau contexte dynamique rencontré, pouvant être rappelés lors d'une exposition ultérieure.

Au-delà du fait du bénéfice de ces techniques d'entraînement, ces travaux de thèse ont contribué à démontrer que l'ajout d'informations sensorielles normogravitaires dans un contexte altéré permet d'avoir un impact positif sur le comportement moteur. Bien que l'Homme arrive à

s'adapter à son environnement au fur et à mesure des essais, le dispositif motorisé développé et utilisé dans les expérimentations 3 et 4 de ces travaux de thèse a même permis de rendre les participants davantage précis lorsque la compensation locale en 1g était activée. Ces informations sensorielles ciblées et connues représentent une source d'indications pertinentes permettant de contrer les bouleversements et désagréments causés par les données sensorielles inusuelles. Le cerveau semble donc tirer profit des informations familières proprioceptives, dont l'impact est dominant par rapport aux indications graviceptives. En effet, la mise en mémoire de l'ensemble des informations pertinentes issues des expériences motrices antérieures vécues par l'individu sur Terre conduisent celui-ci à se baser sur ses habitudes motrices, établies massivement sur la proprioception. Cependant, s'il est parfaitement envisageable d'utiliser des machines aussi sophistiquées qu'imposantes sur Terre, il n'en est rien dans l'espace puisque les astronautes évoluent dans un milieu clos et réduit. Il apparaît de ce fait nécessaire de mener des études complémentaires afin de transformer notre prototype en un système léger et portable.

La gravité joue un rôle fondamental dans le contrôle moteur. Il est donc indispensable de la considérer en toute situation et pour toutes les actions. Dans ces travaux, nous nous sommes concentrés sur l'étude des mouvements du membre supérieur. S'il est courant d'expérimenter ses hypothèses sur des actions simples, il s'avère néanmoins essentiel de se confronter à des tâches plus difficiles compte tenu du caractère complexe du comportement moteur humain. En effet, bien que la saisie et la manipulation d'objets soient très présentes dans notre quotidien, d'autres mouvements plus globaux rythment nos journées, à l'instar de la locomotion. Pour aller plus loin, une étude similaire à celle développée dans ce manuscrit, mais analysant une tâche plus complexe englobant l'ensemble du corps devra être mise en place pour compléter les résultats encourageants que nous avons obtenu sur le membre supérieur. Le développement d'une assistance appliquée à l'ensemble du corps humain semble être une piste véritablement pertinente pour optimiser les compétences de l'individu en situation inhabituelle tout en l'aidant dans sa réhabilitation lors de son retour en normogravité.

REFERENCES

BIBLIOGRAPHIQUES

A

- Angelaki, D. E., McHenry, M. Q., Dickman, J. D., Newlands, S. D., & Hess, B. J. M. (1999). Computation of Inertial Motion: Neural Strategies to Resolve Ambiguous Otolith Information. *The Journal of Neuroscience*, *19*(1), 316–327. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.19-01-00316.1999>
- Angelaki, D. E., Shaikh, A. G., Green, A. M., & Dickman, J. D. (2004). Neurons compute internal models of the physical laws of motion. *Nature*, *430*(6999), 560–564. <https://doi.org/10.1038/nature02754>
- Ariani, G., Kwon, Y. H., & Diedrichsen, J. (2020). *Repetita iuvant*: repetition facilitates online planning of sequential movements. *Journal of Neurophysiology*, *123*(5), 1727–1738. <https://doi.org/10.1152/jn.00054.2020>
- Augurelle, A.-S. (2002). Importance of Cutaneous Feedback in Maintaining a Secure Grip During Manipulation of Hand-Held Objects. *Journal of Neurophysiology*, *89*(2), 665–671. <https://doi.org/10.1152/jn.00249.2002>
- Augurelle, A.-S., Penta, M., White, O., & Thonnard, J.-L. (2003). The effects of a change in gravity on the dynamics of prehension. *Experimental Brain Research*, *148*(4), 533–540. <https://doi.org/10.1007/s00221-002-1322-3>

B

- Barbiero, M., Rousseau, C., Papaxanthis, C., & White, O. (2017). Coherent Multimodal Sensory Information Allows Switching between Gravitoinertial Contexts. *Frontiers in Physiology*, *8*. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00290>
- Berger, M., Mescheriakov, S., Molokanova, E., Lechner-Steinleitner, S., Seguer, N., & Kozlovskaya, I. (1997). *Pointing arm movements in short- and long-term spaceflights*. *68*(9), 781–787. <https://doi.org/9293345>
- Bernstein, I., Schurman, D., & Forester, G. (1967). Choice Reaction Time As a Function of Stimulus Uncertainty, Response Uncertainty, and Behavioral Hypotheses. *Journal of Experimental Psychology*, *74*, 517–524. <https://doi.org/10.1037/h0021279>
- Berret, B., Darlot, C., Jean, F., Pozzo, T., Papaxanthis, C., & Gauthier, J. P. (2008). The Inactivation Principle: Mathematical Solutions Minimizing the Absolute Work and Biological Implications for the Planning of Arm Movements. *PLoS Computational Biology*, *4*(10), e1000194. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000194>
- Berthoz, A. (1997). *Le sens du mouvement* (Odile Jacob. Sciences Paris.).
- Berthoz, A., & Viaud-Delmon, I. (1999). Multisensory integration in spatial orientation. *Current Opinion in Neurobiology*, *9*(6), 708–712. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(99\)00041-0](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(99)00041-0)
- Bestaven, E., Kambrun, C., Guehl, D., Cazalets, J.-R., & Guillaud, E. (2016). The influence of scopolamine on motor control and attentional processes. *PeerJ*, *4*, e2008. <https://doi.org/10.7717/peerj.2008>
- Bock, O. (1998). Problems of sensorimotor coordination in weightlessness. *Brain Research Reviews*, *28*(1), 155–160. [https://doi.org/10.1016/S0165-0173\(98\)00035-6](https://doi.org/10.1016/S0165-0173(98)00035-6)

- Bock, O., Arnold, K. E., & Cheung, B. S. K. (1996). *Performance of a Simple Aiming Task in Hypergravity: II. Detailed Response Characteristics*. 6.
- Bock, O., Howard, I. P., Money, K. E., & Arnold, K. E. (1992). *Accuracy of Aimed Arm Movements in Changed Gravity*. 5.
- Bock, O., Schott, N., & Papaxanthis, C. (2015). Motor imagery: Lessons learned in movement science might be applicable for spaceflight. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 9. <https://doi.org/10.3389/fnsys.2015.00075>
- Bonzano, L., Roccatagliata, L., Ruggeri, P., Papaxanthis, C., & Bove, M. (2016). Frontoparietal cortex and cerebellum contribution to the update of actual and mental motor performance during the day. *Scientific Reports*, 6(1), 30126. <https://doi.org/10.1038/srep30126>
- Bringoux, L., Blouin, J., Coyle, T., Ruget, H., & Mouchnino, L. (2012). Effect of gravity-like torque on goal-directed arm movements in microgravity. *Journal of Neurophysiology*, 107(9), 2541–2548. <https://doi.org/10.1152/jn.00364.2011>
- Brown, L. E., Rosenbaum, D. A., & Sainburg, R. L. (2003). Limb Position Drift: Implications for Control of Posture and Movement. *Journal of Neurophysiology*, 90(5), 3105–3118. <https://doi.org/10.1152/jn.00013.2003>

C

- Chabeauti, P. Y., Assaiante, C., & Vaugoyeau, M. (2012). Extreme short-term environmental constraints do not update internal models of action as assessed from motor imagery in adults. *Neuroscience*, 222, 69–74. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2012.07.002>
- Cheong, D., Zubieta, J.-K., & Liu, J. (2012). Neural Correlates of Visual Motion Prediction. *PLoS ONE*, 7(6), e39854. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039854>
- Clément, G. (2018). Perception of time in microgravity and hypergravity during parabolic flight. *NeuroReport*, 29(4), 247–251. <https://doi.org/10.1097/WNR.0000000000000923>
- Clément, G., & Pavy-Le Traon, A. (2004). Centrifugation as a countermeasure during actual and simulated microgravity: A review. *European Journal of Applied Physiology*, 92(3). <https://doi.org/10.1007/s00421-004-1118-1>
- Collado, A. (2017). Affective states and adaptation to parabolic flights. *Acta Astronautica*, 8. <https://doi.org/10.1016/j.actaastro.2017.01.043>
- Cooke, J. D., & Brown, S. H. (1994). Movement-related phasic muscle activation: III. The duration of phasic agonist activity initiating movement. *Experimental Brain Research*, 99(3). <https://doi.org/10.1007/BF00228984>
- Coscia, M., Cheung, V. C., Tropea, P., Koenig, A., Monaco, V., Bennis, C., Micera, S., & Bonato, P. (2014). The effect of arm weight support on upper limb muscle synergies during reaching movements. *Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation*, 11(1), 22. <https://doi.org/10.1186/1743-0003-11-22>

Crevecoeur, F., Munoz, D. P., & Scott, S. H. (2016). Dynamic Multisensory Integration: Somatosensory Speed Trumps Visual Accuracy during Feedback Control. *The Journal of Neuroscience*, *36*(33), 8598–8611. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0184-16.2016>

Crevecoeur, F., Thonnard, J.-L., & Lefevre, P. (2009). Optimal Integration of Gravity in Trajectory Planning of Vertical Pointing Movements. *Journal of Neurophysiology*, *102*(2), 786–796. <https://doi.org/10.1152/jn.00113.2009>

D

Davidson, P. R., & Wolpert, D. M. (2004). Internal models underlying grasp can be additively combined. *Experimental Brain Research*, *155*(3), 334–340. <https://doi.org/10.1007/s00221-003-1730-z>

Decety, J., & Jeannerod, M. (1996). Mentally simulated movements in virtual reality: Does Fitts's law hold in motor imagery? *Behavioural Brain Research*, *8*.

