



Aix Marseille Université

Ecole Doctorale des Sciences de la Vie et de la Santé

UFR Sciences et Technologies

Laboratoire de Neurosciences Cognitives (CNRS UMR 7291)

THESE

Pour obtenir le grade de Docteur de L'Université d'Aix-Marseille

Discipline : Neurosciences

Adaptation des représentations internes de l'action à la microgravité :
continuum fonctionnel de la perception à l'exécution.

Présentée par

Pierre-Yves CHABEAUTI

Soutenu publiquement le 11 juin 2012

Sous la direction du Docteur Christine ASSAIANTE

Composition du jury

Pierre DENISE	PU-PH	Université de Caen	Rapporteur
Brice ISABLEU	MCU	Université Paris-Sud 11	Rapporteur
Charalambos PAPAXANTHIS	PU	Université de Bourgogne	Examineur
Guillemette GAUQUELIN-KOCH	Responsable Sciences de la Vie – CNES		Examineur
Christophe LOPEZ	CR	CNRS UMR 7260 – LNIA	Examineur
Christine ASSAIANTE	DR	CNRS UMR 7291 – LNC	Directrice de recherche

« Il faudrait des mots sans poids, des phrases flottantes, des qualificatifs à l'envers, pour rendre compte de cette expérience incroyable. »

Pierre Meunier, dramaturge *antigravitaire*, 2010.

“When I heard the learn'd astronomer,
When the proofs, the figures, were ranged in columns before me,
When I was shown the charts and diagrams, to add, divide, and measure them,
When I sitting heard the astronomer where he lectured with much applause in the lecture-room,
How soon unaccountable I became tired and sick,
Till rising and gliding out I wander'd off by myself,
In the mystical moist night-air, and from time to time,
Look'd up in perfect silence at the stars.”

Walt Whitman, 1865

« *Odi panem quid meliora*. Ça veut rien dire, mais je trouve que ça boucle bien. »

Le Roi Loth, *Kaamelott*, Livre V (Alexandre Astier)



La présente thèse a été co-financée par le Centre National d'Études Spatiales (CNES)
et la Région Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA).

Pour l'ensemble de leur aide, nous exprimons
notre profonde reconnaissance à ces institutions.

Cette page de remerciements est sans doute la plus agréable à écrire. Ici, on s'excuse par avance d'oublier des noms, et toute omission, toute maladresse est immédiatement pardonnée ; ou feinte de n'être pas remarquée. Merci donc à tous ceux qui ne me tiendront pas rigueur de ne pas figurer dans la liste qui suit. Vous savez évidemment que je n'ai aucune male intention.

Dans un premier temps je souhaite remercier les membres du jury pour le temps passé à évaluer ce manuscrit. Merci au Professeur Pierre DENISE et au Docteur Brice ISABLEU pour avoir expertisé ce travail. Je suis également très reconnaissant au Professeur Charalambos PAPAXANTHIS et au Docteur Christophe LOPEZ d'avoir accepté de juger mon travail. Enfin, je tiens à remercier Madame Guillemette GAUQUELIN-KOCH, Responsable des Sciences de la Vie au CNES pour avoir supporté mes travaux. Je suis heureux qu'elle puisse enfin évaluer le résultat de cette collaboration.

Le présent paragraphe est bien évidemment dédié à mes directrices de thèse, l'officielle, Christine ASSAIANTE, et l'officieuse, Marianne VAUGOYEAU. Je suis arrivé au labo sans rien connaître à la posture, les représentations internes de l'action, l'IRM, et vous m'avez offert, outre la chance de connaître la microgravité, celle d'apprendre. A vos côtés, et grâce à votre écoute, votre ouverture à la discussion, votre extrême disponibilité, j'ai appris. Et j'ai grandi. Rien ne pourrait donner plus de valeur aux (presque) quatre ans que j'ai passés à vos côtés.

Je remercie l'ensemble des membres du LNC et du LNIA, les deux labos qui m'ont accueillis au cours de ma thèse. Merci particulièrement à Bruno POUCKET et Christian XERRI, directeurs du LNC et du LNIA respectivement.

Je tiens à faire figurer en bonne place dans ces remerciements le Centre d'IRM Fonctionnelle de la Timone, Jean-Luc ANTON, Muriel ROTH, Bruno NAZARIAN, et Rym DJOURI pour leur aide, leur confiance, leur disponibilité, et leur bonne humeur. Merci à Christina SCHMITZ pour m'avoir transmis son savoir en IRM. Je remercie également tout le personnel de Novespace pour leur accueil et leur professionnalisme.

Merci à tous les étudiants que j'ai croisés, avec qui j'ai interagi, discuté, et bu des coups. Je garde de très bons souvenirs des séminaires Docs/Post-docs et à ce titre j'ai une pensée pour leurs organisateurs : Yann, Idriss, Nicolas C. & Nicolas R. et tous ceux que j'oublie. Merci également aux « filles du bureau de psycho », Joanna, Mariel, Jasmin, Cécile, Svetlana, Delphine, et Jasmin.

J'ai une pensée toute particulière pour mes collègues de couloir et de vols paraboliques, Jean BLOUIN, Laurence MOUCHNINO, Anahid (et sa cuisine taupe et rose), Romain, Geoffrey, Nicolas, et Ali.

« Spéciale dédicace » au club des détectives de Baker Street : Cogito La Rubia, Pringa Malabar, et Wilfried Pitouka, sans qui les rues de Londres seraient vraiment infréquentables. Merci à vous, les amis que je regrette de ne pas pouvoir emmener dans mes valises. Les dames d'abord et par ordre alphabétique : Laure, Laurie, Fanny, Sébastien, et Sylvain. Vous me manquez déjà. Venez faire un tour dans ma campagne, l'AOC Haut-Poitou vaut son pesant de Chabichou.

Merci Père et Mamounette de m'avoir fait, de m'avoir laissé faire mes propres choix, et choisir ma route. Merci de votre amour tout simplement. Merci à mes grand-parents, mes oncles et tantes, mes cousins et cousines, de leur soutien et de leur présence. Merci à ma sœur, Marie, et son homme, Mickael, de m'offrir l'immense honneur et l'incommensurable bonheur d'être tonton. Tu peux l'appeler Goldorak s'il te plaît ? Ou Smarties si c'est une fille ?

Merci à mes crews (1) poitevin (par ordre alphabétique inverse pour changer) : Yann, Roro, Rémus, Pierrot mon copain mon poto, Ninel, Laurène, Julien, Julie, Anne-Sophie, (2) chatelleraudais : Yann, Roro, Raphi, Max, Mat, Marion, Lolita, Laurène, Fabien, Claire, Charlotte, Ben, et (3) d'un peu des deux : Pauline, Maud, JF, Imane, Hélène, Clémence, Charles, Cédric, Bastien & Bastien.

Mon dernier mot, et ma dernière pensée, iront à Sophie, la femme de ma vie.

A toi.

- <i>TABLE DES MATIERES</i> -	5
1 <i>Préambule</i>	8
2 <i>Contrôle postural</i>	9
2.1 Stabilisation posturale	10
2.2 Ajustements posturaux réactifs	12
2.3 Ajustements posturaux anticipés	13
2.4 Coordination posture-mouvement.....	15
2.5 Orientation posturale.....	17
2.6 Schéma corporel postural.....	19
2.7 Représentation de la verticale	21
2.8 Redondance sensorielle et principe de vicariance	22
2.9 Typologies perceptives	24
2.10 La microgravité : un modèle privilégié pour étudier l'orientation posturale et la repondération sensorielle.....	26
2.11 Contrôle postural en microgravité	27
3 <i>Théorie des modèles internes</i>	29
3.1 Le modèle interne inverse.....	29
3.2 Le modèle interne prédictif	30
3.3 Modèle hybride du contrôle moteur	31
3.4 Adaptations des modèles internes à de nouvelles conditions.....	32
3.5 Structures cérébrales des modèles internes	33
4 <i>Imagerie motrice</i>	36
4.1 Etudes psychophysiques	37
4.2 Structures cérébrales communes à la simulation et l'exécution de l'action	38
4.3 Action/observation : les neurones miroirs	40
5 <i>Perception du mouvement humain</i>	42
5.1 Généralités	42
5.2 Mécanismes de la perception du MH	44
5.3 Expérience visuelle vs. Couplage perception-action	46
5.4 Substrats neuronaux sous-tendant la perception du MH.....	48
5.5 Perception du MH, représentations internes, et système des neurones miroirs.....	49
6 <i>Questions posées</i>	51

7	Matériel et méthodes	53
7.1	Acquisition de données cinématiques.....	53
7.2	Microgravité.....	54
7.3	Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf).....	57
8	Article 1 : IS VERTICAL POSTURAL ORIENTATION IN WEIGHTLESSNESS CORRELATED WITH THE SUBJECTS' PERCEPTUAL TYPOLOGY?	62
8.1	Abstract.....	63
8.2	Introduction.....	64
8.3	Materials and methods	66
8.3.1	Subjects.....	66
8.3.2	Rod and frame test (RFT)	66
8.3.3	Experimental procedure.....	66
8.3.4	Experimental task.....	67
8.3.5	Data acquisition	67
8.3.6	Controlled variables.....	68
8.3.7	Statistical analysis.....	69
8.4	Results	70
8.4.1	Preliminary study	70
8.4.2	Head and trunk.....	71
8.4.3	Hip and ankle	72
8.4.4	Postural orientation and RFT	73
8.5	Discussion.....	74
8.5.1	Postural orientation and microgravity.....	74
8.5.2	Inclination of the support: a useful mean of investigating the sensory reference frame	75
8.5.3	Inclination of the support under microgravity conditions: predominance of the visual reference frame....	75
8.5.4	Sensory reference frame and perceptual typologies.....	76
9	Article 2 : EXTREME SHORT-TERM ENVIRONMENTAL CONSTRAINTS DO NOT UPDATE INTERNAL MODELS OF ACTION AS ASSESSED FROM MOTOR IMAGERY IN ADULTS.	79
9.1	Abstract.....	80
9.2	Introduction.....	81
9.3	Experimental procedures	83
9.3.1	Subjects.....	83
9.3.2	Experimental procedure	83
9.3.3	Experimental Task	84
9.3.4	Data acquisition	85
9.3.5	Statistical analysis.....	85
9.4	Results	86
9.4.1	Effect of gravity condition on actual and imagined movements.....	86
9.4.2	Comparisons between imagined and actual movements.....	87
9.4.3	Evolution of the imagined movement's duration with the trials' repetition.....	88
9.5	Discussion.....	89
9.5.1	The isochrony between actual and imagined movements is linked to the use of an inverse and a forward internal models	89
9.5.2	The role of sensory feedback information in internal models of action.....	90
9.5.3	Under microgravity, the inverse model is able to quickly integrate the massive environmental changes and produce an appropriate motor command.....	91

9.5.4	Under microgravity, the forward model is not capable of predicting the sensory consequences of these changes and updating the internal models of action.....	92
9.6	Conclusion.....	94
10	Article 3 : PERCEPTION OF HUMAN MOTION EXECUTED UNDER MICROGRAVITY: AN fMRI STUDY.....	95
10.1	Abstract.....	96
10.2	Introduction.....	97
10.3	Materials and Methods.....	100
10.3.1	Subjects.....	100
10.3.2	Stimuli.....	100
10.3.3	Selection of non ambiguous stimuli.....	102
10.3.4	Behavioural study.....	103
10.3.5	fMRI task and procedure.....	103
10.3.6	fMRI data acquisition.....	105
10.3.7	Behavioural data.....	106
10.3.8	Statistical analysis of fMRI data.....	107
10.4	Results.....	108
10.4.1	Behavioural performances.....	108
10.4.2	Brain activations: 1G versus 0G.....	110
10.4.3	Brain activations: 0G versus 1G.....	111
10.5	Discussion.....	113
10.5.1	HM executed under normogravity mainly activates MOG and does not activate vestibular cortex	114
10.5.2	Perception of HM executed without gravity surprisingly activates MNS and insula.....	116
10.6	Conclusion.....	119
11	Discussion générale.....	120
11.1	Le vecteur gravitaire : un référentiel premier pour structurer l'action.....	120
11.2	Repondération sensorielle en microgravité : atténuation des typologies perceptives au profit d'un référentiel sensoriel privilégié, la vision.....	122
11.3	Construction et réactualisation du schéma corporel autour du vecteur gravitaire.....	126
11.4	Substrats neuronaux des représentations internes de l'action.....	127
12	Conclusion et perspectives.....	129
12.1	Quelques perspectives centrées sur la perception du mouvement humain.....	130
12.2	L'expertise de la microgravité modifie-t-elle l'activité cérébrale ?.....	130
12.3	Effet du référentiel visuel sur la perception du mouvement humain : étude en IRMf chez des sujets sans expérience de microgravité.....	131
12.4	Perception du mouvement humain en situation de congruence/incongruence environnementale en vols paraboliques.....	132
12.5	A mi-chemin entre la microgravité et la pathologie : le protocole du bed-rest.....	133
13	Bibliographie.....	135

1 Préambule

« C'est donc dans les réactions motrices de l'animal et dans leur finalité fonctionnelle que nous devons en fin de compte rechercher la signification des informations spatiales retenues comme utiles pour l'organisme et la nature des invariants qu'il doit extraire de son univers sensoriel pour assurer la cohérence des actions qui conditionnent sa survie. » (Paillard, 1972).

Cette citation résume assez bien le cadre théorique dans lequel se sont déroulés mes travaux de thèse. L'objectif de cette thèse aura été d'analyser, à travers le comportement et l'activité cérébrale des sujets, l'adaptation du système nerveux central (SNC) à la suppression d'un invariant fondamental, la gravité. Nous pouvons considérer, comme le faisait Paillard, que la gravité terrestre fait partie de ces « informations spatiales retenues comme utiles pour l'organisme » et que « la cohérence des actions qui conditionnent [la] survie [de l'être humain] » est assurée, en partie du moins, par l'intégration de cet invariant géophysique.

La grande majorité des êtres vivants subissent la gravité, seuls les organismes microscopiques sont suffisamment petits pour que la gravité soit une force négligeable. La gravité est donc la même pour tous, les animaux terrestres ne faisant pas exception, qu'ils soient rampants ou quadrupèdes. Le chemin pris par notre espèce au cours de l'évolution a été celui de la posture érigée et de la bipédie. La bipédie est le fait de se mouvoir préférentiellement sur deux membres postérieurs. Il s'agit de l'une des caractéristiques physiques d'*Homo sapiens* mais il la partage avec d'autres espèces, notamment les autres primates, les oiseaux, et anciennement les dinosaures. Ce passage de la quadrupédie à la bipédie s'est accompagné de nouvelles contraintes posturales. L'élévation du centre de gravité, due à la posture érigée, et la réduction des surfaces d'appuis liées à la posture bipède accroît la difficulté à maintenir son équilibre. Le corps doit maintenir son équilibre, aussi bien du point de vue métabolique (équilibre biochimique) que du point de vue postural. Cet

équilibre est nécessaire à la « cohérence » dont parlait Paillard. Ainsi, on peut dire que la cohérence des actions qui assurent notre survie émerge de la cohérence de notre posture.

2 Contrôle postural

La posture, quelle que soit l'espèce animale considérée, se définit comme la position relative des différents segments corporels à un instant donné (André-Thomas, 1940). Chez l'Homme, les principaux segments corporels (tête, tronc, bras, cuisses, jambes et pieds) peuvent adopter une multitude de configurations. Néanmoins, la pesanteur et les contraintes biomécaniques en limite le nombre. En effet, la contrainte du maintien de l'équilibre impose que la projection du centre de gravité soit située à l'intérieur du polygone de sustentation. Les êtres vivants doivent tenir compte en permanence de la force de gravité à laquelle ils sont soumis, que ce soit pour la réalisation d'un mouvement ou le maintien d'une posture. Le cerveau doit donc prendre en compte le vecteur gravitaire et l'utiliser comme un référentiel géocentrique, extérieur au corps (Paillard, 1991). La posture peut alors être aussi définie comme l'orientation de chaque segment corporel relativement au vecteur de force gravitationnelle (Winter, 1995).

La posture assure deux grandes fonctions. La première est une fonction antigravitaire, et la seconde est une fonction d'interface avec le monde extérieur, essentielle pour l'action et la perception (Massion, 1997; Paillard, 1991).

La fonction antigravitaire assume un double rôle. Tout d'abord, il s'agit de s'opposer à la force de pesanteur en rigidifiant les articulations pour permettre aux segments corporels superposés de résister à la fois aux forces de gravité et aux forces de réaction du sol. Ceci peut être réalisé grâce au tonus postural qui s'observe principalement au niveau des muscles extenseurs des jambes, du

tronc, et du cou. Le second rôle de la fonction antigravitaire est le maintien de l'équilibre du sujet en position érigée.

La fonction d'interface avec le monde extérieur est assurée par la posture et l'orientation des segments corporels. Son intérêt est de permettre au SNC de calculer la position du corps par rapport au monde extérieur, ou réciproquement la position des objets présents dans le monde extérieur par rapport au corps. La posture, et plus précisément la stabilisation de certains segments, servent de référentiel pour organiser efficacement les actions dans l'espace. Ainsi, la stabilisation du bassin constitue le premier référentiel à partir duquel s'organise la locomotion autonome du marcheur débutant (Assaiante et al., 1998; 1993). En revanche, la stabilisation de la tête, segment porteur des capteurs visuels et vestibulaires, est une habileté sensorimotrice plus longue à se mettre en place au cours de l'ontogenèse (Amblard et al., 1995; Assaiante et Amblard, 1993). Ainsi la régulation posturale s'organise autour de deux mécanismes : la stabilisation et l'orientation (Amblard et al., 1985).

2.1 Stabilisation posturale

Le corps peut être comparé à un empilement de modules reposant les uns sur les autres. Afin d'assurer la verticalité de cet ensemble lors d'une posture érigée, il est nécessaire qu'une force de soutien lutte contre la gravité. Le tonus postural permet d'assurer cette fonction grâce à l'action des muscles extenseurs des jambes, du tronc, et du cou. Ainsi une raideur articulaire est engendrée de manière à créer des réactions de positionnement antigravitaire. Dans la réalité, le centre de masse se projette très légèrement en avant par rapport aux chevilles lors de la posture érigée, ce qui rend l'action de ces muscles fondamentale afin de maintenir une orientation verticale.

La stabilisation fait référence, également, au contrôle de l'équilibre, c'est-à-dire au maintien dans des limites étroites de la position du centre de masse par rapport au sol. Cette stabilisation est complexifiée dans la mesure où le système postural doit contrôler une multitude d'articulations et qu'il possède un grand nombre de degrés de liberté. Pour Massion (1997), chez l'homme, c'est bien la position du centre de masse relativement à la surface d'appui qui permet le maintien de l'équilibre. Les synergies engendrant une modification de la géométrie du corps permettraient de réguler la position du centre de masse, mais ce n'est pas cette configuration géométrique qui serait contrôlée par le système postural.

Pour maintenir l'équilibre, le système fait appel à des patrons de réactions différents selon que la perturbation est due à la perte d'équilibre ou à un mouvement intentionnel. Dans le premier cas, deux phénomènes se succèdent. Il y a tout d'abord un mouvement postural lié à la perturbation (forces externes) au cours duquel seules des forces passives sont susceptibles de s'opposer au déséquilibre. Puis dans un second temps, des ajustements posturaux se mettent en place afin de freiner le déplacement du corps puis de l'inverser pour rétablir la posture initiale (Bouisset et Maton, 1995). Il s'agit, dans ce cas, d'un contrôle rétroactif de la posture. Dans le cas d'un mouvement intentionnel, les perturbations posturales seront minimisées à l'aide d'ajustements posturaux anticipés, qui seront développés par la suite.

Cependant, afin que le système réponde à des déséquilibres, il est nécessaire qu'il détecte les écarts entre la position actuelle et une posture de référence. Cette représentation pourrait être réalisée sur les forces d'appuis, mais aussi sur la géométrie du corps et sur son orientation par rapport au vecteur gravitaire.

2.2 Ajustements posturaux réactifs

Dans les années 80-90, Horak, Nashner et Massion (Horak, 1992; Horak et Nashner, 1986d; Massion et al., 1997d; Nashner, 1985) ont développé le concept de stratégie posturale, en opposition au concept de réflexe postural. En effet, le contrôle postural était jusqu'alors principalement considéré comme le résultat de simples activités réflexes. Or les travaux des auteurs précédemment cités vont montrer que les ajustements posturaux proviennent d'un contrôle sensorimoteur complexe.

Nashner et collaborateurs (1985) ont mis en évidence l'existence d'un répertoire limité de stratégies posturales dans le plan sagittal, en réponse à des perturbations antéro-postérieures du support. La figure 1 (Horak et Nashner, 1986c) montre trois de ces stratégies élémentaires : la stratégie hanche, la stratégie cheville, et une stratégie mixte hanche-cheville. A celles-ci s'ajoutent la stratégie verticale, qui consiste à simplifier le contrôle de l'équilibre en abaissant le centre de gravité, et la stratégie de rattrapage de l'équilibre par l'initiation d'un pas.

Les stratégies posturales réactives à une perturbation du support peuvent être analysées à l'aide du décours temporel des réactions musculaires. Les quatre stratégies principales qui sont alors possibles sont détaillées par Horak et Nashner (1986b). Le choix de l'une de ces stratégies dépend de la nature et de l'amplitude de la perturbation. La stratégie cheville correspond à des perturbations lentes et de faible amplitude. Lorsque la perturbation augmente, en vitesse et en amplitude, la stratégie hanche sera sélectionnée. La stratégie verticale consiste en une flexion combinée des chevilles, des genoux, et des hanches afin d'abaisser le centre de gravité. Enfin, lorsque la perturbation est trop importante et qu'aucune des précédentes stratégies n'est efficace, le sujet initie un pas pour éviter la chute.

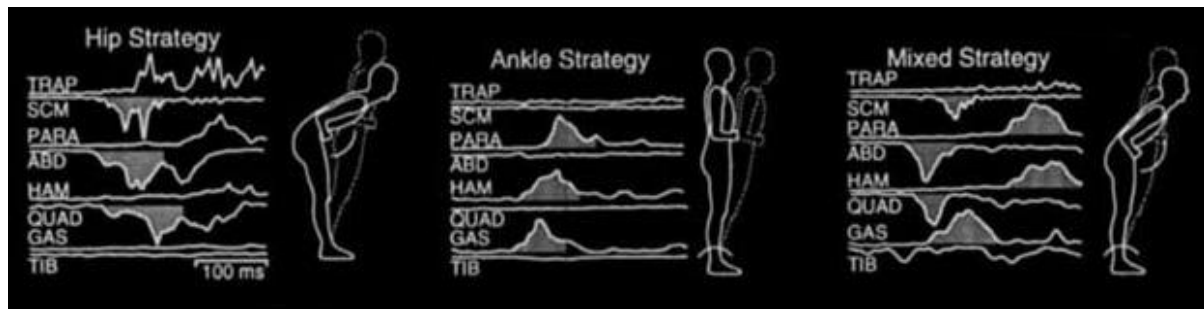


Figure 1 : Exemples de stratégies posturales pluriarticulaires initiées en réponse à une perturbation du support (adapté de Horak et Mcpherson, 1996).

Comment le système nerveux gère-t-il ces synergies musculaires ? Trois hypothèses ont été rapportées (Bouisset et Maton, 1995; Horak et Nashner, 1986a). Selon la première, il existerait un répertoire de synergies posturales fixes, déterminées génétiquement. Selon la deuxième hypothèse, il existerait un répertoire de stratégies posturales flexible, modifiable par apprentissage et susceptible de s'adapter aux conditions de l'environnement. Enfin la troisième hypothèse propose que les synergies posturales soient « computationnelles » et résultent d'un calcul à chaque perturbation. D'une manière générale, ces stratégies posturales sont déclenchées sur la base d'informations sensorielles multiples. Il semble donc évident que ces réactions posturales ne sont pas de simples réflexes mais le résultat de commandes motrices centrales complexes.

2.3 Ajustements posturaux anticipés

Les ajustements posturaux anticipés (APA) sont de bons exemples de ce contrôle sensorimoteur complexe. Le mouvement volontaire de tout ou d'une partie du corps est une source potentielle de déséquilibre en modifiant la projection au sol du centre de gravité. De même, les forces internes générées lors de la réalisation d'un mouvement s'accompagnent de forces de réaction pouvant être à l'origine de modifications de la posture, éventuellement perturbatrices des conditions de maintien de l'équilibre (Massion et Viallet, 1990). Pour compenser à l'avance les modifications

corporelles induites par le mouvement, pouvant mettre en danger le maintien de l'équilibre, il existe des mécanismes adaptatifs qui précèdent la réalisation du mouvement, appelés ajustements posturaux anticipés (APA).

La première finalité des APA est de prévenir et de corriger à l'avance les perturbations induites par le mouvement sur le corps ou sur un de ses segments. Autrement dit, ils permettent 1) de prévenir les déséquilibres induits par le mouvement et 2) de stabiliser l'orientation d'un segment pour que celui-ci reste un référentiel stable. Il peut s'agir par exemple du tronc (Mouchnino et al., 1993), ou d'un segment tel que l'avant-bras, dans une tâche de délestage bimanuel (Massion et al., 1999; Schmitz et al., 1999a). Le second rôle des APA est d'assurer la préparation posturale lors de mouvements des membres inférieurs, qui sont une source de perturbation particulière puisqu'ils mettent en jeu les membres servant de support. Ainsi, l'élévation latérale rapide d'un membre inférieur nécessite le transfert préalable du centre de gravité au-dessus de la jambe posturale de façon à libérer la jambe qui va effectuer le mouvement (Mouchnino et al., 1992). Enfin les APA assurent l'assistance au mouvement en terme de force et de vitesse.

Cette capacité d'anticipation ne peut exister sans la présence d'un certain nombre de représentations. Premièrement, la représentation d'un schéma corporel qui gère les contraintes inhérentes au corps c'est-à-dire la configuration des segments entre eux, l'inertie des segments, ou encore, les forces musculaires au regard des spécificités de l'action effectuée. Deuxièmement, la représentation de l'environnement dans lequel l'action se déroule comme par exemple la force gravitaire ou la disposition des objets par rapport au corps. Enfin, la représentation des contraintes de l'action qui intègre les interactions entre les deux espaces du corps et de l'environnement.

2.4 *Coordination posture-mouvement*

La réalisation d'un mouvement de tout ou d'une partie du corps implique l'activité patrons musculaires complexes qui répondent à une organisation temporelle très précise (Schmitz et al., 2002). Certains muscles sont directement impliqués dans la réalisation du mouvement alors que d'autres sont responsables de la composante posturale. L'optimisation du mouvement rend indispensable l'existence d'une étroite coordination entre ces deux composantes de l'acte moteur (Massion, 1992). Certains mouvements impliquent l'ensemble du corps, d'autres se focalisent sur certains segments corporels, dans les deux cas la coordination posture-mouvement assure une meilleure efficacité du geste.

Le passage de la position assise à la position debout est un exemple illustratif de la coordination complexe entre équilibre et un mouvement qui implique l'ensemble du corps. Cet exercice est une activité quotidienne et un préalable à de nombreux objectifs fonctionnels. Si cette tâche est relativement simple pour des adultes jeunes et en bonne santé, elle constitue une condition critique pour l'autonomie de déplacement chez les personnes âgées et les patients neurologiques. L'épreuve de lever de chaise fait d'ailleurs partie de l'échelle classique UPDRS d'évaluation du handicap moteur chez le patient parkinsonien. Le mouvement effectué pour passer de la position initiale assise à la position debout se décompose principalement en deux composantes fonctionnelles. La première composante est le transfert du centre de masse, initialement placé sous le bassin du sujet, vers la zone d'appuis plantaires. Cette première étape peut être considérée comme une anticipation posturale visant à assurer l'équilibre du sujet dans la position finale (debout). La seconde composante est l'élévation verticale du centre de masse. La contrainte d'équilibre doit être contrôlée dans les trois dimensions de l'espace : horizontalement dans les directions antéro-postérieure et latérale, et verticalement. La difficulté d'équilibre est accrue en raison de l'élévation du centre de masse (Nashner et Mccollum, 1985). Le transfert assis -debout est donc un geste

nécessitant une coordination posture -mouvement complexe. Afin d'assurer le passage d'une posture initiale à faibles contraintes d'équilibre (large surface d'appui) à une posture finale à forte contraintes d'équilibre (faible surface d'appui et centre de masse élevé) le SNC doit exécuter une séquence précise de mouvements à la fois dans les dimensions spatiale et temporelle.

La durée moyenne du lever de chaise est légèrement supérieure à 1 seconde, et elle est répartie en plusieurs phases successives dont le nombre varie selon les auteurs. Millington et collaborateurs (1992) ont découpé ce geste en 3 phases : 1- transfert du centre de masse, 2- phase de transition, et 3- phase d'élévation. S'appuyant sur des critères légèrement différents, d'autres auteurs ont divisé le lever de chaise en 4 phases (Riley et al., 1991), voire 6 phases successives (Kotake et al., 1993). Les durées de chacune des phases, quel que soit leur nombre, dépendent de plusieurs facteurs tels que la hauteur de l'assise, la vitesse moyenne du mouvement, la position initiale des membres inférieurs, l'utilisation d'accoudoirs ou non, et enfin, l'âge et l'état de santé des sujets (Alexander et al., 1991; Manckoundia et al., 2006).

Certains auteurs se sont intéressés au transfert assis-debout en avançant l'idée d'une distinction entre les composantes d'équilibre et de mouvement (Pai et Rogers, 1991a; 1991b). Ces auteurs supposent que les stratégies neuromusculaires utilisées sont différentes dans les plans horizontal (contrôle de l'équilibre antéro-postérieur) et vertical (augmentation de l'énergie potentielle gravitaire). Cette dissociation entre équilibre et mouvement est confirmée par diverses observations cliniques qui montrent que le passage assis -debout est très révélateur des difficultés de coordination entre équilibre et mouvement rencontrées dans de nombreuses pathologies.

2.5 Orientation posturale

Le contrôle postural a aussi pour fonction d'orienter les différents segments corporels, d'une part, les uns par rapport aux autres et d'autre part, par rapport à l'environnement. Comme évoqué plus haut, la position du corps par rapport à l'environnement, et sa réciproque, vont être déterminées à partir des entrées sensorielles, assurant une fonction d'interface avec le monde environnant servant ainsi de cadre de référence pour la perception et l'action.

Mergner et collaborateurs (1993) proposent que le tronc pourrait être utilisé comme référence dans trois tâches perceptives fondamentales : la perception de la tête dans l'espace, de la tête par rapport au tronc, et du tronc par rapport à l'espace. En effet, il a été montré que des flexions latérales du tronc inférieures à trois degrés sont perceptibles, ainsi que des rotations inférieures à un degré, et ceci même en absence d'information vestibulaire. L'analyse de patients porteurs de lésions de la moelle épinière plaide en faveur d'une implication majeure des informations proprioceptives en provenance du segment lombo-sacré dans la perception de la verticale (Horak et Mcpherson, 1996; Mittelstaedt, 1996b; 1998a).

En ce qui concerne plus précisément l'orientation du tronc, Jakobs et collaborateurs (1985) ont analysé le sens de la position de la partie supérieure du tronc dans le plan frontal, sans vision et avec le bassin maintenu. Les sujets étaient soumis à un mouvement lent de rotation, et avaient pour consigne de repérer leur position verticale ou horizontale. Ils étaient capables d'estimer une position de la vertèbre T1, par rapport à celle repérée en posture verticale stable, avec une imprécision de l'ordre de 3 mm, que cette position soit recherchée activement ou passivement ou que l'orientation du bassin soit verticale ou inclinée. Ito et Gretszy (1996) ont analysé l'estimation subjective de l'orientation posturale dans le plan sagittal, chez des sujets sains assis et contraints dans l'obscurité. Soumis à des inclinaisons initiales diverses, les sujets avaient pour consignes d'arrêter le mouvement

d'inclinaison de leur siège lorsqu'ils s'estimaient verticaux ou inclinés de 45 ou de 90 degrés. Ces auteurs ont montré l'existence d'une surestimation de l'inclinaison du corps dans ces conditions d'inclinaison passive. Les sujets vestibulo-lésés se comportant comme les sujets sains, ces auteurs concluent à une contribution faible de l'appareil vestibulaire à l'estimation de l'orientation du corps, qui serait principalement d'origine proprioceptive. Par ailleurs, la comparaison de la précision de l'estimation de la verticalité du haut du tronc dans différents plans a montré que l'estimation dans le plan frontal est 16 à 45 fois plus précise que dans le plan sagittal, que la recherche de la verticalité soit passive ou active (Mcglashen et al., 1991). La démonstration du peu de précision de l'appareil otolithique pour l'estimation de la verticale posturale dans le plan sagittal a été fournie par des observations de Massion et collaborateurs (1995). Ces auteurs ont demandé à des plongeurs professionnels de positionner leur corps verticalement en piscine, tandis qu'ils avaient les pieds fixés au sol. Tous étaient notablement inclinés vers l'avant dans cette situation de pseudo-microgravité et malgré la présence normale de l'information otolithique. En comparant les contributions respectives de l'appareil otolithique et des gravicepteurs du tronc dans la perception de la verticale posturale, Mittelstaedt (1999) a indiqué que ces derniers capteurs entreraient pour 60% dans le gain total de la fonction. Selon cet auteur, la proprioception des jambes n'affecterait pas la perception de la posture verticale, bien qu'elle participe au contrôle de la stabilité.

L'importance des informations proprioceptives en provenance du tronc et de la tête dans l'orientation posturale a été confirmée dans plusieurs études utilisant un protocole d'oscillations lentes (Mallau et al., 2010b; Vaugoyeau et al., 2007b; 2008a). Les participants de ces expériences étaient debout, les yeux fermés, sur une plateforme oscillante dans la direction antéropostérieure ou latérale. Les perturbations étaient calibrées pour être sous le seuil de détection des canaux semi-circulaires. Ces auteurs ont montré que, chez des sujets adultes sains, les informations proprioceptives sont prédominantes dans le contrôle de l'orientation du corps en condition quasi-statique et que les stratégies de stabilisation de la tête et du tronc servant de base au contrôle postural

dépendent des propriétés du support mobile (Vaugoyeau et al., 2008b). Ce protocole a ensuite été utilisé sur une population de patients parkinsoniens, démontrant une intégration déficitaire des informations proprioceptives au profit d'une dépendance accrue aux informations visuelles dans le contrôle de l'orientation posturale (Vaugoyeau et al., 2007a). Enfin, il a été également montré, toujours à l'aide du protocole d'oscillations lentes, que les informations proprioceptives sont transitoirement sous-utilisées chez les adolescents (Mallau et al., 2010a; Viel et al., 2009a).

2.6 Schéma corporel postural

Le contrôle des mouvements du corps et le maintien de l'équilibre au cours du mouvement, ainsi que le contrôle de l'équilibre statique, sont réalisés par des ajustements posturaux dont l'organisation ne peut se concevoir sans une représentation interne de la position des segments les uns par rapport aux autres, de leur inertie, et des conditions d'appuis. Ce schéma corporel postural (Clement et al., 1984) repose en grande partie sur les messages proprioceptifs musculaires que fournissent les afférences fusoriales de type Ia (Roll et Roll, 1988). Il a été montré que l'orientation et la stabilisation volontaire de la tête sur l'espace, au cours de mouvements latéraux rythmiques du tronc effectués en microgravité et sans vision, pouvaient reposer sur le schéma corporel, puisque les mouvements résiduels de la tête pouvaient dans ce cas anticiper ceux du tronc (Amblard et al., 1997). Le schéma corporel postural permettrait ainsi d'organiser le contrôle de la posture de manière proactive (Gurfinkel et al., 1988; 1991). Ce contrôle s'effectuerait sur la base de représentations internes à l'interface de la perception et de l'action, telle que la géométrie du corps, celle des forces d'appui au sol ou encore celle liée à l'orientation du corps par rapport à la verticale gravitaire. Ces représentations internes, concept qui sera abordé plus en détail dans les chapitres suivants, se construisent à partir d'informations sensorielles qui constituent plusieurs référentiels (ou cadres de références).

Le schéma postural serait donc mis à jour par l'action rétroactive des entrées sensorielles (figure 2) et constituerait un premier niveau dans une organisation hiérarchique du contrôle postural (Clement et al., 1984; Gurfinkel et al., 1988). Une fois cette représentation interne élaborée, le second niveau hiérarchique correspondrait à l'organisation proactive des réactions posturales associées aux mouvements volontaires sous la forme de « réseaux posturaux » contrôlant indépendamment les différents segments corporels. Le modèle élaboré par Massion en 1994 présente l'avantage de proposer une approche fonctionnelle et hiérarchique permettant de mieux comprendre d'une part comment le système construit une référence afin de pouvoir orienter et stabiliser le corps, et d'autre part de décrire comment ces fonctions servent de support à l'action (Massion, 1994).

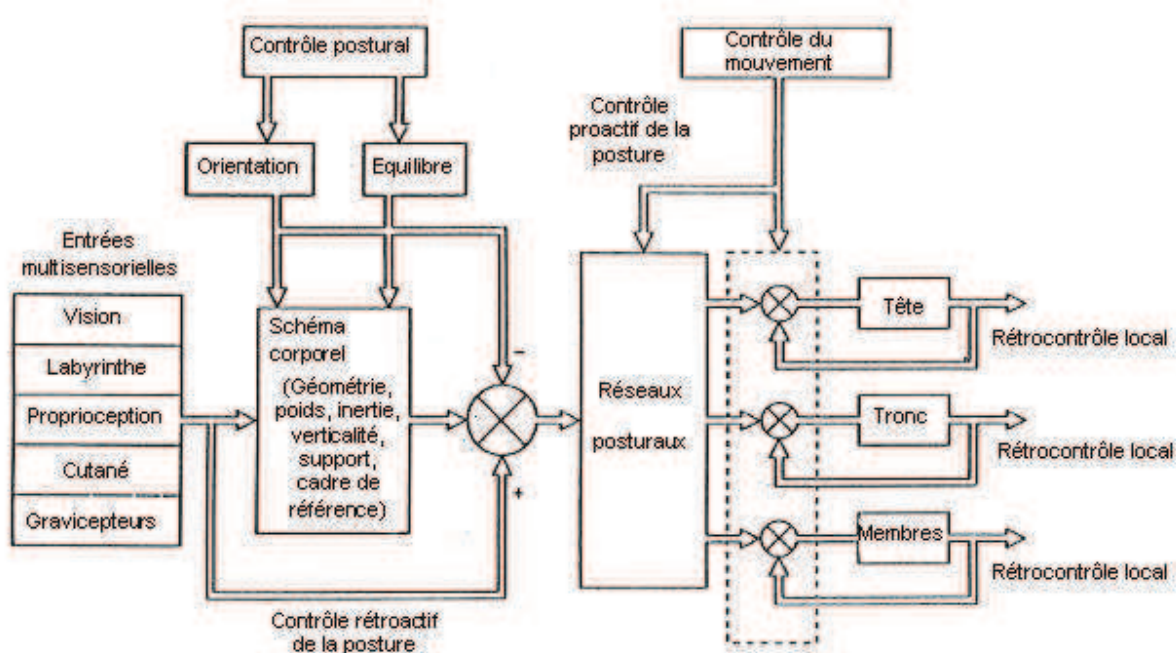


Figure 2 : Organisation centrale du contrôle postural selon le modèle de Massion (1994).

2.7 Représentation de la verticale

La détermination des relations spatiales peut être estimée à partir de plusieurs référentiels. Un objet ou un segment corporel peut être orienté par rapport à son propre corps ou par rapport à un autre segment corporel. Il peut être également orienté par rapport au vecteur gravitaire. Enfin, un objet peut aussi être orienté dans un environnement caractérisé par d'autres objets. D'après Paillard (1991), il existe trois principaux cadres de référence complémentaires :

1. Le référentiel géocentrique, basé sur le vecteur gravitaire. Il constitue un cadre de référence aux actions orientées dans l'espace et permet notamment la construction par le sujet d'une verticale subjective (Mittelstaedt, 1983; Ohlmann, 1988). Ce référentiel est accessible au SNC grâce aux gravicepteurs. Le système vestibulaire est un gravicepteur fonctionnant comme un accéléromètre à la fois sensible aux accélérations linéaires (sacculé et utriculé) et angulaires (canaux semi-circulaires). Le système vestibulaire est donc un détecteur de l'invariant géophysique de la gravité mais ce n'est pas le seul. Selon Mittelstaedt (1996a; 1998b) la région lombaire pourrait contenir des gravicepteurs dans la loge périrénale, qui seraient à l'origine de réflexes lombaires et qui, de manière comparables aux réflexes du cou, orienteraient les membres en fonction des positions respectives de la colonne et du bassin. Enfin, selon ce même auteur, d'autres capteurs sensibles au poids du sang dans les gros vaisseaux interviendraient également dans la fonction d'orientation antigravitaire. D'autres informations graviceptives pourraient être extraites des efforts musculaires en réaction à la force de pesanteur. Cet effort musculaire antigravitaire serait évalué par les récepteurs de Golgi (Dietz, 1994; 1998), correspondant aux afférences Ib.

