Aix-Marseille Université

École Doctorale Sciences du Mouvement Humain 463

UMR 7287 Institut des Sciences du Mouvement Étienne-Jules Marey

THÈSE DE DOCTORAT

Pour l'obtention du grade de

DOCTEUR D'AIX-MARSEILLE UNIVERSITÉ

Discipline : Sciences du Mouvement Humain

Spécialité : Contrôle Perceptivo-Moteur et Apprentissage

Réorganisations sensorimotrices fonctionnelles du geste d'atteinte en situation de micropesanteur réelle et simulée

---

Présentée par

Thomas MACALUSO

Soutenue publiquement le 18 décembre 2017, devant le jury composé de :

V. Nougier	PR Université Grenoble Alpes	Rapporteur
O. White	MCF Université de Bourgogne	Rapporteur
F. Crevecoeur	CR Université Catholique de Louvain	Examinateur
C. Assaiante	Centre National de la Recherche Scientifique	Examinateur
L. Bringoux	MCF Aix-Marseille Université	Directeur de thèse
C. Bourdin	PR Aix-Marseille Université	Directeur de thèse
S. Rouquette	Centre National d'Études Spatiales	Invité

Numéro national de thèse : 2017AIXM0652

« Tout est changement, non pour ne plus être mais pour devenir ce qui n'est pas encore »

Épictète

REMERCIEMENTS

La lecture de ce travail doctoral ne peut se faire sans mentionner les personnes qui ont contribué à son existence, son développement et à l'aventure humaine que représente ces trois dernières années.

Naturellement, mes premiers remerciements sont destinés à mes directeurs de thèse, Lionel BRINGOUX et Christophe BOURDIN. Ils m'ont fait confiance et m'ont suivi dans ce projet scientifique pour lequel mon intérêt n'a pas cessé de grandir à chaque grande étape franchie. Leur expertise, leur recul, leur soutien, leur présence à mes côtés furent sans faille. Lorsque je mentionne leur nom, mes pensées ne se résument pas à leur statut professionnel mais reflètent davantage des hommes passionnés qui ont pleinement contribué à me faire vivre tout aussi passionnément les trois années qui viennent de passer avec une vitesse fulgurante. Trois années ? Que dis-je ? Lionel, tu es à mes côtés depuis plus longtemps que cela, tu as fait éclore ma passion pour la Science, il y a sept ans déjà. Tu m'as apporté bien plus qu'une approche dans mon parcours universitaire et professionnel, tu m'as transmis un esprit critique et d'analyse qui me servira toute ma vie.

De manière plus générale, je tiens à remercier tous les membres de mon équipe de recherche (ICS), en particulier Fabrice SARLEGNA, Jean-Louis VERCHER et Marie-Laure MILLE qui ont véritablement contribué à la richesse des discussions et productions scientifiques autour de mon travail doctoral. Au-delà de l'équipe de recherche, je souhaite manifester ma reconnaissance à Patrick SAINTON et Frank BULOUP qui, en plus de leur expertise, resteront dans ma mémoire comme des compagnons d'excursions bordelaises qui m'ont permis de vivre cette sensation incroyable d'évoluer en micropesanteur. A leur image, je suis reconnaissant des dispositions favorables dont j'ai pu bénéficier au sein de mon laboratoire d'accueil, l'Institut des Sciences du Mouvement Etienne-Jules Marey, pour la réalisation de mes travaux au quotidien.

Ce projet scientifique a débuté grâce aux collaborations établies avec des acteurs externes que sont les sociétés marseillaises la COMEX et CAMBULLE. Peter WEISS, Virginie TAILLEBOT et Jean-François BRAMARD, je vous remercie d'avoir très largement contribué au lancement de mon travail doctoral.

Je remercie également le Centre National d'Études Spatial (CNES) pour leur confiance en finançant la quasi-totalité des expérimentations de ce projet scientifique, ainsi que sa filiale NOVESPACE et toute son équipe pour nous avoir permis de poursuivre nos travaux de recherche en micropesanteur lors de vols paraboliques.