Decety, J., & Michel, F. (1989). Comparative analysis of actual and mental movement times in two graphic tasks. *Brain and Cognition*, *11*(1), 87–97. [https://doi.org/10.1016/0278-2626\(89\)90007-9](https://doi.org/10.1016/0278-2626(89)90007-9)

Demougeot, L., & Papaxanthis, C. (2011). Muscle Fatigue Affects Mental Simulation of Action. *Journal of Neuroscience*, *31*(29), 10712–10720. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.6032-10.2011>

Descoins, M., Danion, F., & Bootsma, R. J. (2006). Predictive control of grip force when moving object with an elastic load applied on the arm. *Experimental Brain Research*, *172*(3), 331–342. <https://doi.org/10.1007/s00221-005-0340-3>

Desmurget, M., & Grafton, S. (2000). Feedback control for fast reaching movements. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(11), 9.

Desmurget, M., Rossetti, Y., Jordan, M., Meckler, C., & Prablanc, C. (1997). Viewing the hand prior to movement improves accuracy of pointing performed toward the unseen contralateral hand: *Experimental Brain Research*, *115*(1), 180–186. <https://doi.org/10.1007/PL00005680>

Diedrichsen, J., White, O., Newman, D., & Lally, N. (2010). Use-Dependent and Error-Based Learning of Motor Behaviors. *Journal of Neuroscience*, *30*(15), 5159–5166. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5406-09.2010>

Dijkerman, H. C., & de Haan, E. H. F. (2007). Somatosensory processes subserving perception and action. *Behavioral and Brain Sciences*, *30*(2), 189–201. <https://doi.org/10.1017/S0140525X07001392>

Djuric, A. M., Urbanic, R. J., & Rickli, J. L. (2016). A Framework for Collaborative Robot (CoBot) Integration in Advanced Manufacturing Systems. *SAE International Journal of Materials and Manufacturing*, *9*(2), 457–464. <https://doi.org/10.4271/2016-01-0337>

E

Ernst, M. O., & Bühlhoff, H. H. (2004). Merging the senses into a robust percept. *Trends in Cognitive Sciences*, *8*(4), 162–169. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.02.002>

F

- Fetsch, C. R., Pouget, A., DeAngelis, G. C., & Angelaki, D. E. (2012). Neural correlates of reliability-based cue weighting during multisensory integration. *Nature Neuroscience*, *15*(1), 146–154. <https://doi.org/10.1038/nn.2983>
- Fisk, A. D., & Schneider, W. (1984). Memory as a function of attention, level of processing, and automatization. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *10*(2), 181–197. <https://doi.org/10.1037/0278-7393.10.2.181>
- Fisk, J., Lackner, J. R., & DiZio, P. (1993). Gravitoinertial force level influences arm movement control. *Journal of Neurophysiology*, *69*(2), 504–511. <https://doi.org/10.1152/jn.1993.69.2.504>
- Fitts, P. M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology*, *47*(6), 11.
- Flanagan, J. R., Nakano, E., Imamizu, H., Osu, R., Yoshioka, T., & Kawato, M. (1999). Composition and Decomposition of Internal Models in Motor Learning under Altered Kinematic and Dynamic Environments. *The Journal of Neuroscience*, *19*(20), RC34–RC34. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.19-20-j0005.1999>
- Flanagan, J. R., Tresilian, J., & Wing, A. M. (1993). Coupling of grip force and load force during arm movements with grasped objects. *Neuroscience Letters*, *152*(1–2), 53–56. [https://doi.org/10.1016/0304-3940\(93\)90481-Y](https://doi.org/10.1016/0304-3940(93)90481-Y)
- Flanagan, J. R., & Wing, A. M. (1995). The stability of precision grip forces during cyclic arm movements with a hand-held load. *Experimental Brain Research*, *105*(3). <https://doi.org/10.1007/BF00233045>
- Flanagan, J. R., & Wing, A. M. (1997). The role of internal models in motion planning and control: Evidence from grip force adjustments during movements of hand-held loads. *Journal of Neuroscience*, *17*(4), 1519–1528. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.17-04-01519.1997>
- Flash, T., & Hogan, N. (1985). The coordination of arm movements: An experimentally confirmed mathematical model. *The Journal of Neuroscience*, *5*(7), 1688–1703. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.05-07-01688.1985>
- Friston, K. (2011). What Is Optimal about Motor Control? *Neuron*, *72*(3), 488–498. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.10.018>

G

- Gaveau, J., Berret, B., Angelaki, D. E., & Papaxanthis, C. (2016). Direction-dependent arm kinematics reveal optimal integration of gravity cues. *Elife*, *5*. <https://doi.org/10.7554/eLife.16394>
- Gaveau, J., Berret, B., Demougeot, L., Fadiga, L., Pozzo, T., & Papaxanthis, C. (2014). Energy-related optimal control accounts for gravitational load: Comparing shoulder, elbow, and wrist rotations. *Journal of Neurophysiology*, *111*(1), 4–16. <https://doi.org/10.1152/jn.01029.2012>

- Gaveau, J., Paizis, C., Berret, B., Pozzo, T., & Papaxanthis, C. (2011). Sensorimotor adaptation of point-to-point arm movements after spaceflight: The role of internal representation of gravity force in trajectory planning. *Journal of Neurophysiology*, *106*(2), 620–629. <https://doi.org/10.1152/jn.00081.2011>
- Gaveau, J., & Papaxanthis, C. (2011). The Temporal Structure of Vertical Arm Movements. *PLoS ONE*, *6*(7), e22045. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022045>
- Gentili, R., Cahouet, V., Ballay, Y., & Papaxanthis, C. (2004). Inertial properties of the arm are accurately predicted during motor imagery. *Behavioural Brain Research*, *155*(2), 231–239. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2004.04.027>
- Gentili, R., Cahouet, V., & Papaxanthis, C. (2007). Motor planning of arm movements is direction-dependent in the gravity field. *Neuroscience*, *145*(1), 20–32. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2006.11.035>
- Gentili, R., Han, C. E., Schweighofer, N., & Papaxanthis, C. (2010). Motor Learning Without Doing: Trial-by-Trial Improvement in Motor Performance During Mental Training. *Journal of Neurophysiology*, *104*(2), 774–783. <https://doi.org/10.1152/jn.00257.2010>
- Gentili, R. J., Papaxanthis, C., Ebadzadeh, M., Eskiizmirliler, S., Ouanezar, S., & Darlot, C. (2009). Integration of Gravitational Torques in Cerebellar Pathways Allows for the Dynamic Inverse Computation of Vertical Pointing Movements of a Robot Arm. *PLoS ONE*, *4*(4), e5176. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005176>
- Gentili, R., Papaxanthis, C., & Pozzo, T. (2006). Improvement and generalization of arm motor performance through motor imagery practice. *Neuroscience*, *137*(3), 761–772. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.10.013>
- Gibb, R., Ercoline, B., & Scharff, L. (2011). Spatial Disorientation: Decades of Pilot Fatalities. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, *82*(7), 717–724. <https://doi.org/10.3357/ASEM.3048.2011>
- Gravano, S., Zago, M., & Lacquaniti, F. (2017). Mental imagery of gravitational motion. *Cortex*, *95*, 172–191. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2017.08.005>
- Grosprêtre, S., Lebon, F., Papaxanthis, C., & Martin, A. (2019). Spinal plasticity with motor imagery practice. *The Journal of Physiology*, *597*(3), 921–934. <https://doi.org/10.1113/JP276694>
- Grosprêtre, S., Ruffino, C., & Lebon, F. (2016). Motor imagery and cortico-spinal excitability: A review. *European Journal of Sport Science*, *16*(3), 317–324. <https://doi.org/10.1080/17461391.2015.1024756>
- Grush, R. (2004). The emulation theory of representation: Motor control, imagery, and perception. *Behavioral and Brain Sciences*, *27*(3), 377–396. <https://doi.org/10.1017/S0140525X04000093>
- Gueugneau, N., Mauvieux, B., & Papaxanthis, C. (2009). Circadian Modulation of Mentally Simulated Motor Actions: Implications for the Potential Use of Motor Imagery in Rehabilitation. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, *23*(3), 237–245. <https://doi.org/10.1177/1545968308321775>
- Guillot, A., & Collet, C. (2005). Duration of mentally simulated movement: A review. In *Journal of Motor Behavior*. <https://doi.org/10.3200/JMBR.37.1.10-20>