2. Le référentiel égocentrique qui est constitué par le corps lui-même ou par certains de ses segments sur la base d'informations somesthésiques requises par rapport à l'axe céphalo-caudal. Ce référentiel fait appel au schéma corporel de l'individu. Le référentiel égocentrique se construit sur la

base des afférences proprioceptives. Chacune de ces entrées sensorielles participent à la connaissance de la position relative des différents segments corporels et du corps dans l'environnement. Il a été montré que le tronc, par exemple, était le premier cadre de référence utilisé par les jeunes enfants pour organiser le contrôle de l'équilibre (Assaiante et al., 1997). C'est aussi ce qui ressort d'une étude menée en microgravité par Viel et collaborateurs (2010). En effet, en réponse aux perturbations induites par la microgravité, les sujets adultes adoptaient à nouveau le référentiel égocentrique pour contrôler la position de l'avant-bras qui devait être maintenue horizontalement, alors même qu'un cadre géocentrique était privilégié en normogravité. Les résultats de cette dernière étude ont, ainsi, montré que le tronc devenait le référentiel principal au contrôle de la stabilisation de l'avant-bras et de l'orientation posturale en microgravité.

3. Le référentiel allocentrique, structuré sur le monde extérieur. Un objet est perçu et localisé indépendamment de la position de l'observateur. Ce cadre de référence se construit à partir des directions visuelles ambiantes de l'espace environnant, c'est-à-dire les nombreuses directions verticales et horizontales perceptibles. Ces informations visuelles indirectes du vecteur gravitaire ont un rôle important dans la perception spatiale. Ces informations peuvent être statiques (position et orientation) et/ou dynamiques (sens, vitesse, direction).

2.8 Redondance sensorielle et principe de vicariance

Des afférences visuelles, vestibulaires, proprioceptives, haptiques, et auditives convergent vers le SNC. Chaque type d'information sensorielle contribue au contrôle postural, même si on peut considérer que ce soit dans une moindre mesure pour les informations auditives. Les informations visuelles et otolithiques permettent de plutôt réguler plutôt les oscillations basses fréquences (0-0.5 Hz), tandis que les informations canales ou proprioceptives sont susceptibles de plutôt réguler plutôt les oscillations de plus hautes fréquences (Nashner, 1971).

Nashner et collaborateurs (1982) font partie des premiers à introduire l'idée d'une repondération sensorielle. La repondération sensorielle pourrait être définie comme la capacité du SNC à modifier sa dépendance à l'égard d'une entrée sensorielle donnée afin de réguler la posture en fonction des conditions environnementales présentes (Horak et Mcpherson, 1996). Cela implique qu'une modification du contexte postural (environnement sensoriel, cognitif, moteur,...) entraînerait une modification dans la prise en compte des entrées sensorielles, un poids moins important étant accordé à celles véhiculant les informations les moins fiables afin de limiter leur influence (*sous-pondération*). En contrepartie, le poids accordé aux autres entrées disponibles est alors augmenté (*sur-pondération*). Par conséquent, les poids accordés aux entrées sensorielles pourraient être interdépendants, du moins, lors de leurs ajustements (Blumle et al., 2006; Cenciarini et Peterka, 2006; Jeka et al., 2008; Mergner et al., 2005).

Les traitements relatifs à l'orientation spatiale s'effectuent à partir de référentiels relativement redondants (Isableu et al., 1997d; 1998b; 1999). Cette redondance autorise à la fois les typologies individuelles basées sur le choix de ces référentiels et des larges possibilités de substitution d'un référentiel par un autre (Ohlmann, 1988). Cette sélection des référentiels spatiaux pourrait s'organiser selon des processus vicariants (Ohlmann et Marendaz, 1991). L'hypothèse de vicariance suppose que les différences interindividuelles s'atténuent, voire, disparaissent lorsque s'accroissent les contraintes externes ou internes. L'ensemble des sujets serait alors conduit à recourir à des processus voisins. Les contraintes posturales pourraient être un des principaux agents responsables de l'unification des stratégies sensorimotrices, qui passeraient ainsi de modes différentiels à un mode plus général.

Il est néanmoins vrai que dans une situation donnée, d'âge ou d'environnement, on peut observer différentes stratégies sensorimotrices utilisées indifféremment, quoique avec des fréquences d'occurrence différentes. Elles sont alors une source de variabilité de la performance observée. Ceci

est particulièrement vrai au cours de l'ontogenèse, où l'on peut constater à un âge donné une co-existence de stratégies matures et immatures (Schmitz et al., 1999b). En effet, lorsque la maîtrise de la sélection de la stratégie la plus adaptée n'est pas encore acquise, celle-ci se présente néanmoins en juxtaposition avec des stratégies moins élaborées, mais avec une faible fréquence d'occurrence, avant de devenir majoritaire à un moment donné de l'ontogenèse (voir pour revue : Assaiante, 2000; Schmitz, 2001). Ces derniers auteurs concluent que toutes les stratégies de l'adulte peuvent déjà apparaître dans le répertoire de l'enfant, de la plus élémentaire à la plus élaborée, et que c'est leur fréquence d'apparition en fonction de l'âge qui traduit la maturation et la maîtrise progressive des stratégies sensorimotrices les plus complexes. Si ce n'est pas là une vicariance à proprement parler, avec une efficacité équivalente des stratégies en compétition, du moins cela en est-il très proche. Ainsi l'approche ontogénétique peut se révéler particulièrement heuristique s'agissant du principe de vicariance appliqué aux stratégies posturales chez l'adulte.

Enfin, l'étude de Viel et collaborateurs (2010) a montré que, en réponse aux perturbations induites par la microgravité, les sujets adoptaient le référentiel égocentrique pour contrôler la position du corps, et ce quel que soit le cadre de référence préférentiel des sujets en condition normale (*cf.* Typologies perceptives ci-après). Les résultats de cette dernière étude ont montré que lorsque les contraintes environnementales augmentaient (comme c'est cas lors du passage de la normogravité à la microgravité), le tronc devenait le référentiel principal pour le contrôle de la stabilisation de l'avant-bras et de l'orientation posturale.

2.9 Typologies perceptives

La typologie perceptive des sujets est une conséquence des phénomènes de redondance sensorielle et de vicariance. Comme il l'a été expliqué plus haut, la redondance sensorielle autorise une variabilité interindividuelle en terme d'utilisation préférentielle d'un référentiel par rapport à un

autre. En d'autre terme, certains sujets seront dits dépendants à l'égard du champ visuel (ou visuel-dépendant, VD), et d'autres sujets dits indépendant à l'égard du champ visuel (ou visuel-indépendant, VI). Cette distinction de typologie perceptive est mesurable à l'aide d'un test d'estimation de la verticale subjective, appelé Rod-and-Frame Test (RFT) (Oltman, 1968a) (figure 3). La verticale subjective est l'estimation par l'individu de la direction gravitaire. Le RFT consiste à aligner une baguette dans la direction du vecteur gravitaire, et ce, dans le plan frontal ou dans le plan sagittal. Ces estimations de la verticale subjective peuvent être faites selon différentes modalités perceptives : ajustement visuel (verticale subjective visuelle) ou haptique (Bauermeister et al., 1964; Gentaz et Hatwell, 1996). En présence d'un cadre incliné, comme c'est le cas dans le RFT, on observe des déviations systématiques de la verticale subjective. Si ces erreurs individuelles d'estimation de la verticale induites par la perturbation visuelle sont stables dans le temps chez un sujet adulte donné, en revanche elles sont caractérisées par une grande variabilité interindividuelle. Ces différences interindividuelles seraient le reflet d'un fonctionnement ou d'une gestion différentielle des référentiels spatiaux et des systèmes sensoriels associés, à l'origine de la distinction entre individus VI et individus VD.

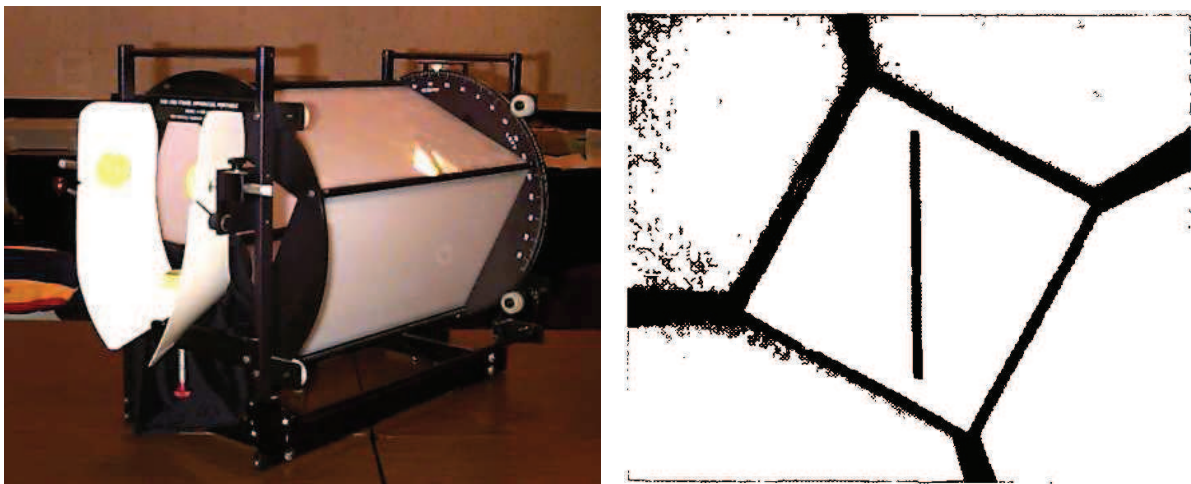


Figure 3 : Rod-and-Frame Test. Photo de l'appareil (à gauche) et représentation de la baguette et du cadre incliné (d'après Oltman, 1968).

2.10 La microgravité : un modèle privilégié pour étudier l'orientation posturale et la repondération sensorielle

L'exposition à la microgravité constitue une situation privilégiée pour l'étude du contrôle de l'orientation posturale et de la repondération sensorielle. En supprimant les forces externes responsables des déséquilibres posturaux, la situation de microgravité isole la composante d'orientation de la composante d'équilibre, alors que ces deux composantes sont étroitement dépendantes l'une de l'autre sur Terre (Amblard et al., 1985). La microgravité supprime également les informations otolithiques statiques, ainsi que les autres informations graviceptives d'origine somesthésique.

Les otolithes sont des récepteurs sensibles aux accélérations linéaires, avec une bonne sensibilité jusqu'à la fréquence zéro. L'accélération linéaire la plus permanente et la plus constante sur Terre est celle produite par la gravité. Dès l'entrée en microgravité, le système otolithique enregistre une forte perturbation. Cependant, la suppression de la gravité ne désactive pas complètement le système otolithique car il existe des composantes linéaires dans la plupart des mouvements. Or, dès que nous effectuons un mouvement impliquant la tête, le système otolithique est activé au travers des composantes linéaires de ce mouvement, même si celui-ci est réalisé en microgravité. En revanche, dans une tâche de maintien de la verticale posturale, la tête étant quasi immobile, le système otolithique n'est plus activé, et ne fournit plus d'information sur la verticale gravitaire en microgravité. Cette situation est donc intéressante puisqu'elle prive sélectivement le sujet d'une information spatiale d'orientation d'origine vestibulaire.

La proprioception musculaire étant en particulier dépendante de la tension des muscles, elle ne peut qu'être modifiée en microgravité. Dans cet environnement, les sujets n'ont plus d'efforts permanents à exercer contre la pesanteur. En ce qui concerne, la recalibration et/ou la repondération

sensorielle des informations proprioceptives restantes en phases initiales d'exposition à la microgravité, un accroissement immédiat de la dépendance vis-à-vis des informations visuelles et une décroissance de la dépendance vis-à-vis des informations graviceptives et proprioceptives ont été démontrées en vols paraboliques (Cheung et al., 1990; Young et al., 1986b) comme en vols spatiaux (Young et al., 1986a). Ces auteurs ont démontré, chez un sujet debout subissant une forte poussée vers l'avant, l'existence d'une inhibition des réflexes spinaux d'origine otolithiques, au niveau des muscles gastrocnémien et soléaire. Enfin Roll et collaborateurs (Roll JP et al., 1993; 1998c) ont montré qu'en microgravité, il y avait parallèlement une diminution des conséquences posturales d'une vibration des tendons d'Achille et de l'illusion de mouvement correspondante. Ces auteurs ont conclu à un haut degré d'adaptation rapide du système proprioceptif à la situation de microgravité.

2.11 Contrôle postural en microgravité

L'organisation intrinsèque de la posture est déterminée par la gravité qui est intégrée au niveau du SNC pour l'élaboration de l'acte moteur (McIntyre et al., 2001; Papaxanthis et al., 2003e; Pozzo et al., 1998). En raison des perturbations sensorielles induites par la microgravité évoquées précédemment, l'analyse de l'orientation posturale en microgravité et un outil de choix pour l'étude de l'intégration de la gravité dans les représentations internes de l'action. Les conséquences, à plus ou moins long terme, de l'exposition à la microgravité sur le contrôle de l'orientation ont fait l'objet de multiples études. Au cours de l'exposition à la microgravité, Lackner et Dizio (1993; 2000) ont souligné l'importance du contact avec la cabine pour situer correctement le corps par rapport à celle-ci. Clément et collaborateurs (1988) ont décrit, chez des astronautes en position debout, une inclinaison du tronc vers l'avant et ont signalé le rôle prédominant de la vision pour corriger cette posture inclinée. Cette inclinaison du tronc a été confirmée par Massion et collaborateurs (1997c; 1998) chez deux astronautes au cours des deuxième et troisième semaines d'un vol spatial. Après

quatre mois d'exposition à la microgravité, les astronautes ont à nouveau le tronc vertical en posture érigée, ce qui atteste l'existence d'une adaptation à long terme.

D'autres études se sont intéressées aux synergies et aux compensations posturales en microgravité. En effet, sur Terre, la flexion et l'extension rapide du tronc sont accompagnées par un déplacement des hanches et des genoux afin de maintenir l'équilibre. Cette tâche, réalisée en microgravité, conserve les mêmes caractéristiques, ce qui suggère que la position du centre de masse est également régulée en microgravité (Massion et al., 1993). De plus, ces auteurs ont observé que pour la réalisation de ce mouvement c'est le tibialis antérieur qui est activé à la place du soléaire en normogravité. Ces résultats suggèrent que les synergies axiales sont flexibles et que des changements adaptatifs interviennent à la fois en microgravité et après le retour sur Terre.

Les vols paraboliques, dont le principe sera expliqué dans la méthodologie générale, constituent un autre moyen privilégié pour réaliser des études en microgravité. De nombreuses études, réalisées au cours de vols paraboliques, sont venues confirmer les résultats obtenus en vols spatiaux révélant ainsi que des phénomènes d'adaptation à court ou à long terme peuvent parfois être similaires. En effet, plusieurs auteurs ont constaté une inclinaison du tronc vers l'avant lors de la station debout en vols paraboliques (Clement et al., 1984; Clement et Lestienne, 1988; Vaugoyeau et Assaiante, 2007). Vernazza et collaborateurs (2000) se sont intéressés aux ajustements posturaux qui accompagnent le mouvement. Ces auteurs ont analysé les synergies cinématiques mises en jeu dans des mouvements du tronc dans la direction antéro-postérieur ainsi que les synergies musculaires qui les sous-tendent. Ces auteurs ont montré qu'en dépit de l'absence de contrainte d'équilibre, les déplacements du centre de masse sont très faibles et que les couplages entre les hanches, les genoux, et les chevilles qui caractérisent les synergies cinématiques en normogravité sont conservés en microgravité.

3 Théorie des modèles internes

Un modèle interne est un système neural (structure ou processus neuronal) capable de simuler des comportements naturels. Le SNC peut développer des modèles internes de certains phénomènes comme le comportement d'un système sensori-moteur ou d'objets dans l'environnement (voir pour revue : Kawato, 1999; Kawato et Wolpert, 1998). Wolpert et Ghahramani (2000b) définissent un modèle interne comme un ensemble de connaissances implicites des caractéristiques physiques du corps (cinématiques musculaires), du monde extérieur, et de leurs interactions. Selon la théorie des modèles internes, une modélisation de l'interaction des systèmes sensoriels, moteurs, et environnementaux est donc réalisée et intégrée par le SNC. Physiologiquement, les modèles internes sont des réseaux neuronaux plastiques qui sont appris et réactualisés au sein du SNC. Ces mécanismes neuronaux vont être capables de prédire les conséquences du mouvement et de déterminer les commandes motrices nécessaires à la réalisation de la performance. Il existe deux types de modèles internes : le modèle interne inverse (de l'anglais « inverse model ») et le modèle interne prédictif (de l'anglais « forward model »). Le modèle interne inverse permet d'établir une commande motrice sur la base de l'intention de l'action, des conditions initiales du système, et de l'environnement. Le modèle interne prédictif, quant à lui, est capable de prédire les conséquences sensori-motrices du mouvement sur la base de la commande motrice produite en amont par le modèle interne inverse.

3.1 Le modèle interne inverse

Il est communément admis, dans le cadre du contrôle moteur, que le cerveau programme une commande motrice pour atteindre un objectif. Selon la théorie des modèles internes, la première étape de la réalisation d'un mouvement se déroule de façon *inverse*. Le modèle interne inverse est un module qui ne produira de commande nerveuse à destination des effecteurs qu'à partir de l'intention

de l'action. Pour cela, le modèle interne inverse intègre en entrée l'ensemble des propriétés du système musculo-squelettique et des propriétés environnementales, et émet en sortie une estimation de la commande motrice en accord avec l'intention de l'action. Ce type de modèle permet des transformations sensori-motrices et nécessite deux étapes pour générer les commandes motrices appropriées : une transformation cinématique et une transformation cinétique (Krakauer et al., 1999). La transformation cinématique permettrait de définir le vecteur de mouvement correspondant à une situation donnée. La transformation cinétique permettrait de passer de ce mouvement vectoriellement codé, aux forces musculaires à produire pour générer le mouvement désiré.

3.2 Le modèle interne prédictif

Le modèle interne prédictif est un module qui intervient à la suite du modèle interne inverse. En effet, le modèle interne prédictif utilise comme entrée la sortie du modèle interne inverse, c'est-à-dire la commande motrice. Cette commande motrice, ainsi que l'état présent du système et de l'environnement sont intégrés par le modèle interne prédictif qui simule de façon anticipée les conséquences sensori-motrices de la commande motrice. Etant donné que les conséquences sensorielles d'un mouvement, lorsqu'elles sont détectées par des capteurs périphériques (visuels, proprioceptifs, et vestibulaires), subissent des délais induits par les processus de mesures, de conduction et, d'intégrations, il est nécessaire que le SNC dispose d'une estimation anticipée des différents états sensoriels consécutifs de la commande motrice. Le modèle interne prédictif permet donc de renseigner le SNC, presque en temps réel, sur l'état courant du système moteur et de lever les ambiguïtés possibles à chaque instant du mouvement sans être dépendant des feedbacks sensoriels. Les délais de traitements de l'erreur associée à la commande prévue s'en trouvent significativement diminués.

Les preuves expérimentales en faveur de l'existence des modèles internes prédictifs dans le contrôle moteur sont nombreuses (voir pour revue : Miall et Wolpert, 1996). La prédiction sensori-motrice peut être généralisée pour de nombreux systèmes effecteurs. Vercher et collaborateurs (2003) ont montré que la coordination entre l'œil et la main dans le cas d'un mouvement de poursuite d'une cible utilisait un modèle interne prédictif qui permet à l'œil de prédire les mouvements de la main. De la même manière, les modèles internes permettent au SNC de prédire les conséquences du mouvement du bras pour réguler correctement la force de préhension (Flanagan et al., 1993; 1997).

3.3 *Modèle hybride du contrôle moteur*

A la fin des années 1990, deux théories du contrôle moteur s'opposent. La première s'appuie sur la relative lenteur des feedbacks sensoriels évoquée dans le paragraphe précédent, et postule donc que les mouvements complexes sont intégralement programmés par le SNC à partir de l'intention de l'action et de l'état du système, et finalement que les feedbacks sensoriels n'interviennent qu'en toute fin de mouvement pour corriger les erreurs éventuelles (Plamondon et Alimi, 1997). La seconde théorie, quant à elle, émet l'hypothèse que le SNC analyse en temps réel l'erreur entre les positions successives de l'effecteur et de la cible, et corrige la commande motrice en conséquence (Hinton, 1984). Ces deux théories contradictoires possèdent chacune leurs limites : la première ne permet pas d'expliquer certaines corrections motrices intervenant au cours de l'exécution du mouvement ; la seconde ne rend pas compte de la relative lenteur des boucles sensorielles. Desmurget et Grafton (2000a) ont développé un « modèle hybride » (figure 4) du contrôle moteur permettant d'expliquer les données comportementales qui contredisaient l'une ou l'autre de ces théories. Leur modèle intègre à la fois l'utilisation d'une commande motrice programmée à partir de l'intention de l'action, de l'état du système sensori-moteur, et de l'environnement (modèle interne inverse), et l'utilisation des afférences sensorielles via le modèle

interne prédictif qui permet au SNC de prédire l'état « futur proche » du système à partir d'une copie de la commande motrice prévue ; et le cas échéant de générer des corrections motrices plus rapidement que sur la base des afférences sensorielles au cours de l'exécution du mouvement.

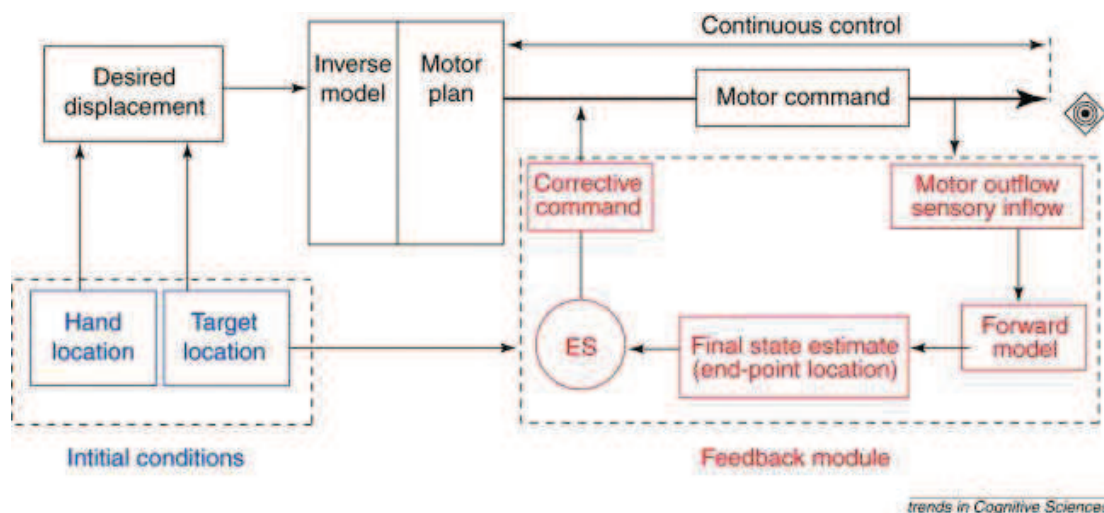


Figure 4 : Modèle hybride simplifié, rendant compte de l'utilisation d'un modèle interne prédictif dans le contrôle continu des mouvement de la main (d'après Desmurget et Grafton, 2000).

3.4 Adaptations des modèles internes à de nouvelles conditions

Le système moteur subit de nombreux changements au cours de la vie (développement/croissance, vieillissement, pathologies). Il est, de plus, soumis à diverses perturbations, qu'elles proviennent de l'environnement comme la microgravité qui a été grandement utilisé dans cette thèse, ou de pathologies survenant aux différentes périodes de la vie. Ces contraintes majeures imposent aux modèles internes qu'ils soient adaptables. Wolpert et Kawato (1998c) ont proposé un système modulaire basé sur l'utilisation de multiples paires de modèles inverses et prédictifs. Ce modèle possède trois avantages. Premièrement, cette approche modulaire permettrait un codage efficace des différents objets ou environnements avec et dans lesquels nous interagissons. Chaque paire de modèles inverse et prédictif produit une commande motrice particulière et adaptée aux circonstances. Deuxièmement, l'utilisation d'un système modulaire

permettrait au SNC d'apprendre de nouveaux modules correspondant à des contextes nouveaux, indépendamment des précédents modules déjà appris. En d'autres termes, si le SNC possédait un module correspondant à une tâche donnée dans un contexte particulier, et que cette tâche devait être effectuée dans un nouveau contexte, alors le système modulaire permettrait d'apprendre un nouveau module au lieu de modifier le module existant pour l'adapter à ce nouveau contexte. Enfin, de nombreuses situations peuvent être considérées comme des combinaisons d'expériences de contextes déjà vécus. En modulant la contribution des sorties de plusieurs modèles inverses pour obtenir une commande motrice finale, un grand répertoire de comportements peut être ainsi généré. La possibilité de ce genre de modularité a été mise en évidence par des travaux expérimentaux sur l'adaptation des sujets à des champs de forces (Shadmehr et Mussa-Ivaldi, 1994), ainsi que par des travaux sur la distorsion prismatique (Ghahramani et Wolpert, 1997).

3.5 Structures cérébrales des modèles internes

De nombreux travaux apportent des vues différentes sur la localisation des modèles internes dans le SNC. La localisation anatomique des structures impliquées dans le stockage des représentations internes n'est pas clairement déterminée et l'ensemble des études d'imagerie cérébrale et d'électrophysiologie mettent en évidence l'activation de nombreuses régions cérébrales : cervelet, cortex pariétal, cortex frontal, aires motrices primaires et supplémentaires, cortex somatosensoriel primaire.

Les données cliniques révèlent la participation des aires postpariétales et des aires prémotrices dans le contrôle d'action d'orientation d'objet (Jeannerod, 1994b; Sakata et Taira, 1994). Le contrôle prédictif de la force de préhension relative à l'identification des propriétés physiques intrinsèques de l'objet impliquerait les voies dorsales du cortex strié au cortex somatosensoriel primaire (SI) et le lobe pariétal postérieur (Goodale et Milner, 1992). Ces aires recevraient, intégreraient, et traiteraient

les informations somatosensorielles (vision, proprioception, toucher) nécessaires dans la régulation fine de la force de préhension durant les actes de manipulation. Il a été montré que la désactivation des neurones de l'aire 2 de SI provoque des déficits dans la régulation de la force de préhension (Hikosaka et al., 1995).

Le cervelet semble également être une structure clé dans le calcul de l'erreur sensori-motrice. Des études cellulaires sur le fonctionnement spécifique du cervelet ont révélées que cette structure sous-corticale pourrait jouer un grand rôle dans la production d'un signal d'erreur sensori-motrice (voir pour revue : Ramnani, 2006). Différentes études électrophysiologiques ont particulièrement montré que les cellules de Purkinje pourraient être impliquées dans l'élaboration de l'erreur sensori-motrice. Ces cellules émettent des décharges complexes lorsqu'elles reçoivent en entrée des conséquences sensorielles imprévues (Gilbert et Thach, 1977; Kitazawa et al., 1998). Ces décharges spécifiques pourraient être à l'origine du signal d'erreur sensori-motrice.

Cette hypothèse s'est confirmée et renforcée par les nombreuses études portant sur les populations de patients atteints de lésions du cervelet. Les résultats de ces études cliniques confirment le rôle fondamental de cette structure dans le calcul de l'erreur sensori-motrice et l'actualisation des modèles internes (Blakemore et al., 2001; Kawato et Wolpert, 1998; Wolpert et al., 1998a; Wolpert et Kawato, 1998b). Il a été montré que la capacité d'adaptation motrice « essai par essai » est significativement altérée chez les patients présentant des lésions cérébelleuses (Morton et Bastian, 2006b; Nowak et al., 2002; 2007; Smith et Shadmehr, 2005). Cette détérioration illustre la diminution de l'efficacité de la prise en compte du signal d'erreur par le SNC lors de la génération de la nouvelle commande motrice. Cette altération a été mise en évidence par Morton et Bastian (2006a) dans une étude portant sur l'adaptation de patients cérébelleux lors d'une tâche de locomotion. Le cervelet est impliqué dans le contrôle réactif et prédictif des mouvements et, à ce titre, a été considéré comme agissant comme un modèle inverse. Les études de Schmitz et

collaborateurs (2005a) et de Jenmalm et collaborateurs (2006) ont mis en évidence l'implication du cervelet, ainsi que du cortex pariétal et du cortex moteur dans des tâches de soulèvement d'objet, particulièrement lors d'une discordance entre les feedbacks sensoriels prédits et réels. Schmitz et collaborateurs (2005b) ont également mis en évidence que la mise à jour des représentations internes de l'objet impliquerait des voies fronto-pariétales. L'aire 44 du cortex préfrontal serait le siège des représentations de l'objet.

Cette diversité de structures cérébrales témoigne de la complexité du fonctionnement des modèles internes. Une complexité qui s'explique par la nécessité d'une intégration multimodale permettant aux modèles internes de prendre connaissance de l'état du système (posture, schéma corporel, propriétés physiques de l'environnement, représentation de l'objet), de la localisation de la cible, etc. Ces informations seront ensuite prises en compte pour produire une commande motrice à partir de laquelle le SNC prédit les conséquences sensorielles du mouvement et corrige les erreurs éventuelles. L'implication d'aires cérébrales sensorielles, somatosensorielles, et motrices est donc nécessaire au fonctionnement des modèles internes. Ainsi, pour toutes ces raisons, il serait illogique d'attribuer aux modèles internes une aire cérébrale unique.

4 Imagerie motrice

L'imagerie mentale est un concept général auquel appartient l'imagerie motrice. Le principe de l'imagerie mentale est que le SNC est capable de générer des processus internes permettant de créer et traiter cognitivement des objets ou des événements absents du champ perceptif. Nous pouvons créer des images mentales à partir de chacune des modalités perceptives accessibles. L'imagerie motrice est la simulation interne d'un mouvement, d'une posture, ou d'une série d'actions motrices, sans mobilisation simultanée des segments et des muscles nécessaires lors de son exécution.

Dans le domaine de la cognition motrice humaine, il a été mis en évidence que la simulation mentale d'une action utilisait sur les mêmes représentations motrices que celles utilisées lors de l'exécution de cette même action. Cette simulation interne est une représentation de l'avenir, qui comprend l'objectif de l'action, les moyens nécessaires pour atteindre cet objectif, et ses conséquences sur l'organisme et le monde extérieur (Jeannerod, 2001b). La simulation et l'exécution de l'action représentent donc un continuum, de telle sorte que chaque action exécutée ouvertement implique l'existence d'une simulation, alors que l'action imaginée ne se traduit pas nécessairement en une action exécutée. La théorie de simulation (Decety et Jeannerod, 1995b; Jeannerod, 2001a) postule que les actions imaginées *sont* des actions, mais ne sont simplement pas exécutées. Cette théorie prédit donc une similarité, en terme de substrat neural, entre l'état cérébral sous-tendant l'action simulée et l'état cérébral sous-tendant l'exécution de l'action.

4.1 Etudes psychophysiques

Les résultats comportementaux, accumulés depuis les années 1990, montrent que les actions imaginées conservent les mêmes caractéristiques temporelles que l'action réelle correspondante quand celle-ci est exécutée (Decety et al., 1989). De même, les régularités temporelles qui sont observées dans les actions exécutées sont maintenues dans les actions imaginées. A titre d'exemple, une tâche de pointage sur des cibles de tailles variables, lorsqu'elle est simulée mentalement, suit les mêmes contraintes (par exemple, la loi de Fitts) que lors de l'exécution réelle de cette tâche sur les mêmes cibles (Sirigu et al., 1995). Cette similitude temporelle devient encore plus évidente dans les opérations mentales non conscientes. C'est le cas par exemple lorsqu'on demande simplement au sujet de faire une estimation de la faisabilité d'une action, comme déterminer si des objets, placés à différentes orientations, sont aisément saisissables. Le temps mis par le sujet pour donner la réponse est fonction de l'orientation de l'objet, ce qui suggère que le sujet doit déplacer mentalement son bras dans une position appropriée avant que la réponse puisse être donnée. En effet, le temps de faire cette estimation est très proche du temps pris pour atteindre et saisir un objet placé avec une même orientation (Frak et al., 2001). Il n'est donc pas surprenant que l'imagerie motrice soit l'un des premiers paradigmes pour lesquels il a été supposé l'implication des mécanismes neuronaux similaires à ceux ayant lieu au cours de l'action réellement exécutée (Jeannerod, 1994a; 1997).

Une autre catégorie d'actions simulées concerne l'observation d'actions effectuées par d'autres individus, comme si l'observateur utilisait la stratégie implicite de se mettre « dans la peau de l'agent. » À l'heure actuelle, ce concept, et ses conséquences sur le comportement, sont considérés comme équivalents au « mind reading », i.e. la capacité pour un individu de comprendre et prédire le comportement de ses congénères. L'une des explications proposées pour le *mind reading*, c'est qu'il représente une tentative de reproduire et de simuler l'activité mentale de l'autre agent. En d'autres termes, l'action observée activerait, dans le cerveau de l'observateur, les mêmes mécanismes qui

seraient activés, que l'action fut exécutée ou imaginée par l'observateur (Gallese et Goldman, 1998). Outre sa fonction «sociale», l'observation de l'action correspond aussi à la simulation du contenu «technique» de l'action, avec pour conséquence une formidable capacité d'apprentissage.

4.2 Structures cérébrales communes à la simulation et l'exécution de l'action

Les substrats neuronaux sous-tendant à la fois la simulation et l'exécution de l'action ont été mis en évidence grâce aux techniques de neuroimagerie. Comme le prédisait la théorie de la simulation, l'imagination et l'exécution de l'action partagent un même réseau cérébral central (de l'anglais, *core network*) bien que chaque type de simulation mentale de l'action possède une signature, en terme d'activités cérébrales, qui lui est propre (Jeannerod, 2001e). L'activité du système moteur est un pré requis de la théorie de la simulation : c'est ce qui donne à la simulation sa valeur d'*action*.

Des études en IRM fonctionnelle ont clairement démontré que les activations observées dans le cortex moteur primaire lors de la contraction d'un groupe de muscles sont également observées lors de la simulation mentale d'un mouvement impliquant ce même groupe de muscles (Roth et al., 1996). Il semblerait que les activations enregistrées dans le cortex moteur primaire lors de la simulation mentale d'une action soient supérieures d'environ 30% à celles observées lors de l'exécution. Cette différence ne se retrouve pas systématiquement chez tous les sujets (Gerardin et al., 2000d). Si le cortex moteur primaire est actif, à la fois lors de l'exécution et de l'imagination d'une action, alors cette activité devrait avoir une influence au niveau des motoneurones. Cette hypothèse a été testée et validée par Fadiga et collaborateurs (1995; 1999) en mesurant directement l'excitabilité cortico-spinale à l'aide de la stimulation magnétique transcrânienne (TMS) du cortex moteur primaire. Ces études ont montré que les potentiels évoqués moteurs mesurés dans le

fléchisseur de l'index étaient augmentés lorsque le sujet simulait une flexion de l'index, alors que ceux mesurés dans le muscle antagoniste restaient inchangés.

La génération de sorties motrices par le système moteur implique également une activation concomitante du système végétatif. Le système sympathique est activé lors de la préparation motrice afin d'anticiper les changements métaboliques dus à l'activité musculaire. Ces effets, tels que, l'augmentation du rythme cardiaque (Decety et al., 1993), l'accélération du rythme respiratoire corrélée à l'intensité de l'effort (Wuyam et al., 1995) ont été observés lors de la simulation mentale de l'action. Ce dernier effet a également été mis en évidence chez des sujets observant un athlète s'entraînant sur un tapis de course. Là encore, l'accélération du rythme respiratoire augmentait en fonction de la vitesse de la course (Paccalin et Jeannerod, 2000).

Les ganglions de la base sont aussi des structures activées lors de l'imagination de l'action. Cependant, l'exécution et l'imagination de l'action activent différentes parties du striatum (Gerardin et al., 2000c). Durant l'exécution d'une action, c'est le putamen qui est actif, ceci sûrement en raison de son implication dans les boucles sensorimotrices cortico-corticales. Lors de l'imagination d'une action, c'est le noyau caudé qui est actif, ce dernier étant impliqué dans une boucle plus cognitive.

L'activation du cervelet lors de la simulation mentale de l'action est un phénomène congruent avec l'activation du système cortico-spinal évoqué plus haut. Ces deux systèmes sont étroitement liés d'un point de vue fonctionnel lors de l'exécution de l'action. Plusieurs études ont montré que le cervelet était effectivement actif lors de l'imagination d'une action (Ryding et al., 1993) ainsi qu'au cours de l'observation d'une action (Grafton et al., 1996a).

Parmi les différentes structures cérébrales déjà évoquées, l'activation du cortex prémoteur (aire 6) lors de la simulation mentale de l'action fut la plus évidente. Quel que soit le paradigme de

simulation mentale, l'imagination de l'action active de larges régions prémotrices, notamment les parties ventrale et dorsale de l'aire 6 (Decety et al., 1994b). Lors de l'observation de mouvements de la main, on observe une activation du cortex prémoteur, principalement dans sa partie ventrale (Decety et al., 1997; Grafton et al., 1996b; Iacoboni et al., 1999; Rizzolatti et al., 1996). Buccino et collaborateurs (2001a) ont montré que les activations du cortex prémoteur respectaient une organisation somatotopique qui était fonction de la partie du corps engagée dans l'action observée. L'aire motrice supplémentaire (SMA) est également activée à la fois lors de l'exécution et de l'imagination de l'action (Gerardin et al., 2000b; Grafton et al., 1996c; Lotze et al., 1999). L'activation observée dans la SMA lors de l'imagination d'une action est légèrement plus rostrale que lors de l'exécution de cette même action.

Enfin, ce sont les activations observées dans les aires corticales associatives (cortex pariétal postérieur et cortex préfrontal) qui ont constitué le socle fondamental de l'étude des substrats neuronaux de la théorie de la simulation motrice. En effet, les études précédemment citées (Buccino et al., 2001b; Decety et al., 1994a; Gerardin et al., 2000a; Grafton et al., 1996d) ont montré des activations dans le cortex pariétal postérieur et le cortex préfrontal lors de l'exécution et de l'imagination de l'action. Or, à la même époque, des neurones prémoteurs aux propriétés particulières sont mis en évidence chez le singe : il s'agit des neurones miroirs (Rizzolatti et Craighero, 2004)

4.3 Action/observation : les neurones miroirs

La découverte des neurones miroirs dans les années 1990 est le fait de l'équipe italienne de Giacomo Rizzolatti (Rizzolatti et Craighero, 2004). C'est dans le cerveau de singes macaques que cette équipe a découvert une classe de neurones prémoteurs qui déchargent à la fois quand le singe effectue une action orientée vers un but avec la main et quand il observe d'autres individus (singes

ou humains) exécutant des actions similaires (di Pellegrino et al., 1992; Gallese et al., 1996). Ces neurones sont situés, chez le singe, dans deux régions réciproquement connectées : l'aire F5 et un secteur du cortex pariétal postérieur. Ces neurones, appelés « neurones miroirs » sont activés lors de l'observation d'une action de la main avec un objet et durant l'exécution de cette même action. Ils sont également activés lorsque la phase finale de l'interaction main-objet est cachée (Umiltà et al., 2001). Certains neurones miroirs sont activés à la fois par l'exécution, l'observation visuelle, mais aussi par le son produit par l'action (Kohler et al., 2002). Outre les neurones miroirs rattachés à la main, Ferrari et al. (2003) ont découvert une autre population de neurones miroirs répondant à l'exécution et à l'observation de mouvements de la bouche. Ces neurones se trouvent actifs lors de l'exécution et de l'observation d'actions de transit ou d'ingestion (saisir, mordre, lécher, etc.). L'activité « miroir » de ces neurones coderait donc le but de l'action quelle que soit la modalité sensorielle ou l'effecteur mis en jeu (voir pour revue : Rizzolatti et Craighero, 2004).