L'intérêt de nos travaux de recherche porte sur le comportement moteur humain, une thématique passionnante qui a reposé sur la participation d'un même groupe de personnes pour toutes nos expérimentations. Olivier, Solène, Karl, Nadège, Maxence, Sandrine et Frédéric, vos participations volontaires furent exemplaires, je vous remercie pour votre joie et l'intérêt que vous avez porté à ce projet scientifique.

L'aboutissement de mon travail doctoral tient également à des personnes qui n'ont pas été directement impliquées dans la réalisation du projet scientifique mais qui m'ont permis d'avoir un équilibre humain primordial au cours d'une thèse. Je tiens à les remercier. Je pense bien-évidemment à tous les doctorant(e)s de mon École Doctorale des Sciences du Mouvement Humain, tous les membres de l'Association Doc'SMH, tous les post-doc' passés par le laboratoire, en résumé, toutes les personnes avec qui j'ai pu échanger, discuter Sciences, tout en ayant un verre à la main. Il y a une personne qui a une sacrée poigne lorsqu'il s'agit de serrer un verre dans sa main et à qui je pense tout particulièrement en écrivant ces remerciements. Martin. Outre le fait de réaliser notre thèse en même temps, notre entente sans faille repose sur les valeurs humaines que nous partageons et auxquelles nous sommes tant attachés. Je te remercie d'avoir été fidèle à ce que tu es au plus profond de toi tout au long de nos parcours respectifs. Nul doute que nous continuerons à refaire le monde aussi passionnément que nous l'avons fait ces quatre dernières années.

Il y a ceux qui sont là depuis plus longtemps encore. Baptiste, Raphaël, Hugo, Yann, Yoann, Thibault, Luca et Matthieu, nos années collège et lycée furent le point de départ d'une amitié qui n'est pas prête de s'arrêter. Ne changez rien les gars.

Enfin, il y a ceux qui ont toujours été là et qui seront toujours là pour moi. Papa, maman, mes deux petites sœurs, ma famille, ce manuscrit de thèse est à vous, il vous appartient. Je vous dois tout.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS 1

CADRE THÉORIQUE 5

Chapitre 1 Contrôle perceptivo-moteur du mouvement volontaire chez l'Homme 7

1.1 Un percept unifié pour une interaction motrice désirée 7

1.2 Mécanismes de base du contrôle du mouvement volontaire 9

1.2.1 Contrôle du mouvement proactif 10

1.2.2 Contrôle du mouvement rétroactif 11

1.3 Prédire pour mieux agir 12

1.3.1 Délais sensorimoteurs 12

1.3.2 Bruit sensorimoteur 13

1.3.3 Le concept des modèles internes 15

1.4 Gestion du champ de force gravitaire terrestre dans le contrôle du mouvement volontaire 17

1.4.1 Une force externe omniprésente captée par l'Homme 18

1.4.2 Prise en compte de la gravité dans le contrôle du mouvement focal 20

1.4.3 Intégration gravitaire dans le contrôle du mouvement postural 23

1.4.4 Prédiction de l'action gravitaire sur les mouvements volontaires 26

Chapitre 2 Contrôle du mouvement volontaire en champ de force modifié 29

2.1 Modification locale du champ de force 29

2.1.1 Gestes d'atteinte en champ de force vitesse-dépendant 30

2.1.2 Adaptation sensorimotrice et modèles internes 32

2.2 Modification globale du champ de force : la micropesanteur réelle 35

2.2.1 Vols paraboliques et vols spatiaux 35

2.2.2 Contrôle du geste d'atteinte en micropesanteur 38

2.2.3 Contrôle postural dynamique en micropesanteur 39

2.3 Modification combinée du champ de force : la micropesanteur simulée 42

2.3.1 L'environnement subaquatique : un champ de force naturellement modifié 42

2.3.2 Flottabilité neutre et simulation de la micropesanteur 43

2.3.3 Comportements cognitif et sensorimoteur en environnement subaquatique ..46

OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES.....49

EXPÉRIMENTATIONS.....53

Chapitre 3 Caractéristiques cinématiques de gestes d'atteinte corps entier en environnement subaquatique : effets de la flottabilité neutre 55