H

- Haith, A. M., & Krakauer, J. W. (2013). *Model-Based and Model-Free Mechanisms of Human Motor Learning* (M. J. Richardson, M. A. Riley, & K. Shockley, Eds.; Vol. 782, pp. 1–21). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-5465-6_1
- Hardwick, R. M., Caspers, S., Eickhoff, S. B., & Swinnen, S. P. (2018). Neural correlates of action: Comparing meta-analyses of imagery, observation, and execution. In *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2018.08.003>
- Harm, D. L., Jennings, R. T., Meck, J. V., Powell, M. R., Putcha, L., Sams, C. P., Schneider, S. M., Shackelford, L. C., Smith, S. M., & Whitson, P. A. (2001). Invited review: Gender issues related to spaceflight: a NASA perspective. *Journal of Applied Physiology*, *91*(5), 2374–2383.
- Hatsopoulos, N. G., & Warren, W. H. (1996). Resonance tuning in rhythmic arm movements. *Journal of Motor Behavior*, *28*(1), 3–14. <https://doi.org/10.1080/00222895.1996.9941728>
- Hermsdörfer, J., Marquardt, C., Philipp, J., Zierdt, A., Nowak, D., Glasauer, S., & Mai, N. (1999). Grip forces exerted against stationary held objects during gravity changes. *Experimental Brain Research*, *126*(2), 205–214. <https://doi.org/10.1007/s002210050730>
- Hétu, S., Grégoire, M., Saimpont, A., Coll, M.-P., Eugène, F., Michon, P.-E., & Jackson, P. L. (2013). The neural network of motor imagery: An ALE meta-analysis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *37*(5), 930–949. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2013.03.017>
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, *50*(3), 346–363.
- Howard, I. P. (1982). *Human visual orientation*.

I

- Indovina, I., Maffei, V., Bosco, G., Zago, M., Macaluso, E., & Lacquaniti, F. (2005). Representation of visual gravitational motion in the human vestibular cortex. *Science (New York, N.Y.)*, *308*(5720), 416–419. <https://doi.org/10.1126/science.1107961>
- Ishikawa, T., Tomatsu, S., Izawa, J., & Kakei, S. (2016). The cerebro-cerebellum: Could it be loci of forward models? *Neuroscience Research*, *104*, 72–79. <https://doi.org/10.1016/j.neures.2015.12.003>
- Izawa, J., & Shadmehr, R. (2011). Learning from Sensory and Reward Prediction Errors during Motor Adaptation. *PLoS Computational Biology*, *7*(3), e1002012. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002012>

J

- Jahn, K., Deutschländer, A., Stephan, T., Strupp, M., Wiesmann, M., & Brandt, T. (2004). Brain activation patterns during imagined stance and locomotion in functional magnetic resonance imaging. *NeuroImage*, *22*(4), 1722–1731. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.05.017>

Jamšek, M., Kunavar, T., Blohm, G., Nozaki, D., Papaxanthis, C., White, O., & Babič, J. (2021). Effects of Simulated Microgravity and Hypergravity Conditions on Arm Movements in Normogravity. *Frontiers in Neural Circuits*, *15*, 750176. <https://doi.org/10.3389/fncir.2021.750176>

Jeannerod, M. (1995). Mental imagery in the motor context. *Neuropsychologia*, *33*(11), 1419–1432. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(95\)00073-C](https://doi.org/10.1016/0028-3932(95)00073-C)

Jeannerod, M. (2001). Neural Simulation of Action: A Unifying Mechanism for Motor Cognition. *NeuroImage*, *14*(1), S103–S109. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0832>

Johansson, R. S., & Westling, G. (1984). Roles of glabrous skin receptors and sensorimotor memory in automatic control of precision grip when lifting rougher or more slippery objects. *Experimental Brain Research*, *56*(3). <https://doi.org/10.1007/BF00237997>

K

Karim, H. T., Sparto, P. J., Aizenstein, H. J., Furman, J. M., Huppert, T. J., Erickson, K. I., & Loughlin, P. J. (2014). Functional MR imaging of a simulated balance task. *Brain Research*, *1555*, 20–27. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2014.01.033>

Kawato, M., Kuroda, T., Imamizu, H., Nakano, E., Miyauchi, S., & Yoshioka, T. (2003). Internal forward models in the cerebellum: FMRI study on grip force and load force coupling. In *Progress in Brain Research* (Vol. 142, pp. 171–188). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(03\)42013-X](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(03)42013-X)

Kilteni, K., Andersson, B. J., Houborg, C., & Ehrsson, H. H. (2018). Motor imagery involves predicting the sensory consequences of the imagined movement. *Nature Communications*, *9*(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03989-0>

Kunavar, T., Jamšek, M., Barbiero, M., Blohm, G., Nozaki, D., Papaxanthis, C., White, O., & Babič, J. (2021). Effects of Local Gravity Compensation on Motor Control During Altered Environmental Gravity. *Frontiers in Neural Circuits*, *15*, 750267. <https://doi.org/10.3389/fncir.2021.750267>

L

Lackner, J. R., & DiZio, P. (2000). Human orientation and movement control in weightless and artificial gravity environments. *Experimental Brain Research*, *130*(1), 2–26.

Lacquaniti, F., Bosco, G., Gravano, S., Indovina, I., La Scaleia, B., Maffei, V., & Zago, M. (2014). Multisensory Integration and Internal Models for Sensing Gravity Effects in Primates. *BioMed Research International*, *2014*, 1–10. <https://doi.org/10.1155/2014/615854>

Lacquaniti, F., Bosco, G., Indovina, I., La Scaleia, B., Maffei, V., Moscatelli, A., & Zago, M. (2013). Visual gravitational motion and the vestibular system in humans. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, *7*. <https://doi.org/10.3389/fnint.2013.00101>

Lakens, D. (2017). Equivalence Tests: A Practical Primer for *t* Tests, Correlations, and Meta-Analyses. *Social Psychological and Personality Science*, *8*(4), 355–362. <https://doi.org/10.1177/1948550617697177>

- Lakens, D., Scheel, A., & Isager, P. (2018). *Equivalence Testing for Psychological Research: A Tutorial*. *1*(2), 259–269. <https://doi.org/10.17605/OSF.IO/QAMC6>
- Laurens, J., Meng, H., & Angelaki, D. E. (2013). Computation of linear acceleration through an internal model in the macaque cerebellum. *Nature Neuroscience*, *16*(11), 1701–1708. <https://doi.org/10.1038/nn.3530>
- Leys, C., Delacre, M., Mora, Y. L., Lakens, D., & Ley, C. (2019). How to Classify, Detect, and Manage Univariate and Multivariate Outliers, With Emphasis on Pre-Registration. *International Review of Social Psychology*, *32*(1), 5. <https://doi.org/10.5334/irsp.289>
- Loison, B., Moussaddaq, a-S., Cormier, J., Richard, I., Ferrapie, a-L., Ramond, a, & Dinomais, M. (2013). Translation and validation of the French Movement Imagery Questionnaire—Revised Second Version (MIQ-RS). *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*, *56*(3), 157–173. <https://doi.org/10.1016/j.rehab.2013.01.001>
- Lotze, M., & Halsband, U. (2006). Motor imagery. *Journal of Physiology-Paris*, *99*(4–6), 386–395. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2006.03.012>
- Lowrey, C. R., Perry, S. D., Strzalkowski, N. D. J., Williams, D. R., Wood, S. J., & Bent, L. R. (2014). Selective skin sensitivity changes and sensory reweighting following short-duration space flight. *Journal of Applied Physiology*, *116*(6), 683–692. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01200.2013>