Le cortex prémoteur et le cortex préfrontal semblent être les substrats neuronaux qui, chez l'humain, participent au mécanisme miroir. Le cortex préfrontal dorsolatéral est connu pour être impliqué dans la préparation de l'action, quand une décision doit être prise s'agissant du choix du doigt à bouger ou encore quand initier un mouvement (Frith et al., 1991). Le cortex pariétal postérieur est, quant à lui, le locus supposé de stockage et/ou de génération des représentations internes de l'action. En raison des nombreuses informations visuelles et somatosensorielles qu'il intègre, le cortex pariétal postérieur semble adapté pour encoder les aspects techniques de l'action qu'implique la simulation mentale de l'action, tels que transformer les coordonnées spatiales d'un objet depuis le référentiel rétino-centrique vers un référentiel égocentré, ou encore traiter les contraintes associées à cet objet.

5 Perception du mouvement humain

Concernant leur capacité à repérer les prédateurs en perpétuel mouvement, les êtres humains ne font pas exception dans le règne animal. Cette aptitude perceptive s'est développée au cours de l'évolution pour que les individus survivent face à ce danger permanent. Les êtres humains sont donc des êtres éminemment visuels, doués pour percevoir et reconnaître leurs congénères et *in fine* comprendre, interagir, et prédire le comportement de leurs semblables.

5.1 Généralités

Le SNC perçoit notre environnement à travers plusieurs canaux sensoriels et les afférences sensorielles multimodales sont intégrées et traitées pour construire une représentation interne de l'environnement. Le système visuel est, chez l'être humain, la voie perceptive prépondérante dans ce processus. Notre système visuel est sensible à la netteté, à la résolution, aux contrastes et aux mouvements. Il est capable de s'adapter de façon performante pour restituer le flux d'informations en une image rétinienne représentant notre environnement perceptif. Une caractéristique particulière du système visuel, qui rejoint ce qui est évoqué dans le premier paragraphe de ce chapitre, est sa capacité à reconnaître le mouvement humain (MH). L'étude du mouvement s'est véritablement développée au 19^e siècle grâce à l'invention de la photographie. A l'aide de cette technique, les photographes et les scientifiques de l'époque, parviennent à décomposer le mouvement en une succession d'images illustrant les différentes phases du mouvement. C'est Etienne-Jules Marey (1830-1904) qui invente le concept de « prise de vue en rafale » à l'aide d'un dispositif : le chronophotographe à plaque fixe. Pour palier à un problème technique (les images successives sont sur-imprimées sur la même image) Etienne-Jules Marey a l'idée de photographier dans un environnement obscur des acteurs vêtus d'une combinaison noire dotée de marqueurs incandescents attachés aux principales articulations. Grâce à ce dispositif, Etienne-Jules Marey est le premier à

développer une technique d'analyse du mouvement qui sera reprise et optimisée presque 100 ans plus tard (figure 5).

Méthodes d'hier et d'aujourd'hui...

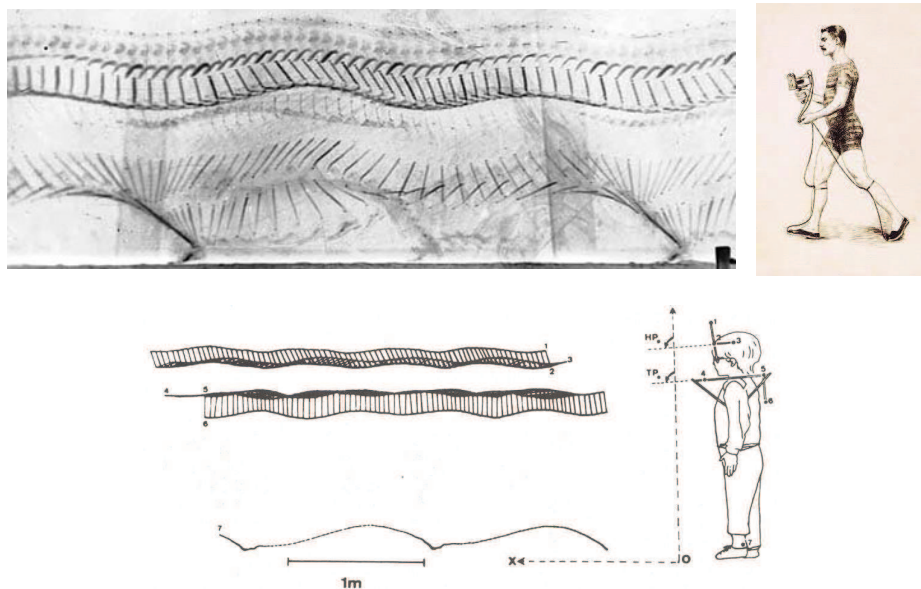


Figure 5 : Photographie de mouvement biologique par E. J. Marey en 1884 (en haut), et exemple de graphique reprenant le même principe pour l'analyse de la posture chez l'enfant (en bas) (L'enfance du mouvement, Assaiante 2006).

En effet, en 1973, le psychologue suédois Johansson développe la technique des points lumineux animés (de l'anglais *point-light displays*) (Johansson, 1973). Cette méthode est similaire à celle d'Etienne-Jules Marey : des marqueurs réfléchissants sont placés sur les principales articulations d'un acteur, les déplacements de ces marqueurs sont enregistrés à l'aide de caméras, et finalement le mouvement est restitué sous forme de points lumineux. Johansson remarque que la configuration statique de cette configuration de points ne permet pas de produire l'impression d'une forme humaine ; les sujets ne percevant qu'un ensemble discontinu et insignifiant de points. En revanche, dès que les points sont présentés en mouvement les sujets reconnaissent instantanément une forme humaine et sont capables d'identifier les actions du personnage en point lumineux. Le

mouvement est donc la source de l'*animation*, au sens littéral : du latin *anima* qui signifie « âme ». L'*animation* est donc littéralement le fait de « donner une âme », de rendre vivant une forme.

5.2 Mécanismes de la perception du MH

Le modèle en points lumineux de Johansson permet, à partir d'une représentation minimaliste de la forme humaine, d'isoler la cinématique du MH. Il a été montré au travers de nombreuses études que la cinématique du MH est porteuse d'informations beaucoup plus complexes que la simple signification de l'action. En effet, plusieurs études ont montré que des sujets adultes étaient capables de reconnaître facilement l'identité et le genre des acteurs uniquement à partir de vidéos en points lumineux (Cutting et Kozlowski, 1977; Kozlowski et Cutting, 1977; Pollick et al., 2005b). De la même façon, à partir de vidéos en points lumineux, les sujets sont capables d'identifier la nature des actions réalisées (Dittrich, 1993), ainsi que certaines caractéristiques fines du mouvement comme la force développée par l'acteur pour soulever un objet (Shim et al., 2004), les états émotionnels (Pollick et al., 2001a), et finalement la signification d'interactions sociales (Centelles et al., 2011b).

La perception du MH est une capacité robuste du SNC. La perception du MH reste efficace en dépit de perturbations psychophysiques comme flouter les points, varier la position des points d'une séquence à l'autre, modifier la fréquence spatiale des points ou le contraste et la profondeur du champ du MH (Ahlstrom et al., 1997; Casile et Giese, 2006a; Lu et al., 2006). La perception du MH est également possible lorsque celui-ci est présenté dans un « nuage de points » (bruit de fond dynamique) (Pinto et Shiffrar, 1999; Thurman et Grossman, 2008).

En revanche, la perception du MH est orientation-dépendante. Lorsque le MH est présenté à l'envers, renversé de 180° (de l'anglais, *upside-down*), sa perception est fortement altérée (Sumi,

1984). Ce n'est cependant pas le cas si le sujet est placé la tête en bas et observe du MH présenté à l'endroit (Troje, 2003). Dans ce cas, le sujet perçoit sans difficulté du MH mais le perçoit inversé. Il semble donc que la perception du MH soit indépendante des informations égocentriques (position du sujet) mais plutôt dépendante de l'orientation spatiale du MH. Dans le cas de MH faussement inversé (lorsque le personnage marche sur les mains par exemple), la perception du MH est possible mais avec une efficacité moindre que si la locomotion est réalisée normalement sur les pieds (Shipley, 2003). Cet effet d'inversion dont il est question n'est pas diminué lorsque le sujet est informé au préalable que le MH lui sera présenté à l'envers (Pavlova et Sokolov, 2000). La rotation mentale n'est donc pas suffisante pour surmonter l'effet d'inversion. Néanmoins, les performances peuvent être améliorées si l'inversion du MH est couplé à des indices contextuels (Pavlova et Sokolov, 2003).

L'effet d'inversion a été attribué à un déficit dans le traitement global de l'information (Reed et al., 2003). En effet, si la perception du MH est perturbée lorsque le MH est présenté à l'envers, il semble correct de penser que la perception d'une forme humaine (aspect global) est perturbée alors que les mouvements individuels des points (aspect local) respectent une cinématique humaine. Or une étude menée par Troje et Westhoff (2006b) montre que la perte de la forme humaine n'est pas la seule responsable de la diminution des performances dans l'effet d'inversion. Pour ce faire, les auteurs ont utilisé des MH désorganisés (de l'anglais, *scrambled motion*) dans lesquels le mouvement de chaque point est conservé localement mais la trajectoire est modifiée aléatoirement. Malgré la perte de la forme humaine dans ces stimuli, les sujets étaient capables de déterminer le sens de la locomotion du MH ou de mouvements biologiques (de chat et de pigeon). Leurs résultats tendent à prouver que les mouvements des pieds (ou des pattes) fournissent suffisamment d'information locale pour réussir l'épreuve en utilisant uniquement ces points. Ainsi, les traitements locaux seraient responsables de la détection du MH, et le mouvement du pied serait un indice majeur pour détecter le MH. La raison de cette spécificité se trouverait dans notre position d'être vertébré

soumis aux lois de la gravité. Troje et Westhoff (2006c) proposent donc l'existence d'un filtre visuel capable de sélectionner les caractéristiques du mouvement biologique, assurant notre capacité à détecter la présence d'autres animaux terrestres articulés. Ce système se développerait grâce à l'expérience visuelle ou par héritage phylogénétique.

5.3 *Expérience visuelle vs. Couplage perception-action*

L'étude des remarquables capacités du système visuel à percevoir du MH a donné naissance à deux théories opposées, chacune visant à expliquer les fondements de la perception du MH. Ces deux théories qui s'affrontent sont l'hypothèse de l'expérience visuelle, et celle du couplage de la perception et de l'action.

Selon la théorie de l'expérience visuelle, la sensibilité du système visuel pour la perception du MH s'expliquerait par la fréquence élevée de ce type de mouvement dans l'environnement social des êtres humains. Plusieurs études chez le nourrisson et l'enfant ont tenté d'examiner l'apport de l'expérience visuelle dans la perception du MH. A l'aide d'un protocole de préférence visuelle chez des nourrissons âgés de deux et quatre mois, Fox et McDaniel (1982) ont mis en évidence que les nourrissons de quatre mois fixent d'avantage des animations présentant du MH que celles présentant des mouvements aléatoires. La sensibilité au MH semble donc émerger à partir de l'âge de quatre mois. A noter que, comme chez le sujet adulte, cette sensibilité est affectée par l'effet d'inversion (Fox et McDaniel, 1982). A cinq mois, les nourrissons sont capables de discriminer un MH qui présente une perturbation dans la symétrie du corps (spatiale ou temporelle) (Bertenthal et al., 1987a; Booth et al., 2002b). Chez les nourrissons âgés de huit mois, les enregistrements de potentiels évoqués lors de la sensibilité au MH sont similaires à ceux de l'adulte (Hirai et Hiraki, 2005b; Hirai et Hiraki, 2005a; Reid et al., 2006). Ces résultats montrent une maturité précoce des régions cérébrales, notamment pariétales, sur lesquelles reposent les processus centraux de la sensibilité au

MH. Enfin, les enfants obtiennent des performances proches de celles de l'adulte dans une tâche de reconnaissance active du MH à l'âge de trois ans, le plafond des performances étant atteint à l'âge de cinq ans (Pavlova et al., 2001). L'ensemble de ces données expérimentales renforcent l'idée que l'expérience visuelle est nécessaire à la perception du MH mais ne permettent pas de savoir véritablement si cette sensibilité est sous-tendue par l'expérience visuelle ou une capacité intrinsèque du système visuel.

Une étude récente, menée chez le nouveau-né âgé de 10 heures à deux jours, est venue invalider la théorie de l'expérience visuelle (Simion et al., 2008a). Cette étude utilisait du mouvement biologique (MB) de poule en points lumineux et non pas du MH pour s'affranchir de la forme humaine. A l'aide d'un protocole complexe utilisant à la fois un paradigme de préférence visuelle sur un groupe et un paradigme de préférence spontanée sur un second groupe de nouveaux-nés, les auteurs de cette étude ont démontré que la sensibilité visuelle pour le MB est une capacité innée plutôt qu'acquise. Enfin, sur un troisième groupe de nouveaux-nés, les auteurs ont testé l'effet d'inversion et ont montré que les nouveaux-nés passaient plus de temps à regarder le MB à l'endroit que le MB à l'envers. La perception du MB est donc innée et dépendante de l'orientation. Ces travaux récents apportent ainsi la preuve expérimentale que le système visuel est prédisposé à percevoir du MB sans aucune expérience préalable.

Si la sensibilité au MB est innée, la perception et la reconnaissance visuelle du MH doivent néanmoins nécessiter des représentations sensori-motrices, élaborées au cours de la vie, pour permettre une identification fine des caractéristiques des actions perçues (Assaiante, 2012). L'autre théorie, celle du couplage perception-action, fait l'hypothèse de mécanismes centraux pour attester d'un lien fonctionnel entre les représentations sensorielles sollicitées lors de la perception d'une action et les représentations motrices utilisées lors de la planification de l'action (Decety et Grezes, 1999; Rizzolatti et Craighero, 2004). Une étude, menée par Jacobs et collaborateurs (2004a), a testé

la capacité des sujets à catégoriser efficacement des MH possibles et des MH impossibles (présentés dans le sens de lecture à l'envers, de l'anglais *backward*) sur la base de différentes vitesses de locomotion. Ces auteurs ont mis en évidence que les performances des sujets étaient meilleures avec des MH réalisables selon les lois de la biomécanique du corps soulignant le lien étroit qui existe entre les systèmes visuel et moteur. Dans la même veine, Casile et Giese (2006b) ont testé cette hypothèse du couplage perception-action en demandant à des sujets d'identifier des MH avant et après apprentissage moteur. Les stimuli étaient de vidéos en points lumineux représentant un personnage en train de marcher. Les auteurs présentaient différentes scènes de locomotion dont les phases du cycle étaient modulées (coordination particulière des balancements des bras et des jambes). Les sujets effectuaient la tâche avant et après avoir appris, les yeux fermés, certaines de ces modulations de la marche. Les résultats montrent que les sujets sont plus performants pour reconnaître des MH lorsqu'ils ont acquis le programme moteur permettant de le réaliser. Cette étude démontre que l'acquisition d'un programme moteur non familier permet une amélioration de son analyse visuelle.

5.4 Substrats neuronaux sous-tendant la perception du MH

Les travaux qui ont exploré les corrélats neurophysiologiques de l'observation d'une action ont initialement porté sur le primate. A l'aide de techniques d'électrophysiologie, il est possible d'étudier une population de neurones ou des cellules individuelles en réponse à la perception visuelle de mouvements réalisés par d'autres primates. Ces enregistrements ont permis de mettre en évidence une activité neuronale spécifique de l'analyse visuelle du mouvement du corps dans le sillon temporal supérieur (STS), région d'intégration polysensorielle (Perrett et al., 1985). Cette population de neurones est également active lors de la présentation statique d'un corps qui paraît en mouvement (mouvement implicite), ce qui suggère que les neurones du STS sont sensibles à la perception de l'action (Jellema et Perrett, 2003). Les différentes propriétés du STS, et de certaines populations

spécifiques du STS, ont permis aux neurophysiologistes de conclure que le STS était une région permettant l'analyse visuelle de l'action intentionnelle (Jellema et al., 2000).

Des études en IRM fonctionnelle chez l'homme ont permis de confirmer le rôle du STS (dans sa partie postérieure) dans l'observation du MH (Bonda et al., 1996; Grossman et al., 2000). L'activité du STS est non seulement spécifique du MH mais surtout de la relation entre le mouvement observé et le contexte dans lequel il se produit. En effet, le STS est activé au cours de la présentation visuelle d'une action, mais aussi lorsque la partie finale de l'action est cachée et ne peut donc être vue dans son intégralité (Saxe et al., 2004). Le fait de présenter le son produit par une action entraîne également le recrutement du STS postérieur (Barraclough et al., 2005; Bidet-Caulet et al., 2005). En conséquence, le STS apparaît comme une région d'intégration multisensorielle primordiale dans la perception et l'analyse visuelle du MH.

5.5 Perception du MH, représentations internes, et système des neurones miroirs

L'importance du couplage de la perception et de l'action est particulièrement mise en évidence dans certaines études étudiant le rôle de l'expertise motrice dans la perception du MH. En effet, le couplage entre la perception et la réalisation d'une action est contraint par les compétences et les capacités motrices de l'observateur. En d'autres termes, une personne ne possède pas les mêmes aptitudes motrices qu'une autre et ce, en fonction de l'expérience motrice acquise. Calvo-Merino et collaborateurs (2005a) ont exploré les réseaux cérébraux impliqués dans la perception d'actions demandant une expertise motrice élevée. Les sujets, des danseurs classiques professionnels et des capoeiristes, possédaient des répertoires moteurs respectifs très différents. Cette étude visait à identifier les aires cérébrales recrutées lorsque les danseurs classiques observaient des scènes de

capoeira, et inversement. L'hypothèse était que le système moteur des sujets devait être plus ou moins engagé en fonction des programmes moteurs individuels. Comme attendu, les réseaux fronto-pariétaux (MNS) ainsi que le STS sont supérieurement recrutés lorsque l'action perçue fait partie du répertoire moteur du sujet. Ces données expérimentales suggèrent que l'observateur entre en résonance ou simule les mouvements perçus sur la base des représentations internes de l'action.

Les études développementales sont également intéressantes lorsqu'il s'agit d'étudier le rôle du répertoire moteur dans la perception du MH. Le nourrisson à partir de six mois, pourtant limité dans son répertoire moteur, présente une activité fronto-pariétale lorsqu'il observe des actions dirigées vers un but (Nystrom, 2008a). A partir de 12 mois, le nourrisson prédit visuellement et activement le but d'une action réalisée par une personne dans la mesure où il oriente son regard sur la fin de l'action avant qu'elle ait eu lieu (Falck-Ytter et al., 2006). Entre deux et huit ans, les enfants présentent une réactivité corticale fronto-pariétale dans l'hémisphère gauche, dans une région correspondant au mécanisme miroir analogue à celle des adultes, spécifique de l'observation des MH en vidéo (Cochin et al., 2001; Martineau et al., 2008; Martineau et Cochin, 2003). Par conséquent, très tôt au cours du développement, le nourrisson semble solliciter des représentations de l'action qui lui permettent de comprendre une action intentionnelle.

Ainsi, la perception du MH semble être le résultat de la combinaison de deux mécanismes, l'un inné, l'autre acquis : un système visuel adapté à la perception du MB (mécanisme inné, de « bas niveau ») et des représentations internes sensori-motrices permettant l'analyse fine du MB (mécanisme acquis, de « haut niveau »). Les données expérimentales montrent que la perception du MH reposerait sur ces deux mécanismes mais qu'ils seraient différemment sollicités en fonction de l'exigence et de la complexité de la tâche. Watson et collaborateurs (2004) ont mis en évidence le rôle complémentaire des mécanismes de haut et de bas niveaux dans la perception du MH. Dans cette étude, les auteurs présentaient aux sujets un MH différent à chaque œil (paradigme de rivalité

oculaire). Chaque œil percevant une image différente, la perception du MH ne pouvait se faire, selon les auteurs, que par l'inhibition des processus de bas niveau (analyse de l'information brute de chaque œil). La perception du MH résulterait donc de l'intégration du traitement perceptif de haut niveau.

6 Questions posées

Au cours de cette thèse, nous nous sommes attachés à étudier les adaptations des représentations internes de l'action qui sous-tendent à la fois l'action et la perception de l'action. Pour ce faire, la microgravité, obtenue grâce aux vols paraboliques, a été l'outil commun et privilégié qui nous a permis d'étudier ces adaptations dans les trois expériences de cette thèse. Plus précisément, l'objectif de ces travaux de thèse a été d'étudier la contribution du vecteur gravité dans les représentations internes de l'action.

Dans la première expérience nous avons analysé l'orientation posturale de sujets en microgravité en fonction de leurs typologies perceptives respectives. L'objectif de cette expérience était de répondre aux questions suivantes :

- L'absence de gravité affecte-t-elle différemment l'orientation posturale des sujets selon qu'ils sont dépendants ou indépendants à l'égard du champ visuel ?
- Le lien précédemment établi entre stabilisation posturale et typologie perceptive en microgravité, obtenu par Viel et collaborateurs (2010), se retrouve-t-il dans l'orientation posturale ?

La deuxième expérience a été l'occasion de tester l'idéation motrice en microgravité. Les questions posées étaient les suivantes :

- La loi d'isochronie établie entre les durées d'un mouvement exécuté et le même mouvement imaginé est-elle respectée en microgravité ?
- Les représentations internes de l'action (modèles internes) s'adaptent-elles à très court terme (18 secondes) dans des conditions environnementales extrêmes ?

Enfin, dans la troisième expérience, nous avons exploré les aires cérébrales sélectivement activées, chez des sujets naïfs à la microgravité, lors de la perception de mouvements humains dont les caractéristiques étaient d'avoir été réalisé avec ou sans la gravité. L'objectif de cette étude était :

- D'étudier le rôle du vecteur gravité dans la perception visuelle du MH.
- D'étudier le rôle de l'expérience sensorimotrice dans la perception du MH.
- D'identifier les aires cérébrales recrutées lors de la perception du MH réalisé sans la gravité.

7 Matériel et méthodes

Dans ce chapitre, seront rapidement présentés les outils méthodologiques qui ont été au coeur des expériences constituant mes travaux de thèse : à savoir l'acquisition de données cinématiques, la microgravité, et l'imagerie cérébrale. Le détail de la méthodologie propre à chacune des trois expériences est présenté dans les articles scientifiques contenus dans la partie expérimentale de ce manuscrit.

7.1 Acquisition de données cinématiques

L'acquisition de données cinématiques de l'ensemble des expérimentations a été effectuée avec le système SMART d'analyse automatique du mouvement (BTS Bioengineering, Italie). Ce système d'acquisition est un système optoélectronique passif dont le principe est basé sur la détection de marqueurs rétro-réfléchissants (diamètre 10 mm) placés sur des points précis de l'anatomie du sujet. Les acquisitions ont été effectuées par quatre caméras émettant des flashes infrarouges ensuite réfléchis par les marqueurs. La réflexion infrarouge est aussitôt enregistrée par les caméras. Ces caméras possèdent un filtre à la lumière naturelle de telle sorte que seuls sont vus les marqueurs réfléchissant l'infrarouge. Ce système permet un traitement ultérieur des images dans les trois dimensions de l'espace. La fréquence d'acquisition du système était de 120 Hz, soit une image toutes les huit millisecondes environ. Les images recueillies sont ensuite traitées avec des logiciels spécifiques permettant d'analyser les déplacements linéaires des marqueurs ainsi que les déplacements angulaires des segments qu'ils définissent. La précision des mesures acquises avec le système ELITE est de $1/1500^{\text{ème}}$ du champ, soit dans notre cas une précision d'environ un millimètre, et de l'ordre du degré. Toutes les acquisitions cinématiques ont été réalisées avec succès dans les conditions exceptionnelles de vols paraboliques.

7.2 Microgravité

La microgravité est un outil fondamental dans la démarche scientifique, quel que soit le domaine d'application, de la physique quantique aux neurosciences. A partir du moment où la gravité intervient dans un phénomène particulier, la suppression du facteur g permet d'entamer une analyse dudit phénomène, que ce par exemple soit la mécanique des fluides ou le contrôle postural. La mise en place d'un protocole expérimental en microgravité peut se faire grâce à deux paradigmes principaux : les vols paraboliques, et les vols spatiaux.

Le principe des vols spatiaux est assez évident. Il s'agit d'envoyer un dispositif expérimental dans l'espace, que ce soit dans un satellite ou dans une station spatiale orbitaire. Le grand avantage de ce système est que l'effet de la microgravité peut être étudié à long terme (de quelques semaines à plusieurs mois). Selon le dispositif expérimental, il peut être automatisé ou bien manipulé par des astronautes, quand l'astronaute n'est pas lui-même le sujet de l'expérience.

Les trois expériences présentées dans ce manuscrit de thèse ont bénéficié directement de la microgravité fournie par les vols paraboliques. Cette technique permet d'étudier l'effet de la microgravité à court terme et constitue, à l'évidence, un préalable indispensable aux études de microgravité prolongée.

Les vols paraboliques consistent à placer un avion sur une trajectoire parabolique (en fait un « arc elliptique approximé localement ») pendant laquelle l'équipage (pilotes et ingénieurs de vol) agira sur les commandes de façon à annuler toutes les forces aérodynamiques s'appliquant sur l'appareil. La résultante globale de toutes les forces est réduite à la seule force d'attraction terrestre. Pendant tout le temps où cette configuration est maintenue, l'avion décrira une parabole pendant laquelle lui-même et tout ce qu'il transporte sera en état d'impesanteur ($g = 0 \pm 5 \cdot 10^{-2}$ g).



Figure 6 : Airbus A300 Zero-G au cours d'une parabole (tirée de <http://www.novespace.fr>)

Le CNES, qui a co-financé cette thèse, commande deux campagnes de vols paraboliques par an à la société Novespace (Bordeaux) qui possède et exploite l'Airbus A300 Zero-G (figure 6). Une campagne de vols parabolique est composée de trois vols. Au cours de chacun des vols, le pilote effectue 31 paraboles. Chaque parabole se décompose de la façon suivante (figure 7) : à partir d'une situation de vol en palier stabilisé à une altitude de 20 000 pieds (6 km d'altitude), le pilote cabre l'avion (gravité = +1,8 g) pendant vingt secondes jusqu'à atteindre une assiette positive de +45° et une altitude de 24 000 pieds (7,5 km). Le pilote procède alors à la manœuvre d'injection en parabole en poussant le manche jusqu'à annuler la portance exercée sur les ailes (incidence de portance nulle), pendant que l'ingénieur navigant réduit la poussée des moteurs afin d'équilibrer la traînée exercée sur l'avion. A l'issue de cette transition qui dure moins de cinq secondes, l'avion n'est plus soumis qu'à la seule force de gravitation terrestre et l'ensemble de ses occupants se retrouve en situation de chute libre pendant environ vingt-deux secondes (gravité = 0 ± 5.10^{-2} g). La trajectoire ainsi suivie est un arc de parabole semblable à la trajectoire des gouttes d'un jet d'eau pointé vers le ciel. Au sommet l'avion atteint une altitude de 28 000 pieds (8,5 km). Quand l'avion se retrouve de nouveau à l'altitude de 24 000 pieds en descente, le pilote redresse l'avion (gravité = +1,8 g) pendant vingt

secondes afin de revenir à une situation initiale de vol en palier stabilisé, permettant une nouvelle manœuvre de vol parabolique.



Figure 7 : décomposition de la trajectoire parabolique décrite par l'Airbus A300 Zero-G (tirée de <http://www.novespace.fr/fr,vol,technique.html>)

C'est donc au cours de vols paraboliques qu'ont été effectuées les expériences présentées dans cette thèse. Les deux premières expériences ont été réalisées directement dans l'avion. La troisième expérience, quant à elle, s'est déroulée au sol, au centre d'IRM fonctionnelle de la Timone (Marseille), mais a bénéficié directement des vols paraboliques puisque les vidéos utilisées comme stimuli dans cette expérience ont été enregistrées en microgravité.

Sujets en microgravité : Les deux premières expériences se sont déroulées à bord de l'Airbus A300 Zero-G. Au total, 28 participants adultes sains ont participé à ces expériences : 13 dans la première et 15 dans la seconde. Ces deux études ont été réalisées en conformité avec les lois sur l'expérimentation humaine (loi Huriet) avec l'accord du comité d'éthique local (Comité de Protection des Personnes Sud Méditerranée 1). Pour chaque étude, les personnes donnaient leur consentement libre et éclairé. En plus des règles standards d'éthique, la participation aux vols paraboliques nécessite d'être déclaré apte à la pratique d'une telle activité. Tous les sujets ont donc passé une visite médicale, équivalente au test Air Force Class III, auprès d'un médecin agréé en

médecine aéronautique. Tous les participants possédaient déjà une expérience des vols paraboliques. Enfin, pour prévenir le mal des transports, tous les sujets recevaient de la scopolamine avant les vols.

7.3 Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf)

L'imagerie par résonance magnétique (IRM), inventée au début des années 1970, a été une véritable révolution en biologie et en médecine grâce à la précision anatomique des images. L'IRM fonctionnelle (IRMf), dont l'invention date des années 1990, constitue une approche dynamique mesurant indirectement l'activité neuronale grâce aux variations de débit, de volume, et d'oxygénation du sang.

La méthode d'IRMf permet de mesurer des variations d'oxygénation sanguine locales liées à une tâche comportementale motrice, sensorielle et/ou cognitive afin de localiser les activations cérébrales. Cette méthode utilise un agent de contraste endogène, l'hémoglobine des hématies qui n'a pas les mêmes propriétés magnétiques selon qu'une molécule d'O₂ y est fixée (oxyhémoglobine) ou non (désoxyhémoglobine). Lors d'une activité cérébrale, la consommation d'oxygène augmente. Les molécules d'O₂ se dissocient donc de l'hémoglobine pour être livré aux tissus. La variation des concentrations veineuses en désoxyhémoglobine / oxyhémoglobine en réponse à l'activité cérébrale constitue un phénomène appelé la réponse BOLD (de l'anglais, Blood Oxygenation Level Dependant). La réponse enregistrée ou signal BOLD est communément appelé « réponse hémodynamique » (figure 8). Contrairement à l'activité synaptique qui en est à l'origine, la réponse hémodynamique corrélée à l'augmentation du débit sanguin local n'est pas immédiate en raison des résistances mécaniques des parois vasculaires. Elle atteint sa valeur maximale après 4 à 6 secondes, puis perdure une dizaine de seconde après l'arrêt de l'activité neuronale.

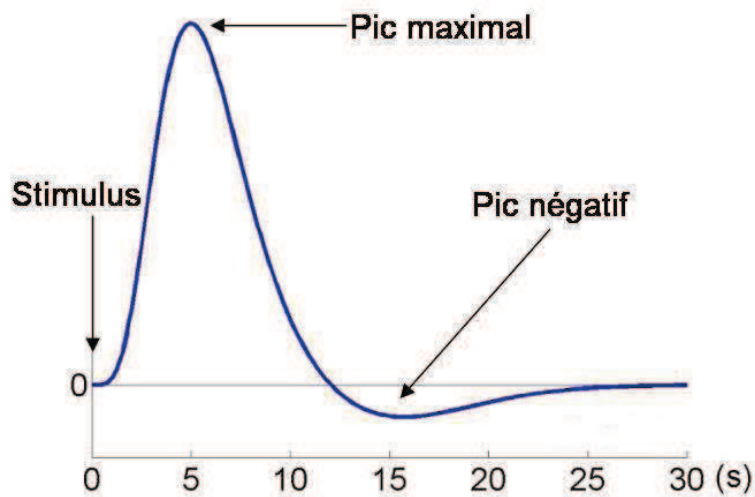


Figure 8 : Déroulement temporel de la réponse hémodynamique à l'apparition d'un stimulus (d'après CBU Imaging Wiki, <http://imaging.mrc-cbu.cam.ac.uk/imaging/CbuImaging>)

Afin de visualiser en temps réel les variations de concentration de désoxyhémoglobine au cours d'une activité cérébrale, la méthode d'IRMf doit répondre à des exigences d'acquisition d'images sur des temps très courts. Ceci est possible en utilisant un système de gradients de champ magnétique qui peuvent être inversés extrêmement rapidement. Ces séquences permettent la production d'échos multiples à partir du même signal initial. Ainsi, malgré un signal très faible, la détection est possible grâce à ce type d'acquisition appelé écho-planaire ou EPI. La résolution spatiale est habituellement comprise entre 3 et 4 mm et permet ainsi une localisation précise des activités cérébrales liées à la tâche comportementale. Enfin, l'IRMf est une technique totalement non invasive pour le sujet puisqu'elle est basée sur le suivi d'un traceur naturellement présent dans l'organisme. L'IRMf est aussi une technique non irradiante et non ionisante.

Il faut cependant tenir compte d'un élément fondamental pour interpréter les signaux d'activation, qui est la vascularisation. En effet, la vascularisation n'est pas répartie de façon homogène sur l'ensemble du cerveau. Certaines régions cérébrales sont davantage irriguées par des artères tandis que d'autres plutôt par des artérioles. Ces différences entraînent une hétérogénéité dans

la distribution du signal BOLD. Ainsi, il n'est jamais exclu qu'une partie du signal BOLD d'origine veineuse soit détecté à distance de la région cérébrale réellement recrutée. La limite fondamentale de l'IRMf tient surtout dans le fait que la réponse hémodynamique mesurée ne suit pas le déroulement temporel de l'activité cérébrale *per se*. En outre, les analyses statistiques reposent sur l'hypothèse *a priori* que la réponse hémodynamique est une fonction linéaire, admettant qu'une activité cérébrale donnée entraîne la même augmentation de débit sanguin local, quel que soit, le niveau de débit sanguin global. Un autre problème se pose quant aux populations de neurones inhibiteurs. En effet, ce qui est habituellement interprété comme une activation cérébrale dans les données en IRMf pourrait aussi signifier une augmentation de signal liée à un besoin métabolique accru d'une région cérébrale où l'activité neuronale est inhibitrice. Néanmoins il a été montré que l'inhibition ne conduirait pas à une augmentation du signal BOLD du fait 1) du nombre de neurones inhibiteurs inférieur au nombre de neurones excitateurs dans le SNC et 2) d'un moindre coût énergétique de la réponse inhibitrice (Waldvogel et al., 2000).

Malgré les limites susmentionnées qui peuvent être atténuées à l'aide d'une méthodologie adaptée, la méthode IRMf reste néanmoins un outil de recherche particulièrement puissant et pertinent. Ainsi la conception du design expérimental est une étape cruciale dans l'élaboration d'une étude en IRMf. Il s'agit, en effet, de transposer les hypothèses de travail dans un protocole expérimental adapté. C'est donc dès la conception du protocole que doivent s'intégrer les limites de la méthode IRMf pour s'affranchir le plus possible de ces dernières. C'est le cas notamment des contraintes temporelles de la réponse hémodynamique attendue. Le choix du design expérimental conditionne également les analyses statistiques envisagées pour répondre aux questions scientifiques. Le traitement statistique des images permet de mettre en évidence des régions cérébrales significativement activées dans une condition par rapport à une autre. L'analyse des données d'imagerie fonctionnelle est donc comparative. Le principe consiste à comparer le signal enregistré dans deux conditions A et B. Cette analyse est appelée contraste simple ou soustraction

simple. Dans notre cas, la comparaison de la condition A « mouvement humain exécuté en normogravité » (1G) avec la condition B « mouvement humain exécuté en microgravité » (0G) met en évidence les régions cérébrales qui ont subi une variation du signal BOLD dans la condition 1G par rapport à la condition 0G. Le contraste inverse renseigne quant à lui sur les régions cérébrales qui ont subi une variation du signal BOLD dans la condition 0G par rapport à la condition 1G.



Figure 9 : imageur Bruker 3-T MEDSPEC 30 / 80 AVANCE du Centre d'IRM fonctionnelle (INT, UMR 7289, CNRS - Aix Marseille Université).

L'étude en IRMf présentée dans cette thèse (*cf.* Partie expérimentale, troisième expérience) a été réalisée au Centre d'IRM fonctionnelle de l'Hôpital de la Timone (INT, UMR 7289, CNRS - Aix Marseille Université). Les images ont été acquises à l'aide d'un imageur corps entier de 3 Teslas de marque Images Bruker (Ettlingen, Allemagne) et de type 3-T MEDPEC 30 / 80 AVANCE, équipé d'une antenne « tête » circulaire polarisée (figure 9).

La procédure expérimentale, le prétraitement des images (correction des décalages temporels, correction du mouvement, recalage intermodalité, normalisation spatiale, et lissage spatial), et

l'analyse par cartographie statistique paramétrée seront présentés en détail dans le paragraphe *Material and methods* de la troisième expérience.

Sujets en IRMf : Cette étude a été réalisée en conformité avec les lois sur l'expérimentation humaine (loi Huriet) dans des locaux habilités pour les études en IRMf et avec l'accord du comité d'éthique local (Comité de Protection des Personnes Sud Méditerranée 1). Comme le prévoient les règles d'éthique standards, les personnes donnaient leur consentement libre et éclairé. 16 sujets adultes sains ont participé à l'étude en IRMf. 16 autres sujets ont participé à une étude comportementale (pour plus de détails voir le paragraphe *Material and methods* de la troisième expérience). Aucun des 32 sujets au total n'avait eu d'expérience de la microgravité. Tous les sujets avaient une vision normale ou corrigée et aucun antécédent médical, psychiatrique, ou neurologique contre-indiquant ou interdisant, la passation d'une IRM fonctionnelle.

8 Article 1 : IS VERTICAL POSTURAL ORIENTATION IN WEIGHTLESSNESS CORRELATED WITH THE SUBJECTS' PERCEPTUAL TYPOLOGY?

Pierre-Yves CHABEAUTI, Marianne VAUGOYEAU ✉, Christine ASSAIANTE

Published in *Gait & Posture*, 2010 Oct, 32(4), pp 586-591.

Received : 8 October 2009 / Accepted : 10 August 2010

Address:

UMR 7291 “Laboratoire de Neurosciences Cognitives”, Aix-Marseille Université, CNRS, Pôle 3C, 13331 Marseille, France.

Correspondance: Marianne VAUGOYEAU, Laboratoire de Neurosciences Cognitives, Pôle 3C, UMR 7291, Aix-Marseille Université et CNRS, Centre Saint Charles Case C, 3 place Victor Hugo, 13331 Marseille cedex 03, France.

E-mail: marianne.vaugoyeau@univ-provence.fr

8.1 Abstract

It was proposed to investigate whether the central nervous system is able to select the most appropriate reference frame for controlling subjects' vertical orientation in response to severe environmental constraints such as microgravity and support perturbations. The question addressed was whether the subjects, regardless of their perceptual typology, might be able to use the same visual reference frame to control their vertical orientation. Fifteen subjects were asked to perform a sit-to-stand (STS) task under microgravity. Subjects were seated on a chair with their feet fixed to a horizontal or forwards tilted support (20°). When the support was tilted the subjects' ankles were placed at an angle of 110°. Two main findings emerged from this study. First, in all the experimental conditions, the results obtained showed that the subjects' controlled their postural orientation fairly correctly but not very precisely, since a bias was systematically observed in their head and trunk orientation. In other words, changes in their ankle angles and the absence of gravity only slightly disturbed their vertical body orientation, and when these two constraints were applied concomitantly, their effects were not cumulative. Secondly, contrary to our initial hypothesis, the subjects' postural orientation performances were not correlated with the perceptual typology. All the subjects preferentially used the visual reference frame to control their vertical postural orientation. The present findings confirm that the proprioceptive dominance of visual independent (VI) subjects enhances their ability to select the most appropriate reference frame to deal with inter-sensory disturbances such as those consisting here of microgravity combined with proprioceptive perturbations imposed at ankle level.

Keywords: postural control; postural orientation; sensory reweighting; microgravity

8.2 Introduction

Postural control involves adopting a given body orientation and stabilising this posture despite the perturbing effects of gravity and other external forces. Amblard et al. (1985) have suggested the existence of dual postural control, part of which deals with body orientation with respect to gravity and the other with body stabilisation, including segmental stabilisation and balance control. These two systems do not operate independently but interact, providing a stable physical basis for perception and action. The orientation and stabilisation components of posture cannot be analysed independently on Earth. Under microgravity, the force of gravity is strongly reduced. Therefore, the orientation component of posture can be analysed independently of the balance component (Amblard et al., 1997).

Vaugoyeau and Assaiante (2009) have reported a good precision of subjects' verticality with and without vision under microgravity. The permanent contact between feet and aircraft's cabin provided information about the body orientation with respect to aircraft referential. So, the rapid adaptation to microgravity during parabolic flight as regards postural orientation after a sit-to-stand task observed is not surprising. These authors put forward great inter-individual variability under microgravity concerning the postural orientation control.