3.1 Résumé de l'Expérimentation 1 55

3.2 Expérimentation 1 : article publié dans *Neuroscience* (2016).....57

3.2.1 Abstract 57

3.2.2 Introduction 58

3.2.3 Methods.....60

3.2.4 Results 65

3.2.5 Discussion 71

3.2.6 Conclusion.....77

3.2.7 Acknowledgements 77

Chapitre 4 Réorganisations sensorimotrices des paramètres cinématiques focaux et posturaux pour des gestes d'atteinte fonctionnels corps entier en micropesanteur 79

4.1 Résumé de l'Expérimentation 2 79

4.2 Expérimentation 2 : article publié dans *Frontiers in Physiology* (2017) 81

4.2.1 Abstract 81

4.2.2 Introduction 82

4.2.3 Material and Methods.....85

4.2.4 Results 90

4.2.5 Discussion 97

4.2.6 Conclusion.....103

4.2.7 Supplementary Figures 105
4.2.8 Conflict of Interest 106
4.2.9 Author Contributions 106
4.2.10 Funding 106
4.2.11 Acknowledgments 106
Chapitre 5 Paradigme du double-saut en micropesanteur : persistance de la flexibilité sensorimotrice en champ de force modifié 107
5.1 Résumé de l'Expérimentation 3 107
5.2 Expérimentation 3 : article en préparation 109
5.2.1 Abstract 109
5.2.2 Introduction 110
5.2.3 Material and Methods 112
5.2.4 Results 116
5.2.5 Discussion 120
5.2.6 Conclusion 124
DISCUSSION GÉNÉRALE 125
Chapitre 6 Réorganisations sensorimotrices immédiates en micropesanteur réelle et simulée 127
6.1 Gestes d'atteinte corps entier en normogravité : reproduction d'un comportement nominal 127
6.2 Estimation de l'état initial en micropesanteur réelle et simulée : support de réorganisations sensorimotrices immédiates 128
Chapitre 7 Stratégies de contrôle de gestes d'atteinte corps entier en micropesanteur réelle 133
7.1 Stratégie de contrôle du mouvement focal et postural en normogravité 133
7.2 Inversion des critères d'optimisation du contrôle du mouvement focal et postural en micropesanteur 134
PERSPECTIVES ET APPLICATIONS 137