M

- Macaluso, T., Bourdin, C., Buloup, F., Mille, M.-L., Sainton, P., Sarlegna, F. R., Vercher, J.-L., & Bringoux, L. (2017). Sensorimotor Reorganizations of Arm Kinematics and Postural Strategy for Functional Whole-Body Reaching Movements in Microgravity. *Frontiers in Physiology*, *8*. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00821>
- Malouin, F., Richards, C. L., Jackson, P. L., Dumas, F., & Doyon, J. (2003). Brain activations during motor imagery of locomotor-related tasks: A PET study. *Human Brain Mapping*, *19*(1), 47–62. <https://doi.org/10.1002/hbm.10103>
- Malouin, F., Richards, C. L., Jackson, P. L., Lafleur, M. F., Durand, A., & Doyon, J. (2007). The Kinesthetic and Visual Imagery Questionnaire (KVIQ) for Assessing Motor Imagery in Persons with Physical Disabilities: A Reliability and Construct Validity Study. *Journal of Neurologic Physical Therapy*, *31*(1), 20–29. <https://doi.org/10.1097/01.NPT.0000260567.24122.64>
- Marchesotti, S., Bassolino, M., Serino, A., Bleuler, H., & Blanke, O. (2016). Quantifying the role of motor imagery in brain-machine interfaces. *Scientific Reports*, *6*(1). <https://doi.org/10.1038/srep24076>
- Martin, L. (2006). Optimization model predictions for postural coordination modes. *Journal of Biomechanics*, *7*.
- McIntyre, J., Berthoz, A., & Lacquaniti, F. (1998). Reference frames and internal models for visuo-manual coordination: What can we learn from microgravity experiments? *Brain Research Reviews*, *28*(1–2), 143–154. [https://doi.org/10.1016/S0165-0173\(98\)00034-4](https://doi.org/10.1016/S0165-0173(98)00034-4)
- McIntyre, J., Zago, M., Berthoz, A., & Lacquaniti, F. (2001). Does the brain model Newton's laws? *Nature Neuroscience*, *4*(7), 693–694. <https://doi.org/10.1038/89477>

- Mechtcheriakov, S., Berger, M., Molokanova, E., Holzmueller, G., Wirtenberger, W., Lechner-Seinleitner, S., De Col, C., Kozlovskaya, I., & Gerstenbrand, F. (2002). Slowing of human arm movements during weightlessness: The role of vision. *European Journal of Applied Physiology*, *87*(6), 576–583. <https://doi.org/10.1007/s00421-002-0684-3>
- Merfeld, D. M., Zupan, L., & Peterka, R. J. (1999). Humans use internal models to estimate gravity and linear acceleration. *Nature*, *398*(6728), 615–618. <https://doi.org/10.1038/19303>
- Miall, R. C., & Wolpert, D. M. (1996). Forward Models for Physiological Motor Control. *Neural Networks*, *9*(8), 1265–1279. [https://doi.org/10.1016/S0893-6080\(96\)00035-4](https://doi.org/10.1016/S0893-6080(96)00035-4)
- Michel, C., Gaveau, J., Pozzo, T., & Papaxanthis, C. (2013). Prism adaptation by mental practice. *Cortex*, *49*(8), 2249–2259. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2012.11.008>
- Mittelstaedt, H. (1983). A new solution to the problem of the subjective vertical. *Naturwissenschaften*, *70*(6), 272–281. <https://doi.org/10.1007/BF00404833>
- Mutschler, I., Wieckhorst, B., Kowalevski, S., Derix, J., Wentlandt, J., Schulze-Bonhage, A., & Ball, T. (2009). Functional organization of the human anterior insular cortex. *Neuroscience Letters*, *457*(2), 66–70. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2009.03.101>

N

- Nasir, N., Hayashi, K., Loh, P. Y., & Muraki, S. (2017). Effects of assistive force on the agonist and antagonist muscles in elbow flexion. *Movement, Health & Exercise*, *6*(2). <https://doi.org/10.15282/mohe.v6i2.139>
- Nowak, D. A., Hermsdörfer, J., Philipp, J., Marquardt, C., Glasauer, S., & Mai, N. (2001). Effects of Changing Gravity on Anticipatory Grip Force Control during Point-to-Point Movements of a Hand-Held Object. *Motor Control*, *5*(3), 231–253. <https://doi.org/10.1123/mcj.5.3.231>

O

- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, *9*(1), 97–113. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(71\)90067-4](https://doi.org/10.1016/0028-3932(71)90067-4)
- O’Shea, H., & Redmond, S. J. (2021). A review of the neurobiomechanical processes underlying secure gripping in object manipulation. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *123*, 286–300. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.01.007>

P

- Paillard, J. (1971). *Les déterminants moteurs de l'organisation de l'espace*. 56.
- Paloski, W. H., Oman, C. M., Bloomberg, J. J., Reschke, M. F., Wood, S. J., Harm, D. L., Peters, B. T., Mulavara, A. P., Locke, J. P., & Stone, L. S. (2008). *Risk of sensory-motor performance failures affecting vehicle control during space missions: a review of the evidence*. 15, 29.

- Papaxanthis, C., Paizis, C., White, O., Pozzo, T., & Stucchi, N. (2012). The Relation between Geometry and Time in Mental Actions. *PLoS ONE*, *7*(11), e51191. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0051191>
- Papaxanthis, C., Pozzo, T., Kasprinski, R., & Berthoz, A. (2003). Comparison of actual and imagined execution of whole-body movements after a long exposure to microgravity. *Neuroscience Letters*, *339*(1), 41–44. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(02\)01472-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(02)01472-6)
- Papaxanthis, C., Pozzo, T., & McIntyre, J. (2005). Kinematic and dynamic processes for the control of pointing movements in humans revealed by short-term exposure to microgravity. *Neuroscience*, *135*(2), 371–383. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.06.063>
- Papaxanthis, C., Pozzo, T., Popov, K. E., & McIntyre, J. (1998). Hand trajectories of vertical arm movements in one- G and zero- G environments. *Experimental Brain Research*, *120*(4), 496–502. <https://doi.org/10.1007/s002210050423>
- Papaxanthis, C., Pozzo, T., Skoura, X., & Schieppati, M. (2002). Does order and timing in performance of imagined and actual movements affect the motor imagery process? The duration of walking and writing task. *Behavioural Brain Research*, *134*(1–2), 209–215. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(02\)00030-X](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(02)00030-X)
- Parsons, L. M. (1994). Temporal and Kinematic Properties of Motor Behavior Reflected in Mentally Simulated Action. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *20*(4), 709–730. <https://doi.org/10.1037//0096-1523.20.4.709>
- Pierella, C., Casadio, M., Mussa-Ivaldi, F. A., & Solla, S. A. (2019). The dynamics of motor learning through the formation of internal models. *PLOS Computational Biology*, *15*(12), e1007118. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1007118>
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & R Core Team. (2020). *Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*.
- Pozzo, T., Berthoz, A., & Lefort, L. (1990). Head stabilization during various locomotor tasks in humans. *Exp Brain Res*, *82*, 97–106. <https://doi.org/10.1007/BF00230842>
- Pozzo, T., Papaxanthis, C., Stapley, P., & Berthoz, A. (1998). The sensorimotor and cognitive integration of gravity. *Brain Research Reviews*, *28*(1), 92–101.
- Prange, G. B., Jannink, M. J. A., Stienen, A. H. A., van der Kooij, H., IJzerman, M. J., & Hermens, H. J. (2009). Influence of Gravity Compensation on Muscle Activation Patterns During Different Temporal Phases of Arm Movements of Stroke Patients. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, *23*(5), 478–485. <https://doi.org/10.1177/1545968308328720>

R

R Core Team. (2020). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.