Moreover, it has been previously described on the basis of astronauts' reports that there are two categories of individuals for determining up and down orientation under microgravity condition: those who rely on the visual vertical indices of the spacecraft and those who rely on their body longitudinal axis, i.e. via the somesthetic inputs (Clement et Bukley, 2008). On earth, the sensory information available for controlling posture is fairly redundant and despite their great specificity they can be used almost equally efficiently (Amblard et al., 1990). It has been established (Isableu et al., 2003f), using a differential approach, the existence of complex interactions between subjects' perceptual typology and sensory contributions involved in postural control. Isableu et al. (1997c)

have demonstrated that in front of a laterally tilted visual frame, the more visual-dependent subjects at a perceptual level were the more visual-dependent at the postural level and adopted a tilted erected posture.

During parabolic flight, Viel et al. (2010) reported that microgravity could affect the strategy used for segmental stabilisation. They reported that adaptation to microgravity can be described as a continuum of strategies ranging from the use of an exo- to an egocentric reference frame for segmental stabilisation and that such strategy was strongly correlated with the perceptual performances of the subjects.

The inter-individual differences revealed in Vaugoyeau and Assaiante's study (2009) may be explained by this relationship between the perceptual and postural control. We may expect that the ability to reweigh the sensory information may depend on the perceptual performances tested with the Rod and Frame Test.

Our purpose was to investigate the sensorial reweighing process to control postural orientation. We assessed how vertical orientation control may be affected by perturbations of gravity and proprioceptive ankle information, by changes in the ankle angle (from 90° to 110°) imposed by an inclination of the feet support during parabolic flight. We hypothesized that the subjects' strategies would follow a continuum between two sensory strategies from the use of vision to the use of ankle proprioception to control vertical orientation. This continuum was expected to be correlated with the subjects' perceptual performances, as it has been previously described in several studies on Earth (Isableu et al., 2003e) and under microgravity (Viel et al., 2005; Viel et al., 2010).

8.3 Materials and methods

8.3.1 Subjects

Fifteen healthy subjects (32 years and 2 months \pm 7 years and 1 month) participated in this study after given their informed consent, which obtained the approval of the local ethics in accordance with the ethical standards of the Declaration of Helsinki. Subjects had passed medical tests to qualify for the parabolic flights (i.e., the equivalent of an Air Force Class III medical examination). All the participants had previous experience in parabolic flights. The subjects were given Scopolamin, a drug which alleviates motion sickness.

8.3.2 Rod and frame test (RFT)

The dependence–independence with respect to visual field of the subjects was assessed using the RFT apparatus (Oltman, 1968b) on earth before flight. The subject had to estimate the subjective vertical (SV) by means of a little bar placed in a square frame, which could be tilted to either the right or the left (18°). The frame effect which reveals the error in the vertical subjective due to the tilted frame was calculated according to the method of Nyborg and Isaken (1974). In studies on these lines, the population under investigation is usually simply divided into visually independent subjects (VI: those making errors below the median value) and visually dependent subjects (VD: those making errors above the median value).

8.3.3 Experimental procedure

Experiments were performed during two parabolic flight campaigns (3 flights per campaign) on the French Airbus A300 aircraft. Each parabolic flight had duration of about 2 h 30 min, including 30 parabolic free-fall trajectories of about 20 s each at a g level of about 0.02 g (SD 0.018). All recorded parabolas had the same pattern: the pull-up phase was usually stabilised around 1.75 g during 20–22 s, and was followed after 4 s of transition by a 0 g phase. The pull-out phase was a

1.75 g period of 15 s, with return to 1 g. The intervals of level flight between parabolas lasted 2 min. Trials under microgravity were alternated with trials performed under normogravity. Under each gravity condition, each subject performed 10 trials with a horizontal support and 20 with the tilted support.

8.3.4 Experimental task

The subject had to adopt an upright posture (with respect to the aircraft environment) after performing a sitting to standing movement. Before each trial, the subject was seated on a chair with the feet fixed on a horizontal support (10 trials) or tilted 20° forward (20 trials). Four experimental situations were recorded: normogravity and horizontal support (1gH), normogravity and tilted support (1gAP), microgravity and horizontal support (0gH) and microgravity and tilted support (0gAP).

8.3.5 Data acquisition

Data were collected using an optoelectronic system (SMART, eMotion). Four infrared-emitting cameras (sampling rate 120 Hz) recorded the movements of 11 retro-reflective markers (diameter 10 mm) placed as indicated in Fig. 10.



Figure 10. Positioning of the markers during the STS task from top to the bottom: at the level of the external angle of the eye orbit, on the tragus of the left ear, on left side of the chin, on C7, on the left acromion process, on the sacrum, on the left antero-superior iliac crest, the left great trochanter, the left lateral tibial plateau, the left external malleolus and on the 5th metatarsal.

8.3.6 Controlled variables

The absolute angles (with respect to the external axis) around the pitch axes of head and trunk were computed every 8.3 ms during each trial.

8.3.6.1 Bias of segmental orientation

Mean orientations of head and trunk in sagittal plane were computed in each trial when the final vertical orientation was considered as stabilised. In order to avoid the variability due to the position of the markers and of the subjects in the acquisition field, the segmental orientations were normalised for each trial by subtracting to the mean orientation values the average of mean orientations measured after STS movement in 1gH. The values analysed corresponded to the bias involved by the support inclination and/or the microgravity in 1gAP, 0gH and 0gAP.

8.3.6.2 Angular values

The angular values of hip (angle from markers 4–6–8) and ankle (angle from markers 9–10–11) in sagittal plane were computed for each trial when final vertical orientation was considered as stabilised. These angular values were normalised by subtracted the values obtained in 1gH. This allows representing the angular bias induced by the support inclination and /or the microgravity.

8.3.7 Statistical analysis

At least 10 trials were run with each subject under experimental conditions. In view of the small size of our samples ($n < 30$), all the tests applied were non-parametric tests. Descriptive statistics are reported as median and interquartiles. The effects of gravity and support inclinations were tested using the Wilcoxon's test to determine whether the biases significantly differ from zero or not. The effects of gravity and support on postural orientation performances were tested using Wilcoxon's signed rank test for within-subject comparisons. Differences with a $p < 0.05$ were considered to be statistically significant.

8.4 Results

8.4.1 Preliminary study

In order to assess the visual contribution on vertical orientation control after STS, a preliminary study was performed onboard the aircraft, on ground, before flight. Twelve adults (6 females and 6 males) from 21 to 43 years (28 years and 2 months \pm 5 years and 9 months) were asked to adopt a vertical posture after STS on an inclined support with and without vision. The trunk orientations were calculated after STS in the antero-posterior plane. The bias of trunk values was significantly different from zero in EO condition ($W=78$; $p < 0.05$) as well as in EC condition ($W=78$; $p < 0.05$) and displayed around three degrees in both conditions (Figure 11). No significant visual effect was found.

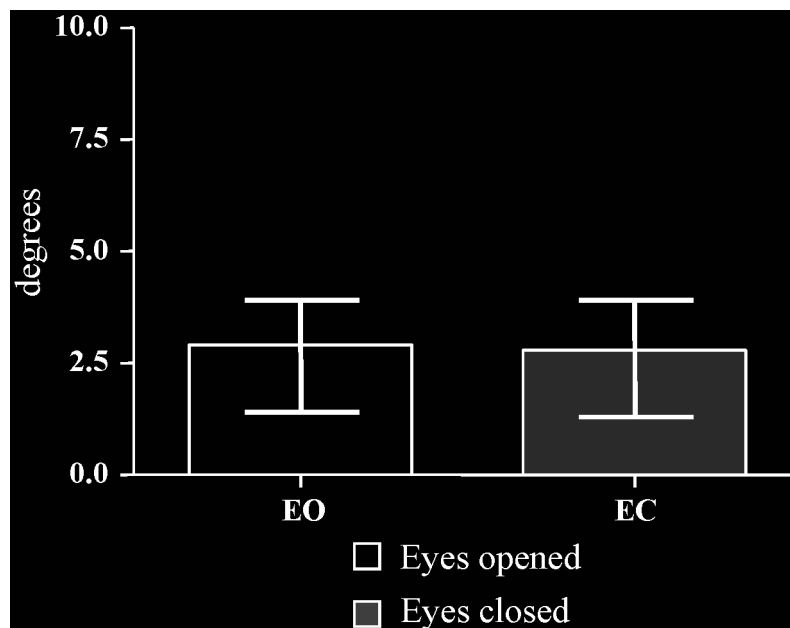


Figure 11. Medians and interquartiles of absolute values of the trunk bias in the condition involving an inclined support with (white) and without vision (gray) under normogravity conditions.

8.4.2 Head and trunk

Whatever the experimental condition, the absolute biases of trunk and head orientation were significantly different from zero (1gAP: $W=120$; $p<0.05$ and $W=120$; $p<0.05$ for head and trunk, respectively; 0gH: $W=120$; $p<0.05$ and $W=120$; $p<0.05$ for head and trunk, respectively, and 0gAP $W=120$; $p<0.05$ and $W=120$; $p<0.05$ for head and trunk, respectively). The bias of head and trunk orientation was not significantly different between the three experimental conditions.

These results suggest that the control of postural orientation was affected by both support inclination and microgravity (Figure 12).

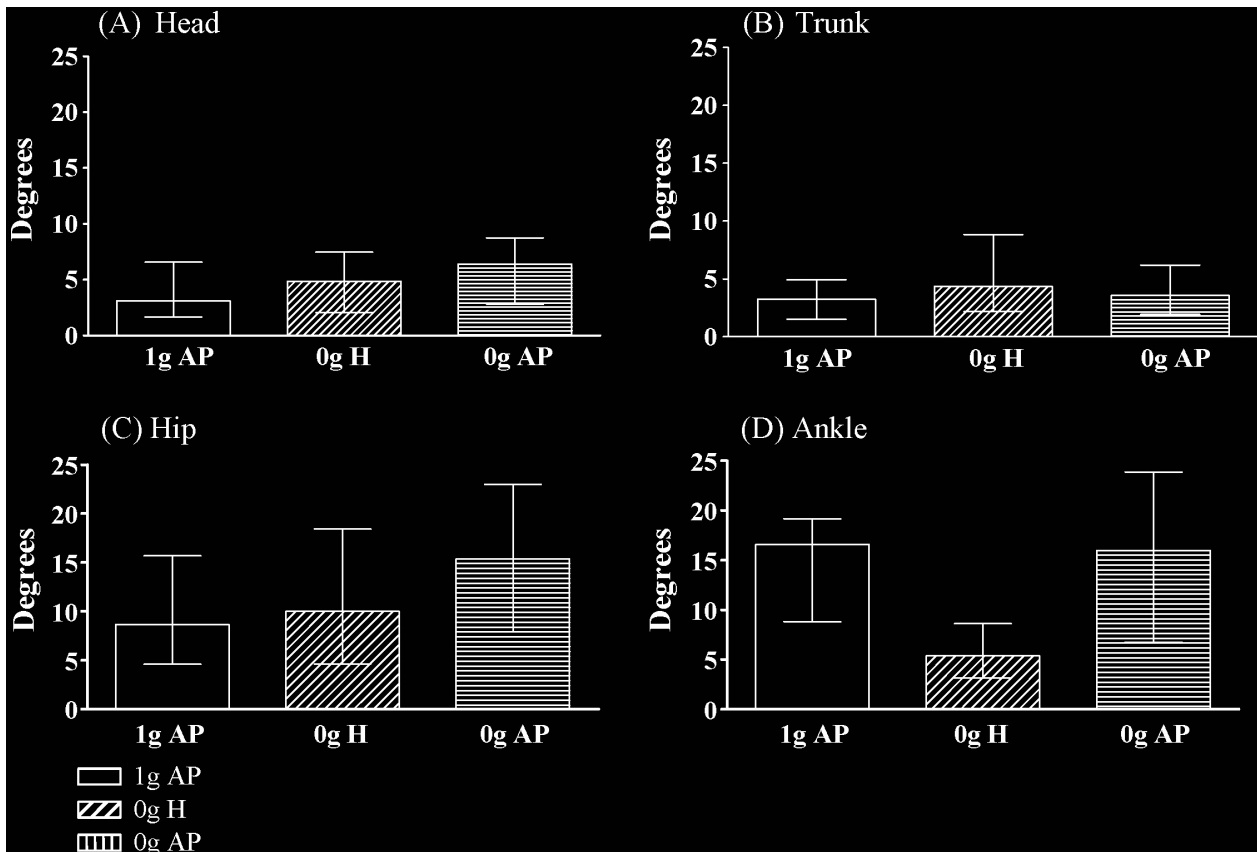


Figure 12. Medians and interquartiles of absolute values of the head and trunk bias (part A and B) and those of the hip and ankle angles (part C and D) with respect to the reference condition (1gH) measured after the STS movement when the posture was stabilised.

8.4.3 Hip and ankle

Whatever the experimental condition, the absolute biases hip and ankle angular values were significantly different from zero (1gAP: $W=120$; $p<0.05$ and $W=91$; $p<0.05$ for hip and ankle, respectively; 0gH: $W=120$; $p<0.05$ and $W=66$; $p<0.05$ for hip and ankle, respectively, and 0gAP: $W=120$; $p<0.05$ and $W=91$; $p<0.05$ for hip and ankle, respectively). The hip angular values were similar in the three conditions. The ankle angular values were increased in 0gAP as compared with 0gH ($W=89$; $p<0.05$), whereas the other statistical comparisons did not reveal any significant differences (see Figure 12).

Because absolute values of bias did not indicate the direction of bias, i.e. forward and backward orientations or joint flexion and extension, the directions of biases of trunk and head orientation and the biases of hip and ankle angular values are presented in Figure 13. The head and trunk could be tilted forward as well as backward.

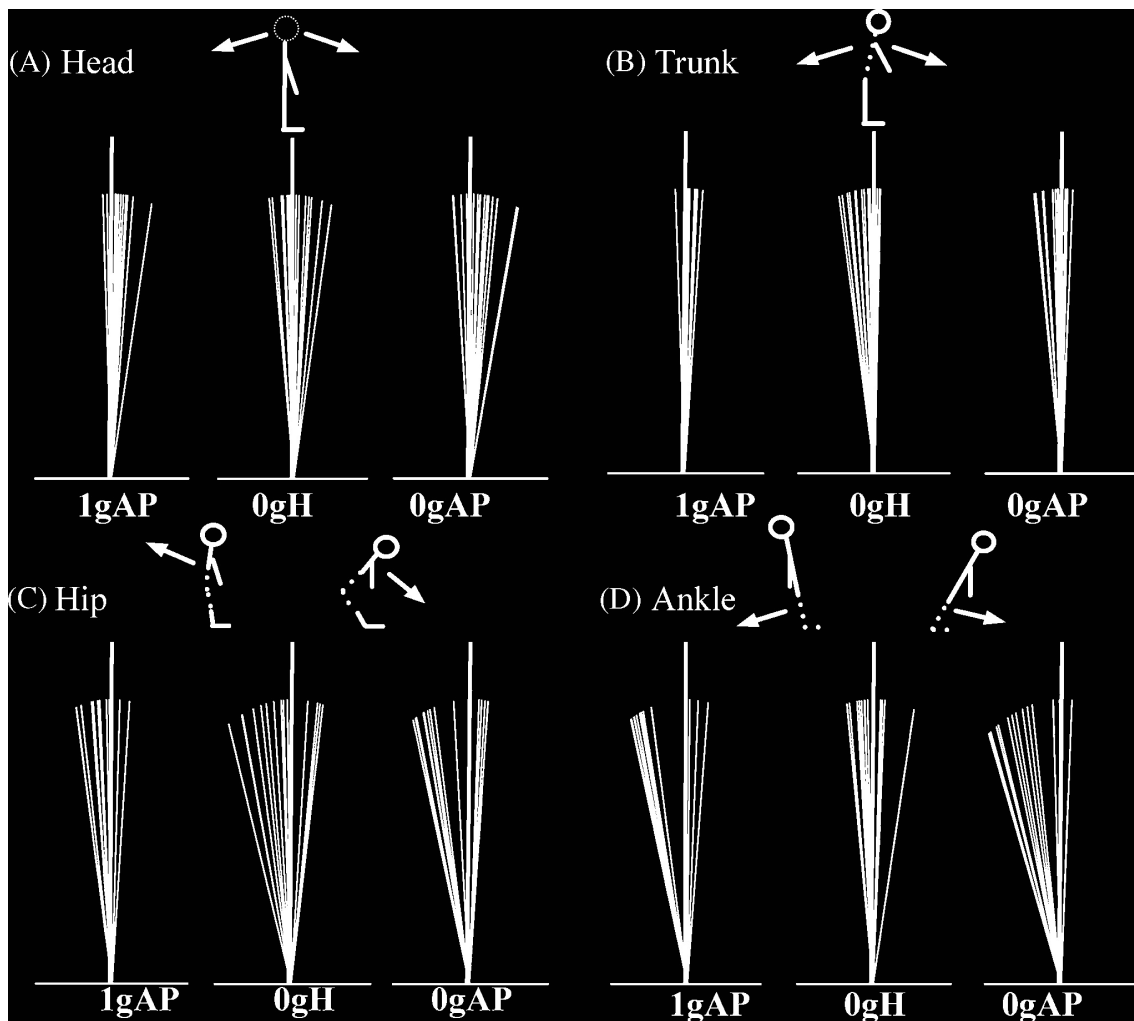


Figure 13. Representation of the individual orientation of head (A), trunk (B), hip (C) and ankle (D) with respect to the reference condition (1gH represented by the larger vertical bar) measured after the STS movement when the posture was stabilised.

8.4.4 Postural orientation and RFT

In order to determine whether the biases of postural orientation were linked with the subjects' perceptual typologies, we have calculated a Spearman coefficient of correlation between all postural indices with the adjustments made in the RFT of each subject in all conditions. Whatever the gravity and support condition, no significant correlation has been found.

8.5 Discussion

The aim of the present study was to investigate whether the CNS is able to select the appropriate sensory reference frame to be able to correctly control the subject's vertical orientation in response to severe environmental constraints such as microgravity and support perturbations. We wanted to determine whether subjects, whatever their perceptual typology, were able to use the stable visual reference frame to control their vertical orientation.

8.5.1 Postural orientation and microgravity

Despite the absences of static vestibular information, due to the microgravity condition, the subjects were able to adopt a roughly correct vertical orientation. Previous studies performed during the parabolic flights have reported that the ability to orientate the body segments was maintained during quite stance (Amblard et al., 1997; Massion et al., 1997b) or after a voluntary movement (Vaugoyeau et Assaiante, 2009). Taken together, these results suggest that the control of body orientation does not depend crucially on static vestibular afferents.

Nevertheless, the postural orientation was not precisely controlled, since a bias was systematically observed in the subjects' head and trunk orientation under microgravity. This bias may reflect a biased perception of the body segments' orientation with respect to the vertical, due to a miscalibration of the proprioceptive chain in the absence of body weight. During the first week of space flight, a similar biased body orientation with respect to the vertical has been reported (Clement et Lestienne, 1988; Massion et al., 1997a). The body was inclined forward and the biased orientation could be corrected on the basis of visual cues (Amblard et al., 1997). However, in this study the head and trunk could be tilted forward as well as backward, even with the use of vision. The movement made in order to adopt the erect posture may have been mainly responsible for these differences.

8.5.2 Inclination of the support: a useful mean of investigating the sensory reference frame

On Earth, when a subject is standing on a stable horizontal support, it is difficult to determine what reference frame is used because all kinds of sensory information about the support, the visual environment and the gravity field are available and congruent (Kluzik et al., 2007b). When the support is tilted forward, the information provided by the support and the gravito-inertial field becomes incongruent, which makes it possible to determine which sensory reference frame is used to control the postural orientation (Kluzik et al., 2007a). Under normogravity, when the support was tilted forward, the present subjects were able to adopt a roughly vertical orientation, but they were unable to precisely control the vertical orientation, since biases in the trunk inclination ($\pm 3^\circ$) were consistently observed. This indicates that the subjects did not rely on information provided by the support surface, but rather on a gravito-inertial reference frame based on graviceptive and/or visual information. In a recent study (Assaiante et al., 2010) young healthy subjects were able to adopt a roughly vertical orientation after STS realised on an inclined support with vision as well without vision. This suggests that all the subjects were able to use the gravito-inertial reference frame to achieve the vertical orientation, especially when this strategy was imposed by the environmental constraints.

8.5.3 Inclination of the support under microgravity conditions: predominance of the visual reference frame

In the case of an inclined support under microgravity conditions, there were two possible reference frames available for controlling postural orientation: the visual reference frame and the support reference frame mediated via ankle proprioception. The preferential use of visual cues under microgravity has been previously reported (Clement et al., 1984; Young et al., 1993). However, another type of sensory information which can be used by subjects to orient their bodies in relation

to the aircraft is that resulting from the integration of haptic information with the dynamic proprioceptive messages arising from all the joints in the kinematic chain involved in the movement (Lackner et DiZio, 2005). When the subjects are attached to the floor, they can use the support reference frame mediated by plantar and ankle proprioceptive cues to suitably adjust the angular positions of the whole chain of axial joints in order to adopt a standing posture reported (Clement et al., 1984; Vaugoyeau et Assaiante, 2009; Viel et al., 2010; Young et al., 1993) or to adjust the orientation of any of the body segments, using the ascending system described by Mergner and Rosemeier (1998) in their conceptual model.

In this study, whatever the gravity condition, when the support was forward inclined 12 subjects presented a hyper-extension of the ankle and/or of the hip that probably compensates the support's inclination. Nevertheless, in microgravity, preferential use of the visual reference frame would result in the final vertical orientation being correctly achieved, whereas preferential use of the support reference frame would lead to that the final erect posture being inclined in the forward direction. Our results clearly showed that the changes imposed on the ankle's angle and the absence of gravity only slightly disturbed their ability to achieve correct vertical orientation. The effects of these two disturbances were of similar amplitude, and when they were combined their effects were not cumulative. The correct vertical orientation achieved by our subjects in both conditions led us to conclude that all the subjects used the stable visual reference frame to control their head and trunk orientation.

8.5.4 Sensory reference frame and perceptual typologies

It was recently established that inter-individual differences in postural performances (body orientation and stabilisation) are strongly linked on subjects' visual dependence–independence (Isableu et al., 1997b; Viel et al., 2010). More specifically, it has been reported that differential sensory weighting of the visual contribution to body orientation occurs between VDs and

VIs (Isableu et al., 1997a; Isableu et al., 2003d). The absence of correlations observed under normogravity between the subjects' postural performances and the perceptual typology to which they belonged does not indicate that all the subjects adopted the same sensorimotor strategy but suggests that the efficiency of the visual reference frame and the gravito-inertial reference frame is similar. Under microgravity, the absence of correlations between subjects' postural performances and their perceptual typology suggests that whatever their perceptual typology, all the subjects preferentially used the visual reference frame to control their vertical body orientation. Viel and colleagues (Viel et al., 2005; Viel et al., 2010) have reported that under microgravity conditions, VDs were unable to use the residual somaesthetic information to stabilise their posture in the absence of vision. All in all, these results confirm that the proprioceptive neglect of VDs makes it difficult for them to use a non-visual reference frame to control their body posture (Isableu et al., 2003c), whereas the VIs proprioceptive dominance enhances their ability to select the appropriate reference frame to deal with inter-sensory disturbance such as those encountered under microgravity conditions combined with perturbations affecting the proprioceptive messages arising at ankle level. It is also possible that the choice of sensory frames of reference in comfortable postural tasks may be reduced to a single option when the postural constraints reach a maximum (Isableu et al., 1997f).

This finding may explain the great visual reliance observed during space flight as well as during parabolic flight. The reliance on the visual reference frame immediately increases in space, whereas the reliance on graviceptive and proprioceptive cues has been found to decrease during parabolic flight (Cheung et al., 1990) as well as during spaceflight (Young et al., 1986a).

In conclusion, in all the experimental conditions, the postural orientation was roughly correct but not precisely controlled, since the head and trunk orientation was systematically biased. The changes imposed on the ankle angles and the absence of gravity only slightly disturbed the subjects' ability to achieve vertical body orientation. The effects of these two disturbances were of similar amplitude, and when the two disturbances were combined, their effects were not cumulative. The postural

orientation performances were not correlated with the perceptual typology as they are on Earth (Isableu et al., 1997g; Isableu et al., 2003b). This suggests that the choice of sensory reference frames in comfortable postural tasks may be reduced to a single option when the postural constraints reach a maximum (Isableu et al., 1997e).

Better understanding the complex relationships between subjects' perceptual typology and sensory reweighting processes may be of clinical significance, as it should lead to the development of new rehabilitation approach for pathologies involving postural and sensorial deficits.

9 Article 2 : EXTREME SHORT-TERM ENVIRONMENTAL CONSTRAINTS DO NOT UPDATE INTERNAL MODELS OF ACTION AS ASSESSED FROM MOTOR IMAGERY IN ADULTS.

Pierre-Yves CHABEAUTI, Christine ASSAIANTE, Marianne VAUGOYEAU ✉

Submitted.

Address:

UMR 7291 “Laboratoire de Neurosciences Cognitives”, Aix-Marseille Université, CNRS, Pôle 3C, 13331 Marseille, France.

Correspondance: Marianne VAUGOYEAU, Laboratoire de Neurosciences Cognitives, Pôle 3C, UMR 7291, Aix-Marseille Université et CNRS, Centre Saint Charles Case C, 3 place Victor Hugo, 13331 Marseille cedex 03, France.

E-mail: marianne.vaugoyeau@univ-provence.fr

9.1 Abstract

According to the simulation theory, the internal simulation of a movement (imagined movement, IM) and its execution (actual movement, AM) are based on the same motor representations. The brain uses these representations for controlling action. The specific objective of this study was to investigate the updating process of internal models of action in adults, through massive environmental changes involved by microgravity. Microgravity has multiple effects on motor control, including short-term adaptations with respect to the planification and performance of actions. However, the effects of microgravity on internal representations of action are still largely unknown. To address this issue, thirteen subjects performed first sit-to-stand (STS) and back-to-sit (BTS) tasks, and had subsequently to imagine movement performance in these tasks. The tasks were performed under normogravity (1G) and microgravity (0G) conditions. Based on durations of actual and imagined movements, two main results emerged from this study. In 1G, actual and imagined movement durations were similar. However, in 0G, actual movement durations were significantly longer than imagined movement durations. Furthermore, imagined movement durations in 0G were similar to the 1G value. These results show that although the planification and execution of action was immediately adapted to the microgravity condition, the storage of afferent information was inadequate to recalibrate the predictive model. These results suggest that sudden change in gravity was not considered for updating internal models of action, and that forward model probably required more practice in order to integrate the modification of the sensorial feedback generated by the new environmental constraints.

Keywords: motor imagery, internal models, microgravity.

9.2 Introduction

Humans possess internal representations of biomechanical properties of the body, the environment, and their reciprocal interactions. The brain uses these representations for controlling action (Berthoz, 1997; Paillard, 1990). In other words, humans are capable of generating mental images through internal processes, which create and cognitively process objects and events that may be absent from the perceptual field.

Motor imagery represents a significant part of these cognitive processes and is defined as the simulation of a movement or series of motor actions that are not actually executed. According to the simulation theory (Jeannerod, 2001f; Jeannerod, 2001g; Jeannerod et Decety, 1995), the internal simulation of a movement (imagined movement, IM) and its execution (actual movement, AM) are based on the same motor representations. Several studies have validated this theory by revealing similarities between mental and sensorimotor states. Various neuroimaging techniques have shown that the same brain structures including the parietal and prefrontal cortices, the supplementary motor area, the premotor and primary motor cortices, the basal ganglia and the cerebellum are activated during motor production and mental simulation (Decety, 1996a; Fadiga et Craighero, 2004a; Jeannerod, 2001c).

Several behavioural methods such as mental rotation (Zacks, 2008) and mental chronometry (Collet et al., 2011) are actually used to assess motor imagery processes. Mental chronometry informs about the temporal coupling between real and simulated movements. Using mental chronometry paradigm, psychophysical studies have demonstrated that spatiotemporal and mechanical constraints are preserved during both the imagination and the execution of a movement (Decety et Jeannerod, 1995c; Maruff et al., 1999b). More specifically, these authors showed that Fitt's law, which states that the time needed to execute a pointing movement increases as a function of task complexity, also applies to the imagined movement (FITTS, 1954).

Moreover, several studies, on Earth, have reported that gravito-inertial forces are well integrated into the mental simulation of arm movements in three-dimensional space (Gentili et al., 2004; Papaxanthis et al., 2002a; Papaxanthis et al., 2002b; Papaxanthis et al., 2003d). The same authors found the temporal parameters of imagined and actual movements to be identical, despite variations in the moments of gravity and inertia during arm movements. Based on the literature, we consider that the temporal analysis of imagined and actual movements provides valuable information on the integration of movement dynamics into the representation of actions (Personnier et al., 2008a; Personnier et al., 2008b). Papaxanthis et al. (2003c) studied astronauts returning to Earth after spending 6 months in 0G on board the MIR space station, and found that two days after their return on Earth, AM and IM durations were significantly longer than those recorded before their journey into space, and remained comparatively similar. Six days after their return, AM and IM durations tended to return to values similar to those observed before their flight. These results show that modifications of the musculoskeletal system linked to prolonged exposure to microgravity are taken into account by the CNS and integrated into motor imagery processes.

However, until now, no study has investigated the short-term adaptation of internal action representations to microgravity condition provided by parabolic flights (22s) using a motor imagery paradigm (Grabherr et Mast, 2010b).

In previous studies analysing the spatiotemporal characteristics of sit to stand movement performed (Vaugoyeau et Assaiante, 2007) and in pointing task (Casellato C et al., 2012) it has been shown that movements were characterized by a significant longer duration, This implies that SNC immediately takes into account the new environmental constraints provided by the absence of gravity for motor planning, control and execution processes.

With this in mind, we wondered whether imagined movements during parabolic flight mimic the timing of slowed movements previously observed in 0G (Vaugoyeau et Assaiante, 2009), as it is proposed by Grabher et al. (2010a)?

In order to check this point, we investigated the short-term adaptation of internal models of action when action's execution is strongly disturbed by massive environmental changes. Our study involved the temporal analysis of simple, everyday movements for which there is available literature: sit-to-stand (STS) and back-to-sit (BTS). STS and BTS movements recruit the whole body in the anterior-posterior and vertical planes, and require the integration of gravito-inertial constraints into the action representations (Papaxanthis et al., 2003a).

9.3 Experimental procedures

9.3.1 Subjects

13 healthy subjects (9 males and 4 females; mean age: 32.6 ± 9.7 years) participated in the study. Informed consent was obtained from all participants according to Institutional Review Board and ethical standards of the Declaration of Helsinki. Subjects had passed medical tests to qualify for the parabolic flights (i.e., the equivalent of an Air Force Class III medical examination). All participants had a previous experience in parabolic flights. The subjects were given Scopolamin, a drug that alleviates motion sickness.

9.3.2 Experimental procedure

Experiments were performed during two parabolic flight campaigns (3 flights per campaign) on the French Airbus A300 aircraft. Each parabolic flight had duration of about 2 h 30 min, including 30 parabolic free-fall trajectories of about 20 s each at a g level of about 0.02 g (SD 0.018). All recorded parabolas had the same pattern: the pull-up phase was usually stabilised around 1.75 g during 20–22 s, and was followed after 4 s of transition by a ~ 0 g phase. The pull-out phase was a 1.75 g period of 15 s, with return to 1 g. The intervals of level flight between parabolas lasted 2 min. Each subject performed 20 trials: 10 under microgravity and 10 under normogravity.

9.3.3 Experimental Task

Subjects were requested to execute (actual movements) sit-to-stand (STS) and back-to-sit (BTS) tasks, and then to mentally simulate (imagined movement) these same tasks. Before each trial, subjects were sat on a chair with the feet fixed on the floor of the aircraft. The knees bent at an angle of about 90°, the head and trunk held straight, left hand handling the stopwatch and right one handling the chair. Subjects had to stand up, maintain an upright posture few seconds until they sit back. This task was run with eyes open. Participants executed or mentally simulated the STS and BTS tasks at natural speed, without any further specific instructions concerning movement durations and velocity (Fig. 14). The instructions about mental simulation of the motor tasks were clearly defined: subjects had to feel themselves executing the movement (internal or motor imagery) rather than simply watch themselves performing it (external or visual imagery).

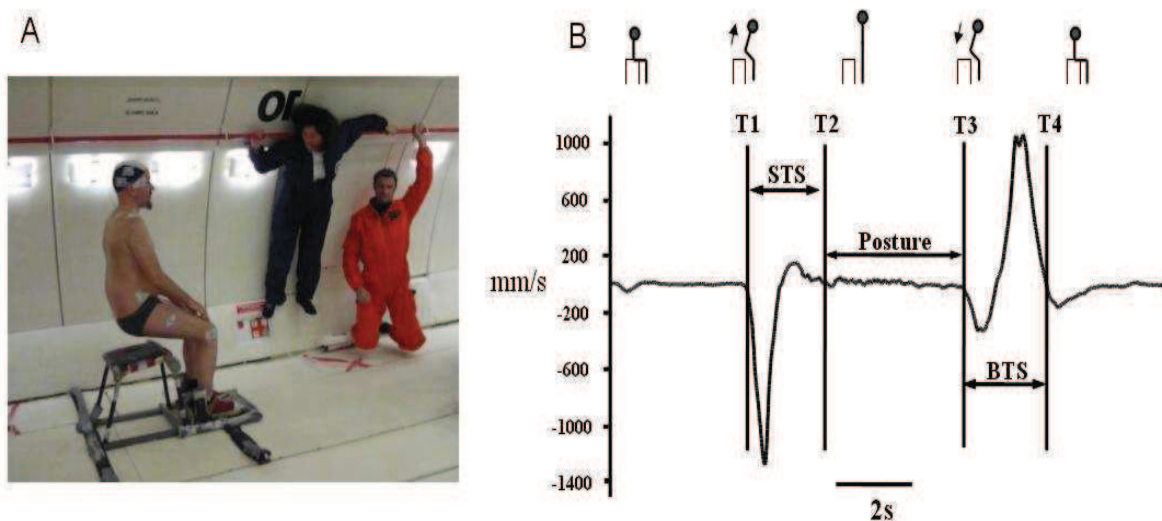


Figure 14: 14.A Picture of one subject performing a STS task under 0G. 14.B Schematic illustration of the experimental task and velocity profile of the shoulder in the anterior-posterior plan during the task.

9.3.4 Data acquisition

The durations of imagined movements were recorded by means of an electronic stopwatch by the subjects themselves. Before each trial, the participants remained immobile at the starting position. Subjects held the electronic stopwatch in their right hand; they started and stopped it when they mentally started standing or sitting.

The durations of actual movements were collected using an optoelectronic system (SMART, eMotion) and an electronic stopwatch. 4 infrared-emitting cameras (sampling rate 120 Hz) recorded the movements of 11 retro-reflective markers (diameter 10 mm). The field of view explored was 2x2x3.5 m and the accuracy was thus about 1 mm.

For each subject, we calculated the mean duration for actual and mentally simulated movements over all trials.

9.3.5 Statistical analysis

10 trials were run with each subject on each variable investigated under experimental conditions. In view of the small size of our samples ($n < 30$), all the tests applied were non-parametric tests. Descriptive statistics are reported as median and interquartile range (IQR). Comparisons between durations of imagined and actual movements, as well as the effect of gravity, were tested using Wilcoxon signed rank test for within-subject comparisons. Differences with a p value < 0.05 were considered to be statistically significant.

9.4 Results

9.4.1 Effect of gravity condition on actual and imagined movements

The medians and interquartiles of duration of executed and imagined movements are presented on Figure 15 for microgravity and normogravity conditions.

The duration of actual STS movement (A-STS) was 1.30 s (IQR: 1.22-1.49 s) under normogravity condition (1G), and 2,36 (1,98-2,78) seconds under microgravity condition (0G). The durations of E-STS was significantly increased under 0G condition ($W=89$, $p<0.001$).

The duration of imagined STS (I-STS) was 1,48 (1,16-1,72) seconds under 1G condition, and 1,35 (1,11-1,66) seconds under 0G condition. Contrary to actual movements, there was no significant gravity effect on the duration of imagined movements.

The duration of actual BTS movement (A-BTS) was 1.58 (1.46-1.62) seconds under 1G condition, and 2,13 (1,78-2,75) seconds under 0G condition. The durations of A-BTS was significantly increased under 0G condition ($W=85$, $p=0.001$).

The duration of imagined BTS (I-BTS) was 1,36 (1,03-1,73) seconds under 1G condition, and 1,60 (1,16-1,71) seconds under 0G condition. There was no significant difference between both gravity conditions.

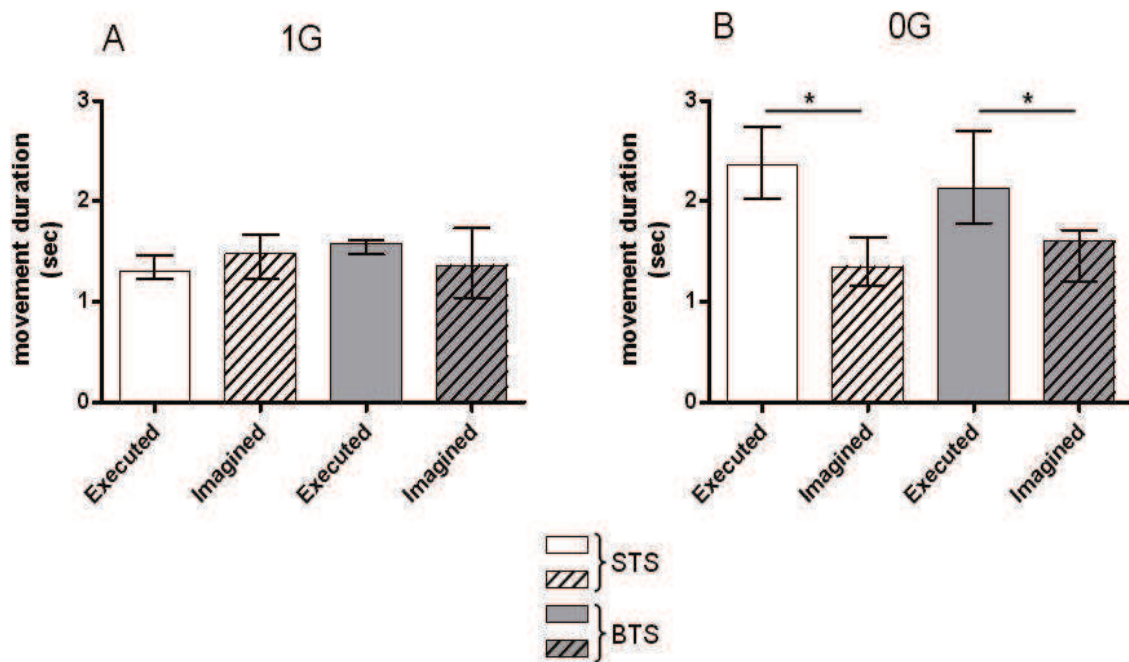


Figure 15: Medians and interquartiles of actual and imagined (hatched) sit to stand (in white) and back to sit (in grey) durations in the two gravity conditions (normogravity **15.A** and microgravity **15.B**). * = $p < 0.05$

9.4.2 Comparisons between imagined and actual movements

Under normogravity condition, the comparison of movement's duration between actual movements and imagined movements did not show significant difference ($W=11$, $p=0.735$ and $W=-41$, $p=0.168$ for STS and BTS respectively).

Under microgravity condition, the durations of I-STS and I-BTS were significantly decreased with respect to the durations of A-STS and A-BTS ($W=-91$, $p < 0.001$ and $W=-91$, $p < 0.001$ for STS and BTS respectively).

9.4.3 Evolution of the imagined movement's duration with the trials' repetition

As it can be seen in Figure 16, the durations of IM remained constant despite the trials repetition. Whatever the gravity condition and the movement imagined, there was no significant difference between the first and the last trial.