Chapitre 8 De l'immersion sur Terre à l'expansion de l'exploration spatiale 139

8.1 Influence de la flottabilité neutre sur les potentialités de simulation de la micropesanteur 139

8.2 Transfert d'habilités motrices inter-environnement : de l'immersion à la micropesanteur 140

8.3 Le futur de l'exploration spatiale : challenge de la gravité réduite 142

RÉFÉRENCES 147

AVANT-PROPOS

Seuls les êtres vivants les plus adaptés à leur environnement survivent. Ce principe essentiel du processus de « sélection naturelle », proposé par C.R. Darwin dans son ouvrage en 1859 (*L'origine des espèces*), contribua considérablement à expliquer les fondements de la diversité de la vie sur notre planète. Ainsi, de la même manière que la fourmi, la baleine ou encore l'aigle royal, l'Homme est le fruit d'une évolution dont l'existence repose sur une constante interaction avec l'environnement. Cette interaction entre les espèces et leur environnement, qualifiée de pression évolutive, favorisa l'apparition de caractères avantageux (vis-à-vis de l'environnement spécifié) que nous pouvons, en partie, facilement observer à travers le phénotype de chaque espèce qui nous entoure. La survie d'une espèce réside donc dans sa faculté à interagir avec les propriétés de son environnement. Une des propriétés les plus fondamentales de notre environnement terrestre, puisque émergente dès sa formation, tient en la présence d'une force gravitationnelle. Cette force, agissant perpendiculairement à la surface de la Terre avec une accélération approximative de 9,81 $m.s^{-2}$, s'exerce sur tout corps possédant une masse, telle une attraction dirigée vers le noyau terrestre. L'espèce humaine, comme bien d'autres, s'est ainsi développée en s'adaptant à ce champ de force gravitaire terrestre tout au long des stades de son évolution. L'étude du comportement perceptivo-moteur humain incarne une approche scientifique permettant de se rendre compte expressément de cette adaptation. En effet, l'analyse du mouvement en est un indicateur pertinent puisque c'est notamment à partir de ses capacités à se mouvoir, au sein de ce champ de force gravitaire terrestre, que l'Homme est en mesure de subvenir à ces besoins vitaux. Considérons en exemple le besoin de se nourrir. Bien que l'habilité de chasser ne soit plus un prérequis pour s'alimenter dans la plupart de nos sociétés contemporaines, la réalisation des gestes d'atteinte de la nourriture et de sa manipulation fine afin de l'amener vers la bouche pour l'ingurgiter, constitue un des éléments déterminants de la survie de l'espèce. Plus généralement, il est ainsi aisé de considérer que l'organisme humain est calibré pour faire face à la pesanteur terrestre, sans quoi son extinction semblerait inévitable. Pourtant, depuis la moitié du XX^{ème} siècle, l'Homme se sentant probablement à l'étroit sur la surface de la Terre et submergé par son inhérent esprit de conquête, a décidé de s'en extirper par une prise de hauteur le conduisant à se confronter à un nouveau champ de

force environnant. En effet, l'exploration spatiale symbolise la confrontation à un environnement inhabituel, a priori hostile, caractérisé par une absence apparente de pesanteur, qualifié plus précisément de micropesanteur. C'est ainsi que, le 12 avril 1961, Youri Gagarine fut le premier humain envoyé dans l'espace pour un vol orbital, l'exposant à la micropesanteur spatiale. Cette exposition fut bien plus marquante lorsque le 18 mars 1965, Alexei Leonov effectua la première sortie extravéhiculaire dans l'espace durant 12 minutes. Ce dernier ne parvint même pas à appuyer sur le déclencheur de son appareil photo pour immortaliser cette première sortie dans l'espace mais réussit l'incroyable défi d'avancer, selon lui, « vers l'inconnu ». L'histoire de la confrontation de l'être humain à une force gravitaire réduite s'est poursuivie avec les premiers pas sur la Lune de Neil Armstrong et Buzz Aldrin le 21 juillet 1969. Cet exploit, réalisé dans le cadre du programme spatial américain « Apollo » initié en 1961, a précédé cinq autres missions permettant à dix hommes supplémentaires de fouler le sol lunaire. La fin du programme Apollo en 1975 infligea un coup d'arrêt à l'exploration humaine dans le système solaire cantonnant les prochains hommes à évoluer en orbite terrestre au sein de stations spatiales comme Skylab, MIR ou actuellement à bord de la Station Spatiale Internationale (SSI ou plus communément ISS pour International Space Station), placée en orbite basse à environ 400 km de la surface terrestre dès 1998. Encore très récemment, Thomas Pesquet fut le dernier astronaute français à avoir séjourné à bord de l'ISS pour une durée de 6 mois (de novembre 2016 à juin 2017). Au cours de sa mission, baptisée PROXIMA, il mena une centaine d'expériences scientifiques et effectua deux sorties extravéhiculaires de plus de 6 heures. Comme nous étions en mesure de le penser, du fait du contraste important du champ de force d'évolution, ces hommes rencontrèrent des difficultés à se mouvoir en micropesanteur. Pour tenter de pallier ces difficultés du comportement moteur rencontrées par les astronautes, l'agence spatiale américaine (NASA, pour National Aeronautic Space Administration) fut la première à exploiter une méthode de simulation de la micropesanteur grâce à l'environnement subaquatique. Elle constitue, depuis la fin des années 1960, une méthode d'entraînement privilégiée pour les astronautes avant d'effectuer leurs missions spatiales. Ces entraînements consistent à répéter les tâches motrices complexes qui devront notamment être réalisées lors de sorties extravéhiculaires, nécessitant souvent un haut degré de précision.