Ritzmann, R., Freyler, K., Helm, M., Holubarsch, J., & Gollhofer, A. (2019). Stumbling Reactions in Partial Gravity – Neuromechanics of Compensatory Postural Responses and Inter-Limb Coordination During Perturbation of Human Stance. *Frontiers in Physiology*, *10*, 576. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00576>

- Ritzmann, R., Freyler, K., Krause, A., & Gollhofer, A. (2016). No Neuromuscular Side-Effects of Scopolamine in Sensorimotor Control and Force-Generating Capacity Among Parabolic Fliers. *Microgravity Science and Technology*, 28(5), 477–490. <https://doi.org/10.1007/s12217-016-9504-y>
- Robertson, E. M. (2007). The Serial Reaction Time Task: Implicit Motor Skill Learning? *Journal of Neuroscience*, 27(38), 10073–10075. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2747-07.2007>
- Rousseau, C., Barbiero, M., Pozzo, T., Papaxanthis, C., & White, O. (2020). Actual and Imagined Movements Reveal a Dual Role of the Insular Cortex for Motor Control. *Cerebral Cortex*, 32(5), 2586–2594. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhaa376>
- Rousseau, C., Fautrelle, L., Papaxanthis, C., Fadiga, L., Pozzo, T., & White, O. (2016). Direction-dependent activation of the insular cortex during vertical and horizontal hand movements. *Neuroscience*, 325, 10–19. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2016.03.039>
- Ruffino, C., Papaxanthis, C., & Lebon, F. (2017). Neural plasticity during motor learning with motor imagery practice: Review and perspectives. *Neuroscience*, 341, 61–78. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2016.11.023>

S

- Sacco, K., Cauda, F., Cerliani, L., Mate, D., Duca, S., & Geminiani, G. C. (2006). Motor imagery of walking following training in locomotor attention. The effect of ‘the tango lesson.’ *NeuroImage*, 32(3), 1441–1449. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.05.018>
- Sarlegna, F. R., & Mutha, P. K. (2015). The influence of visual target information on the online control of movements. *Vision Research*, 110, 144–154. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2014.07.001>
- Sarlegna, F. R., & Sainburg, R. L. (2009). The Roles of Vision and Proprioception in the Planning of Reaching Movements. In D. Sternad (Ed.), *Progress in Motor Control* (Vol. 629, pp. 317–335). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-0-387-77064-2_16
- Schmidt, R. (1988). *Motor control and learning*. Human Kinetics Publishers.
- Schneider, S., Brümmer, V., Göbel, S., Carnahan, H., Dubrowski, A., & Strüder, H. K. (2007). Parabolic flight experience is related to increased release of stress hormones. *European Journal of Applied Physiology*, 100(3), 301–308. <https://doi.org/10.1007/s00421-007-0433-8>
- Scott, S. H. (2004). Optimal feedback control and the neural basis of volitional motor control. *Nature Reviews Neuroscience*, 5(7), 532–545. <https://doi.org/10.1038/nrn1427>
- Shadmehr, R. (2017). Learning to Predict and Control the Physics of Our Movements. *The Journal of Neuroscience*, 37(7), 1663–1671. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1675-16.2016>
- Shadmehr, R., & Mussa-Ivaldi, F. A. (1994). Adaptive representation of dynamics during learning of a motor task. *Journal of Neuroscience*, 14(5), 3208–3224.
- Shelhamer, M. (2016). Parabolic flight as a spaceflight analog. *Journal of Applied Physiology*, 120(12), 1442–1448. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01046.2015>

Steinberg, F., Kalicinski, M., Dalecki, M., & Bock, O. (2015). Human Performance in a Realistic Instrument-Control Task during Short-Term Microgravity. *PLOS ONE*, *10*(6), e0128992. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128992>

T

Tafforin, C., Thon, B., Guell, A., & Campan, R. (1989). Astronaut behavior in an orbital flight situation: Preliminary ethological observations. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, *60*(10), 949–956. <https://doi.org/2803161>

Tzourio-Mazoyer, N., Landeau, B., Papathanassiou, D., Crivello, F., Etard, O., Delcroix, N., Mazoyer, B., & Joliot, M. (2002). Automated Anatomical Labeling of Activations in SPM Using a Macroscopic Anatomical Parcellation of the MNI MRI Single-Subject Brain. *NeuroImage*, *15*(1), 273–289. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0978>

U

Uno, Y., Kawato, M., & Suzuki, R. (1989). Formation and control of optimal trajectory in human multijoint arm movement. *Biological Cybernetics*, *61*(2). <https://doi.org/10.1007/BF00204593>

V

Vercher, J.-L., Sarès, F., Blouin, J., Bourdin, C., & Gauthier, G. (2003). Role of sensory information in updating internal models of the effector during arm tracking. In *Progress in Brain Research* (Vol. 142, pp. 203–222). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(03\)42015-3](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(03)42015-3)

W

Weber, B., Panzirsch, M., Stulp, F., & Schneider, S. (2020). Sensorimotor performance and haptic support in simulated weightlessness. *Experimental Brain Research*, *238*(10), 2373–2384. <https://doi.org/10.1007/s00221-020-05898-5>

Weber, T., Green, D. A., Attias, J., Sies, W., Frechette, A., Braunstein, B., & Rittweger, J. (2019). Hopping in hypogravity—A rationale for a plyometric exercise countermeasure in planetary exploration missions. *PLOS ONE*, *14*(2), e0211263. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211263>

Westling, G., & Johansson, R. S. (1984). Factors influencing the force control during precision grip. *Experimental Brain Research*, *53*(2), 277–284.

White, O., Barbiero, M., & Goswami, N. (2019). The effects of varying gravito-inertial stressors on grip strength and hemodynamic responses in men and women. *European Journal of Applied Physiology*. <https://doi.org/10.1007/s00421-019-04084-y>

White, O., Bleyenheuft, Y., Ronsse, R., Smith, A. M., Thonnard, J.-L., & Lefèvre, P. (2008). Altered Gravity Highlights Central Pattern Generator Mechanisms. *Journal of Neurophysiology*, *100*(5), 2819–2824. <https://doi.org/10.1152/jn.90436.2008>

White, O., & Diedrichsen, J. (2013). Flexible Switching of Feedback Control Mechanisms Allows for Learning of Different Task Dynamics. *PLoS ONE*, *8*(2), e54771. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054771>

White, O., Gaveau, J., Bringoux, L., & Crevecoeur, F. (2020). The gravitational imprint on sensorimotor planning and control. *Journal of Neurophysiology*, *124*(1), 4–19. <https://doi.org/10.1152/jn.00381.2019>

White, O., McIntyre, J., Augurelle, A.-S., & Thonnard, J.-L. (2005). Do novel gravitational environments alter the grip-force/load-force coupling at the fingertips? *Experimental Brain Research*, *163*(3), 324–334. <https://doi.org/10.1007/s00221-004-2175-8>

White, O., Thonnard, J.-L., Lefèvre, P., & Hermsdörfer, J. (2018). Grip Force Adjustments Reflect Prediction of Dynamic Consequences in Varying Gravitoinertial Fields. *Frontiers in Physiology*, *9*. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.00131>

Winter, D. A. (2009). Biomechanics and Motor Control of Human Movement. In *Motor Control* (Vol. 2nd). <https://doi.org/10.1002/9780470549148>

Wolpert, D., Ghahramani, Z., & Jordan, M. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science*, *269*(5232), 1880–1882. <https://doi.org/10.1126/science.7569931>

Wolpert, D. M., & Flanagan, J. R. (2001). Motor prediction. *Current Biology : CB*, *11*, R729–R732. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(01\)00432-8](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(01)00432-8)

Wolpert, D. M., & Ghahramani, Z. (2000). Computational principles of movement neuroscience. *Nature Neuroscience*, *3*(S11), 1212–1217. <https://doi.org/10.1038/81497>

Wolpert, D. M., & Kawato, M. (1998). Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural Networks*, *11*(7–8), 1317–1329. [https://doi.org/10.1016/S0893-6080\(98\)00066-5](https://doi.org/10.1016/S0893-6080(98)00066-5)

Y

Young, L. R., Oman, C. M., Watt, D. G. D., Money, K. E., & Lichtenberg, B. K. (1984). Spatial Orientation in Weightlessness and Readaptation to Earth's Gravity. *Science*, *225*(4658), 205–208. <https://doi.org/10.1126/science.6610215>

Z

Zago, M., & Lacquaniti, F. (2005). Internal Model of Gravity for Hand Interception: Parametric Adaptation to Zero-Gravity Visual Targets on Earth. *Journal of Neurophysiology*, *94*(2), 1346–1357. <https://doi.org/10.1152/jn.00215.2005>

Zago, M., McIntyre, J., Senot, P., & Lacquaniti, F. (2008). Internal models and prediction of visual gravitational motion. *Vision Research*, *48*(14), 1532–1538. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2008.04.005>

Zatsiorsky, V. M., Gao, F., & Latash, M. L. (2005). Motor control goes beyond physics: Differential effects of gravity and inertia on finger forces during manipulation of hand-held objects. *Experimental Brain Research*, 162(3), 300–308. <https://doi.org/10.1007/s00221-004-2152-2>

ANNEXES

ANNEXE I : Préparation de la campagne de vols paraboliques

VP142 CNES – 1^{er}-12 avril 2019

L'objectif du projet **Sim-1g** est de fournir des bases théoriques et des techniques expérimentales innovantes pour améliorer l'apprentissage de la motricité humaine en condition de gravité altérée. Pour ce faire, nous avons adopté « l'image négative » des expériences conventionnelles où seul le membre étudié est perturbé habituellement. Ainsi, nous avons utilisé le contexte particulier offert par les vols paraboliques pour perturber globalement les participants et recréer localement des informations connues au niveau du membre engagé dans la tâche.