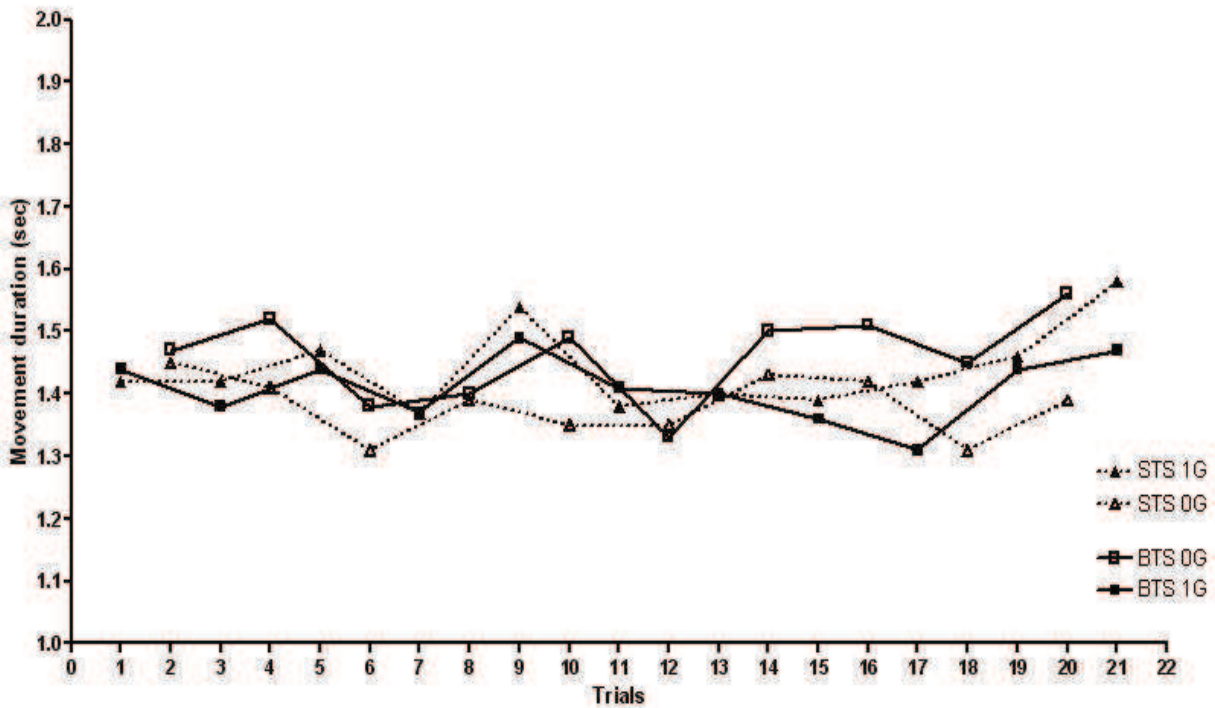


Figure 16: Medians of imagined movements' durations depending of trials repetition under normo- and microgravity condition.

9.5 Discussion

The purpose of this study was to examine the effect of environmental modifications – i.e. microgravity obtained with parabolic flight – on internal movement simulation. We observed that under normogravity, actual movement (AM) and imagined movement (IM) durations were not significantly different. This first result is consistent with previous psychophysical studies, which have shown that the spatiotemporal and biomechanical constraints of an actual movement are preserved in the imagined movement (Decety et Jeannerod, 1995a; Maruff et al., 1999a). In contrast to our observations in 1G condition, under microgravity, IM durations were significantly shorter than AM durations, indicating a difference between the spatiotemporal and biomechanical characteristics of AM and IM. In addition, IM durations were the same in 1G and 0G. This indicates that IM in 0G would therefore still be in keeping with AM on Earth. These results suggest that the sudden change in gravity was not integrated into the updating of the internal models of action, whereas the new constraints were immediately factored into the planification and execution of the action, as indicated by the significant difference of AM between 1G and 0G.

9.5.1 The isochrony between actual and imagined movements is linked to the use of an inverse and a forward internal models

In a previous study Personnier et al. (2008c), it has been shown that changes in biomechanical constraints were taken into account in the generation of mental imagery. More precisely, these authors have experimentally manipulated the inertial components of arm dynamics by adding load on the arm. They showed that young adults preserved temporal similarities between actual and imagined arm movements, whatever the dynamic constraints. Wolpert et al. (1998b) proposes that the isochrony between actual and imagined movements is linked to the use of both an inverse internal model and a forward internal model. This theory stipulates that specified neuronal networks link the motor commands to the sensory signals from the moving body (forward model),

and the desired movements are linked to the appropriate motor commands (inverse model) (Desmurget et Grafton, 2000c; Desmurget et Grafton, 2000b; Wolpert et Kawato, 1998a). In this way, the motor prediction is optimal and reproducible for a movement that is planned and controlled in an anticipatory fashion. This means that the forward model possesses a sufficient quantity of information before the movement is executed to accurately predict the sensory consequences of the motor command (Wolpert et Ghahramani, 2000a). In the case of motor imagery, when the movement is not actually executed, the forward model provides accurate information on the chronology of the movement based on the motor commands predicted by the inverse model (Papaxanthis et al., 2002c; Wolpert et Flanagan, 2001). In this line, our results of motor imagery performed under microgravity showed that the forward model provides accurate information on the chronology of the movement based on the motor commands on Earth, suggesting that the immediate adaptations of the execution of action performed under microgravity were not integrated in the predictions of the inverse model.

9.5.2 The role of sensory feedback information in internal models of action

On the other side, Courtine et al. (2004b) investigated the role of sensory feedback information on internal models of action, during movement. In their study that used a similar paradigm to ours, they found that IM and AM were isochronic and that the variability of IM decreased when IM was directly preceded by AM. They proposed that afferent inputs from AM were stored in working memory and immediately used by the forward model to recalibrate the internal representations for the purpose of the next IM. Our results under normogravity corroborate this hypothesis regarding the role of sensory inputs in the updating of internal models of action.

With this in mind, how can we explain the different durations between AM and IM recorded under microgravity condition? We suggest that when new environmental changes occur, internal

action representations are not updated, at least in the very short-term, whereas the planification and execution of the action are immediately updated, as it is proposed by Vaugoyeau et al. (2009). According to the hypothesis of Courtine et al. (2004a), the new sensory feedback from AM in 0G would have been stored and immediately reused during IM. Thus, with the repetition of trials, AM and IM durations should have progressively converged. The analysis of the evolution of the IM durations along the 10 trials repetitions did not reveal difference between the first and the last trial. This suggests that, in order to accurately update the afferent information to store in working memory, the forward model needs a greater number of AM repetitions.

9.5.3 Under microgravity, the inverse model is able to quickly integrate the massive environmental changes and produce an appropriate motor command

On Earth, standing up from a sitting position requires the previous transfer of the centre of mass (CM) over the feet, and therefore forward inclination of the trunk. In 0G, there is no need to transfer the CM over the ground-bearing surface. In other words, due to the absence of balance constraints in 0G, there is no need to control CM displacements, and therefore no need for forward inclination of the trunk. In a STS task in short-term 0G, Vaugoyeau and Assaiante (2007) found that subjects did not tilt their trunk forwards like they did in 1G, and that movement durations were longer in 0G than in 1G. The immediate absence of CM's control in these studies suggests the immediate adaptation of the planification and execution of a movement to 0G condition. According to the internal model theory, the inverse model is therefore able to quickly integrate the massive environmental changes and produce an appropriate motor command.

Papaxanthis et al. (2003b) have tested motor imagery abilities in 5 cosmonauts before and after a long-term spaceflight. Cosmonauts performed and imagined a locomotor task involving climbing

stairs to step onto a platform, jumping down with both feet and walking normally for a distance of 4 m. Results revealed that before, as well as after spaceflight, durations of AM and IM were always isochronic, with an increase of the duration for both actual and imagined movements the 2nd day after their return to Earth. The authors interpreted their results as providing evidence that motor imagery process accurately replicates the neural and mechanical modifications which occur during the re-adaptation of the motor system on Earth's gravito-inertial environment after a long space flight. However, they did not test these astronauts immediately after their landing (for obvious technical and medical reasons) but, regarding our results, we can hypothesize that the congruent durations between IM and AM should not be observed in a “very short-term” delay like the one used in the present study. Also, we can hypothesize that the differences observed between the durations of IM and AM would have disappeared if we could have been able to increase the durations of the 0G phases in parabolic flights. These results and hypotheses highlight the question of the temporal dynamics of the adaptation of internal models, and therefore confirm that microgravity is a tool of choice to check this question in healthy humans.

9.5.4 Under microgravity, the forward model is not capable of predicting the sensory consequences of these changes and updating the internal models of action

On the other hand, the present study suggests that the forward model is not capable of predicting the sensory consequences of these changes and updating the internal models of action. In our motor simulation task, the system therefore relied on the internal models of stored actions (i.e. movements performed on Earth), which were not updated. We propose that the forward model does not immediately integrate the sensory reweighting resulting from environmental changes. This would mean that the sensory feedback from AM is incongruous with the sensory consequences predicted by the forward model. Indeed, microgravity modifies the way the neurosensory system works, particularly the vestibular and proprioceptive systems, which are both gravity-sensitive.

Previous studies have demonstrated an immediate increase in dependence on visual information and a reduced dependence on graviceptive and proprioceptive information in 0G during parabolic or spacecraft flights (Cheung et al., 1990; Viel et al., 2010; Young et al., 1986b). Clément et al. (1988) also demonstrated a predominance of visual information at the beginning of the flight, which they attributed to the recalibration of the sensory systems affected by the microgravity condition. Concerning the proprioceptive inputs, Roll et al. (Roll JP et al., 1993; Roll et al., 1998b) observed a parallel reduction in postural effects in 0G caused by the vibration of the Achilles tendons and the illusion of the corresponding movement.

Because of the sensory reweighting that occurs under microgravity and that leads to an increased contribution of the visual cues as compared to the vestibular and proprioceptive cues, the sensorial feedback from graviceptive cues during AM became insufficient to recalibrate the forward model. This is corroborated by mental imagery studies conducted on patients with vestibular deficits, who demonstrated impaired ability to mentally transform body images (Grabherr et al., 2011). These authors also demonstrated that a task involving mental transformation of one's own body or body parts becomes more difficult under microgravity. This is in contrast to previous studies showing no effect of microgravity on the mental rotation of abstract 3D objects (Grabherr et al., 2007). This study shows that the use of the body schema is impaired when the vestibular system is affected by microgravity or in pathology. Thus, regarding our results, we suggest that the updating of the internal models, also including body schema, may be less efficient when the sensorial inputs are affected as it is the case during microgravity.

These results shed new light on a previous study performed during parabolic flights by Vaugoyeau and Assaiante (2009). In this study, the authors observed that when the subjects had to straighten up to an erect position from the crouching position, vertical body orientation was systematically tilted forwards. In this task, the forward model directly predicted the final orientation

of the body based on the stored sensory inputs. The fact that these predictions were not recalibrated - based on the sensory reweighting resulting from the 0G exposition- probably would cause this systematic error in final body position. Similarly an experiment realised during space flight revealed that during the second and third week of exposure to weightlessness, the subjects presented a 7° forward inclination of trunk axis with respect to vertical axis. By contrast, Baroni et al. (1999) demonstrated that after 4 month spent in space the astronauts presented a correct vertical trunk orientation. Taken together our results and these data suggest that internal model needs time in order to integrate the modification of the sensorial feedback generated by the new environmental constraints.

9.6 Conclusion

This study is the first one investigating motor imagery in microgravity. Our results revealed that internal models of action do not adapt to sudden new environmental changes. In microgravity, the storage of afferent information is insufficient to enable the recalibration of the forward model. This recalibration therefore probably requires more practice. It has been demonstrated that motor imagery improves motor performances (Gentili et al., 2006). This property is used for sportive training and for therapeutically rehabilitation. Our study shows that the modification of the sensorial afferents disturbs the updating of internal models. This sheds new light on rehabilitation on patient with sensorial deficits.

Aknowledgements

The authors would like to thank the *Centre National d'Etudes Spatiales* (French space agency), the PACA region, the CNRS (French national centre for scientific research) and the Aix-Marseille University for their support. The authors also thank Melanie Coyle for the English revision.

10 Article 3 : PERCEPTION OF HUMAN MOTION EXECUTED UNDER MICROGRAVITY: AN fMRI STUDY.

Pierre-Yves CHABEAUT¹, Marianne VAUGOYEAU¹, Jean-Luc ANTON²,

Christina SCHMITZ^{3,4}, Christine ASSAIANTE¹ ✉

Submitted.

Addresses:

¹ Laboratoire de Neurobiologie de la Cognition UMR7291 – Equipe CDC, Pôle 3C, Aix-Marseille Université, Marseille

² Centre d'IRM Fonctionnelle Cérébrale de Marseille, CHU Timone, Institut de Neurosciences de la Timone, UMR 7289 CNRS & Aix-Marseille Université

³ Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon - INSERM U1028, CNRS UMR5292, Bron

⁴ Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon

Correspondance: Christine ASSAIANTE, Laboratoire de Neurosciences Cognitives, Pôle 3C, UMR 7291, Aix-Marseille Université et CNRS, Centre Saint Charles Case C, 3 place Victor Hugo, 13331 Marseille cedex 03, France.

E-mail: christine.assaiente@univ-provence.fr

10.1 Abstract

Human motion (HM) is constrained by Earth's gravity and there is evidence that this component is internalized in the vestibular cortex. The aim of the present study was to identify brain regions participating in the perception and integration of gravity during the observation of HM performed with or without the Earth's gravity.

Subjects who had never been exposed to microgravity watched point-light movies of HM (actions from the daily life repertoire) executed with or without gravity. The movies were recorded in normogravity (1G) and microgravity (0G) during parabolic flights from the displacement of retro-reflective markers taped to the body. The point-light displays allowed to isolate the kinematics and postural components of HM. Participants had to categorize movies based on the presence or absence of gravity in HM.

No significant difference in error rate and reaction time was observed between 1G and 0G. By contrast, functional imaging results showed the activation of the right anterior insula and left inferior frontal gyrus (BA44) when subjects watched HM executed without gravity. The inverse contrast shows an activation of the bilateral middle occipital gyrus (stronger in the right than in the left hemisphere) when the subjects watched HM executed with gravity.

The present study suggests that the perception of HM executed without gravity implies a larger effort to understand the actions, and needs a projection of the body image within a reconstructed environment (based on the subject's sensorimotor experience). On the other hand, the perception of HM executed with gravity may rely on the body schema. Further analysis with a group of experts of microgravity will be performed to investigate the role of the sensorimotor skills in HM perception.

Keywords: fMRI, perception, human motion, microgravity.

10.2 Introduction

Biological motions are defined as the movements of humans and other vertebrates, characterized by dynamic regularities (such as the "two-third-power law" of motion generation and perception) that reflect the structure and the control schemes of the musculo-skeletal system (Meary et al., 2007). The ability to perceive human motion (HM) develops very early during childhood. Four- to five-month-old infants with a very few motor experience can recognize both HM (Bertenthal et al., 1987b; Booth et al., 2002a; Fox et McDaniel, 2011) and biological motions (Simion et al., 2008b). HM perception is a robust and efficient ability of our visual system which is disrupted when HM is presented upside-down (i.e. inversion effect, (Sumi, 1984). On the basis of the latter results, Troje and Westhoff (2006d) demonstrated that this disruption was not caused by the loss of the human shape but rather by the inversed orientation of the gravity vector.

The Earth's gravity is a geophysical constant on which are constructed the motion perception and internal representations of action of every human being. Visual and haptic gravity cues both contribute to perception of biological motion (Jokisch et Troje, 2003). Several studies have investigated the effect of gravity vector on the visual perception of reversible figures (static pictures) (Yamamoto et Yamamoto, 2006), on the visual perception of human posture in healthy adults (static pictures with implied motion) (Lopez et al., 2009), and of HM in young infants (animated displays) (Kushiro et al., 2007). These studies stated that the elaboration of a representation of the vertical and "up" direction by the CNS is the result of a multimodal integration, combining gravitational, bodily and visual cues. The visual perception of gravity oriented displays (human and non-human, static and dynamic) is then affected by the perception of the gravity vector, indirectly *via* the visual display, or directly on the observer's own body.

Indovina et al. (2005a) provided direct evidence that gravity is internalized in the human brain. Using a paradigm during which subjects were watching an object either accelerated with normal gravity (g) or with the inverse vector ($-g$), these authors found two clusters in the left vestibular cortex that were more activated when the object was accelerated according to the

gravitational acceleration (g). One cluster was in the insula (“left insular cluster”) and the other in the retroinsula (“left retroinsular cluster”), two regions that are thought to be part of the core vestibular cortex in humans (for review see (Lopez et Blanke, 2011b)). In another fMRI study, Maffei et al. (2010a) compared brain responses to accelerating($1g$)/decelerating($-1g$) targets with the responses to constant speed targets ($0g$). These authors showed that the average BOLD signals were significantly greater for $1g$ targets than either $0g$ or $-1g$ targets in a distributed network including bilateral insula, left lingual gyrus, and brain stem. Previous neuroimaging studies were interested in the neural coding of object motion according to gravity. While these neuroimaging studies were interested in the neural coding of object motion according to gravity, the present study focused on the brain regions involved in visual perception of human motion under gravity constraints or not.

In the seventies, Johansson (1973) defined an original method to study human movement features. Johansson’s model consists of movies of HM depicted by a character made of point-lights. Several studies subsequently used Johansson’s point-lights displays and showed that the HM perception is both robust and efficient as adults can easily recognize the gender and identity of the characters depicted in point-light movies (Cutting et Kozlowski, 1977; Kozlowski et Cutting, 1977; Pollick et al., 2005a), as well as the nature of the action (Dittrich, 1993), emotional states (Pollick et al., 2001b), and the meaning of social interactions (Centelles et al., 2011a). Several studies demonstrated that HM perception is innate. However, visual recognition of HM to a fine and precise identification of the characteristics of actions (such as those mentioned above) requires the use of sensorimotor representations, elaborated during life as the result of the sensorimotor experience. This coupling of perception and action has been widely investigated through the mirror neuron system (MNS).

The MNS is activated both when an action is observed and performed (Rizzolatti et Craighero, 2004). The MNS (Rizzolatti et Craighero, 2004) consists of the premotor cortex (PM)

(Saygin, 2007b; Ulloa et Pineda, 2007b), inferior frontal gyrus (IFG) (Saygin et al., 2004b), and parietal regions (Battelli et al., 2003; Virji-Babul et al., 2007b). This system is proposed to represent the neural substrate of the motor simulation theory, which considers that individuals understand the goal of others' actions by simulating these actions with their own motor programs (Decety et Grezes, 2006b; Jeannerod, 2001d). Interestingly, Calvo-Merino et al. (2005b) showed that the brain's response to action observation is influenced by the acquired motor skills of the observer. Their results were obtained by comparing the brain activity of expert dancers when they were watching actions they have learned to execute and actions that they did not learn to execute. These authors proposed that the MNS integrates observation of action of others with an individual's personal motor repertoire, and the human brain understands action by motor simulation. Lastly, the MNS, which seems to be functional in six-month-old infants (Nystrom, 2008b), also develops throughout childhood and adulthood as the result of sensorimotor experience (van Elk et al., 2008).

Two more cerebral structures involved in the perception of HM have been recently described in studies of functional imaging (Berlucchi et Aglioti, 2010), namely the extrastriate body area (EBA) and the insula. The EBA (Downing et al., 2001c; Peelen et al., 2006a) responds selectively to visual images of human bodies and body parts, with the exception of faces, and seems to be specialized in processing the visual appearance of the human body. The anterior insular cortex (AIC) is a crucial structure that integrates interoceptive information and subjective feelings from the body. More specifically, the AIC plays a key role in regulating homeostasy, perceiving emotional experiences, and awaked consciousness of the environment and the self (Craig, 2009c).

In the present fMRI study, we wondered how HM performed under microgravity could be perceived? To assess this question, we examined brain activity of subjects who watched movies of HM executed under normogravity and microgravity. We used simple and ecological movements such as standing-up from a chair that is a part of everyday life motor repertoire and perfectly

matches the subjects' motor representations. We chose to present videos of real HM – i.e. human bodies keeping their musculoskeletal constraints – performed with or without gravity, rather than a “possible vs. impossible movements” paradigm. The present study investigates the role of gravity in the perception of HM performed with or without the Earth's gravity. A behavioural study was conducted beforehand to make sure that subjects were able to discriminate between the two gravity conditions (i.e. nonambiguous stimuli).

10.3 Materials and Methods

10.3.1 Subjects

Sixteen healthy subjects (eight females and eight males, mean age 33.53 ± 3.57 years) took part in this study. All subjects had normal or corrected-to-normal vision and no history of medical, psychiatric or neurological illness. All participants gave their written informed consent prior to participating in the study, which was approved by the local ethics committee (Comité de Protection des Personnes Sud Méditerranée 1). Subjects had never experienced microgravity.

10.3.2 Stimuli

Three-second silent point-light displays were created by videotaping separately 1 female and 1 male that served as models. The displacement of twenty-two markers (15 mm in diameter) taped onto the actors' bodies was recorded with the SMART automatic motion analyzer (BTS) at 120 Hz. This resulted in each actor being depicted by a character made of twenty-two white dots (top of the head, neck, shoulders, elbows, wrists, hands, cervical and sacral vertebra, hips, knees, ankles, toes), moving in front of a black background (Fig. 17).

The recordings took place onboard the French Airbus A300-Zero G (Novespace) during three parabolic flights. Each parabolic flight last for 2 h 30 min, including 30 parabolic free-fall

trajectories of about 20 s each at a g level of about 0.02 g (SD 0.018). All recorded parabolas had the same pattern: the pull-up phase was usually stabilised around 1.75 g during 20–22 s, and was followed after 4 s of transition by a 0 g phase. The pull-out phase was a 1.75 g period of 15 s, with return to 1 g. The intervals of level flight between parabolas lasted 2 min. Actors were recorded under microgravity (0G) and normogravity (1G).

During the 0G and 1G phases, the actors performed several various movements such as standing-up from a chair, crouching, moving their arms, touching the floor from a seated position. The chair was not depicted in the final point-light displays. Whatever the movement performed and the gravity condition, the actors always had at least one foot fixed on the floor of the aircraft and were not free-floating during 0G movements. Each point-light display began depicting the actor either in a vertical position or sitting on the chair. The viewpoints could differ from one point-light display to another depending on the movement performed. Moreover, in order to increase the final amount of stimuli, each point-light display was presented from two different viewpoints.

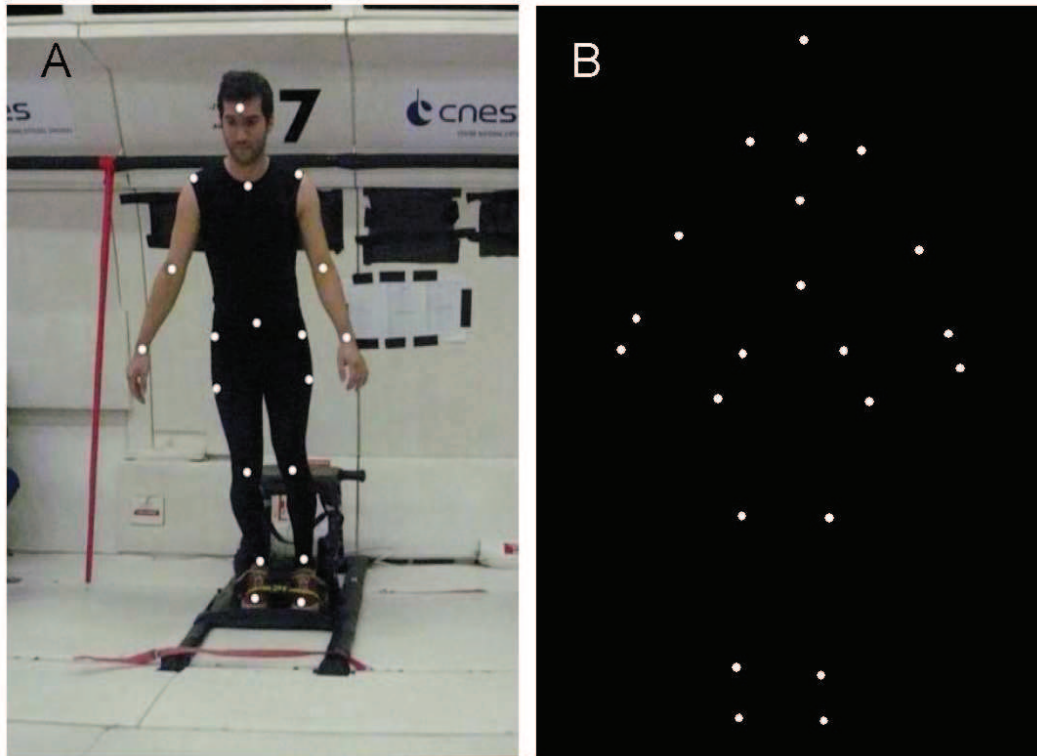


Figure 17: A. Positioning of the markers: forehead, right and left shoulders, right and left elbows, right and left wrists, manubrium of sternum, navel, right and left iliac crests, right and left great trochanters, right and left knees, right and left malleoli, and right and left 5th metatarsals. **B.** Resulting point-light display.

10.3.3 Selection of non ambiguous stimuli

Prior to the fMRI experiment, a behavioural study was performed to test the relevance of the stimuli described above by evaluating the recognition accuracy. This behavioural study was performed in an independent group of 9 healthy subjects (6 females and 3 males, mean age 33.93 ± 9.97 years). None of them has ever been exposed to microgravity.

The subjects performed a two-alternative forced-choice task and were instructed to indicate as fast as possible whether the HM depicted in the video was performed “on Earth” (1G movement) or “in Space” (0G movement). The subjects performed the task sitting in front of a computer. Any ambiguous stimuli were eliminated on the basis of the error rate, i.e., more than 10% made by the

group. A resulting set of 56 stimuli (corresponding to 28 movements each presented in two different viewpoints) was selected for both the behavioural and the fMRI experiments.

10.3.4 Behavioural study

A behavioural study, was conducted in a group of 32 healthy subjects (16 females and 16 males, mean age 28.95 ± 14.06 years) using the non-ambiguous stimuli selected from the preliminary study. None of them has ever been exposed to microgravity.

The subjects performed a two-alternative forced-choice task and were instructed to indicate as fast as possible whether the HM depicted in the video was performed “on Earth” (1G movements) or “in Space” (0G movements). The subjects performed the task sitting in front of a computer. Subjects were also asked to note the certainty of their answers for each stimulus, from 1 (completely uncertain) to 5 (absolutely certain). This parameter will be discussed in the *Statistical Analysis* paragraph.

Sixteen subjects of the present group were included in the fMRI experiment (cf. chapter *Materials and Methods*, paragraph *Subjects*). These subjects performed the behavioural experiment one week before the fMRI experiment.

10.3.5 fMRI task and procedure

The experiment followed an event-related design composed of the two conditions; namely 1G and 0G. A scheme of the procedure is given in Fig. 18. Following a fixation cross, each scene was shown for 3 s in random order. Subjects were asked to watch the displays carefully and to categorize them. An instruction, consisting of one green rectangle and one red rectangle, appeared for 2 s thereafter. The green rectangle symbolized a movement performed under 1G (“movement performed on Earth”), and the red rectangle indicated a movement performed under 0G (“movement performed in Space”). Each rectangle could appear on the right or left side of the screen, in a random

order to avoid anticipatory responses and to maintain attention constant. The subject's right hand was placed above a response pad with the index finger placed above the left button and the middle finger above the right button. The participants had to answer the question "Is the movement performed on Earth or in Space?" by pressing the button on the side where the rectangle they chose was presented. For instance, if they thought the movement was performed on Earth and the green rectangle was presented on the left side of the screen, they had to press the left button. During the inter stimulus interval (mean duration 2.56 s), the fixation cross appeared again.

The stimuli were back projected onto a screen positioned at the back end of the MRI bore and viewed by the subjects through a mirror positioned above their eyes. Stimuli were presented and responses recorded using LabVIEW 7.1. Before scanning, participants were first instructed and trained to classify the two types of displays. A debriefing session was run immediately after each experiment to ensure that participants had encountered no difficulties while performing the task in the scanner.

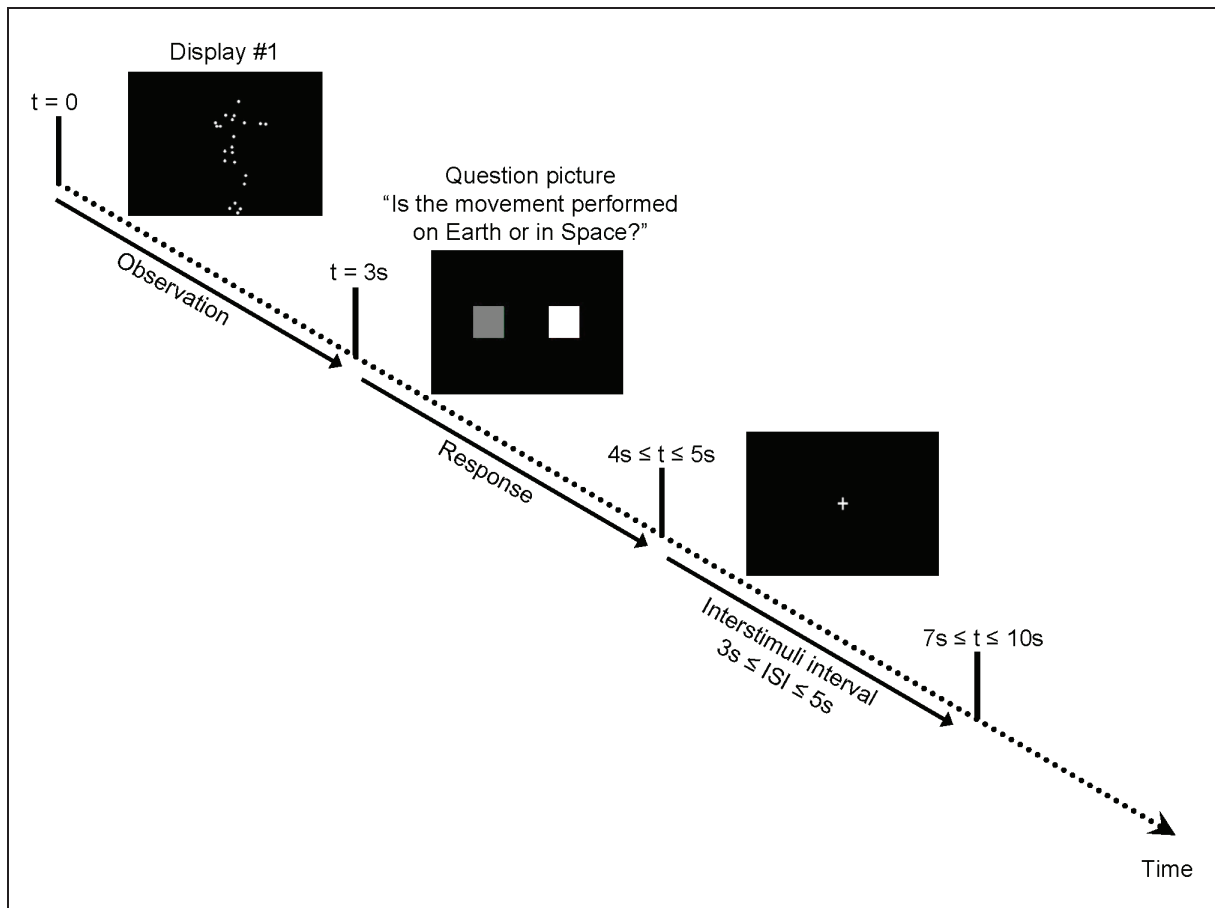


Figure 18: Sequence of trial presentation across time. The question picture contained a green rectangle (shown in grey in the figure) and a red rectangle (in white here). The green rectangle symbolized a movement performed on Earth; and the red rectangle stood for a movement performed in Space.

10.3.6 fMRI data acquisition

Images were acquired on a 3-T MEDSPEC 30/80 AVANCE whole-body imager (Bruker, Ettlingen, Germany) equipped with a circular polarized head coil. Participants were lying comfortably in the supine position in the MR scanner. An ergonomic MR compatible response pad was placed under the subject's right hand. Headphones were provided to dampen the scanner noise and to be able to communicate with the subject. Anatomical MRI data were acquired using high-resolution structural T1-weighted image (inversion–recovery 3D sequence, resolution 1 x 1 x 1 mm)

in the sagittal plane, covering the whole brain. For functional imaging, a T2*-weighted echo planar sequence covering the whole brain with 32 interleaved 3-mm-thick/1 mm-gap axial slices (repetition time = 2133.3 ms, echo time = 30.0 ms, flip angle = 79.5°, FOV = 192 mm, 64 x 64 matrix of 3 x 3 x 4 mm voxels) was used. Three runs, each including 39 1G displays and 45 0G displays, were conducted with each subject (each stimulus is seen 4.5 times during the whole experiment). For each run, lasting 11 min, 317 functional volumes were acquired. The whole experiment lasted for about fifty minutes.

Data were processed and analyzed using SPM8 (Wellcome Department of Imaging Neuroscience, Institute of Neurology, London; <http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm>). The first six functional volumes acquired in each run were discarded to ensure that longitudinal relaxation time equilibration was achieved. The remaining 311 images were corrected for differences in slice acquisition time. A slice acquired half-way was chosen as reference in order to correct for temporal differences between the first and last slices. All volumes were unwrapped on the basis of the voxel-displacement map obtained using the 'FieldMap' procedure, and then realigned to the first volume to correct for head movements between scans. The functional images were then co-registered to each individual anatomical T1-weighted image and spatially normalized to the Montreal Neurological Institute (MNI) standard space.

10.3.7 Behavioural data

The percentage of correct answers in categorizing 1G and 0G movements was lower than expected after the elimination of ambiguous stimuli on the basis of the preliminary behavioural study: 77 % of correct answers observed instead of 98 % of correct answers expected (this difference is discussed in the Discussion section). Thus, we used a combination of the error rate and the note of certainty to identify the most unambiguous stimuli before running the statistical analysis. Each stimulus that obtained an error rate below 20% and a note of certainty greater than 4/5 was defined

as unambiguous. 19 stimuli were selected (7 1G displays and 12 0G displays). The unambiguous stimuli are noted 1g and 0g, and the ambiguous stimuli are noted 1gAmb and 0gAmb.

Each stimulus lasted for 3 seconds, but the duration of movements varied according to the complexity of the movement itself. Therefore, the reaction times were normalized with respect to the actual start of the movement in the videos. Behavioral performances (percentages of correct answers and reaction times) were analyzed with Student t-tests.

10.3.8 Statistical analysis of fMRI data

The statistical analysis of the pre-processed BOLD signals was performed using a generalized linear model (GLM) approach. Five regressors were modeled: 1g, 0g, 1gAmb, 0gAmb, and the last one modeling the subject's response. The first four regressors were modeled using a 3 s box-car waveform (corresponding to the duration of observation of the stimuli) convolved with the canonical hemodynamic response function (HRF). The duration of the fifth regressor's box-car was calculated from the appearance of the "Question picture" screen until the subjects answered. The regressors 1g, 0g, 1gAmb, and 0gAmb were considered as regressors of interest while the regressor modeling the subject's response was considered as an event of no interest. Since we were interested in the perception of human motion performed with and without the earth's gravity, and as the ambiguous stimuli were excluded, only statistical images corresponding to the (1g -0g) and (0g -1g) contrasts were computed. To account for inter-subject variability in the group analysis, the contrast images obtained at level 1 were included in a second level t-test, to create an SPM map. A one-sample t-test was used. All the fMRI statistics and p values were based on group random-effect analyses. The results were reviewed with the threshold of significance for active voxel set at $p < 0.001$ uncorrected. Three clusters with $p < 0.05$ corrected for multiple comparisons at cluster level are reported here (bilateral middle occipital gyrus and right anterior insula). For areas belonging to the mirror neuron system, about which we had a prior anatomical hypothesis, a small volume correction

(SVC) with a sphere of 10 mm radius was used according to the coordinates of previous studies (Rizzolatti et Craighero, 2004). One cluster was found significantly active with this method in the left inferior frontal gyrus (BA44). Anatomical identification was performed on cross-sections with reference to the atlas of Duvernoy (1999).

10.4 Results

10.4.1 Behavioural performances

During the categorization task, no significant difference was observed between the two gravity conditions for the percentage of correct answers (1G: 77.40 ± 11.15 %; 0G: 72.85 ± 12.93 %) and the normalized reaction time (1G: 1935 ± 292 ms; 0G: 2166 ± 389 ms; Fig. 19A-B).

Fig. 19C represents the percentage of correct answers with respect to the normalized reaction time for 1G (black line) and 0G (dot line) stimuli. For the 1G movements, the fastest responses (around 400 ms) were 100 % correct. From 400 ms to 800 ms the percentage of correct answers decreased and then remained stable at 80 % for normalized RT between 800 ms and 2200 ms. Then for the slowest responses (around 2800 ms) the percentage of correct answers decreased again to reach 65 %. The dynamic of the percentage of correct answers for 0G movements presented a different shape: the stable part of the curve observed for the 1G movements is not present for the 0G movements. The percentage of correct answers decreased linearly as the normalized reaction time increased. This difference between 1G and 0G condition suggested different cognitive processes involved in the categorization of 1G and 0G movements.

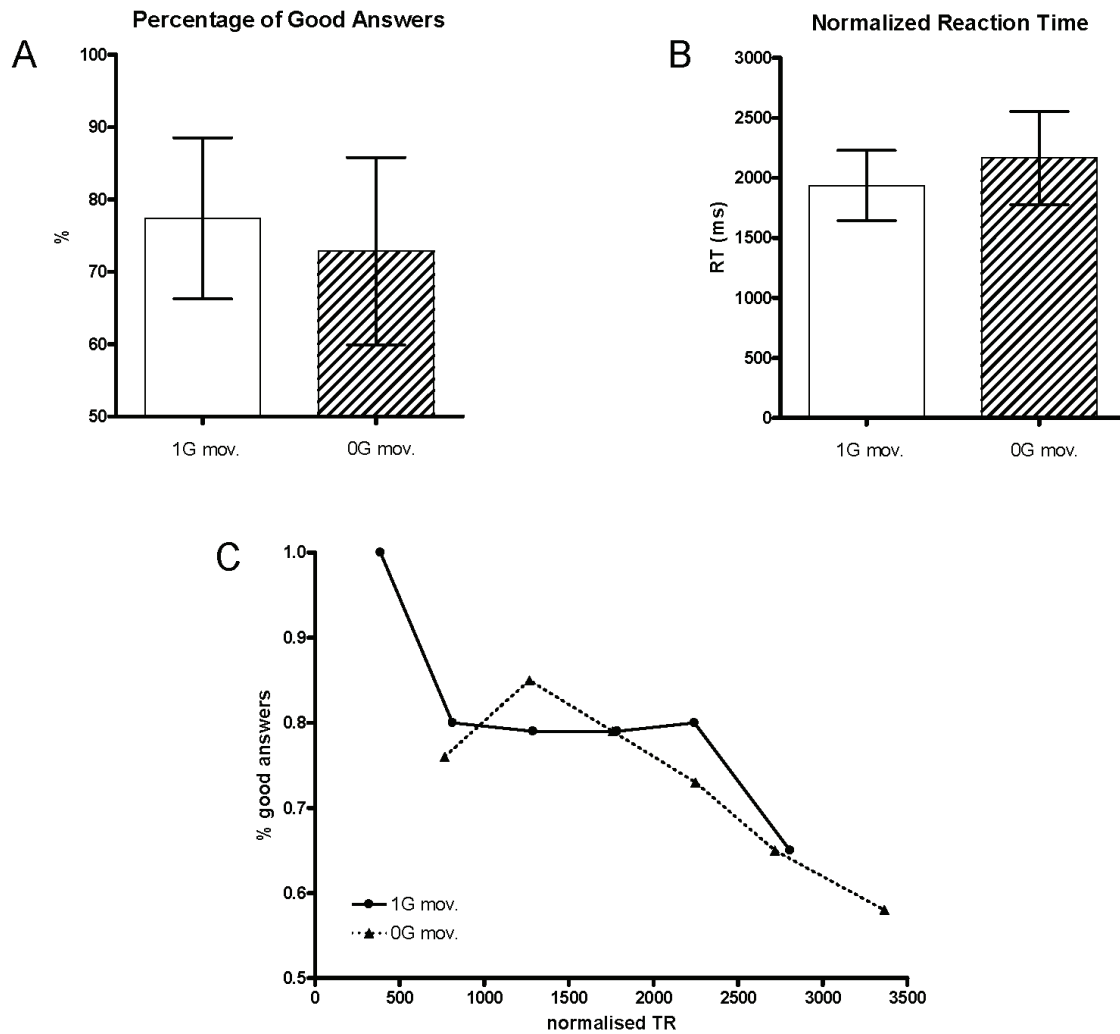


Figure 19: Results from the behavioural experiment **A**. Histogram showing the mean percentage of correct answers for 1G items (plain white) and 0G items (hatched). **B**. Histogram showing the mean reaction time for 1G items (plain white) and 0G items (hatched). The reaction time is normalised on the beginning of movement for each stimulus. **C**. Graph representing the percentage of correct answers with respect to the normalised reaction time for the 1G items (plain black line and round dots) and 0G items (hatched line and triangle dots).