Considérant l'Homme comme le fruit d'une évolution naturelle sélective constituée autour du champ de force gravitaire terrestre, l'exposition de ce dernier à des environnements caractérisés par la micropesanteur réelle ou simulée pose de multiples questions quant à sa capacité à se mouvoir. Comment la micropesanteur impacte le mouvement humain ? L'Homme est-il capable de réorganiser ses aptitudes sensorimotrices pour faire face à ce champ de force inhabituel, sans détériorer ses performances motrices ? Ce travail de thèse a pour objectif d'apporter des éléments de réponse à ces questions en analysant la réalisation de gestes d'atteinte de précision en situation de micropesanteur réelle et simulée. Ces investigations contribueront à améliorer la compréhension des processus sous-jacents au contrôle du mouvement humain et de mieux appréhender la préparation des astronautes à la micropesanteur concernant les aspects perceptivo-moteurs.

La revue de littérature de ce manuscrit de thèse expose globalement la manière dont le contrôle du mouvement chez l'Homme est dépendant de son champ de force environnant.

Le Chapitre 1 présente les connaissances actuelles permettant d'éclairer les processus perceptivo-moteurs à l'origine du contrôle du mouvement volontaire chez l'être humain. Dans un second temps, il s'agira de spécifier la manière dont l'être humain est capable de gérer l'omniprésence du champ de force gravitaire terrestre dans son comportement moteur.

Le Chapitre 2 expose l'impact de champs de force modifiés sur le contrôle du mouvement humain et les processus sensorimoteurs permettant d'y faire face. Dans un premier temps, ce chapitre traite de l'influence de modifications locales du champ de force sur l'effecteur, suivi par l'étude des effets d'une modification globale (i.e., micropesanteur réelle) puis combinée du champ de force à travers l'environnement subaquatique (i.e., la micropesanteur simulée).

CADRE THÉORIQUE

Chapitre 1 Contrôle perceptivo-moteur du mouvement volontaire chez l'Homme

Le système nerveux humain constitue le support fondamental des relations perceptivo-motrices qui régissent notre rapport au monde. On distingue d'une part le système nerveux central (SNC), composé à la fois de l'encéphale et de la moelle épinière (ou moelle spinale) et d'autre part le système nerveux périphérique (SNP) incluant les ganglions et les nerfs qui assurent la liaison bidirectionnelle entre le SNC et les organes constituant le corps. De cette manière, le SNP est responsable de l'acheminent des signaux sensoriels issus des récepteurs vers le SNC (signaux afférents) ainsi que des signaux moteurs issus du SNC vers le système musculo-squelettique (signaux efférents). La production du mouvement à partir de ces efférences peut être d'origine involontaire ou volontaire selon les structures nerveuses impliquées. La plupart des fonctions vitales et les activités réflexes de notre organisme sont réalisées involontairement grâce à l'intervention de boucles sensorimotrices au niveau du tronc cérébral et de la moelle épinière. En revanche, la planification d'un mouvement volontaire s'effectue au sein du cortex cérébral, principalement dans les cortex prémoteur et moteur qui reçoivent des informations d'autres zones corticales comme le cortex primaire somatosensoriel, l'aire motrice supplémentaire (Scott, 2004 ; pour une revue). L'activité du système nerveux humain liée au contrôle moteur est difficile à appréhender directement. Néanmoins, l'étude du mouvement volontaire permet de comprendre indirectement les mécanismes de contrôle générés par le SNC. Ce travail de thèse s'inscrit dans cette approche des neurosciences comportementales dont l'intérêt portera sur le contrôle du mouvement volontaire illustrant la traduction de l'intention à l'action.