Élaborer une expérimentation en vol parabolique est un projet dont la gestion revêt plusieurs volets pour lesquels je me suis impliquée (développés dans les points suivants). J'ai été le lien entre les coordinations technique et administrative de Novespace (filiale du CNES chargée de l'organisation technique et opérationnelle de la campagne), l'équipe internationale impliquée dans ce projet et mon laboratoire.

Appel à projet

Soumission de la proposition de l'expérimentation Sim-1g auprès du CNES en 2018 pour sélection.

Elaboration du protocole

Compte tenu des conditions atypiques offertes par l'avion dans lequel se déroule l'expérimentation, il est nécessaire d'adapter les procédures expérimentales en fonction de cet environnement particulier. Dans ce cas précis, l'objectif est de superviser les essais en ayant recours à un minimum d'intervention de la part des expérimentateurs durant les paraboles afin d'éviter les erreurs humaines.

- Participation à l'établissement des procédures effectuées avant, pendant et après le vol (et notamment la tâche à effectuer).
- Établissement de l'ordre de passage des participants ainsi que régulation des expérimentateurs pour chaque vol.

Phase de conception

Cette étape vise à analyser et appréhender les contraintes liées aux vols paraboliques par rapport à l'expérience menée. Un planning de travail a été mis en place pour respecter les contraintes calendaires imposées par Novespace.

- Participation à un Workshop à Bordeaux (novembre 2018) : visite des locaux et rencontre de notre coordinatrice technique Novespace responsable de l'expérience Sim-1g afin de comprendre les vols paraboliques et leurs exigences, en particulier en matière de sécurité.
- Remplissage du formulaire expérimental, outil d'échanges techniques entre les expérimentateurs et Novespace. Ce document, présente les objectifs de l'expérience et revêt tous les aspects techniques liés : sécurité en vol, équipements utilisés, ressources requises, justification de la tenue mécanique de l'expérience, procédures au sol et en vol, analyse et gestion des risques, ... Le formulaire expérimental final, validé par un panel d'experts, est le produit de plusieurs mises à jour après de nombreux échanges avec la coordination technique de Novespace.
- Visite du coordinateur technique Novespace au laboratoire (février 2019) pour vérifier l'état d'avancement de l'expérience.

Recherche de fournisseurs

Une partie du dispositif expérimental a été développé dans un laboratoire partenaire en Slovénie (moteurs, écran tactile, rack supportant ces derniers). Le reste a été mis au point à Dijon.

- Recherche de fournisseurs respectant le cahier des charges de Novespace pour divers matériels.
- En charge des relations avec diverses entreprises pour, entre autres, découper la plaque d'embase, acheter le siège baquet permettant l'installation du participant ou fabriquer l'objet instrumental (regroupant capteur de force et stylet tactile).

Phase de construction

Faisant suite à la phase de conception, cette étape conduit à la transformation d'un plan sur feuille à un système en trois dimensions.

- Élaboration des schémas de construction du dispositif expérimental, en lien avec les exigences de Novespace.

- Suivi de la fabrication et assemblage du dispositif expérimental.
- Gestion des modifications.

Phase de test et de validation

- Participation aux diverses revues techniques au sol pour validation de la conformité de l'expérience (en termes de masse, de consommation électrique, ...) avant embarquement dans l'avion.
- Participation à la revue de sécurité, simulant les conditions de vol, devant l'ensemble des ingénieurs techniques de Novespace pour validation finale.

Préparation administrative

L'expérience étant menée sur des sujets humains, elle relève de la recherche biomédicale, nécessitant le respect des lois françaises. De ce fait, la gestion de ce projet a revêtu une partie administrative non négligeable.

- Montage de dossiers auprès des instances compétentes (ANSM³ et CPP⁴) pour approbation de l'expérimentation.
- Suivi des dossiers expérimentateurs et participants pour que chacun soit en règle avec les impératifs administratifs (aptitude médicale, assurance et accréditation entre autres).

Compétences acquises dans la gestion de ce projet :

Montage de projet, Étude de faisabilité, Planification, Gestion des délais, du personnel, des ressources et du changement, Travail en équipe, Pédagogie

³ Agence Nationale de Sécurité du Médicament et des produits de santé

⁴ Comité national de Protection des Personnes

ANNEXE II : Matériel supplémentaire de l'Expérimentation 1

Modelling the upper limb and an object as a physical compound pendulum

The aim of this technical appendix is to find the preferred period of a physical pendulum that models the system composed by the upper arm, the forearm, the hand and a light bottle containing water. The segments are considered collinear and joints are rigid (Fig. S1).

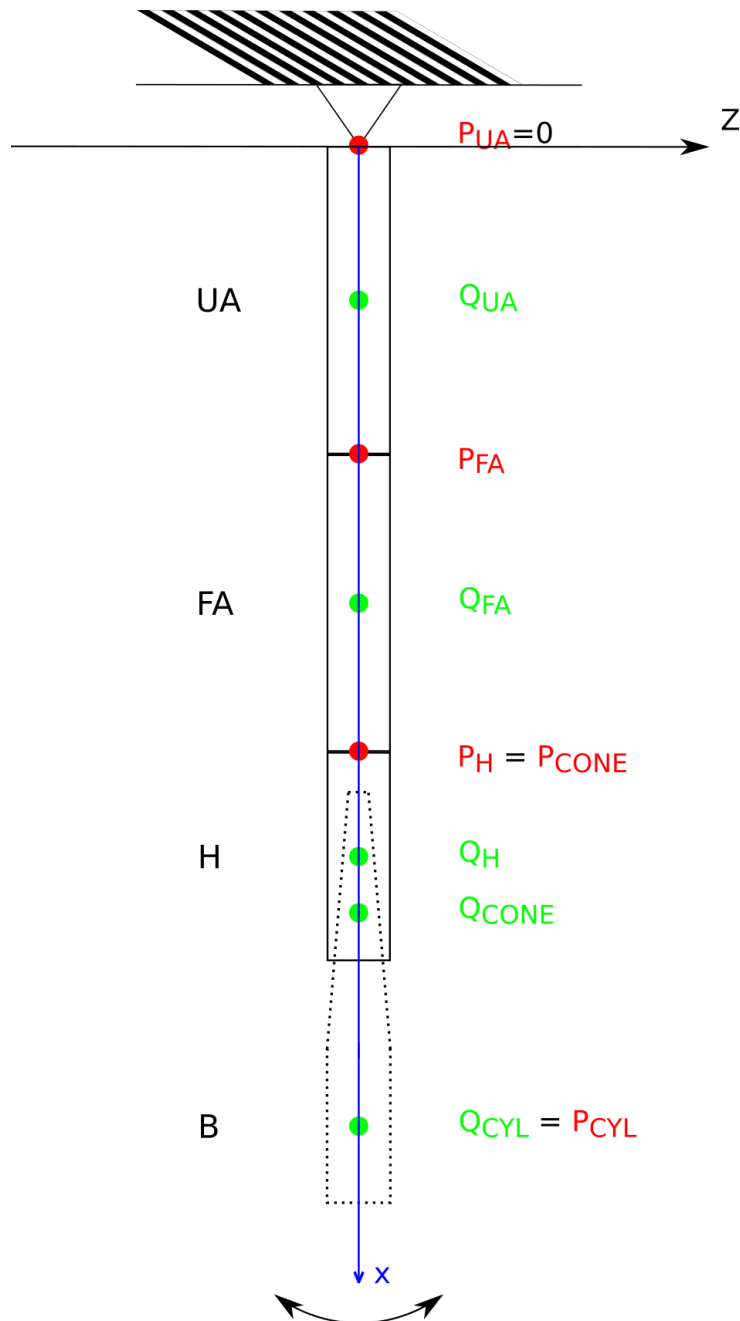


Figure S38. System model and equivalent mathematical pendulum.

1. Background

Let's consider the plane motion of a material body suspended on a pivot point (point O in supplementary Fig. 1) and allowed to rotate freely about z. A right-handed Cartesian coordinate system is centred on the pivot point O and ϕ denotes the amplitude of oscillations. The equation of motion in moment terms for such mechanical system is given by:

$$I\ddot{\phi} + mgl \sin \phi = 0, \quad (1)$$

where I is the moment of inertia of the system about z, and m and l are the total mass and position of its center of mass (g is gravitational attraction, $g = 9.81 \text{ ms}^{-2}$). The equation above can be reduced to

$$\ddot{\phi} + \omega_0^2 \sin \phi = 0,$$

with

$$\omega_0^2 = \frac{mgl}{I} = \frac{g}{l_{red}}.$$

The last expression corresponds to the equation of a mathematical pendulum of equivalent length l_{red} and submitted to gravity. Notice that it is independent of mass. The natural (resonant) period, under the assumption of small oscillations can be obtained by:

$$T = \frac{2\pi}{\omega_0} = 2\pi \sqrt{\frac{I}{mgl}}. \quad (2)$$

For completeness, note that adding a damping coefficient proportional to angular velocity in Eq. 1 does not influence natural period. We need to calculate the period T for a 4-part physical compound pendulum:

$$T = 2\pi \sqrt{\frac{\sum_i I_i}{m_l g}},$$

where I is replaced with the sum of moment of inertia of each system part, calculated with respect to the same reference (y axis).