10.4.2 Brain activations: 1G versus 0G

The main effect of watching animations depicting HM performed under normogravity (1G) vs. microgravity (0G) showed activations in the bilateral middle occipital gyrus (Fig. 20 and Table 1).

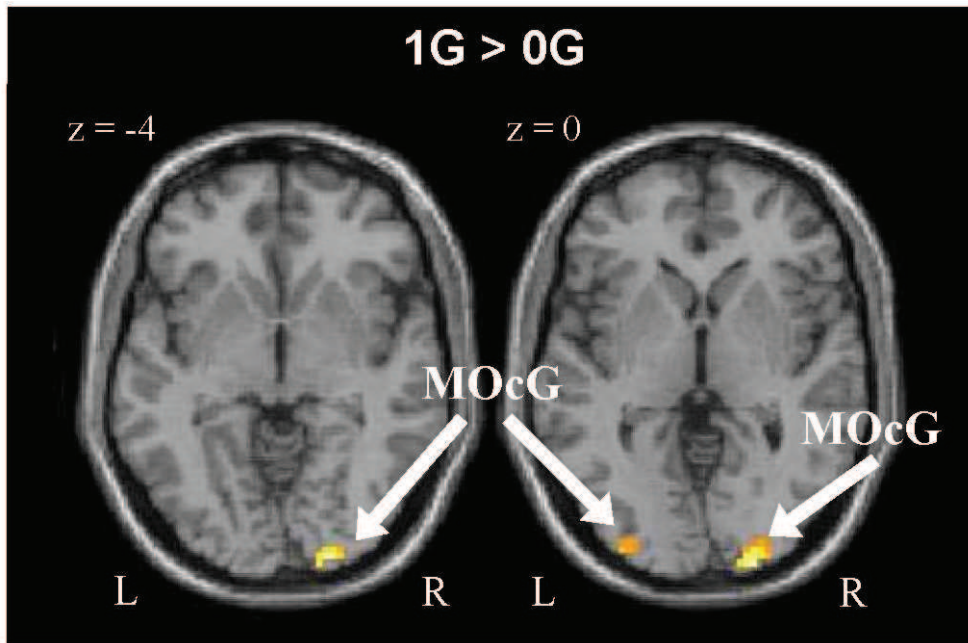


Figure 20: 1G versus 0G. Significant activations ($p < 0.001$, uncorrected, small volume correction) in the whole-brain random effects analysis during the observation of 1G movements displays (1G) versus 0G movements displays (0G). Group activations are projected onto the normalized anatomical brain of one of the participants. MOG = middle occipital gyrus, R/L = right and left hemispheres.

10.4.3 Brain activations: 0G versus 1G

The main effect of watching animations depicting 1G HM in contrast to animations depicting 0G HM activated the right anterior insula and left inferior frontal gyrus (BA44) (Fig. 21 and Table 1).

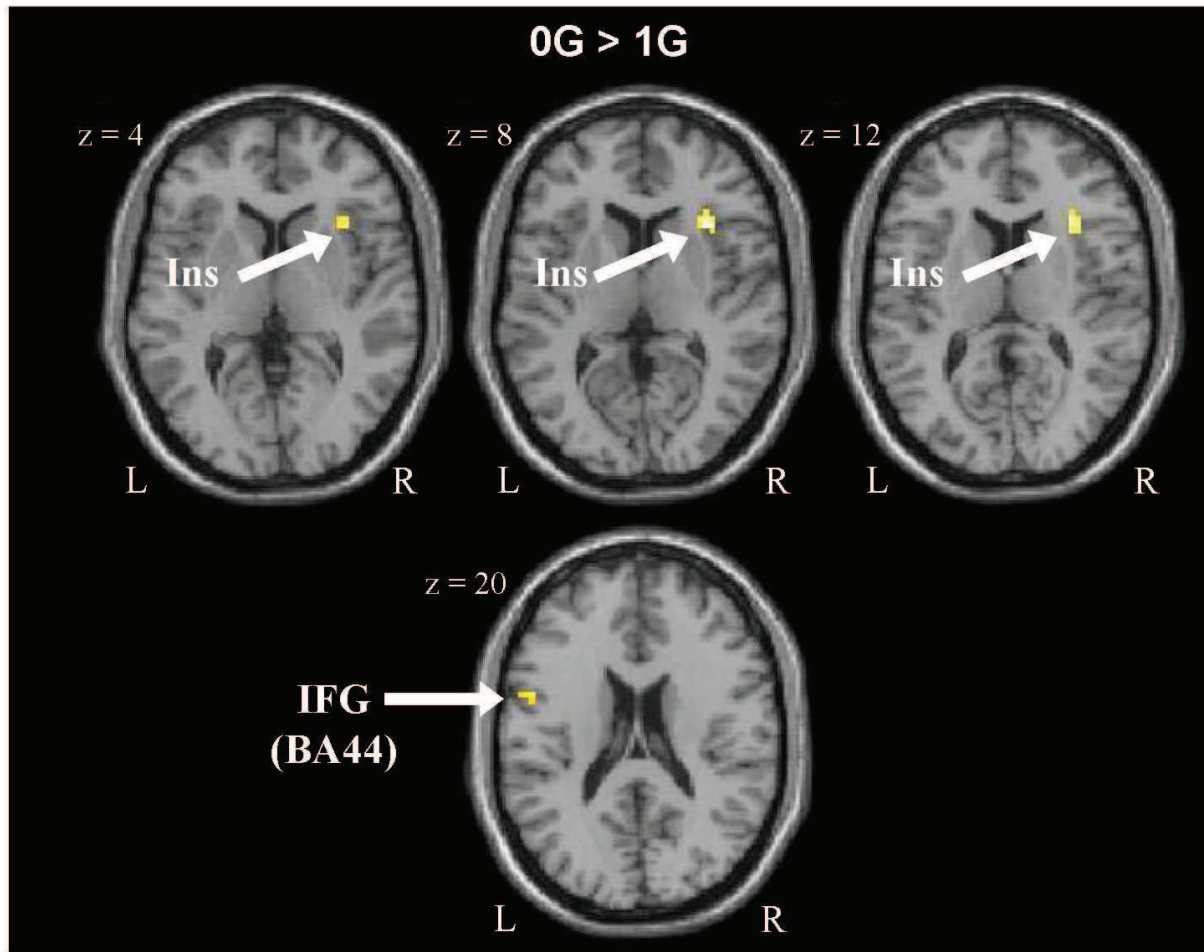


Figure 21: 0G versus 1G. Significant activations ($p < 0.001$, uncorrected, small volume correction) in the whole-brain random effects analysis during the observation of 0G movements displays (0G) versus 1G movements displays (1G). Group activations are projected onto the normalized anatomical brain of one of the participants. Ins = insula (anterior part), IFG = inferior frontal gyrus, R/L = right and left hemispheres.

Side	Brain regions	MNI coordinates			Brodmann area	<i>t</i> value	Cluster size
		X	Y	Z			
1G vs. 0G contrast							
R	Middle occipital gyrus	21	-97	-2	BA18	8.51	54
L	Middle occipital gyrus	-21	-100	-2	BA18	4.60	6
0G vs. 1G contrast							
L	Inferior frontal gyrus, <i>pars opercularis</i> *	-51	2	22	BA44	4.10	7
R	Insula, anterior part	33	23	10		6.33	34

Table 1: Peak voxel and cluster size that were significantly activated in the whole-brain random effects group analysis during the observation of 1G movements displays versus 0G movements displays (top two lines), and during the observation of 0G movements displays versus 1G movements displays (two bottom lines). *t* values reflect the statistical difference between the 2 conditions. * : obtained with a small volume correction. L/R: left and right hemispheres.

10.5 Discussion

The experimental procedure used in the present study allowed us to examine the visual perception of Earth's gravity at the cortical level. The point-light displays allowed us to isolate the kinematics and postural components of HM related to Earth's gravity. The naive subjects, without any microgravity experience, were able to categorize HM based on the gravity component. Watching a character moving without gravity, as compared to observing motions performed with normal gravity – i.e. “0G vs. 1G contrast” – activated the right anterior insula and the left inferior frontal gyrus. The inverse contrast – i.e. “1G vs. 0G contrast” – shows an activation of the bilateral middle occipital gyrus (stronger in the right hemisphere than the left).

The behavioural performances, in term of percentage of correct answers, obtained by the subjects inside the MRI scanner were lower than the theoretical performances expected after the selection of the less ambiguous items: 77% observed vs. 98% expected. Inside the MRI scanner, the subjects were supine and in the dark. The only visual source was the screen on which were presented 22 white dots moving against a black background. Moreover, the subjects were asked not to move inside the scanner in order to minimise artefacts on functional MRI images. Subjects had to reconstruct the vertical of the point-light character on the only configuration of the segments of the latter. This reconstruction might be an expensive process for 1G movements and might be even more difficult for 0G movements where the character's vertical cannot be derived from the forces applied by the gravity. This effect on behavioral performances can be related to two recent studies (Bray et al., 2004; Lopez et al., 2008) showing that the body position affects the visual vertical perception. Both studies support the hypothesis that subjective visual vertical (SVV) judgment is more accurate when participants are balancing upright on a beam, than when simply standing straight and still. Neurophysiological observations in healthy participants demonstrated the importance of the cutaneous receptors from the plantar sole for sensing one's body motion and orientation (Kavounoudias et al., 1998). In the present study, tactile afferences from the plantar sole were less

solicited in the supine position inside the scanner than in the behavioral experiment during which the participants were in a sitting position. It has also been shown in a recent study that a synthesis of vestibular and somaesthetic graviception is required to construct and update internal models of verticality (Barra et al., 2010b). Finally, a neuroimaging study (Arzy et al., 2006c) showed that body position influences brain activation during mental imagery related to embodied self location. This effect might be attributable to the influence of vestibular signals that have been shown to be involved in self- and body-related processing.

Thus, the supine position and the absence of vertical visual cues in the MRI scanner might have biased the behavioural performances. However, the absence of significant differences in performance between 0G and 1G movements observed outside the scanner remained inside the scanner. Thus, the decrease in performance did not affect the categorization task itself.

10.5.1 HM executed under normogravity mainly activates MOG and does not activate vestibular cortex

We reported a stronger activation of the middle occipital gyrus (MOG) when subjects were watching HM performed in normogravity vs. in microgravity. Activations of the MOG have already been reported in a task in which postural control was particularly important (Bakker et al., 2008). Specifically, Bakker and colleagues instructed participants to imagine walking along a trajectory in a visual scene. In one condition participants were not substantially restricted in the way in which they could move through the scene. In another condition, participants had to pay close attention to the precise manner in which they placed their feet. This latter condition, in which precise gait control was required, elicited more activation in lateral MOG. The authors suggest that middle occipital gyrus may support generation of visual predictions relevant to motor control. As the participant's task was actually a motor imagery and neither a motor execution task, nor a perception task, it is equally possible that MOG reflects more concentration on postural control relevant for motor

control. This would fit nicely with our paradigm, as the point-light characters presented a normal and classical posture for 1G movement. Inversely, HM performed under 0G condition implied unusual kinematics and postures of the characters. The results suggest that the unusual (and sometimes unnatural) postures, due to the absence of gravity, implied a decreased recruitment of the MOG during the observation of HM performed under 0G condition.

In the present experiment, the cluster of activation observed in the right MOG is quite large (54 voxels). A part of it could extend over the extrastriate body area (EBA) (Downing et al., 2001b; Peelen et al., 2006b). The EBA responds selectively to visual images of human bodies and body parts, with the exception of faces, and seems to be a specialized system for processing the visual appearance of the human body. The EBA is localised between the middle temporal gyrus and the MOG. It has been recently demonstrated that EBA activation was related to embodied self location (Ionta et al., 2011). Moreover, several studies have revealed the role of the EBA in the perception (Downing et al., 2001a; Grossman et Blake, 2002; Urgesi et al., 2007), mental imagery (Arzy et al., 2006b; Blanke et al., 2010), and sensorimotor coding of human bodies (Astafiev et al., 2004c). Although EBA is commonly described as a visual area, it has also been shown to respond to goal-directed movements of body parts in the absence of visual input (Astafiev et al., 2004b). Astafiev et al. (2004a) suggested that in addition to its visual recognition function, EBA integrates visual, spatial and sensory-motor signals involved in the representation of the observer's body. On the basis of the latter results, Rueschemeyer et al. (2010) conducted a study in which participants were presented with words related to the body (Body Words) or away from the body (World Words). In the contrast "Body Words vs. World Words", they found activation in EBA extending posteriorly to the MOG. EBA and MOG are postulated to be particularly involved in movement planning. Thus, these authors suggest that increased activation in EBA and MOG during lexical-semantic processing of Body Words reflects an involvement of the body schema. This result would again fit with our paradigm, as the usual and natural kinematics and postures depicted in HM performed under 1G condition might

involve more the body schema than the unusual and unnatural kinematics and postures depicted in 0G movements.

Finally, the most surprising result that emerges from this contrast is the absence of activation in the vestibular cortex as it would have been expected. Indeed, Indovina et al. (2005b) found that the vestibular cortex is activated when the subject observes an object falling under normal gravity (1g condition) but not in the -1g condition. The absence of activation in our case is probably the consequence of the kinematics of HM. The present study is the first to our knowledge investigating the neural coding of gravity of HM instead of objects. The "falling object" stimulus, used in previous studies of this line, depicted a falling trajectory, both simple and carrying enough information to be processed by the visual system of the subject. In our case, we can suppose that the trajectories of each 22 white dots of the point-light stimuli were too short and/or too many. All white dots were not consistently accelerated by gravity like falling objects but they were rather moving according to the characteristics of biological movement. Thus, we can suppose that both the global processing of the human shape and the local processing of HM detection (Troje et Westhoff, 2006a) were not efficient enough to enhance the recruitment of the vestibular cortex as expected.

10.5.2 Perception of HM executed without gravity surprisingly activates MNS and insula

The increased activation of the left IFG in the "0G vs. 1G" contrast is relatively surprising. We expected to see activation in this structure in the inverse contrast. Given the fact that the absence of gravity strongly disturbs movement kinematics and posture, we were expecting that HM performed under 0G condition would activate less the MNS. It has been demonstrated that the MNS does not respond to the motor command itself but rather to the goal of the action (Rizzolatti et Craighero, 2004). In the present experiment, the movements depicted in the point-light displays were

all daily-life movements that each subject may have easily reproduced on Earth. Each participant reported that the actions performed by the characters in the video were understandable. This suggests that the absence of gravity does not disturb the understanding of the goal of actions, even if the kinematics were disturbed. Thus, the activation of region belonging to the MNS when the HM was performed without gravity might be the consequence of a process of matching between the action seen by the subject and the internal representation he had of it. The activation of the left IFG in the “0G vs. 1G” contrast is consistent with previous neuroimaging study showing that both the left precentral gyrus and the left IFG were selectively activated during observation of impossible hand movements (Costantini et al., 2005). These results indicate that motor-related areas map body actions even when they violate the constraints of human anatomy. An increase of the BOLD signal selectively linked to observation of impossible hand movements was also found in sensorimotor parietal regions in the latter study. Their results suggest that while premotor areas code human actions regardless of whether they are biologically possible or impossible, sensorimotor parietal regions may be important for coding the plausibility of actions.

We showed activation of the right anterior insula during the observation of HM performed under 0G condition but not under 1G condition. The activation of the insula has recently been shown in a study investigating physical constraints of Earth gravity (Indovina et al., 2005c). These authors found that the left posterior insula was more active when the subjects were watching an object falling congruently with the Earth gravity. According to these authors, the fundamental constant of the Earth gravity vector is coded in the human brain and is available from the vestibular graviceptors and the visual inputs in order to be integrated in an internal model of gravity within the “vestibular cortex” (for a review see (Lopez et Blanke, 2011a)). As discussed before, our study does not reveal the implication of the posterior insula but rather of the anterior insula in the “0G vs. 1G” contrast. Several neuroimaging studies have shown the involvement of the anterior insula in vestibular processing, with activation extending sometimes into the adjacent IFG (Bense et al., 2001; Bottini et

al., 2001; Dieterich et al., 2003; Eickhoff et al., 2006; Fasold et al., 2002; Stephan et al., 2005). The anterior insula is known to be involved in many cognitive functions such as the integration of interoceptive information and subjective feelings from the body, the perception of homeostasy, emotional experiences, and awaked consciousness of the environment and the self (Craig, 2009a). Vestibular signals could thus interact with this region to influence various aspects of spatial and bodily perception (Trousselard et al., 2004a). Then, since the insula is heavily involved in self-perception, it is surprising to see the insula recruited in a perception task that is not directly related to the subject's own body. It might be understandable that the insula could be recruited while watching a scene that the subject could attribute to himself, i.e. a situation in which the subject can project himself in. However, the insula was recruited while the subject was observing a character moving in an unknown environment without gravity.

A possibility is that the recruitment of the right anterior insula while watching HM performed without gravity results from of a cognitive process during which the subject try to create a “congruent” sensorimotor context. The character depicted in the point-light displays performed every-day life movements but the kinematics and the posture related to the absence of gravity imply an unknown sensorimotor environment. Thus, the anterior insula is necessary to create the sensorimotor context that the subject virtually applies on its own body image. This finding is consistent with previous research showing insula and posterior cingulate cortex activation when participants adopt a first-person as compared to third-person visual perspective on a display (Ochsner et al., 2005; Vogeley et al., 2004).

10.6 Conclusion

The present study shows that disturbing the kinematics and postural components of Earth's gravity, carried by the whole body executing an action of the daily life repertoire, decreases the activation of the right middle occipital gyrus in favor of an increased activation of the right anterior insula and left IFG. The present study suggests that the perception of HM executed without gravity implies a larger cognitive effort to understand the actions, and needs a projection of the body image within a reconstructed environment (based on the subject's sensorimotor experience), whereas the perception of HM executed with gravity relies on the body schema. Further analysis with a group of experts of microgravity will be performed to investigate the role of the internal representations of action in the perception of HM.

Acknowledgements

The authors wish to thank the Centre National d'Etudes Spatiale (CNES), the PACA region, and the Centre National pour la Recherche Scientifique (CNRS) for the financial support.

11 Discussion générale

L'originalité de mes travaux de thèse a été de placer l'exécution et la perception de l'action dans un « continuum fonctionnel » s'articulant autour des représentations internes de l'action. L'adaptation des représentations internes de l'action à la microgravité dans l'exécution, la simulation mentale, et la perception du mouvement était la principale question de ce travail expérimental.

11.1 Le vecteur gravitaire : un référentiel premier pour structurer l'action

La microgravité a été un modèle expérimental de choix pour étudier les adaptations de ces représentations internes de l'action en supprimant, ou en perturbant, les informations sensorielles liées à la gravité terrestre. En effet, la microgravité supprime de façon réversible les informations otolithiques statiques, ainsi que les autres informations graviceptives d'origine somesthésique, et notamment modifie les informations proprioceptives. En supprimant une des principales forces externes responsables des déséquilibres posturaux, la situation de microgravité isole ainsi la composante d'orientation de la composante d'équilibre, alors que ces deux composantes posturales sont étroitement dépendantes sur Terre (Amblard et al., 1985).

La gravité est perçue par une multitude de canaux sensoriels : directement par le système otolithique et les autres gravicepteurs, et indirectement par le canal visuel. Les informations gravito-inertielles nourrissent les différents référentiels utiles au contrôle du mouvement et de la posture : directement le référentiel géocentrique mais également de façon indirecte les référentiels égocentrique et allocentrique. Quels que soient les cadres de références et les organes sollicités, le SNC se doit d'assurer un rôle spécifique : empêcher le corps de tomber lorsqu'il réalise une action.

En effet, au-delà du contrôle postural et du maintien de l'équilibre, la gravité est une variable ubiquitaire qui joue également un rôle capital dans la simulation mentale du mouvement et dans la perception des mouvements humains. La gravité terrestre constitue à la fois une contrainte forte pour le corps et un référentiel privilégié pour le SNC. En effet, la gravité est un paradoxe pour le contrôle moteur puisqu'elle est le principal agent perturbateur de notre équilibre mais c'est aussi un référentiel stable sur lequel se base le SNC pour contrôler de façon harmonieuse la plupart de nos actions. Il s'agissait, au cours de cette thèse, d'explorer le vecteur gravitaire comme un référentiel premier utilisé par le SNC pour structurer l'action aussi bien dans sa dimension perceptive, motrice, et cognitive.

La gravité constitue, aux différentes périodes de la vie, un référentiel invariant pour organiser le contrôle moteur. Par son effet structurant sur le monde que l'on perçoit, et sur lequel on agit, notre système visuel et notre schéma corporel se sont construits et adaptés aux contraintes imposées par la gravité. Ces contraintes sont intégrées par le SNC aux différents niveaux des processus sensorimoteurs (Papaxanthis et al., 2003a; Vaugoyeau et Assaiante, 2009). Grâce à une étude en IRM fonctionnelle, Indovina et collaborateurs (2005d) ont pu apporter une preuve directe sur le fait que les contraintes de la physique fondamentale liées à la gravité terrestre sont représentées dans le cortex vestibulaire de l'homme adulte. Le cortex vestibulaire est une aire cérébrale fonctionnelle qui est localisée anatomiquement au niveau de l'insula et de la jonction temporo-pariétale. Les structures qui le constituent forment le système thalamo-cortical vestibulaire dont le rôle est de recueillir les informations gravitaires en provenance de multiples canaux sensoriels pour les intégrer au sein de différents processus cognitifs (Lopez et Blanke, 2011d).

La perception et la reconnaissance du mouvement humain soumis aux contraintes de la gravité terrestre sont des capacités qui sont présentes très tôt chez le nourrisson (Bertenthal et al., 1987c; Booth et al., 2002c; Fox et McDaniel, 1982; Pavlova et al., 2001). Par ailleurs, de

nombreuses études chez l'adulte ont mis en évidence le rôle primordial du vecteur gravité, du schéma corporel, ou de leurs interactions réciproques dans la perception visuelle d'objets accélérés selon la gravité terrestre (Indovina et al., 2005e; Maffei et al., 2010b), dans la perception visuelle d'images de corps humain statiques dont le mouvement était implicite (Lopez et al., 2009), ainsi que dans l'estimation de la verticale subjective par rapport au corps chez les sujets sains (Lopez et al., 2011) ou encore chez des sujets vestibulo-lésés unilatéralement (Lopez et al., 2008). Il a également été montré que l'activité de deux structures cérébrales impliquées dans la perception du corps et la conscience de soi était modifiée par la direction du vecteur gravitaire terrestre par rapport au corps (Arzy et al., 2006a) soulignant ainsi le lien étroit entre la gravité et le schéma corporel dans le phénomène d'incarnation (de l'anglais « *embodiment* ») et de la conscience de soi.

11.2 Repondération sensorielle en microgravité : atténuation des typologies perceptives au profit d'un référentiel sensoriel privilégié, la vision

La repondération sensorielle peut être définie comme une capacité du SNC, à modifier sa dépendance à l'égard d'une entrée sensorielle donnée afin de réguler la posture, ou tout autre action motrice, en fonction des conditions environnementales présentes. Chez l'adulte, une modification des contraintes situationnelles entraîne alors une modification dans la prise en compte des entrées sensorielles, les moins fiables subissant une sous-pondération, les autres entrées disponibles bénéficiant en conséquence d'une sur-pondération. La microgravité, dont il est question dans cette thèse, permet de soumettre les sujets à de fortes contraintes situationnelles. Dans ce cas le seul référentiel sensoriel à ne pas être modifié est la vision. En effet, la forte repondération sensorielle qui s'opère à l'entrée en microgravité augmente la valence des informations visuelles et diminue en conséquence le poids des informations graviceptives et proprioceptives. Il ressort de nombreuses

études réalisées en microgravité à court ou à long terme que la vision redevient un référentiel privilégié pour assurer les adaptations posturales et motrices (Cheung et al., 1990; Young et al., 1986a; 1986b). Or, au cours de l'enfance, et notamment lors d'acquisitions motrices majeures ou de périodes de transition comme l'adolescence, la vision constitue déjà le référentiel sensoriel privilégié à partir duquel s'organise le contrôle de l'action (Assaiante et Amblard, 1996; Viel et al., 2009b). Chez l'adulte sain, en revanche, l'utilisation du référentiel visuel n'est plus exclusive et la repondération sensorielle de même que les typologies perceptives s'expriment plus largement en fonction du contexte. Dans certaines pathologies touchant la sphère sensorielle, une repondération sensorielle en faveur des informations visuelles a également été mise en évidence. C'est par exemple le cas des patients parkinsoniens dont la sur-utilisation des informations visuelles pour le contrôle postural est décrite comme une stratégie compensatrice de leurs déficits proprioceptifs (Vaugoyeau et al., 2007c).

Les travaux d'Isableu et collaborateurs (2003a) ont mis en évidence que la forte variabilité interindividuelle observée dans le contrôle visuel de la posture était liée à une pondération différentielle des entrées sensorielles impliquées à la fois dans le contrôle perceptif et postural. Ces mêmes auteurs expliquent cette pondération différentielle en terme de choix différentiel et/ou de capacité à sélectionner le cadre de référence le plus approprié pour faire face à des perturbations sensorielles. Oie et collaborateurs (2001) ont demandé à des sujets de rester debout face à un écran projetant un pattern de points tout en touchant avec le doigt un dispositif délivrant un stimulus somatosensoriel. Ces auteurs ont montré que les sujets perturbés par le champ visuel (visuel-dépendants) améliorent leur stabilité lorsque le stimulus somatosensoriel diminue. Le cas inverse s'observait pour les sujets visuel-indépendants. Ces auteurs ont conclu que les variations dans la stabilité posturale étaient dues aux changements dans la pondération sensorielle. La capacité du SNC à repondérer de façon dynamique les signaux sensoriels a également été démontrée par Carver et collaborateurs (2006) en analysant les réponses posturales de sujets face à des changements

d'amplitude du mouvement visuel. En cas de changement brusque du champ visuel une rapide repondération du stimulus visuel s'opère, dans le sens d'une sous-pondération, afin de prévenir la perte d'équilibre.

Dans les situations d'équilibre postural facile, la redondance des référentiels est maximale puisque les différents capteurs fournissent des informations de verticalité congruentes et stables. Par conséquent, les traitements spatiaux réalisés à partir de l'un ou l'autre de ces référentiels s'effectueraient avec la même efficacité. Cette redondance autorise la mise en place d'une sensibilité individuelle à l'égard de chacun des référentiels grâce aux larges possibilités de vicariance (Ohlmann, 1988; Ohlmann et Marendaz, 1991). Les performances spatiales d'orientation, au cours de tâches motrices ou perceptives, sont soumises à des différences interindividuelles qui résulteraient de stratégies individualisées d'intégration et d'interprétation des informations sensorielles dépendantes du contexte général de l'action, se traduisant par l'émergence de typologies perceptives (Isableu et al., 1998a). Ces différences interindividuelles traduiraient une pondération d'une modalité sensorielle et du référentiel associé pour estimer la verticalité.

L'existence de processus vicariants suppose donc, en microgravité où les contraintes situationnelles sont très fortes, que les différentes typologies perceptives des sujets s'effacent pour laisser place à des comportements communs à tous les sujets. C'est le résultat que nous retrouvons dans la première expérience de ma thèse. En effet, un seul référentiel, le référentiel allocentrique ou champ visuel, permettait la réussite de la tâche demandée, l'adoption d'une posture érigée verticale. En effet, nous n'avons trouvé aucune différence dans les stratégies d'orientation posturale des sujets qui soit liée à leur typologie perceptive à savoir dépendant ou indépendant visuel. Pour les sujets visuel-dépendants on peut considérer que c'était déjà le référentiel sensoriel privilégié. Quant aux sujets visuel-indépendants, ils auraient réalisé une repondération sur le référentiel sensoriel le plus pertinent en microgravité, à savoir la vision.

En revanche, dans une étude précédente, Viel et collaborateurs (2010) ont observé la persistance de différences interindividuelles dans les performances de stabilisation posturale en microgravité. Leurs résultats montraient qu'une stratégie de stabilisation donnée était fortement corrélée avec la typologie perceptive des sujets. Or l'étude de Viel et collaborateurs (2010) et la nôtre diffèrent par un facteur essentiel : la vision. Les sujets de Viel et collaborateurs (2010) réalisaient la tâche de stabilisation les yeux fermés tandis que les sujets de ma première expérience de thèse avaient pour consigne de garder les yeux ouverts. Nos résultats confirment ainsi que la dominance proprioceptive des sujets visuel-indépendants améliore les capacités à sélectionner le cadre de référence le plus approprié (Isableu et al., 2003g).

Dans notre deuxième expérience sur la simulation mentale du mouvement, il a été demandé aux sujets de réaliser un mouvement puis de reproduire mentalement ce mouvement, les yeux ouverts en microgravité. Sur la base des conclusions de la première expérience quant aux typologies perceptives en microgravité, nous nous sommes demandés quelles auraient été les performances de simulation mentale si les sujets avaient réalisé la même tâche les yeux fermés. Autrement dit, en l'absence du référentiel sensoriel le plus adapté, c'est-à-dire le référentiel allocentrique perçu par la vision, les modèles internes se calibreraient-ils plus rapidement ? La question reste ouverte et probablement que les performances de simulation mentale du mouvement devraient être différentes entre les sujets visuel-dépendants et les sujets visuel-indépendants en l'absence de vision en microgravité. Enfin, s'agissant de la troisième expérience, il devient légitime de s'interroger sur les corrélations possibles entre la perception du mouvement humain et la perception de la verticale, dont découle la répartition des sujets en visuel-dépendants ou -indépendants en fonction de leurs performances au Rod and Frame Test (RFT). De plus, un certain nombre de travaux montrent que, chez les sujets dépendants à l'égard du champ visuel, la posture semble modifier la lecture des informations gravitaires, qui en retour, interagit avec les données visuelles (Marendaz, 1989; Robert et Ohlmann, 1994). C'est exactement les résultats que nous retrouvons dans les tâches de

catégorisation (mouvement réalisé sur Terre ou dans l'espace) lorsqu'elles sont effectuées en position assise devant l'ordinateur ou en position allongée dans le scanner de l'IRM. Ainsi les performances comportementales sont moins bonnes en posture allongée où la lecture des informations verticales se trouve en partie affectée.

11.3 Construction et réactualisation du schéma corporel autour du vecteur gravitaire

Outre une fonction motrice évidente, le schéma corporel, par les liens étroits qu'il entretient avec le couplage perception-action et la communication avec l'environnement, contribue pleinement aux processus cognitifs permettant l'interprétation des actions d'autrui et les interactions sociales (Centelles et al., 2011c; Miall, 2003; Rizzolatti et al., 2001; Rizzolatti et al., 2002a), si bien qu'il se retrouve être au cœur de théories contemporaines de cognition sociale telles que la « théorie de la motricité incarnée » (de l'anglais embodied mind theory) ou encore la théorie de l'esprit (Klin et al., 2003; Rizzolatti et al., 2002b). Bien que cette idée ne soit pas nouvelle puisque Piaget (1896-1980) voyait déjà dans la formation de représentations motrices internes un substrat cognitif à l'élaboration de modèles perceptifs du monde extérieur, les études actuelles assoient un peu plus l'importance du schéma corporel pour la cognition sociale en apportant la preuve d'une altération des représentations internes de l'action chez des populations souffrant de troubles des interactions sociales et de la communication, tels que les enfants avec troubles du spectre autistique (Haswell et al., 2009; Martineau et al., 2004; Schmitz et al., 2003). Au cours de la vie, le schéma corporel se construit donc sur la base des informations sensorielles envoyées par le corps en action, par ses interactions avec l'environnement et avec autrui. Ainsi, les relations étroites entre schéma corporel et les représentations internes de l'action ont des conséquences directes sur les stratégies posturales et motrices préférentiellement utilisées (Assaiante et al., 2011).

Il a été montré que la proprioception, ou perception de soi-même, en renseignant directement sur la position et la dynamique des segments corporels (Massion, 1992), est une des modalités sensorielles les plus importantes dans l'élaboration du schéma corporel (Roll et al., 1991). Ainsi, des patients souffrant de neuropathie sensorielle ou de myopathie de Duchenne, et ayant donc un fonctionnement proprioceptif inexistant ou altéré, voient leur schéma corporel détérioré si bien qu'il leur est difficile de réaliser adéquatement des activités motrices complexes nécessitant une représentation fine des relations spatiales entre segments (Blouin et al., 1993; Jover et al., 2006). Parmi les informations sensorielles participant à la construction du schéma corporel, les informations graviceptives, et notamment vestibulaires, sont également prépondérantes. Ainsi le cortex vestibulaire, qui implique de nombreuses aires cérébrales corticales et sous-corticales (Lopez et Blanke, 2011c), joue un rôle important dans la représentation interne du corps. C'est le cas particulièrement d'une aire cérébrale : l'insula, dont nous avons mis en évidence le recrutement dans la troisième expérience de ma thèse lors de la perception de MH réalisé en 0G. En effet, plusieurs études de neuroimagerie ont mis en évidence une implication de l'insula antérieure dans le traitement vestibulaire. L'insula est considérée comme une aire cérébrale majeure dans les mécanismes d'intéroception et de conscience du corps (Craig, 2009b). Les signaux vestibulaires interagiraient avec cette région pour influencer certains mécanismes de perception spatiale et de perception du corps (Trousselard et al., 2004b). Ces résultats conduisent à redonner aux informations graviceptives, via le cortex vestibulaire, une place centrale, au même titre que les informations vestibulo-tactiles, dans la construction et l'adaptation du schéma corporel.

11.4 Substrats neuronaux des représentations internes de l'action

Des études de neuroimagerie ont montré que les mêmes structures cérébrales étaient activées lors de la production motrice et de la simulation mentale du mouvement. Parmi ces régions

cérébrales on retrouve le cortex pariétal, le cortex préfrontal, l'aire motrice supplémentaire, le cortex prémoteur, le cortex moteur, les ganglions de la base, et le cervelet (Decety, 1996b; Fadiga et Craighero, 2004b; Jeannerod, 2001h). Le Système des Neurones Miroirs (MNS) (Rizzolatti et Craighero, 2004) est constitué du cortex prémoteur (Saygin, 2007a; Ulloa et Pineda, 2007a), du gyrus frontal inférieur (IFG) (Saygin et al., 2004a), et de certaines régions du cortex pariétal (Battelli et al., 2003; Virji-Babul et al., 2007a). Il a été proposé que le MNS représente le substrat neural de la théorie de la simulation motrice qui considère que les individus comprennent le but des actions de leurs pairs en simulant ces actions sur la base de leur propre répertoire moteur (Decety et Grezes, 2006a; Jeannerod, 2001i).

C'est, selon notre hypothèse, ce qui explique l'activité de l'IFG gauche dans le contraste « 0G - 1G » de notre troisième étude. En effet, les vidéos de mouvements réalisés en microgravité devaient nécessiter que les sujets simulent mentalement le mouvement qu'ils étaient en train de regarder pour le catégoriser correctement. En fait, il s'agissait de comparer les conséquences prédites du mouvement observé sur la base de la propre expérience sensorimotrice du sujet. C'est exactement ce que nous avons demandé de réaliser à nos sujets lors de la deuxième expérience de ma thèse, lors de la tâche de simulation motrice. Nous faisons donc l'hypothèse que des régions cérébrales similaires à celles observées dans l'expérience de perception du mouvement humain en microgravité ont été recrutées dans lors de la simulation mentale du mouvement (i.e. réseau fronto-pariétal).

Dans le couplage entre la perception et l'action qui sous-tend le mécanisme miroir, les informations visuelles jouent un rôle prépondérant. Cependant, la vision n'est pas la seule modalité sensorielle qui permet d'observer un recrutement du MNS. Par exemple, écouter une bande son de deux personnes qui marchent ensemble sollicite des régions spécialisées dans la mentalisation (pôle temporal), dans le traitement émotionnel (amygdale) et, plus intéressant encore, dans la perception du mouvement

humain (STS). Ainsi l'évocation des représentations internes de l'action repose sur différents canaux sensoriels, les informations graviceptives jouant un rôle majeur dans ce processus d'intégration.

12 Conclusion et perspectives

L'objectif de cette thèse aura été d'analyser, à travers l'orientation posturale et l'activité cérébrale des sujets, l'adaptation du système nerveux central (SNC) à la suppression d'un invariant fondamental, la gravité. L'utilisation de la microgravité dans différents protocoles nous a permis de mettre en évidence certaines propriétés des représentations internes de l'action. En conclusion, il ressort de cette thèse que les représentations internes de l'action se nourrissent des informations graviceptives pour se construire et s'adapter constamment, que ce soit en terme de perception ou d'exécution. Cependant, dans certaines conditions telle que la microgravité à court terme, apparaît un ordre de priorité. En effet, le SNC est capable de mettre en place des solutions immédiates et efficaces pour l'exécution, alors qu'un temps de latence est observé dans la recalibration des modèles internes sur la base des afférences sensorielles fortement perturbées. Enfin, nous avons mis en évidence, chez des sujets sans expérience aucune de microgravité, que la perception du mouvement humain est efficace même lorsque ce dernier est exécuté en apesanteur, bien que des réseaux cérébraux différents soient mis en jeu. Ainsi, ce travail de thèse a apporté quelques réponses concernant le fonctionnement, le rôle, les propriétés, et la dynamique d'adaptation des représentations internes de l'action, mais il a, bien évidemment, soulevé de nombreuses autres questions, dont quelques unes vont être esquissées en perspectives.

12.1 Quelques perspectives centrées sur la perception du mouvement humain

Notre étude en imagerie cérébrale a montré que le substrat neurologique de la perception du mouvement humain, présenté sous forme de points lumineux (Jacobs et al., 2004b), variait, selon que le mouvement perçu est réalisé en normogravité ou en microgravité (Chabeauti et al., soumis). En effet, le gyrus occipital moyen est davantage activé lors de la visualisation de mouvement humain effectué en normogravité tandis que le gyrus frontal inférieur gauche, constitutif du système des neurones miroirs, et l'insula sont davantage activés lors de la visualisation de mouvement humain effectué en microgravité. Ainsi, le processus permettant à l'individu de reconnaître du mouvement humain en normogravité est principalement perceptif alors que celui lui permettant de reconnaître du mouvement humain en microgravité associe simulation mentale et représentation du corps, c'est-à-dire que ce processus cognitif implique la projection de l'image de soi dans cet environnement gravitaire inconnu.

12.2 L'expertise de la microgravité modifie-t-elle l'activité cérébrale ?

Une des perspectives qui s'impose immédiatement à la suite de ce travail de thèse est d'explorer les activités cérébrales de sujets ayant une forte expérience de la microgravité lors de la réalisation de la même tâche expérimentale. En effet, il a été montré que l'expertise motrice modifiait l'activité cérébrale et conditionnait les performances lors d'observation de mouvements spécifiques appartenant au répertoire moteur de notre propre répertoire moteur (Calvo-Merino et al., 2005c; 2006). Notre hypothèse est que chez ces sujets qui possèdent une expérience sensorimotrice de la microgravité, la catégorisation ne se fera plus sur le principe d'exclusion de la situation inconnue mais sur la base d'une adéquation entre la cinématique observée et leur répertoire moteur

contenant ces actions réalisées sans le vecteur gravitaire. L'activité de l'insula ne devrait plus être observée chez ces sujets. En contrepartie nous faisons l'hypothèse d'une activation plus importante des aires cérébrales constituant le réseau des neurones miroirs.

12.3 Effet du référentiel visuel sur la perception du mouvement humain : étude en IRMf chez des sujets sans expérience de microgravité

A la lumière des résultats de mes deux premières études mettant en avant l'importance du référentiel visuel en microgravité et questionnant le rôle des typologies perceptives des sujets dans les adaptations à la microgravité, il nous semble tout à fait pertinent de s'intéresser à nouveau à l'activité cérébrale de sujets naïfs à la microgravité, engagés dans des tâches de perception du mouvement humain, en leur présentant non pas une forme minimaliste du mouvement des seuls acteurs, mais en leur présentant, à travers des vidéos classiques, un mouvement et un contexte environnemental. Ainsi dans ce nouveau protocole nous analyserons l'effet du référentiel visuel, dans lequel le mouvement est réalisé, sur les circuits cérébraux sous tendant la perception du MH. Dans un paradigme de catégorisation, nous utiliserons des items vidéo des mêmes mouvements réalisés en normo et microgravité replacés dans leur contexte environnemental, au cours des vols paraboliques. Dans ce cas là, nous formulons l'hypothèse que la présence du contexte devrait faciliter la tâche de catégorisation en replaçant le sujet dans un référentiel visuel (la carlingue de l'avion) présentant des caractéristiques orthonormées déterminées par les repères visuels de verticalité de l'environnement. Nous suggérons que dans ce cas la perception du MH réalisé en microgravité ne nécessiterait plus que le sujet se projette dans l'action et devrait de ce fait activer les réseaux des neurones miroirs, classiquement décrits dans la perception du MH. De plus, la typologie perceptive des sujets sera systématiquement évaluée à l'aide du Rod-and Frame test (RFT) et leurs

résultats au RFT seront corrélés à leurs performances perceptives et utilisés comme un régresseur comportemental dans l'analyse des données IRMf.