1.1 Un percept unifié pour une interaction motrice désirée

L'Homme contrôle le mouvement de ses membres afin d'assurer une interaction désirée avec son environnement. La majorité de nos mouvements au quotidien réside dans ce désir d'interaction pouvant s'illustrer par l'atteinte et la manipulation d'objets, ou encore la locomotion assurant le passage d'un espace à un autre. Leur réalisation correcte est intrinsèquement liée à la perception de l'environnement et de l'état de notre corps. Nous considérons que cette perception résulte de l'intégration d'informations au sein du

SNC provenant de différents récepteurs sensoriels dont est doté l'être humain. Certains d'entre eux constituent trois systèmes pouvant jouer un rôle important dans le contrôle du mouvement, on distingue les systèmes visuel, somesthésique et vestibulaire. L'hypothèse de cette intégration multisensorielle est supportée par des évidences neurophysiologiques montrant par exemple que la jonction pariéto-temporale est activée à la fois par des stimuli visuels et tactiles (Macaluso & Driver, 2001). Ces résultats font d'ailleurs écho à des travaux précédemment réalisés chez le singe démontrant l'existence de neurones multimodaux au sein du cortex prémoteur dorsal à la suite de stimulations visuelles, tactiles et auditives (Graziano et al., 1999). Ce processus visant à intégrer et combiner plusieurs sources d'information sensorielle au niveau du SNC permettrait d'aboutir à l'élaboration d'un percept unifié et robuste à l'origine de l'interaction avec l'environnement (Ernst & Bülthoff, 2004 ; pour une revue). De plus, cette unification perceptive serait facilitée lorsque les signaux sont présentés de manière rapprochée dans le temps et dans l'espace (Stein & Meredith, 1993 ; Alais et al., 2010 ; Stevenson et al., 2012), accréditant le caractère fonctionnel de ce processus perceptif visant à préparer l'action. Bien que chaque modalité sensorielle possède sa propre capacité de détection des stimuli, l'intégration multimodale pose la question du traitement de la redondance sensorielle. Par exemple, les systèmes visuel et proprioceptif peuvent tous les deux transmettre des informations liées à la position de la main dans l'environnement (van Beers et al., 1996, 1999 ; Haggard, 2001). Si la gestion de la redondance sensorielle n'est pas primordiale dans la construction du percept final pour l'action lorsque ces informations induisent une même interprétation de la réalité, elle devient essentielle lorsque la redondance est source de conflits sensoriels. Cette gestion serait sous-tendue par l'attribution d'une importance (d'un poids) plus ou moins marquée pour chacune des modalités sensorielles. Cette hypothèse se traduirait par l'instauration d'un mécanisme de pondération sensorielle, initialement suggéré par Mittelstaedt (1983) pour expliquer des capacités d'orientation spatiale et dont le recours peut être étendue aux processus de préparation de l'action. La clef de ce mécanisme perceptif réside dans la manière d'attribuer les poids à chaque modalité. Ernst & Banks (2002) ont avancé une hypothèse explicative abondamment reprise dans la littérature, formalisée selon le modèle de maximum de vraisemblance (Maximum Likelihood Estimation : MLE). Ce dernier, s'inspirant des règles de Bayes (règles probabilistiques), stipule que l'intégration des

informations issues de chaque modalité sensorielle s'effectue en fonction de leur fiabilité (i.e., objectivée au travers de l'inverse de la variance des réponses associées). En ce sens, ils ont démontré que lors d'une tâche de jugement de la taille d'un objet, si les estimations visuelle et haptique sont différentes, une dominance visuelle apparaissait quand la variance associée à l'estimation visuelle était plus faible que celle associée à l'estimation haptique (et inversement).

Cette partie nous montre que la perception de l'environnement et de l'état de notre corps reposerait sur un processus d'intégration multisensorielle conduisant à la construction d'un percept unifié pour l'action selon des règles de pondération sensorielle. Dès lors, comment ces phénomènes perceptifs sont intégrés au sein du contrôle du mouvement volontaire ?