2. Calculation of individual I_i

As illustrated in the previous section, the compound physical pendulum can be decomposed in several parts (Fig. S1). In this section, we calculate the moment of inertia, the mass, and position of centre of mass of each subsystem.

2.1 Inertia of biological parts (upper arm, forearm and hand)

While these three components can be modelled by three different uniform rods of different masses and physical dimensions, we use more accurate tabulated values instead (mass is not uniformly distributed). The moment of inertia I of a mass m about an axis of rotation is $I_0 = mr^2$ (r is the distance from the point mass to the axis of rotation). Using the parallel axis theorem, we can express moment of inertia with respect to another (parallel) axis of rotation situated at a distance d from the first:

$$I = I_0 + md^2.$$

The equation above can be transformed to explicitly use the radius of gyration k :

$$I = mk^2 + md^2.$$

Anthropometric data about biological segments are available in tables (Winter, 2009). Mass and length are expressed in proportion (%) to total body mass and total body height, respectively. Similarly, the position of the center of mass (C) and radius of gyration (K) are expressed in proportion to segment length. For the upper arm, the moment of inertia with respect to the proximal part of the segment (close to the shoulder) is

$$I_{UA} = m_{UA}(K_{UA}^2 + C_{UA}^2)l_{UA}^2.$$

We get the same expression for the forearm and the hand:

$$I_{FA} = m_{FA}(K_{FA}^2 + C_{FA}^2)l_{FA}^2,$$

$$I_H = m_H(K_H^2 + C_H^2)l_H^2.$$

In the three equations above, m and l are the mass and length of each segment and K is the radius of the segment with respect to its center of mass. These values are tabulated and can be individualized from individual subject body height (H) and mass (M). The table below summarizes the values of each parameter for the lower arm, the forearm and the hand:

	m	l	K	C
Forearm (FA)	0.016M	0.145H	0.303	0.430
Upper arm (UA)	0.028M	0.188H	0.322	0.436
Hand (H)	0.006M	0.108H	0.297	0.506

2.2 Inertia of the passive system

The experimental context comprised two conditions. In condition 1, the upper arm-forearm-hand system was outstretched and the hand held the empty bottle that was oriented along the segment main axis. Condition 2 was identical to condition 1 except that the bottle contained water.

Conditions 1

Since the mass of the empty bottle is very light (0.039kg) compared to the mass of the biological part of the system, we neglect the additional inertia induced by the bottle.

Condition 2

The bottle (height h_b) can be modelled by a cylinder (CYL) of radius R topped with a frustum cone (CONE) with small radius r as shown in Figure 2 below.

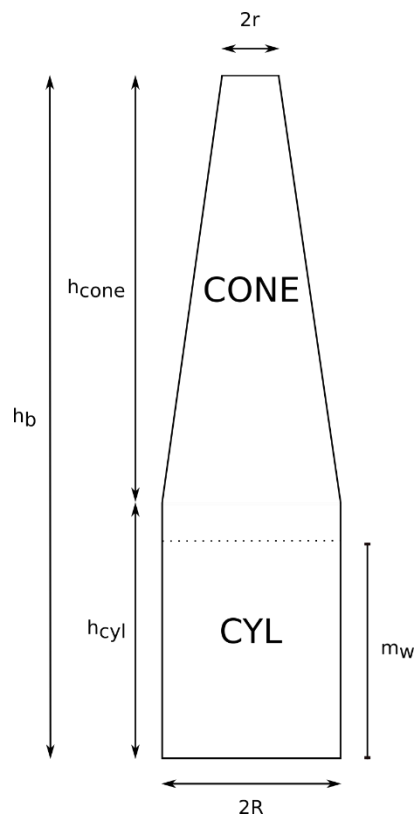


Figure S39. Model of the bottle.

For the sake of the calculation of moments of inertia, we will consider each part of the bottle separately (CYL and CONE). The mass concentrated in the CYL part of the bottle and on a height of water n_w is $m_{CYL} = 0.564$ kg. By symmetry, the position of the center of mass of such solid is halfway its height ($\frac{n_w}{2}$). We now need to calculate the moment of inertia of the CYL about an axis through the center of mass but different from its main axis. The moment of inertia of a cylinder about an axis passing through its diameter and its center of mass is:

$$I_{CYL} = \frac{m_{CYL}R_{CYL}^2}{4} + \frac{m_{CYL}n_w^2}{12}.$$

The conic part of the bottle is also full of water. The problem to be solved consists in finding the position of the center of mass of a frustum cone and its moment of inertia about an axis perpendicular to its longitudinal axis. Figure 3 illustrates the problem in 2 dimensions and reports all relevant parameters. We will use variational calculus to compute the position of the center of mass of this solid and its moment of inertia.

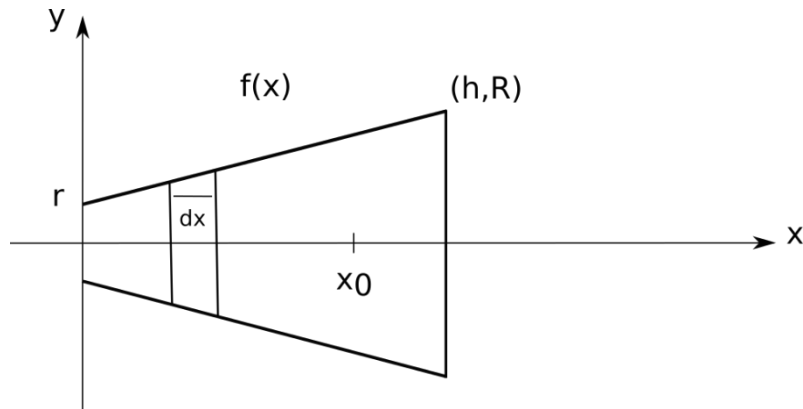


Figure S40. Frustum cone.

We first find the equation of the slant of this shape as a function f of x :

$$y = f(x) = \frac{R-r}{h}(x-h) + R = \frac{R-r}{h}x + r.$$

The position of the center of mass x_0 of this solid is given by:

$$x_0 = \frac{\int x dV}{\int dV} = \frac{\int x(\pi y^2 dx)}{V},$$

where the infinitesimal volume element dV is the volume of a thin disk of thickness dx and radius y .

We know that the volume of a frustum cone is:

$$V = \frac{\pi h}{3}(R^2 + r^2 + Rr).$$

The resolution of the integral in the numerator of Eq. X yields:

$$\int_0^h x(\pi y^2 dx) = \pi \int_0^h x \left(\frac{R-r}{h}x + r \right)^2 dx$$

After simplification with the total volume, we find:

$$c_{\text{CONE}} = x_0 = \frac{h(3R^2 + 2Rr + r^2)}{4(R^2 + 2Rr + r^2)}.$$

Notice that this expression simplifies to $x_0 = \frac{3h}{4}$ for a cone ($r = 0$).

Having the center of mass of a frustum cone, one can now calculate its moment of inertia following the same logic. Let us first calculate the moment of inertia I_x of the solid about the x-axis (see Figure 3). Since we know that the moment of inertia of a thin disk (mass dm , radius y) with respect to the x-axis is $\frac{mr^2}{2}$, we have:

$$I_x = \int dI_x = \frac{1}{2} \int y^2 dm. \quad (\text{X})$$

Since the volume and mass are related by density through $dm = \rho dV = \rho \pi y^2 dx$, we have:

$$I_x = \frac{\pi \rho}{2} \int y^4 dx = \frac{\pi \rho}{2} \int \left(\frac{R-r}{h} x + r \right)^4 dx. \quad \text{IX}$$

Let us now calculate $I_{y'}$, where y' is an axis parallel to the y axis passing through a diameter of the disk. For that solid, we know that (and using Eq. X):

$$dI_{y'} = \frac{1}{4} dm y^2 = \frac{1}{2} dI_x.$$

By application of the parallel axis theorem, we can now deduce:

$$dI_y = x^2 dm + dI_{y'} = x^2 dm + \frac{1}{2} dI_x.$$

Therefore:

$$I_y = \int dI_y = \int x^2 dm + \frac{1}{2} dI_x = \int x^2 dm + \frac{I_x}{2}.$$

By specifying the boundaries of the domain of integration, we have to calculate:

$$I_y = \pi \rho \int_0^h x^2 y^2 dx + \frac{I_x}{2} = \pi \rho \int_0^h x^2 \left(\frac{R-r}{h} x + r \right)^2 dx + \frac{I_x}{2}. \quad \text{IY}$$