12.4 Perception du mouvement humain en situation de congruence/incongruence environnementale en vols paraboliques

L'autre versant des pistes expérimentales à explorer consiste à étudier la catégorisation de ces mêmes mouvements réalisés avec ou sans la gravité chez des sujets naïfs à la microgravité en les plaçant eux-mêmes en microgravité pour la première fois. Il s'agit dans ce cas, d'évaluer si des représentations internes qui n'incluent plus la contrainte gravitaire donnent bien lieu à une reconnaissance plus rapide et aisée des mouvements réalisés en microgravité. La question serait de savoir si la perception d'un mouvement réalisé dans une certaine condition est affectée par l'environnement. En d'autres termes, les performances de catégorisation sont-elles améliorées lorsque l'environnement dans lequel le mouvement observé est congruent avec l'environnement dans lequel le sujet se trouve au moment de l'observation ? Et inversement, lorsque environnement du mouvement et environnement de l'observateur sont incongruents ?

Les sujets seront testés à bord de l'Airbus A300-Zero G (Novespace) lors des vols paraboliques (microgravité) et à bord de l'avion au sol (normogravité), en position assise et couchée. De la même manière que présentée précédemment, les sujets devront discriminer le plus rapidement possible des mouvements humains enregistrés en normogravité et en microgravité, présentés sous forme de points lumineux animés. Cela donnera donc lieu à quatre conditions expérimentales : deux conditions congruentes, microgravité (normogravité)/mouvement en microgravité (normogravité), et deux conditions incongruentes, normogravité (microgravité)/mouvement en microgravité

(normogravité). Le pourcentage de bonnes réponses, le temps de réaction et la certitude vis-à-vis des réponses proposées seront enregistrés.

12.5 A mi-chemin entre la microgravité et la pathologie : le protocole du bed-rest

Une perspective intéressante, à la frontière entre la microgravité et la déprivation proprioceptive, est le protocole du bed-rest. Le bed-rest tête en bas constitue le gold-standard pour reproduire sur terre les effets physiologiques d'un vol spatial (Traon et al., 2007), tant en ce qui concerne le déconditionnement cardiovasculaire, l'atrophie musculaire que la déminéralisation osseuse. Cependant, les spationautes de retour sur terre voient également leur fonction sensorimotrice altérée comme en témoigne d'importantes modifications du contrôle sensorimoteur de la posture (Black et al., 1999; Layne et al., 2001; Papaxanthis et al., 2003f; Speers et al., 1998) et de la marche (Hillman et al., 1999). Ce point est particulièrement sensible car cette moindre fonctionnalité sensorimotrice a été associée aux problèmes observés lors de l'atterrissage des navettes spatiales, telles que les vitesses excessives d'atterrissage ou encore les erreurs de trajectoires (Moore et al., 2011). Examiner si le bed-rest est à même de reproduire ce déconditionnement sensorimoteur constitue donc un véritable enjeu.

La suppression de la contrainte gravitaire constitue la cause fondamentale de l'altération de la fonction sensorimotrice. Cependant, le canal proprioceptif constitue un autre canal tout aussi important pour la représentation interne des forces gravito-inertielles lors du codage et de l'exécution du mouvement (Barra et al., 2010a; Hlavacka et al., 1996; Mittelstaedt et Glasauer, 1993). En microgravité, les études ont montré qu'il existe une véritable plasticité de la réponse proprioceptive (Roll JP et al., 1993; 1998a). Dans ce cadre, il est envisageable que le bed-rest, en

mettant au repos le canal proprioceptif, entraîne un déconditionnement sensorimoteur tel que précédemment rapporté en microgravité. Ce déconditionnement se traduirait notamment dans sa dimension perceptive par une atteinte de la perception du mouvement humain.

La troisième expérience de ma thèse a permis d'établir que le processus permettant à l'individu de reconnaître du mouvement humain en normogravité est purement perceptif alors que celui lui permettant de reconnaître du mouvement humain en microgravité associe simulation mentale et représentation du corps, signe que l'individu perçoit via une projection de son propre corps dans un environnement gravitaire inconnu. Ces deux stratégies neurales appellent des différences comportementales, en particulier lorsque le mouvement visualisé est ambiguë (i.e., catégorisation difficile normogravité/microgravité). Sous cette condition, les sujets perçoivent plus aisément et rapidement le mouvement humain effectué en normogravité. Dans l'hypothèse où le bed-rest déconditionne la fonction sensorimotrice et appauvrit transitoirement le répertoire sensorimoteur du sujet, en diminuant l'incidence de la contrainte gravitaire sur la perception du mouvement, il est probable que la tendance précédente soit en quelque sorte inversée et que le mouvement humain effectué en microgravité soit plus aisément et rapidement perçu par les sujets.

Le projet de recherche envisage donc d'examiner les effets produits par le bed-rest sur la sensibilité à percevoir le mouvement humain réalisé en 1G ou en 0G. Les sujets seront testés avant et après bed-rest (immédiatement après et quelques jours plus tard), en positions assise et couchée. Ils devront discriminer le plus rapidement possible des mouvements humains enregistrés en normogravité et en microgravité, présentés sous forme de points lumineux animés. Le pourcentage de bonnes réponses, le temps de réaction et la certitude vis-à-vis des réponses proposées seront enregistrés.

13 Bibliographie

- Ahlstrom, V., Blake, R., Ahlstrom, U. (1997). Perception of biological motion. *Perception*, 26: 1539-1548.
- Alexander, N.B., Schultz, A.B., Warwick, D.N. (1991). Rising from A Chair - Effects of Age and Functional Ability on Performance Biomechanics. *Journals of Gerontology*, 46: M91-M98.
- Amblard, B., Assaiante, C., Cremieux, J., Massion, J. (1990). From posture to gait: which sensory input for which function? 168-176.
- Amblard, B., Assaiante, C., Fabre, J., Mouchnino, L., Massion, J. (1997). Voluntary head stabilization in space during oscillatory trunk movements in the frontal plane performed in weightlessness. *Exp.Brain Res.*, 114: 214-225.
- Amblard, B., Assaiante, C., Fabre, J.C., Martin, N., Massion, J., Mouchnino, L., Vernazza, S. (1995). Voluntary head stabilization in space during trunk movements in weightlessness. *Acta Astronaut.*, 36: 415-422.
- Amblard, B., Cremieux, J., Marchand, A.R., Carblanc, A. (1985). Lateral orientation and stabilization of human stance: static versus dynamic visual cues. *Exp.Brain Res.*, 61: 21-37.
- André-Thomas (1940). *Equilibre et équilibration*. Paris: Masson.,
- Arzy, S., Thut, G., Mohr, C., Michel, C.M., Blanke, O. (2-8-2006a). Neural basis of embodiment: Distinct contributions of temporoparietal junction and extrastriate body area. *Journal of Neuroscience*, 26: 8074-8081.
- Arzy, S., Thut, G., Mohr, C., Michel, C.M., Blanke, O. (2-8-2006b). Neural basis of embodiment: Distinct contributions of temporoparietal junction and extrastriate body area. *Journal of Neuroscience*, 26: 8074-8081.
- Arzy, S., Thut, G., Mohr, C., Michel, C.M., Blanke, O. (2-8-2006c). Neural basis of embodiment: Distinct contributions of temporoparietal junction and extrastriate body area. *Journal of Neuroscience*, 26: 8074-8081.
- Assaiante, C. (2000). *Construction du répertoire des référentiels posturaux : maturation et adaptation au cours de l'enfance*. Habilitation à diriger des recherches en neurosciences.,
- Assaiante, C. (2012). Action and representation of action during childhood and adolescence: A functional approach. *Neurophysiologie Clinique-Clinical Neurophysiology*, 42: 43-51.
- Assaiante, C. and Amblard, B. (1993). Ontogenesis of head stabilization in space during locomotion in children: influence of visual cues. *Exp.Brain Res.*, 93: 499-515.
- Assaiante, C. and Amblard, B. (1996). Visual factors in the child's gait: effects on locomotor skills. *Percept.Mot.Skills*, 83: 1019-1041.
- Assaiante, C., Chabeauti, P.Y., Sveistrup, H., Vaugoyeau, M. (2011). Updating process of internal model of action as assessed from motor and postural strategies in young adults. *Human Movement Science*, 30: 227-237.

- Assaiante, C., Chabeauti, P.Y., Sveistrup, H., Vaugoyeau, M. (2010). Motor and postural strategies in Sit-To-Stand and Back-To-Sit motions in young adults. *Human Movement Science*,
- Assaiante, C., McKinley, P.A., Amblard, B. (1997). Head-trunk coordination during hops using one or two feet in children and adults. *J.Vestib.Res.*, 7: 145-160.
- Assaiante, C., Thomachot, B., Aurenty, R., Amblard, B. (1998). Organization of lateral balance control in toddlers during the first year of independent walking. *J.Mot.Behav.*, 30: 114-129.
- Astafiev, S.V., Stanley, C.M., Shulman, G.L., Corbetta, M. (2004b). Extrastriate body area in human occipital cortex responds to the performance of motor actions. *Nature Neuroscience*, 7: 542-548.
- Astafiev, S.V., Stanley, C.M., Shulman, G.L., Corbetta, M. (2004c). Extrastriate body area in human occipital cortex responds to the performance of motor actions. *Nature Neuroscience*, 7: 542-548.
- Astafiev, S.V., Stanley, C.M., Shulman, G.L., Corbetta, M. (2004a). Extrastriate body area in human occipital cortex responds to the performance of motor actions. *Nature Neuroscience*, 7: 542-548.
- Bakker, M., De Lange, F.P., Helmich, R.C., Scheeringa, R., Bloem, B.R., Toni, I. (2008). Cerebral correlates of motor imagery of normal and precision gait. *Neuroimage*, 41: 998-1010.
- Baroni, G., Ferrigno, G., Rabuffetti, M., Pedotti, A., Massion, J. (1999). Long-term adaptation of postural control in microgravity. *Experimental Brain Research*, 128: 410-416.
- Barra, J., Marquer, A., Joassin, R., Reymond, C., Metge, L., Chauvineau, V., Perennou, D. (2010b). Humans use internal models to construct and update a sense of verticality. *Brain*, 133: 3552-3563.
- Barra, J., Marquer, A., Joassin, R., Reymond, C., Metge, L., Chauvineau, V., Perennou, D. (2010a). Humans use internal models to construct and update a sense of verticality. *Brain*, 133: 3552-3563.
- Barracough, N.E., Xiao, D.K., Baker, C.I., Oram, M.W., Perrett, D.I. (2005). Integration of visual and auditory information by superior temporal sulcus neurons responsive to the sight of actions. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17: 377-391.
- Battelli, L., Cavanagh, P., Thornton, I.M. (2003). Perception of biological motion in parietal patients. *Neuropsychologia*, 41: 1808-1816.
- Bauermeister, M., Werner, H., Wapner, S. (1964). The effect on body tilt on tactualkinesthetic perception of verticality. *American Journal of Psychology*, 77: 451-456.
- Bense, S., Stephan, T., Yousry, T.A., Brandt, T., Dieterich, M. (2001). Multisensory cortical signal increases and decreases during vestibular galvanic stimulation (fMRI). *Journal of Neurophysiology*, 85: 886-899.
- Berlucchi, G. and Aglioti, S.M. (2010). The body in the brain revisited. *Experimental Brain Research*, 200: 25-35.
- Bertenthal, B.I., Proffitt, D.R., Kramer, S.J. (1987a). Perception of Biomechanical Motions by Infants - Implementation of Various Processing Constraints. *Journal of Experimental Psychology-Human Perception and Performance*, 13: 577-585.
- Bertenthal, B.I., Proffitt, D.R., Kramer, S.J. (1987b). Perception of Biomechanical Motions by Infants - Implementation of Various Processing Constraints. *Journal of Experimental Psychology-Human Perception and Performance*, 13: 577-585.

- Bertenthal, B.I., Proffitt, D.R., Kramer, S.J. (1987c). Perception of Biomechanical Motions by Infants - Implementation of Various Processing Constraints. *Journal of Experimental Psychology-Human Perception and Performance*, 13: 577-585.
- Berthoz, A. (29-10-1997). Parietal and hippocampal contribution to topokinetic and topographic memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 352: 1437-1448.
- Bidet-Caulet, A., Voisin, J., Bertrand, O., Fonlupt, P. (15-10-2005). Listening to a walking human activates the temporal biological motion area. *Neuroimage*, 28: 132-139.
- Black, F.O., Paloski, W.H., Reschke, M.F., Igarashi, M., Guedry, F., Anderson, D.J. (1999). Disruption of postural readaptation by inertial stimuli following space flight. *Journal of Vestibular Research-Equilibrium & Orientation*, 9: 369-378.
- Blakemore, S.J., Frith, C.D., Wolpert, D.M. (3-7-2001). The cerebellum is involved in predicting the sensory consequences of action. *Neuroreport*, 12: 1879-1884.
- Blanke, O., Ionta, S., Fornari, E., Mohr, C., Maeder, P. (2010). Mental Imagery for Full and Upper Human Bodies: Common Right Hemisphere Activations and Distinct Extrastriate Activations. *Brain Topography*, 23: 321-332.
- Blouin, J., Bard, C., Teasdale, N., Paillard, J., Fleury, M., Forget, R., Lamarre, Y. (1993). Reference Systems for Coding Spatial Information in Normal Subjects and A Deafferented Patient. *Experimental Brain Research*, 93: 324-331.
- Blumle, A., Maurer, C., Schweigart, G., Mergner, T. (2006). A cognitive intersensory interaction mechanism in human postural control. *Experimental Brain Research*, 173: 357-363.
- Bonda, E., Petrides, M., Ostry, D., Evans, A. (1-6-1996). Specific involvement of human parietal systems and the amygdala in the perception of biological motion. *Journal of Neuroscience*, 16: 3737-3744.
- Booth, A.E., Pinto, J., Bertenthal, B.I. (2002c). Perception of the symmetrical patterning of human gait by infants. *Developmental Psychology*, 38: 554-563.
- Booth, A.E., Pinto, J., Bertenthal, B.I. (2002a). Perception of the symmetrical patterning of human gait by infants. *Developmental Psychology*, 38: 554-563.
- Booth, A.E., Pinto, J., Bertenthal, B.I. (2002b). Perception of the symmetrical patterning of human gait by infants. *Developmental Psychology*, 38: 554-563.
- Bottini, G., Karnath, H.O., Vallar, G., Sterzi, R., Frith, C.D., Frackowiak, R.S.J., Paulesu, E. (2001). Cerebral representations for egocentric space - Functional-anatomical evidence from caloric vestibular stimulation and neck vibration. *Brain*, 124: 1182-1196.
- Bouisset, S. and Maton, B. (1995). Coordination musculaires dans la posture et le mouvement. *Muscles, posture et mouvement. Base et applications de la méthode électromyographique.*, 336-543.
- Bray, A., Subanandan, A., Isableu, B., Ohlmann, T., Golding, J.F., Gresty, M.A. (10-8-2004). We are most aware of our place in the world when about to fall. *Current Biology*, 14: R609-R610.

- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G.R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R.J., Zilles, K., Rizzolatti, G., Freund, H.J. (2001b). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *European Journal of Neuroscience*, 13: 400-404.
- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G.R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Seitz, R.J., Zilles, K., Rizzolatti, G., Freund, H.J. (2001a). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner: an fMRI study. *European Journal of Neuroscience*, 13: 400-404.
- Calvo-Merino, B., Glaser, D.E., Grezes, J., Passingham, R.E., Haggard, P. (2005a). Action observation and acquired motor skills: An fMRI study with expert dancers. *Cerebral Cortex*, 15: 1243-1249.
- Calvo-Merino, B., Glaser, D.E., Grezes, J., Passingham, R.E., Haggard, P. (2005b). Action observation and acquired motor skills: An fMRI study with expert dancers. *Cerebral Cortex*, 15: 1243-1249.
- Calvo-Merino, B., Glaser, D.E., Grezes, J., Passingham, R.E., Haggard, P. (2005c). Action observation and acquired motor skills: An fMRI study with expert dancers. *Cerebral Cortex*, 15: 1243-1249.
- Calvo-Merino, B., Grezes, J., Glaser, D.E., Passingham, R.E., Haggard, P. (10-10-2006). Seeing or doing? Influence of visual and motor familiarity in action observation. *Current Biology*, 16: 1905-1910.
- Carver, S., Kiemel, T., Jeka, J.J. (2006). Modeling the dynamics of sensory reweighting. *Biological Cybernetics*, 95: 123-134.
- Casellato C, Tagliabue M, Pedrocchi A, Papaxanthis C, Ferrigno G, Pozzo T (2012). Reaching while standing in microgravity: a new postural solution to oversimplify movement control. *Experimental Brain Research*, 216: 203-215.
- Casile, A. and Giese, M.A. (10-1-2006a). Nonvisual motor training influences biological motion perception. *Current Biology*, 16: 69-74.
- Casile, A. and Giese, M.A. (10-1-2006b). Nonvisual motor training influences biological motion perception. *Current Biology*, 16: 69-74.
- Cenciarini, M. and Peterka, R.J. (2006). Stimulus-dependent changes in the vestibular contribution to human postural control. *Journal of Neurophysiology*, 95: 2733-2750.
- Centelles, L., Assaiante, C., Nazarian, B., Anton, J.L., Schmitz, C. (10-1-2011c). Recruitment of Both the Mirror and the Mentalizing Networks When Observing Social Interactions Depicted by Point-Lights: A Neuroimaging Study. *Plos One*, 6:
- Centelles, L., Assaiante, C., Nazarian, B., Anton, J.L., Schmitz, C. (10-1-2011a). Recruitment of Both the Mirror and the Mentalizing Networks When Observing Social Interactions Depicted by Point-Lights: A Neuroimaging Study. *Plos One*, 6:
- Centelles, L., Assaiante, C., Nazarian, B., Anton, J.L., Schmitz, C. (10-1-2011b). Recruitment of Both the Mirror and the Mentalizing Networks When Observing Social Interactions Depicted by Point-Lights: A Neuroimaging Study. *Plos One*, 6:

- Cheung, B.S., Howard, I.P., Money, K.E. (1990). Visually-induced tilt during parabolic flights. *Exp.Brain Res.*, 81: 391-397.
- Clement, G. and Bukley, A. (12-12-2008). Mach's square-or-diamond phenomenon in microgravity during parabolic flight. *Neuroscience Letters*, 447: 179-182.
- Clement, G., Gurfinkel, V.S., Lestienne, F., Lipshits, M.I., Popov, K.E. (1984). Adaptation of postural control to weightlessness. *Exp.Brain Res.*, 57: 61-72.
- Clement, G. and Lestienne, F. (1988). Adaptive modifications of postural attitude in conditions of weightlessness. *Exp.Brain Res.*, 72: 381-389.
- Cochin, S., Barthelemy, C., Roux, S., Martineau, J. (2001). Electroencephalographic activity during perception of motion in childhood. *European Journal of Neuroscience*, 13: 1791-1796.
- Collet, C., Guillot, A., Lebon, F., MacIntyre, T., Moran, A. (2011). Measuring Motor Imagery Using Psychometric, Behavioral, and Psychophysiological Tools. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 39: 85-92.
- Costantini, M., Galati, G., Ferretti, A., Caulo, M., Tartaro, A., Romani, G.L., Aglioti, S.M. (2005). Neural systems underlying observation of humanly impossible movements: An fMRI study. *Cerebral Cortex*, 15: 1761-1767.
- Courtine, G., Papaxanthis, C., Gentili, R., Pozzo, T. (2004a). Gait-dependent motor memory facilitation in covert movement execution. *Brain Res.Cogn Brain Res.*, 22: 67-75.
- Courtine, G., Papaxanthis, C., Gentili, R., Pozzo, T. (2004b). Gait-dependent motor memory facilitation in covert movement execution. *Brain Res.Cogn Brain Res.*, 22: 67-75.
- Craig, A.D. (2009b). How do you feel - now? The anterior insula and human awareness. *Nature Reviews Neuroscience*, 10: 59-70.
- Craig, A.D. (2009c). How do you feel - now? The anterior insula and human awareness. *Nature Reviews Neuroscience*, 10: 59-70.
- Craig, A.D. (2009a). How do you feel - now? The anterior insula and human awareness. *Nature Reviews Neuroscience*, 10: 59-70.
- Cutting, J.E. and Kozlowski, L.T. (1977). Recognizing Friends by Their Walk - Gait Perception Without Familiarity Cues. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 9: 353-356.
- Decety, J. (1996b). Do imagined and executed actions share the same neural substrate? *Brain Res.Cogn Brain Res.*, 3: 87-93.
- Decety, J. (1996a). Do imagined and executed actions share the same neural substrate? *Brain Res.Cogn Brain Res.*, 3: 87-93.
- Decety, J. and Grezes, J. (1999). Neural mechanisms subserving the perception of human actions. *Trends in Cognitive Sciences*, 3: 172-178.
- Decety, J. and Grezes, J. (24-3-2006b). The power of simulation: imagining one's own and other's behavior. *Brain Res.*, 1079: 4-14.

- Decety, J. and Grezes, J. (24-3-2006a). The power of simulation: imagining one's own and other's behavior. *Brain Res.*, 1079: 4-14.
- Decety, J., Grezes, J., Costes, N., Perani, D., Jeannerod, M., Procyk, E., Grassi, F., Fazio, F. (1997). Brain activity during observation of actions. Influence of action content and subject's strategy. *Brain*, 120 (Pt 10): 1763-1777.
- Decety, J. and Jeannerod, M. (14-12-1995a). Mentally simulated movements in virtual reality: does Fitts's law hold in motor imagery? *Behav.Brain Res.*, 72: 127-134.
- Decety, J. and Jeannerod, M. (14-12-1995c). Mentally simulated movements in virtual reality: does Fitts's law hold in motor imagery? *Behav.Brain Res.*, 72: 127-134.
- Decety, J. and Jeannerod, M. (14-12-1995b). Mentally simulated movements in virtual reality: does Fitts's law hold in motor imagery? *Behav.Brain Res.*, 72: 127-134.
- Decety, J., Jeannerod, M., Durozard, D., Baverel, G. (1993). Central activation of autonomic effectors during mental simulation of motor actions in man. *J Physiol*, 461: 549-563.
- Decety, J., Jeannerod, M., Prablanc, C. (1-8-1989). The Timing of Mentally Represented Actions. *Behavioural Brain Research*, 34: 35-42.
- Decety, J., Perani, D., Jeannerod, M., Bettinardi, V., Tadary, B., Woods, R., Mazziotta, J.C., Fazio, F. (13-10-1994a). Mapping motor representations with positron emission tomography. *Nature*, 371: 600-602.
- Decety, J., Perani, D., Jeannerod, M., Bettinardi, V., Tadary, B., Woods, R., Mazziotta, J.C., Fazio, F. (13-10-1994b). Mapping motor representations with positron emission tomography. *Nature*, 371: 600-602.
- Desmurget, M. and Grafton, S. (1-11-2000c). Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends Cogn Sci.*, 4: 423-431.
- Desmurget, M. and Grafton, S. (1-11-2000b). Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends Cogn Sci.*, 4: 423-431.
- Desmurget, M. and Grafton, S. (1-11-2000a). Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends Cogn Sci.*, 4: 423-431.
- di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., Rizzolatti, G. (1992). Understanding Motor Events - A Neurophysiological Study. *Experimental Brain Research*, 91: 176-180.
- Dieterich, M., Bense, S., Lutz, S., Drzezga, A., Stephan, T., Bartenstein, P., Brandt, T. (2003). Dominance for vestibular cortical function in the non-dominant hemisphere. *Cerebral Cortex*, 13: 994-1007.
- Dietz, V. (1994). Neuronal basis of stance regulation. Interlimb coordination and antigravity receptor function. *Academic Press*, 167-178.
- Dietz, V. (1998). Evidence for a load receptor contribution to the control of posture and locomotion. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 22: 495-499.
- Dittrich, W.H. (1993). Action Categories and the Perception of Biological Motion. *Perception*, 22: 15-22.

- Downing, P.E., Jiang, Y.H., Shuman, M., Kanwisher, N. (28-9-2001a). A cortical area selective for visual processing of the human body. *Science*, 293: 2470-2473.
- Downing, P.E., Jiang, Y.H., Shuman, M., Kanwisher, N. (28-9-2001b). A cortical area selective for visual processing of the human body. *Science*, 293: 2470-2473.
- Downing, P.E., Jiang, Y.H., Shuman, M., Kanwisher, N. (28-9-2001c). A cortical area selective for visual processing of the human body. *Science*, 293: 2470-2473.
- Duvernoy, H. (1999). *The Human brain, surface, three-dimensional sectional anatomy with MRI, and blood supply*. Editions Hardcover,
- Eickhoff, S.B., Weiss, P.H., Amunts, K., Fink, G.R., Zilles, K. (2006). Identifying human parieto-insular vestibular cortex using fMRI and cytoarchitectonic mapping. *Human Brain Mapping*, 27: 611-621.
- Fadiga, L., Buccino, G., Craighero, L., Fogassi, L., Gallese, V., Pavesi, G. (1999). Corticospinal excitability is specifically modulated by motor imagery: a magnetic stimulation study. *Neuropsychologia*, 37: 147-158.
- Fadiga, L. and Craighero, L. (2004a). Electrophysiology of action representation. *J Clin.Neurophysiol.*, 21: 157-169.
- Fadiga, L. and Craighero, L. (2004b). Electrophysiology of action representation. *J Clin.Neurophysiol.*, 21: 157-169.
- Fadiga, L., Fogassi, L., Pavesi, G., Rizzolatti, G. (1995). Motor facilitation during action observation: a magnetic stimulation study. *J Neurophysiol.*, 73: 2608-2611.
- Falck-Ytter, T., Gredeback, G., von Hofsten, C. (2006). Infants predict other people's action goals. *Nature Neuroscience*, 9: 878-879.
- Fasold, O., von Brevern, M., Kuhberg, M., Ploner, C.J., Villringer, A., Lempert, T., Wenzel, R. (2002). Human vestibular cortex as identified with caloric stimulation in functional magnetic resonance imaging. *Neuroimage*, 17: 1384-1393.
- Ferrari, P.F., Gallese, V., Rizzolatti, G., Fogassi, L. (2003). Mirror neurons responding to the observation of ingestive and communicative mouth actions in the monkey ventral premotor cortex. *European Journal of Neuroscience*, 17: 1703-1714.
- FITTS, P.M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *J Exp.Psychol*, 47: 381-391.
- Flanagan, J.R., Tresilian, J., Wing, A.M. (2-4-1993). Coupling of Grip Force and Load Force During Arm Movements with Grasped Objects. *Neuroscience Letters*, 152: 53-56.
- Flanagan, J.R. and Wing, A.M. (15-2-1997). 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: 1519-1528.
- Fox, R. and McDaniel, C. (1982). The perception of biological motion by human infants. *Science*, 29: 486-487.

- Fox, R. and McDaniel, C. (2011). The perception of biological motion by human infants. *Science*, 29: 486-487.
- Frak, V., Paulignan, Y., Jeannerod, M. (2001). Orientation of the opposition axis in mentally simulated grasping. *Experimental Brain Research*, 136: 120-127.
- Frith, C.D., Friston, K., Liddle, P.F., Frackowiak, R.S.J. (22-6-1991). Willed Action and the Prefrontal Cortex in Man - A Study with Pet. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 244: 241-246.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain*, 119: 593-609.
- Gallese, V. and Goldman, A. (1998). Mirror neurons and the simulation theory of mind-reading. *Trends in Cognitive Sciences*, 2: 493-501.
- Gentaz, E. and Hatwell, Y. (1996). Role of gravitational cues in the haptic perception of orientation. *Perception & Psychophysics*, 58: 1278-1292.
- Gentili, R., Cahouet, V., Ballay, Y., Papaxanthis, C. (6-12-2004). Inertial properties of the arm are accurately predicted during motor imagery. *Behav. Brain Res.*, 155: 231-239.
- Gentili, R., Papaxanthis, C., Pozzo, T. (2006). Improvement and generalization of arm motor performance through motor imagery practice. *Neuroscience*, 137: 761-772.
- Gerardin, E., Sirigu, A., Lehericy, S., Poline, J.B., Gaymard, B., Marsault, C., Agid, Y., Le Bihan, D. (2000a). Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cerebral Cortex*, 10: 1093-1104.
- Gerardin, E., Sirigu, A., Lehericy, S., Poline, J.B., Gaymard, B., Marsault, C., Agid, Y., Le Bihan, D. (2000b). Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cerebral Cortex*, 10: 1093-1104.
- Gerardin, E., Sirigu, A., Lehericy, S., Poline, J.B., Gaymard, B., Marsault, C., Agid, Y., Le Bihan, D. (2000c). Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cerebral Cortex*, 10: 1093-1104.
- Gerardin, E., Sirigu, A., Lehericy, S., Poline, J.B., Gaymard, B., Marsault, C., Agid, Y., Le Bihan, D. (2000d). Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cerebral Cortex*, 10: 1093-1104.
- Ghahramani, Z. and Wolpert, D.M. (27-3-1997). Modular decomposition in visuomotor learning. *Nature*, 386: 392-395.
- Gilbert, P.F.C. and Thach, W.T. (1977). Purkinje-Cell Activity During Motor Learning. *Brain Research*, 128: 309-328.
- Goodale, M.A. and Milner, A.D. (1992). Separate Visual Pathways for Perception and Action. *Trends in Neurosciences*, 15: 20-25.
- Grabherr, L., Cuffel, C., Guyot, J.P., Mast, F.W. (2011). Mental transformation abilities in patients with unilateral and bilateral vestibular loss. *Experimental Brain Research*, 209: 205-214.

- Grabherr, L., Karmali, F., Bach, S., Indermaur, K., Metzler, S., Mast, F.W. (2007). Mental own-body and body-part transformations in microgravity. *Journal of Vestibular Research-Equilibrium & Orientation*, 17: 279-287.
- Grabherr, L. and Mast, F.W. (2010a). Effects of microgravity on cognition: The case of mental imagery. *J Vestib.Res.*, 20: 53-60.
- Grabherr, L. and Mast, F.W. (2010b). Effects of microgravity on cognition: The case of mental imagery. *J Vestib.Res.*, 20: 53-60.
- Grafton, S.T., Arbib, M.A., Fadiga, L., Rizzolatti, G. (1996c). Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography .2. Observation compared with imagination. *Experimental Brain Research*, 112: 103-111.
- Grafton, S.T., Arbib, M.A., Fadiga, L., Rizzolatti, G. (1996b). Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography .2. Observation compared with imagination. *Experimental Brain Research*, 112: 103-111.
- Grafton, S.T., Arbib, M.A., Fadiga, L., Rizzolatti, G. (1996a). Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography .2. Observation compared with imagination. *Experimental Brain Research*, 112: 103-111.
- Grafton, S.T., Arbib, M.A., Fadiga, L., Rizzolatti, G. (1996d). Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography .2. Observation compared with imagination. *Experimental Brain Research*, 112: 103-111.
- Grossman, E., Donnelly, M., Price, R., Pickens, D., Morgan, V., Neighbor, G., Blake, R. (2000). Brain areas involved in perception of biological motion. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12: 711-720.
- Grossman, E.D. and Blake, R. (12-9-2002). Brain areas active during visual perception of biological motion. *Neuron*, 35: 1167-1175.
- Gurfinkel, V.S. and Levick, Y.S. (1991). Perceptual and automatic aspects of the postural body scheme. *Brain and space*, 147-162.
- Gurfinkel, V.S., Levick, Y.S., Popov, K.E., Smetanin, B.N., Shlikov, V.Y. (1988). Body scheme in the control of postural activity. *Stance and motion: facts and concepts.*, 185-193.
- Haswell, C.C., Izawa, J., Dowell, L.R., Mostofsky, S.H., Shadmehr, R. (2009). Representation of internal models of action in the autistic brain. *Nature Neuroscience*, 12: 970-972.
- Hikosaka, O., Rand, M.K., Miyachi, S., Miyashita, K. (1995). Learning of Sequential Movements in the Monkey - Process of Learning and Retention of Memory. *Journal of Neurophysiology*, 74: 1652-1661.
- Hillman, E.J., Bloomberg, J.J., McDonald, P.V., Cohen, H.S. (1999). Dynamic visual acuity while walking in normals and labyrinthine-deficient patients. *Journal of Vestibular Research-Equilibrium & Orientation*, 9: 49-57.
- Hinton, G. (1984). Parallel Computations for Controlling An Arm. *Journal of Motor Behavior*, 16: 171-194.

- Hirai, M. and Hiraki, K. (2005b). An event-related potentials study of biological motion perception in human infants. *Cognitive Brain Research*, 22: 301-304.
- Hirai, M. and Hiraki, K. (2005a). An event-related potentials study of biological motion perception in human infants. *Cognitive Brain Research*, 22: 301-304.
- Hlavacka, F., Mergner, T., Krizkova, M. (1996). Control of the body vertical by vestibular and proprioceptive inputs. *Brain Research Bulletin*, 40: 431-434.
- Horak, F.B. (1992). Influence of Sensory Inputs on Standing Balance in Community-Dwelling Elders with A Recent History of Falling - Commentary. *Physical Therapy*, 72: 581-582.
- Horak, F.B. and Mcpherson, J.M. (1996). Postural orientation and equilibrium. *Handbook of physiology. Exercise: Regulation and integration of multiple systems.*, 255-292.
- Horak, F.B. and Nashner, L.M. (1986a). Central Programming of Postural Movements - Adaptation to Altered Support-Surface Configurations. *Journal of Neurophysiology*, 55: 1369-1381.
- Horak, F.B. and Nashner, L.M. (1986b). Central Programming of Postural Movements - Adaptation to Altered Support-Surface Configurations. *Journal of Neurophysiology*, 55: 1369-1381.
- Horak, F.B. and Nashner, L.M. (1986c). Central Programming of Postural Movements - Adaptation to Altered Support-Surface Configurations. *Journal of Neurophysiology*, 55: 1369-1381.
- Horak, F.B. and Nashner, L.M. (1986d). Central Programming of Postural Movements - Adaptation to Altered Support-Surface Configurations. *Journal of Neurophysiology*, 55: 1369-1381.
- Iacoboni, M., Woods, R.P., Brass, M., Bekkering, H., Mazziotta, J.C., Rizzolatti, G. (24-12-1999). Cortical mechanisms of human imitation. *Science*, 286: 2526-2528.
- Indovina, I., Maffei, V., Bosco, G., Zago, M., Macaluso, E., Lacquaniti, F. (15-4-2005d). Representation of visual gravitational motion in the human vestibular cortex. *Science*, 308: 416-419.
- Indovina, I., Maffei, V., Bosco, G., Zago, M., Macaluso, E., Lacquaniti, F. (15-4-2005c). Representation of visual gravitational motion in the human vestibular cortex. *Science*, 308: 416-419.
- Indovina, I., Maffei, V., Bosco, G., Zago, M., Macaluso, E., Lacquaniti, F. (15-4-2005b). Representation of visual gravitational motion in the human vestibular cortex. *Science*, 308: 416-419.
- Indovina, I., Maffei, V., Bosco, G., Zago, M., Macaluso, E., Lacquaniti, F. (15-4-2005a). Representation of visual gravitational motion in the human vestibular cortex. *Science*, 308: 416-419.
- Indovina, I., Maffei, V., Bosco, G., Zago, M., Macaluso, E., Lacquaniti, F. (15-4-2005e). Representation of visual gravitational motion in the human vestibular cortex. *Science*, 308: 416-419.
- Ionta, S., Heydrich, L., Lenggenhager, B., Mouthon, M., Fornari, E., Chapuis, D., Gassert, R., Blanke, O. (28-4-2011). Multisensory Mechanisms in Temporo-Parietal Cortex Support Self-Location and First-Person Perspective. *Neuron*, 70: 363-374.

- Isableu, B. (1999). Stabilisation et Orientation Posturale : Evocabilité Différentielle des Référentiels Visuelles. Thèse de Neurosciences., Université Pierre Mendès-France, Grenoble2.:
- Isableu, B., Amblard, B., Ohlmann, T., Cremieux, J. (1998a). Approche différentielle des liens entre la perception spatiale et le contrôle sensoriel de la posture. *Revue STAPS, AFRAPS*, 19: 125-145.
- Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., Amblard, B. (1997e). Selection of spatial frame of reference and postural control variability. *Exp.Brain Res.*, 114: 584-589.
- Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., Amblard, B. (1997g). Selection of spatial frame of reference and postural control variability. *Exp.Brain Res.*, 114: 584-589.
- Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., Amblard, B. (1997f). Selection of spatial frame of reference and postural control variability. *Exp.Brain Res.*, 114: 584-589.
- Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., Amblard, B. (1997a). Selection of spatial frame of reference and postural control variability. *Exp.Brain Res.*, 114: 584-589.
- Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., Amblard, B. (1997b). Selection of spatial frame of reference and postural control variability. *Exp.Brain Res.*, 114: 584-589.
- Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., Amblard, B. (1997c). Selection of spatial frame of reference and postural control variability. *Exp.Brain Res.*, 114: 584-589.
- Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., Amblard, B. (1997d). Selection of spatial frame of reference and postural control variability. *Exp.Brain Res.*, 114: 584-589.
- Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., Amblard, B. (1998b). How dynamic visual field dependence-independence interacts with the visual contribution to postural control. *Human Movement Science*, 17: 367-391.
- Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., Amblard, B. (2003b). Differential approach to strategies of segmental stabilisation in postural control. *Exp.Brain Res.*, 150: 208-221.
- Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., Amblard, B. (2003c). Differential approach to strategies of segmental stabilisation in postural control. *Exp.Brain Res.*, 150: 208-221.
- Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., Amblard, B. (2003d). Differential approach to strategies of segmental stabilisation in postural control. *Exp.Brain Res.*, 150: 208-221.
- Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., Amblard, B. (2003e). Differential approach to strategies of segmental stabilisation in postural control. *Exp.Brain Res.*, 150: 208-221.
- Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., Amblard, B. (2003f). Differential approach to strategies of segmental stabilisation in postural control. *Exp.Brain Res.*, 150: 208-221.
- Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., Amblard, B. (2003a). Differential approach to strategies of segmental stabilisation in postural control. *Exp.Brain Res.*, 150: 208-221.
- Isableu, B., Ohlmann, T., Cremieux, J., Amblard, B. (2003g). Differential approach to strategies of segmental stabilisation in postural control. *Exp.Brain Res.*, 150: 208-221.
- Ito, Y. and Gresty, M.A. (1996). Shift of subjective reference and visual orientation during slow pitch tilt for the seated human subject. *Brain Research Bulletin*, 40: 417-421.

- Jacobs, A., Pinto, J., Shiffrar, M. (2004a). Experience, context, and the visual perception of human movement. *Journal of Experimental Psychology-Human Perception and Performance*, 30: 822-835.
- Jacobs, A., Pinto, J., Shiffrar, M. (2004b). Experience, context, and the visual perception of human movement. *Journal of Experimental Psychology-Human Perception and Performance*, 30: 822-835.
- Jakobs, T., Miller, J.A.A., Schultz, A.B. (1985). Trunk Position Sense in the Frontal Plane. *Experimental Neurology*, 90: 129-138.
- Jeannerod, M. (1994a). The Representing Brain - Neural Correlates of Motor Intention and Imagery. *Behavioral and Brain Sciences*, 17: 187-202.
- Jeannerod, M. (1994b). The Representing Brain - Neural Correlates of Motor Intention and Imagery. *Behavioral and Brain Sciences*, 17: 187-202.
- Jeannerod, M. (1997). *The Cognitive Neuroscience of Action*.
- Jeannerod, M. (2001h). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage.*, 14: S103-S109.
- Jeannerod, M. (2001d). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage.*, 14: S103-S109.
- Jeannerod, M. (2001c). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage.*, 14: S103-S109.
- Jeannerod, M. (2001f). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage.*, 14: S103-S109.
- Jeannerod, M. (2001g). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage.*, 14: S103-S109.
- Jeannerod, M. (2001a). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage.*, 14: S103-S109.
- Jeannerod, M. (2001b). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage.*, 14: S103-S109.
- Jeannerod, M. (2001i). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage.*, 14: S103-S109.
- Jeannerod, M. (2001e). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor cognition. *Neuroimage.*, 14: S103-S109.
- Jeannerod, M. and Decety, J. (1995). Mental motor imagery: a window into the representational stages of action. *Curr.Opin.Neurobiol.*, 5: 727-732.
- Jeka, J.J., Oie, K.S., Kiemel, T. (2008). Asymmetric adaptation with functional advantage in human sensorimotor control. *Experimental Brain Research*, 191: 453-463.
- Jellema, T., Baker, C.I., Wicker, B., Perrett, D.I. (2000). Neural representation for the perception of the intentionality of actions. *Brain and Cognition*, 44: 280-302.

- Jellema, T. and Perrett, D.I. (2003). Cells in monkey STS responsive to articulated body motions and consequent static posture: a case of implied motion? *Neuropsychologia*, 41: 1728-1737.
- Jenmalm, P., Schmitz, C., Forssberg, H., Ehrsson, H.H. (30-8-2006). Lighter or heavier than predicted: Neural correlates of corrective mechanisms during erroneously programmed lifts. *Journal of Neuroscience*, 26: 9015-9021.
- Johansson, G. (1973). Visual perception of biological motion and a model for its analysis. *Percept.Psychophys.*, 14: 201-211.
- Jokisch, D. and Troje, N.F. (2003). Biological motion as a cue for the perception of size. *Journal of Vision*, 3: 252-264.
- Jover, M., Schmitz, C., Bosdure, E., Chabrol, B., Assaiante, C. (7-8-2006). Anticipatory postural adjustments in a bimanual load-lifting task in children with Duchenne muscular dystrophy. *Neuroscience Letters*, 403: 271-275.
- Kavounoudias, A., Roll, R., Roll, J.P. (5-10-1998). The plantar sole is a 'dynamometric map' for human balance control. *Neuroreport*, 9: 3247-3252.
- Kawato, M. (1999). Internal models for motor control and trajectory planning. *Current Opinion in Neurobiology*, 9: 718-727.
- Kawato, M. and Wolpert, D. (1998). Internal models for motor control. *Sensory Guidance of Movement*, 218: 291-307.
- Kitazawa, S., Kimura, T., Yin, P.B. (2-4-1998). Cerebellar complex spikes encode both destinations and errors in arm movements. *Nature*, 392: 494-497.
- Klin, A., Jones, W., Schultz, R., Volkmar, F. (28-2-2003). The enactive mind, or from actions to cognition: lessons from autism. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 358: 345-360.
- Kluzik, J., Peterka, R.J., Horak, F.B. (2007b). Adaptation of postural orientation to changes in surface inclination. *Exp.Brain Res.*, 178: 1-17.
- Kluzik, J., Peterka, R.J., Horak, F.B. (2007a). Adaptation of postural orientation to changes in surface inclination. *Exp.Brain Res.*, 178: 1-17.
- Kohler, E., Keysers, C., Umiltà, M.A., Fogassi, L., Gallese, V., Rizzolatti, G. (2-8-2002). Hearing sounds, understanding actions: Action representation in mirror neurons. *Science*, 297: 846-848.
- Kotake, T., Dohi, N., Kajiwara, T., Sumi, N., Koyama, Y., Miura, T. (1993). An Analysis of Sit-To-Stand Movements. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 74: 1095-1099.
- Kozlowski, L.T. and Cutting, J.E. (1977). Recognizing Sex of A Walker from A Dynamic Point-Light Display. *Perception & Psychophysics*, 21: 575-580.
- Krakauer, J.W., Ghilardi, M.F., Ghez, C. (1999). Independent learning of internal models for kinematic and dynamic control of reaching. *Nature Neuroscience*, 2: 1026-1031.
- Kushiro, K., Taga, G., Watanabe, H. (2007). Frame of reference for visual perception in young infants during change of body position. *Experimental Brain Research*, 183: 523-529.

- Lackner, J.R. (1993). Orientation and Movement in Unusual Force Environments. *Psychological Science*, 4: 134-142.
- Lackner, J.R. and DiZio, P. (2000). Human orientation and movement control in weightless and artificial gravity environments. *Exp.Brain Res.*, 130: 2-26.
- Lackner, J.R. and DiZio, P. (2005). Vestibular, proprioceptive, and haptic contributions to spatial orientation. *Annu.Rev.Psychol.*, 56: 115-147.
- Layne, C.S., Mulavara, A.P., McDonald, P.V., Pruett, C.J., Kozlovskaya, I.B., Bloomberg, J.J. (2001). Effect of long-duration spaceflight on postural control during self-generated perturbations. *Journal of Applied Physiology*, 90: 997-1006.
- Lopez, C., Bachofner, C., Mercier, M., Blanke, O. (2009). Gravity and observer's body orientation influence the visual perception of human body postures. *Journal of Vision*, 9:
- Lopez, C. and Blanke, O. (24-6-2011c). The thalamocortical vestibular system in animals and humans. *Brain Research Reviews*, 67: 119-146.
- Lopez, C. and Blanke, O. (24-6-2011d). The thalamocortical vestibular system in animals and humans. *Brain Research Reviews*, 67: 119-146.
- Lopez, C. and Blanke, O. (24-6-2011b). The thalamocortical vestibular system in animals and humans. *Brain Research Reviews*, 67: 119-146.
- Lopez, C. and Blanke, O. (24-6-2011a). The thalamocortical vestibular system in animals and humans. *Brain Research Reviews*, 67: 119-146.
- Lopez, C., Lacour, M., Leonard, J., Magnan, J., Borel, L. (2008). How body position changes visual vertical perception after unilateral vestibular loss. *Neuropsychologia*, 46: 2435-2440.
- Lopez, C., Mercier, M.R., Halje, P., Blanke, O. (5-5-2011). Spatiotemporal Dynamics of Visual Vertical Judgments: Early and Late Brain Mechanisms As Revealed by High-Density Electrical Neuroimaging. *Neuroscience*, 181: 134-149.
- Lotze, M., Montoya, P., Erb, M., Hulsmann, E., Flor, H., Klose, U., Birbaumer, N., Grodd, W. (1999). Activation of cortical and cerebellar motor areas during executed and imagined hand movements: An fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11: 491-501.
- Lu, H.J., Tjan, B.S., Liu, Z.L. (2006). Shape recognition alters sensitivity in stereoscopic depth discrimination. *Journal of Vision*, 6: 75-86.
- Maffei, V., Macaluso, E., Indovina, I., Orban, G., Lacquaniti, F. (2010a). Processing of Targets in Smooth or Apparent Motion Along the Vertical in the Human Brain: An fMRI Study. *Journal of Neurophysiology*, 103: 360-370.
- Maffei, V., Macaluso, E., Indovina, I., Orban, G., Lacquaniti, F. (2010b). Processing of Targets in Smooth or Apparent Motion Along the Vertical in the Human Brain: An fMRI Study. *Journal of Neurophysiology*, 103: 360-370.
- Mallau, S., Vaugoyeau, M., Assaiante, C. (29-9-2010a). Postural Strategies and Sensory Integration: No Turning Point between Childhood and Adolescence. *Plos One*, 5:

- Mallau, S., Vaugoyeau, M., Assaiante, C. (29-9-2010b). Postural Strategies and Sensory Integration: No Turning Point between Childhood and Adolescence. *Plos One*, 5:
- Manckoundia, P., Mourey, F., Pfitzenmeyer, P., Papaxanthis, C. (2006). Comparison of motor strategies in sit-to-stand and back-to-sit motions between healthy and Alzheimer's disease elderly subjects. *Neuroscience*, 137: 385-392.
- Marendaz, C. (1989). Selection of Reference Frames and the Vicariance of Perceptual Systems. *Perception*, 18: 739-751.
- Martineau, J. and Cochin, S. (2003). Visual perception in children: human, animal and virtual movement activates different cortical areas. *International Journal of Psychophysiology*, 51: 37-44.
- Martineau, J., Cochin, S., Magne, R., Barthelemy, C. (2008). Impaired cortical activation in autistic children: Is the mirror neuron system involved? *International Journal of Psychophysiology*, 68: 35-40.
- Martineau, J., Schmitz, C., Assaiante, C., Blanc, R., Barthelemy, C. (9-9-2004). Impairment of a cortical event-related desynchronisation during a bimanual load-lifting task in children with autistic disorder. *Neuroscience Letters*, 367: 298-303.
- Maruff, P., Wilson, P.H., De Fazio, J., Cerritelli, B., Hedt, A., Currie, J. (1999a). Asymmetries between dominant and non-dominant hands in real and imagined motor task performance. *Neuropsychologia*, 37: 379-384.
- Maruff, P., Wilson, P.H., De Fazio, J., Cerritelli, B., Hedt, A., Currie, J. (1999b). Asymmetries between dominant and non-dominant hands in real and imagined motor task performance. *Neuropsychologia*, 37: 379-384.
- Massion, J. (1992). Movement, Posture and Equilibrium - Interaction and Coordination. *Progress in Neurobiology*, 38: 35-56.
- Massion, J. (1994). Postural control system. *Curr.Opin.Neurobiol.*, 4: 877-887.
- Massion, J. (1997). *Cerveau et motricité*. Presses Universitaires de France,
- Massion, J., Amblard, B., Assaiante, C., Mouchnino, L., Vernazza, S. (1998). Body orientation and control of coordinated movements in microgravity. *Brain Res.Brain Res.Rev.*, 28: 83-91.
- Massion, J., Fabre, J.C., Mouchnino, L., Obadia, A. (1995). Body orientation and regulation of the center of gravity during movement under water. *J.Vestib.Res.*, 5: 211-221.
- Massion, J., Gurfinkel V, Lipshits M, Obadia, A., Popov, K. (1993). Axial synergies under microgravity conditions. *Journal of Vestibular Research*, 3: 275-287.
- Massion, J., Ioffe, M., Schmitz, C., Viallet, F., Gantcheva, R. (1999). Acquisition of anticipatory postural adjustments in a bimanual load-lifting task: normal and pathological aspects. *Experimental Brain Research*, 128: 229-235.
- Massion, J., Popov, K., Fabre, J.C., Rage, P., Gurfinkel, V. (1997a). Is the erect posture in microgravity based on the control of trunk orientation or center of mass position? *Exp.Brain Res.*, 114: 384-389.

- Massion, J., Popov, K., Fabre, J.C., Rage, P., Gurfinkel, V. (1997b). Is the erect posture in microgravity based on the control of trunk orientation or center of mass position? *Exp.Brain Res.*, 114: 384-389.
- Massion, J., Popov, K., Fabre, J.C., Rage, P., Gurfinkel, V. (1997c). Is the erect posture in microgravity based on the control of trunk orientation or center of mass position? *Exp.Brain Res.*, 114: 384-389.
- Massion, J., Popov, K., Fabre, J.C., Rage, P., Gurfinkel, V. (1997d). Is the erect posture in microgravity based on the control of trunk orientation or center of mass position? *Exp.Brain Res.*, 114: 384-389.
- Massion, J. and Viallet, F. (1990). Posture, Coordination, Movement. *Revue Neurologique*, 146: 536-542.
- Mcglashen, K., Ashtonmiller, J.A., Green, M., Schultz, A.B. (1991). Trunk Positioning Accuracy in the Frontal and Sagittal Planes. *Journal of Orthopaedic Research*, 9: 576-583.
- McIntyre, J., Zago, M., Berthoz, A., Lacquaniti, F. (2001). Does the brain model Newton's laws? *Nature Neuroscience*, 4: 693-694.
- Meary, D., Kitromilides, E., Mazens, K., Graff, C., Gentaz, E. (31-1-2007). Four-Day-Old Human Neonates Look Longer at Non-Biological Motions of a Single Point-of-Light. *Plos One*, 2:
- Mergner, T., Hlavacka, F., Schweigert, G. (1993). Interaction of vestibular and proprioceptive inputs. *Journal of Vestibular Research*, 3: 41-57.
- Mergner, T. and Rosemeier, T. (1998). Interaction of vestibular, somatosensory and visual signals for postural control and motion perception under terrestrial and microgravity conditions--a conceptual model. *Brain Res.Brain Res.Rev.*, 28: 118-135.
- Mergner, T., Schweigart, G., Maurer, C., Blumle, A. (2005). Human postural responses to motion of real and virtual visual environments under different support base conditions. *Experimental Brain Research*, 167: 535-556.
- Miall, R.C. (2003). Connecting mirror neurons and forward models. *Neuroreport*, 14: 2135-2137.
- Miall, R.C. and Wolpert, D.M. (1996). Forward models for physiological motor control. *Neural Networks*, 9: 1265-1279.
- Millington, P.J., Myklebust, B.M., Shambes, G.M. (1992). Biomechanical Analysis of the Sit-To-Stand Motion in Elderly Persons. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 73: 609-617.
- Mittelstaedt, H. (1983). A New Solution to the Problem of the Subjective Vertical. *Naturwissenschaften*, 70: 272-281.
- Mittelstaedt, H. (5-1-1996a). Somatic graviception. *Biological Psychology*, 42: 53-74.
- Mittelstaedt, H. (5-1-1996b). Somatic graviception. *Biological Psychology*, 42: 53-74.
- Mittelstaedt, H. (1998b). Origin and processing of postural information. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 22: 473-478.

- Mittelstaedt, H. (1998a). Origin and processing of postural information. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 22: 473-478.
- Mittelstaedt, H. (1999). The role of the otoliths in perception of the vertical and in path integration. *Otolith Function in Spatial Orientation and Movement*, 871: 334-344.
- Mittelstaedt, H. and Glasauer, S. (1993). Illusions of Verticality in Weightlessness. *Clinical Investigator*, 71: 732-739.
- Moore, S.T., Dilda, V., MacDougall, H.G. (2011). Galvanic Vestibular Stimulation as an Analogue of Spatial Disorientation After Spaceflight. *Aviation Space and Environmental Medicine*, 82: 535-542.
- Morton, S.M. and Bastian, A.J. (6-9-2006a). Cerebellar contributions to locomotor adaptations during splitbelt treadmill walking. *Journal of Neuroscience*, 26: 9107-9116.
- Morton, S.M. and Bastian, A.J. (6-9-2006b). Cerebellar contributions to locomotor adaptations during splitbelt treadmill walking. *Journal of Neuroscience*, 26: 9107-9116.
- Mouchnino, L., Aurenty, R., Massion, J., Pedotti, A. (1992). Coordination Between Equilibrium and Head-Trunk Orientation During Leg Movement - A New Strategy Built Up by Training. *Journal of Neurophysiology*, 67: 1587-1598.
- Mouchnino, L., Aurenty, R., Massion, J., Pedotti, A. (1993). Is the Trunk A Reference Frame for Calculating Leg Position. *Neuroreport*, 4: 125-127.
- Nashner, L.M. (1971). A model describing vestibular detection of body sway motion. *Acta Otolaryngologica*, 72: 429-436.
- Nashner, L.M. (1985). Strategies for organization of human posture. *Vestibular and visual control of posture and equilibrium.*, 1-8.
- Nashner, L.M., Black, F.O., Wall, C. (1982). Adaptation to Altered Support and Visual Conditions During Stance - Patients with Vestibular Deficits. *Journal of Neuroscience*, 2: 536-544.
- Nashner, L.M. and McCollum, G. (1985). Elements of A Sensorimotor Theory Compatible with Experiments. *Behavioral and Brain Sciences*, 8: 167-169.
- Nowak, D.A., Hermsdorfer, J., Marquardt, C., Fuchs, H.H. (2002). Grip and load force coupling during discrete vertical arm movements with a grasped object in cerebellar atrophy. *Experimental Brain Research*, 145: 28-39.
- Nowak, D.A., Topka, H., Timmann, D., Boecker, H., Hermsdorfer, J. (2007). The role of the cerebellum for predictive control of grasping. *Cerebellum*, 6: 7-17.
- Nyborg, H. and Isaksen, B. (1974). A method for analysing performances in the rod-and-frame test. *I.Scand J Psychol*, 15: 119-123.
- Nystrom, P. (2008a). The infant mirror neuron system studied with high density EEG. *Social Neuroscience*, 3: 334-347.
- Nystrom, P. (2008b). The infant mirror neuron system studied with high density EEG. *Social Neuroscience*, 3: 334-347.

- Ochsner, K.N., Beer, J.S., Robertson, E.R., Cooper, J.C., Gabrieli, J.D.E., Kihlstrom, J.F., D'Esposito, M. (2005). The neural correlates of direct and reflected self-knowledge. *Neuroimage*, 28: 797-814.
- Ohlmann, T. (1988). La perception de la verticale. Variabilité dans la dépendance à l'égard des référentiels spatiaux.
- Ohlmann, T. and Marendaz, C. (1991). Vicarious processes involved in selection/control of frames of reference and spatial aspects of Field dependence-independence. *Field dependence-independence: Cognitive style across the life span.*, 105-129.
- Oie, K.S., Kiemel, T., Jeka, J.J. (27-11-2001). Human multisensory fusion of vision and touch: detecting non-linearity with small changes in the sensory environment. *Neuroscience Letters*, 315: 113-116.
- Oltman, P.K. (1968a). A portable rod-and-frame apparatus. *Percept.Mot.Skills*, 26: 503-506.
- Oltman, P.K. (1968b). A portable rod-and-frame apparatus. *Percept.Mot.Skills*, 26: 503-506.
- Paccalin, C. and Jeannerod, M. (17-4-2000). Changes in breathing during observation of effortful actions. *Brain Research*, 862: 194-200.
- Pai, Y.C. and Rogers, M.W. (1991a). Segmental Contributions to Total-Body Momentum in Sit-To-Stand. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 23: 225-230.
- Pai, Y.C. and Rogers, M.W. (1991b). Speed Variation and Resultant Joint Torques During Sit-To-Stand. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 72: 881-885.
- Paillard, J. (1990). Motor Neglect - Issues and Prospects. *Revue Neurologique*, 146: 600-611.
- Paillard, J. (1991). Motor and representational framing of space. *Brain and space*, Oxford University Press, Oxford: 163-182.
- Papaxanthis, C., Dubost, V., Pozzo, T. (2003a). Similar planning strategies for whole-body and arm movements performed in the sagittal plane. *Neuroscience*, 117: 779-783.
- Papaxanthis, C., Pozzo, T., Kasprinski, R., Berthoz, A. (13-3-2003b). Comparison of actual and imagined execution of whole-body movements after a long exposure to microgravity. *Neurosci.Lett.*, 339: 41-44.
- Papaxanthis, C., Pozzo, T., Kasprinski, R., Berthoz, A. (13-3-2003c). Comparison of actual and imagined execution of whole-body movements after a long exposure to microgravity. *Neurosci.Lett.*, 339: 41-44.
- Papaxanthis, C., Pozzo, T., Kasprinski, R., Berthoz, A. (13-3-2003d). Comparison of actual and imagined execution of whole-body movements after a long exposure to microgravity. *Neurosci.Lett.*, 339: 41-44.
- Papaxanthis, C., Pozzo, T., Kasprinski, R., Berthoz, A. (13-3-2003e). Comparison of actual and imagined execution of whole-body movements after a long exposure to microgravity. *Neurosci.Lett.*, 339: 41-44.

- Papaxanthis, C., Pozzo, T., Kasprinski, R., Berthoz, A. (13-3-2003f). Comparison of actual and imagined execution of whole-body movements after a long exposure to microgravity. *Neurosci.Lett.*, 339: 41-44.
- Papaxanthis, C., Pozzo, T., Skoura, X., Schieppati, M. (21-8-2002a). Does order and timing in performance of imagined and actual movements affect the motor imagery process? The duration of walking and writing task. *Behav.Brain Res.*, 134: 209-215.
- Papaxanthis, C., Schieppati, M., Gentili, R., Pozzo, T. (2002c). Imagined and actual arm movements have similar durations when performed under different conditions of direction and mass. *Exp.Brain Res.*, 143: 447-452.
- Papaxanthis, C., Schieppati, M., Gentili, R., Pozzo, T. (2002b). Imagined and actual arm movements have similar durations when performed under different conditions of direction and mass. *Exp.Brain Res.*, 143: 447-452.
- Pavlova, M., Krageloh-Mann, I., Sokolov, A., Birbaumer, N. (2001). Recognition of point-light biological motion displays by young children. *Perception*, 30: 925-933.
- Pavlova, M. and Sokolov, A. (2000). Orientation specificity in biological motion perception. *Perception & Psychophysics*, 62: 889-899.
- Pavlova, M. and Sokolov, A. (2003). Prior knowledge about display inversion in biological motion perception. *Perception*, 32: 937-946.
- Peelen, M.V., Wiggett, A.J., Downing, P.E. (16-3-2006a). Patterns of fMRI activity dissociate overlapping functional brain areas that respond to biological motion. *Neuron*, 49: 815-822.
- Peelen, M.V., Wiggett, A.J., Downing, P.E. (16-3-2006b). Patterns of fMRI activity dissociate overlapping functional brain areas that respond to biological motion. *Neuron*, 49: 815-822.
- Perrett, D.I., Smith, P.A.J., Mistlin, A.J., Chitty, A.J., Head, A.S., Potter, D.D., Broennimann, R., Milner, A.D., Jeeves, M.A. (1985). Visual Analysis of Body Movements by Neurons in the Temporal Cortex of the Macaque Monkey - A Preliminary-Report. *Behavioural Brain Research*, 16: 153-170.
- Personnier, P., Paizis, C., Ballay, Y., Papaxanthis, C. (25-1-2008a). Mentally represented motor actions in normal aging II. The influence of the gravito-inertial context on the duration of overt and covert arm movements. *Behav.Brain Res.*, 186: 273-283.
- Personnier, P., Paizis, C., Ballay, Y., Papaxanthis, C. (25-1-2008b). Mentally represented motor actions in normal aging II. The influence of the gravito-inertial context on the duration of overt and covert arm movements. *Behav.Brain Res.*, 186: 273-283.
- Personnier, P., Paizis, C., Ballay, Y., Papaxanthis, C. (25-1-2008c). Mentally represented motor actions in normal aging II. The influence of the gravito-inertial context on the duration of overt and covert arm movements. *Behav.Brain Res.*, 186: 273-283.
- Pinto, J. and Shiffrar, M. (1999). Subconfigurations of the human form in the perception of biological motion displays. *Acta Psychologica*, 102: 293-318.
- Plamondon, R. and Alimi, A.M. (1997). Speed/accuracy trade-offs in target-directed movements. *Behavioral and Brain Sciences*, 20: 279-&.

- Pollick, F.E., Kay, J.W., Heim, K., Stringer, R. (2005a). Gender recognition from point-light walkers. *Journal of Experimental Psychology-Human Perception and Performance*, 31: 1247-1265.
- Pollick, F.E., Kay, J.W., Heim, K., Stringer, R. (2005b). Gender recognition from point-light walkers. *Journal of Experimental Psychology-Human Perception and Performance*, 31: 1247-1265.
- Pollick, F.E., Paterson, H.M., Bruderlin, A., Sanford, A.J. (2001b). Perceiving affect from arm movement. *Cognition*, 82: B51-B61.
- Pollick, F.E., Paterson, H.M., Bruderlin, A., Sanford, A.J. (2001a). Perceiving affect from arm movement. *Cognition*, 82: B51-B61.
- Pozzo, T., Papaxanthis, C., Stapley, P., Berthoz, A. (1998). The sensorimotor and cognitive integration of gravity. *Brain Res. Brain Res. Rev.*, 28: 92-101.
- Ramnani, N. (2006). The primate cortico-cerebellar system: anatomy and function. *Nature Reviews Neuroscience*, 7: 511-522.
- Reed, C.L., Stone, V.E., Bozova, S., Tanaka, J. (2003). The body-inversion effect. *Psychological Science*, 14: 302-308.
- Reid, V.M., Hoehl, S., Striano, T. (13-3-2006). The perception of biological motion by infants: An event-related potential study. *Neuroscience Letters*, 395: 211-214.
- Riley, P.O., Schenkman, M.L., Mann, R.W., Hodge, W.A. (1991). Mechanics of A Constrained Chair-Rise. *Journal of Biomechanics*, 24: 77-85.
- Rizzolatti, G. and Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience*, 27: 169-192.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain Res. Cogn Brain Res.*, 3: 131-141.
- Rizzolatti, G., Fogassi, L., Gallese, V. (2001). Neurophysiological mechanisms underlying the understanding and imitation of action. *Nature Reviews Neuroscience*, 2: 661-670.
- Rizzolatti, G., Fogassi, L., Gallese, V. (2002b). Motor and cognitive functions of the ventral premotor cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, 12: 149-154.
- Rizzolatti, G., Fogassi, L., Gallese, V. (2002a). Motor and cognitive functions of the ventral premotor cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, 12: 149-154.
- Robert, M. and Ohlmann, T. (1994). Water-Level Representation by Men and Women As A Function of Rod-And-Frame Test Proficiency and Visual and Postural Information. *Perception*, 23: 1321-1333.
- Roll JP, Popov K, Gurfinkel V, Lipshits M, André-Deshays C, Gilhodes JC, Quoniam C (1993). Sensorimotor and perceptual function of muscle proprioception in microgravity. *Journal of Vestibular Research-Equilibrium & Orientation*, 3: 259-273.
- Roll, J. and Roll, R. (1988). From eye to foot: a proprioceptive chain involved in postural control. *Posture and gait: development, adaptation and modulation.*, 155-164.

- Roll, J., Roll, R., Velay JL, . (1991). Proprioception as a link between body space and extra-personal space. *Brain and space*, 112-132.
- Roll, R., Gilhodes, J.C., Roll, J.P., Popov, K., Charade, O., Gurfinkel, V. (1998a). Proprioceptive information processing in weightlessness. *Experimental Brain Research*, 122: 393-402.
- Roll, R., Gilhodes, J.C., Roll, J.P., Popov, K., Charade, O., Gurfinkel, V. (1998b). Proprioceptive information processing in weightlessness. *Experimental Brain Research*, 122: 393-402.
- Roll, R., Gilhodes, J.C., Roll, J.P., Popov, K., Charade, O., Gurfinkel, V. (1998c). Proprioceptive information processing in weightlessness. *Experimental Brain Research*, 122: 393-402.
- Roth, M., Decety, J., Raybaudi, M., Massarelli, R., Delon-Martin, C., Segebarth, C., Morand, S., Gemignani, A., Decorps, M., Jeannerod, M. (17-5-1996). Possible involvement of primary motor cortex in mentally simulated movement: a functional magnetic resonance imaging study. *Neuroreport*, 7: 1280-1284.
- Rueschemeyer, S.A., Pfeiffer, C., Bekkering, H. (2010). Body schematics: On the role of the body schema in embodied lexical-semantic representations. *Neuropsychologia*, 48: 774-781.
- Ryding, E., Decety, J., Sjolholm, H., Stenberg, G., Ingvar, D.H. (1993). Motor Imagery Activates the Cerebellum Regionally - A Spect Rcbf Study with Tc-99M-Hmpao. *Cognitive Brain Research*, 1: 94-99.
- Sakata, H. and Taira, M. (1994). Parietal control of hand action. *Curr.Opin.Neurobiol.*, 4: 847-856.
- Saxe, R., Xiao, D.K., Kovacs, G., Perrett, D.I., Kanwisher, N. (2004). A region of right posterior superior temporal sulcus responds to observed intentional actions. *Neuropsychologia*, 42: 1435-1446.
- Saygin, A.P. (2007b). Superior temporal and premotor brain areas necessary for biological motion perception. *Brain*, 130: 2452-2461.
- Saygin, A.P. (2007a). Superior temporal and premotor brain areas necessary for biological motion perception. *Brain*, 130: 2452-2461.
- Saygin, A.P., Wilson, S.M., Hagler, D.J., Bates, E., Sereno, M.I. (7-7-2004b). Point-light biological motion perception activates human premotor cortex. *Journal of Neuroscience*, 24: 6181-6188.
- Saygin, A.P., Wilson, S.M., Hagler, D.J., Bates, E., Sereno, M.I. (7-7-2004a). Point-light biological motion perception activates human premotor cortex. *Journal of Neuroscience*, 24: 6181-6188.
- Schmitz, C. (2001). Développement de la fonction d'anticipation au cours d'une tâche bimanuelle de délestage chez l'enfant sain et chez l'enfant autiste. Thèse de Neurosciences.,
- Schmitz, C., Jenmalm, P., Ehrsson, H.H., Forssberg, H. (2005b). Brain activity during predictable and unpredictable weight changes when lifting objects. *Journal of Neurophysiology*, 93: 1498-1509.
- Schmitz, C., Jenmalm, P., Ehrsson, H.H., Forssberg, H. (2005a). Brain activity during predictable and unpredictable weight changes when lifting objects. *Journal of Neurophysiology*, 93: 1498-1509.

- Schmitz, C., Martin, N., Assaiante, C. (1999a). Development of anticipatory postural adjustments in a bimanual load-lifting task in children. *Experimental Brain Research*, 126: 200-204.
- Schmitz, C., Martin, N., Assaiante, C. (1999b). Development of anticipatory postural adjustments in a bimanual load-lifting task in children. *Experimental Brain Research*, 126: 200-204.
- Schmitz, C., Martin, N., Assaiante, C. (2002). Building anticipatory postural adjustment during childhood: a kinematic and electromyographic analysis of unloading in children from 4 to 8 years of age. *Experimental Brain Research*, 142: 354-364.
- Schmitz, C., Martineau, J., Barthelemy, C., Assaiante, C. (4-9-2003). Motor control and children with autism: deficit of anticipatory function? *Neuroscience Letters*, 348: 17-20.
- Shadmehr, R. and Mussa-Ivaldi, F.A. (1994). Adaptive Representation of Dynamics During Learning of A Motor Task. *Journal of Neuroscience*, 14: 3208-3224.
- Shim, J., Carlton, L.G., Kim, J. (2004). Estimation of lifted weight and produced effort through perception of point-light display. *Perception*, 33: 277-291.
- Shipley, T.F. (2003). The effect of object and event orientation on perception of biological motion. *Psychological Science*, 14: 377-380.
- Simion, F., Regolin, L., Bulf, H. (15-1-2008b). A predisposition for biological motion in the newborn baby. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 809-813.
- Simion, F., Regolin, L., Bulf, H. (15-1-2008a). A predisposition for biological motion in the newborn baby. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 809-813.
- Sirigu, A., Cohen, L., Duhamel, J.R., Pillon, B., Dubois, B., Agid, Y., Pierrot-Deseilligny, C. (9-5-1995). Congruent Unilateral Impairments for Real and Imagined Hand Movements. *Neuroreport*, 6: 997-1001.
- Smith, M.A. and Shadmehr, R. (2005). Intact ability to learn internal models of arm dynamics in Huntington's disease but not cerebellar degeneration. *Journal of Neurophysiology*, 93: 2809-2821.
- Speers, R.A., Paloski, W.H., Kuo, A.D. (1998). Multivariate changes in coordination of postural control following spaceflight. *Journal of Biomechanics*, 31: 883-889.
- Stephan, T., Deutschlander, A., Nolte, A., Schneider, E., Wiesmann, M., Brandt, T., Dieterich, M. (1-7-2005). Functional MRI of galvanic vestibular stimulation with alternating currents at different frequencies. *Neuroimage*, 26: 721-732.
- Sumi, S. (1984). Upside-Down Presentation of the Johansson Moving Light-Spot Pattern. *Perception*, 13: 283-286.
- Thurman, S.M. and Grossman, E.D. (2008). Temporal "Bubbles" reveal key features for point-light biological motion perception. *Journal of Vision*, 8:
- Traon, A.P.L., Heer, M., Narici, M.V., Rittweger, J., Vernikos, J. (2007). From space to Earth: advances in human physiology from 20 years of bed rest studies (1986-2006). *European Journal of Applied Physiology*, 101: 143-194.

- Troje, N.F. (2003). Reference frames for orientation anisotropies in face recognition and biological-motion perception. *Perception*, 32: 201-210.
- Troje, N.F. and Westhoff, C. (18-4-2006a). The inversion effect in biological motion perception: Evidence for a "life detector"? *Current Biology*, 16: 821-824.
- Troje, N.F. and Westhoff, C. (18-4-2006d). The inversion effect in biological motion perception: Evidence for a "life detector"? *Current Biology*, 16: 821-824.
- Troje, N.F. and Westhoff, C. (18-4-2006c). The inversion effect in biological motion perception: Evidence for a "life detector"? *Current Biology*, 16: 821-824.
- Troje, N.F. and Westhoff, C. (18-4-2006b). The inversion effect in biological motion perception: Evidence for a "life detector"? *Current Biology*, 16: 821-824.
- Trousselard, M., Barraud, P.A., Nougier, V., Raphel, C., Cian, C. (2004b). Contribution of tactile and interoceptive cues to the perception of the direction of gravity. *Cognitive Brain Research*, 20: 355-362.
- Trousselard, M., Barraud, P.A., Nougier, V., Raphel, C., Cian, C. (2004a). Contribution of tactile and interoceptive cues to the perception of the direction of gravity. *Cognitive Brain Research*, 20: 355-362.
- Ulloa, E.R. and Pineda, J.A. (2-11-2007b). Recognition of point-light biological motion: Mu rhythms and mirror neuron activity. *Behavioural Brain Research*, 183: 188-194.
- Ulloa, E.R. and Pineda, J.A. (2-11-2007a). Recognition of point-light biological motion: Mu rhythms and mirror neuron activity. *Behavioural Brain Research*, 183: 188-194.
- Umiltà, M.A., Kohler, E., Gallese, V., Fogassi, L., Fadiga, L., Keysers, C., Rizzolatti, G. (19-7-2001). I know what you are doing: A neurophysiological study. *Neuron*, 31: 155-165.
- Urgesi, C., Candidi, M., Ionta, S., Aglioti, S.M. (2007). Representation of body identity and body actions in extrastriate body area and ventral premotor cortex. *Nature Neuroscience*, 10: 30-31.
- van Elk, M., van Schie, H.T., Hunnius, S., Vesper, C., Bekkering, H. (2008). You'll never crawl alone: Neurophysiological evidence for experience-dependent motor resonance in infancy. *Neuroimage*, 43: 808-814.
- Vaugoyeau, M. and Assaiante, C. (2007). Sit-to-stand and back-to-stand motion under microgravity condition. *ISPGR 2007*,
- Vaugoyeau, M. and Assaiante, C. (2009). Postural orientation in microgravity depends on straightening up movement performed. *Acta Astronaut.*, 347-353.
- Vaugoyeau, M., Viel, S., Amblard, B., Azulay, J.P., Assaiante, C. (2008a). Proprioceptive contribution of postural control as assessed from very slow oscillations of the support in healthy humans. *Gait.Posture.*, 27: 294-302.
- Vaugoyeau, M., Viel, S., Amblard, B., Azulay, J.P., Assaiante, C. (2008b). Proprioceptive contribution of postural control as assessed from very slow oscillations of the support in healthy humans. *Gait.Posture.*, 27: 294-302.

- Vaugoyeau, M., Viel, S., Assaiante, C., Amblard, B., Azulay, J.P. (11-5-2007c). Impaired vertical postural control and proprioceptive integration deficits in Parkinson's disease. *Neuroscience*, 146: 852-863.
- Vaugoyeau, M., Viel, S., Assaiante, C., Amblard, B., Azulay, J.P. (11-5-2007a). Impaired vertical postural control and proprioceptive integration deficits in Parkinson's disease. *Neuroscience*, 146: 852-863.
- Vaugoyeau, M., Viel, S., Assaiante, C., Amblard, B., Azulay, J.P. (11-5-2007b). Impaired vertical postural control and proprioceptive integration deficits in Parkinson's disease. *Neuroscience*, 146: 852-863.
- Vercher, J.L., Sares, F., Blouin, J., Bourdin, C., Gauthier, G. (2003). Role of sensory information in updating internal models of the effector during arm tracking. *Neural Control of Space Coding and Action Production*, 142: 201-220.
- Vernazza-Martin, S., Martin, N., Massion, J. (2000). Kinematic synergy adaptation to microgravity during forward trunk movement. *Journal of Neurophysiology*, 83: 453-464.
- Viel, S., Vaugoyeau, M., Assaiante, C. (2005). Microgravity: Return to an egocentric spatial orientation control in adult. *Gait.Posture.*,
- Viel, S., Vaugoyeau, M., Assaiante, C. (2009a). Adolescence: a transient period of proprioceptive neglect in sensory integration of postural control. *Motor Control*, 13: 25-42.
- Viel, S., Vaugoyeau, M., Assaiante, C. (2009b). Adolescence: a transient period of proprioceptive neglect in sensory integration of postural control. *Motor Control*, 13: 25-42.
- Viel, S., Vaugoyeau, M., Assaiante, C. (2010). Postural adaptation of the spatial reference frames to microgravity: back to the egocentric reference frame. *Plos One*,
- Virji-Babul, N., Cheung, T., Weeks, D., Kerns, K., Shiffrar, M. (16-7-2007a). Neural activity involved in the perception of human and meaningful object motion. *Neuroreport*, 18: 1125-1128.
- Virji-Babul, N., Cheung, T., Weeks, D., Kerns, K., Shiffrar, M. (16-7-2007b). Neural activity involved in the perception of human and meaningful object motion. *Neuroreport*, 18: 1125-1128.
- Vogeley, K., May, M., Ritzl, A., Falkai, P., Zilles, K., Fink, G.R. (2004). Neural correlates of first-person perspective as one constituent of human self-consciousness. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16: 817-827.
- Waldvogel, D., van Gelderen, P., Muellbacher, W., Ziemann, U., Immisch, I., Hallett, M. (31-8-2000). The relative metabolic demand of inhibition and excitation. *Nature*, 406: 995-998.
- Watson, T.L., Pearson, J., Clifford, C.W.G. (21-9-2004). Perceptual grouping of biological motion promotes binocular rivalry. *Current Biology*, 14: 1670-1674.
- Winter, D.A. (1995). ABC (Anatomy, Biomechanics and Control) of balance during standing and walking.
- Wolpert, D.M. and Flanagan, J.R. (18-9-2001). Motor prediction. *Curr.Biol.*, 11: R729-R732.
- Wolpert, D.M. and Ghahramani, Z. (2000b). Computational principles of movement neuroscience. *Nat.Neurosci.*, 3 Suppl: 1212-1217.

- Wolpert, D.M. and Ghahramani, Z. (2000a). Computational principles of movement neuroscience. *Nat.Neurosci.*, 3 Suppl: 1212-1217.
- Wolpert, D.M. and Kawato, M. (1998a). Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural Netw.*, 11: 1317-1329.
- Wolpert, D.M. and Kawato, M. (1998b). Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural Netw.*, 11: 1317-1329.
- Wolpert, D.M. and Kawato, M. (1998c). Multiple paired forward and inverse models for motor control. *Neural Netw.*, 11: 1317-1329.
- Wolpert, D.M., Miall, R.C., Kawato, M. (1-9-1998b). Internal models in the cerebellum. *Trends Cogn Sci.*, 2: 338-347.
- Wolpert, D.M., Miall, R.C., Kawato, M. (1-9-1998a). Internal models in the cerebellum. *Trends Cogn Sci.*, 2: 338-347.
- Wuyam, B., Moosavi, S.H., Decety, J., Adams, L., Lansing, R.W., Guz, A. (1-2-1995). Imagination of Dynamic Exercise Produced Ventilatory Responses Which Were More Apparent in Competitive Sportsmen. *Journal of Physiology-London*, 482: 713-724.
- Yamamoto, S. and Yamamoto, M. (2006). Effects of the gravitational vertical on the visual perception of reversible figures. *Neuroscience Research*, 55: 218-221.
- Young, L.R., Oman, C.M., Merfeld, D., Watt, D., Roy, S., DeLuca, C., Balkwill, D., Christie, J., Groleau, N., Jackson, D.K., . (1993). Spatial orientation and posture during and following weightlessness: human experiments on Spacelab Life Sciences 1. *J.Vestib.Res.*, 3: 231-239.
- Young, L.R., Oman, C.M., Watt, D.G., Money, K.E., Lichtenberg, B.K., Kenyon, R.V., Arrott, A.P. (1986a). M.I.T./Canadian vestibular experiments on the Spacelab-1 mission: 1. Sensory adaptation to weightlessness and readaptation to one-g: an overview. *Exp.Brain Res.*, 64: 291-298.
- Young, L.R., Shelhamer, M., Modestino, S. (1986b). M.I.T./Canadian vestibular experiments on the Spacelab-1 mission: 2. Visual vestibular tilt interaction in weightlessness. *Exp.Brain Res.*, 64: 299-307.
- Zacks, J.M. (2008). Neuroimaging studies of mental rotation: A meta-analysis and review. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20: 1-19.