Both terms of the above equation are easily calculated. After development and simplification, we find first the first term of the expression above:

$$\pi \rho \int_0^h x^2 \left(\frac{R-r}{h} x + r \right)^2 dx = \pi \rho h^3 \left(\frac{(R-r)^2}{5} + \frac{r(R-r)}{2} + \frac{r^2}{3} \right). \quad \text{IX}$$

We then derive the value of I_x :

$$I_x = \frac{\pi \rho h (R^5 - r^5)}{10(R-r)}, \quad \text{IX}$$

and plug it back into I_y which yields the value we are looking for:

$$I_y = \pi \rho h \left[\frac{h^2(R-r)^2}{5} + \frac{r h^2(R-r)}{2} + \frac{r^2 h^2}{3} + \frac{R^5 - r^5}{10(R-r)} \right]. \quad \text{IX}$$

3. Considering the whole compound system

To sum up, we have calculated the individual positions of center of mass, masses and moments of inertia of each component relative to their center of mass or to a specific position:

$$\begin{aligned}
I_{UA} &= m_{UA}(K_{UA}^2 + C_{UA}^2)l_{UA}^2, \\
I_{FA} &= m_{FA}(K_{FA}^2 + C_{FA}^2)l_{FA}^2, \\
I_H &= m_H(K_H^2 + C_H^2)l_H^2.
\end{aligned}$$

The above values are common to both conditions. In condition 2, the dynamics of the off-centered mass is also considered:

$$\begin{aligned}
I_{CYL} &= \frac{m_{CYL}R_{CYL}^2}{4} + \frac{m_{CYL}n_w^2}{12}, \\
I_{CONE} &= \pi\rho h \left[\frac{h^2(R-r)^2}{5} + \frac{rh^2(R-r)}{2} + \frac{r^2h^2}{3} + \frac{R^5-r^5}{10(R-r)} \right].
\end{aligned}$$

The total moment of inertia of the compound system is the sum of the individual moments. However, all the I_i were not calculated with respect to the same reference. Therefore, before summing up I_i , we must apply the parallel axis theorem to derive the moment of inertia about the pivot point (elbow joint, about the y axis, Fig. 1). We label these converted moments of inertia J_i . The sketch in Figure 1 summarizes the problem and reports the position about which I_i were calculated (P_i) and the centers of mass (q_i) with respect to the origin of the reference frame.

We get:

$$\begin{aligned}
J_{UA} &= I_{UA}, \\
J_{FA} &= m_{FA}P_{FA}^2 + I_{FA} = m_{FA}l_{UA}^2 + I_{FA}, \\
J_H &= m_HP_H^2 + I_H = m_H(l_{UA} + l_{FA})^2 + I_H, \\
J_{CONE} &= m_{CONE}P_{CONE}^2 + I_{CONE} = m_{CONE}(l_{UA} + l_{FA})^2 + I_{CONE} \text{ and} \\
J_{CYL} &= m_{CYL}P_{CYL}^2 + I_{CYL} = m_{CYL} \left(l_{UA} + l_{FA} + h_b - \frac{n_w}{2} \right)^2 + I_{CYL}.
\end{aligned}$$

Finally,

$$J_{TOTAL} = J_{UA} + J_{FA} + J_H + J_{CONE} + J_{CYL}.$$

The objective of this development was to find the natural period of the system:

$$T = 2\pi \sqrt{\frac{J_{TOTAL}}{m_l g}}.$$

The total mass of the system is simply the sum of the mass of its components, $m = \sum_{i=1}^5 m_i$. The length of the system center of mass is the weighted sum of the individual masses (q_i are distances to each center of mass, from the pivot point):

$$l = \frac{m_{UA}q_{UA} + m_{FA}q_{FA} + m_Hq_H + m_{CONE}q_{CONE} + m_{CYL}q_{CYL}}{m}$$

The natural period of the system varies between conditions. Larger inertias contribute to increase the period while a larger mass and a more off-centred position contribute to decrease period. We have fixated the anthropometric values to typical values (H=1.7m and M=70kg). However, in the analyses, we took into account (subtle) individual subject characteristics in terms of segment lengths. The figure below plots the simulated natural periods for the two conditions and clearly reveals that the period should increase if the bottle is full of water.

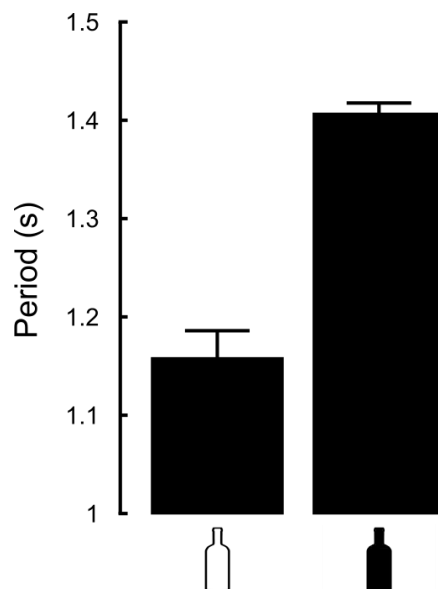


Figure S41. Simulated periods in both conditions (open symbol = empty bottle; closed symbol = full bottle). SD correspond to standard deviation across subjects (n=15) that reflect small differences in their individual biomechanics.

Titre : Amélioration des performances en gravité altérée

Mots clés : Apprentissage moteur, dextérité, gravité altérée, interface homme-machine

Résumé : L'adaptation motrice humaine est cruciale pour rester efficace en cas d'exposition à des environnements inconnus. Dans ces contextes, les stratégies efficaces développées par le cerveau pour optimiser les mouvements peuvent être mises en défaut. La manipulation manuelle et les mouvements fins dans l'espace nécessitent donc l'apprentissage de nouvelles actions motrices coordonnées. Traditionnellement, les mécanismes d'adaptation sont testés en laboratoire à l'aide de dispositifs robotisés qui perturbent le membre impliqué spécifiquement dans la tâche alors que la dynamique du reste du corps demeure inchangée. Bien que les participants construisent une représentation plus précise de la tâche au fil des répétitions, ces approches sont limitatives puisqu'elles ne reflètent pas l'ajustement écologique à des dynamiques globalement modifiées. Ce travail doctoral a pour objectif de mieux comprendre l'adaptation motrice de base et tend à fournir des informations utiles pour développer des solutions afin d'optimiser les

actions de l'individu lorsque celui-ci est confronté à un environnement contraignant. Pour cela, nous avons tout d'abord caractérisé l'intégration de la gravité au sein du système nerveux central. Ensuite, nous avons testé l'impact d'une compensation en gravité locale alors que le reste du corps est immergé dans un environnement extrême (0 et 1.8g, induits en vol parabolique). Pour ce faire, nous avons conçu un système motorisé qui recrée localement des informations sensorielles terrestres (1g) au niveau du membre engagé dans une tâche simple de pointage. L'ensemble de nos résultats suggèrent que l'ajout d'informations connues aide à améliorer la performance motrice dans des contextes inhabituels. En adoptant l'"image négative" des approches robotiques conventionnelles, nos expérimentations tendent à fournir des informations profitables pour la conception d'interfaces utiles pour l'Homme confronté à des environnements altérés ; ouvrant ainsi le champ des possibles.

Title : Improving operational performance in altered gravity

Keywords : motor learning, dexterous manipulation, altered gravity, human-machine interface

Abstract : Human motor adaptation is crucial to remain efficient when exposed to unfamiliar environments. In these contexts, the efficient strategies developed by the brain to optimise movement can prove deficient. Dexterous manual movement execution in space therefore require the learning of new coordinated motor actions. Traditionally, adaptation mechanisms are tested in laboratory using robotic devices that disturb the limb specifically involved in the task while the dynamics of the rest of the body remain unchanged. Although participants build a more accurate representation of the task over repetitions, these approaches are limiting as they do not reflect the ecological adjustment to globally modified dynamics. The aim of this doctoral dissertation is to better understand basic motor adaptation and to provide useful information for developing solutions that

optimise actions when faced with a constraining environment. To do this, we first aimed to characterize gravity integration within the central nervous system. Then, we tested the impact of local gravity compensation while the rest of the body is immersed in an extreme environment (0 and 1.8g, induced in parabolic flight). To this end, we designed a motorised system that locally recreates terrestrial sensory information (1g) at the level of the limb involved in a simple pointing task. Our results suggest that the addition of known information helps to improve motor performance in unusual contexts. By adopting the "negative image" of conventional robotic approaches, our experiments tend to provide effective information for the design of useful interfaces for humans facing altered environments; thus opening up the scope of possibilities.