1.2 Mécanismes de base du contrôle du mouvement volontaire

La production motrice dépend en partie d'un enchaînement d'étapes sensorimotrices allant de l'intervention des capteurs sensoriels au système musculo-squelettique (Figure 1.1 ; d'après Scott, 2004). On peut les résumer succinctement à travers les mécanismes de transduction, conduction nerveuse, intégration de l'information, planification et activation musculaire. La réalisation de ces étapes à l'origine de l'action ne s'effectue pas de manière instantanée, on parle alors de délais sensorimoteurs. Ils peuvent être en partie décomposés en délais ascendants (liés aux afférences sensorielles) et descendants (liés aux efférences motrices). En moyenne, les délais sensorimoteurs à l'origine de mouvements volontaires sont de l'ordre de 100 ms (Scott, 2016 ; pour une revue). Ils sont notamment dépendants des modalités sensorielles impliquées (e.g., un retour visuel est environ 30 ms plus long qu'un retour proprioceptif) et de la complexité de la tâche motrice à réaliser (i.e., plus l'action est complexe plus le délai sera long ; Hick, 1952 ; Hyman, 1953). Cette caractéristique inhérente à la motricité humaine sous-tend deux types de contrôle du mouvement : un contrôle dit proactif (« feedforward ») s'appliquant à la partie du geste en cours d'exécution qui précède les délais sensorimoteurs associés au retour d'information et un contrôle dit rétroactif (« feedback ») opérant sur l'exécution motrice au-delà de ces délais. Woodworth (1899) a historiquement contribué à établir une dichotomie dans ces modes de contrôle du geste d'atteinte avec le bras. Dans l'observation de l'ensemble du geste il distingua deux sous-

mouvements. Il rapporta ainsi une première phase rapide, qualifiée phase de transport, qui viserait à diriger la main à proximité de la cible à atteindre sans nécessiter de percevoir le membre déplacé (contrôle proactif). La seconde phase, dite phase d'approche, consisterait à guider la main, désormais perçue, de manière précise sur la cible (contrôle rétroactif). Néanmoins, il convient de nuancer toutes conceptions strictement séquentielles du contrôle du mouvement humain dans la mesure où ces modes de contrôle seraient davantage imbriqués dans chacune des étapes qui jalonnent l'expression motrice (Desmurget & Grafton, 2000 ; pour une revue).

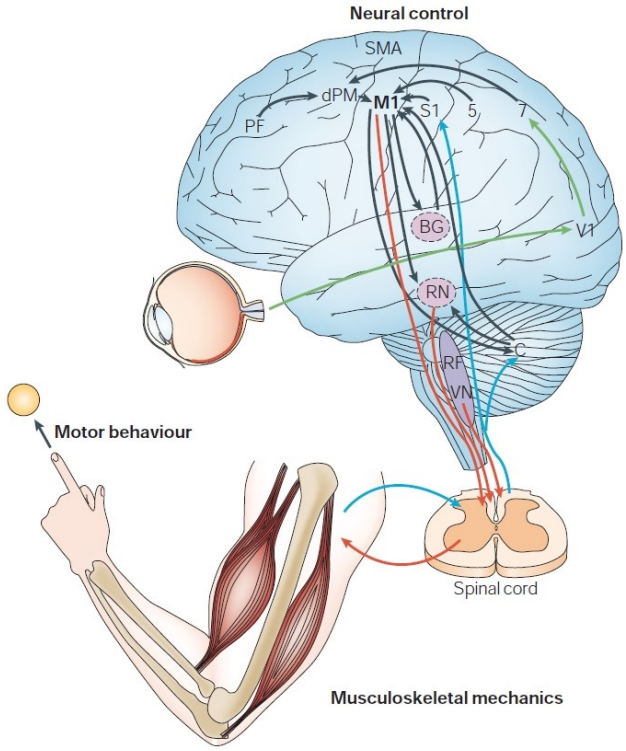


Figure 1.1. Représentation schématique des étapes sensorimotrices sur la base du système neuromusculaire. D'après Scott (2004).

1.2.1 Contrôle du mouvement proactif

Une fois initié, le mouvement sous contrôle proactif s'effectue sans l'utilisation d'informations issues des afférences sensorielles, on parle alors de mécanisme de contrôle en boucle ouverte (Keele, 1968). Par analogie avec la terminologie du champ cybernétique, il s'agit d'un mécanisme dans lequel l'action de contrôle est indépendante du signal de sortie. Ce type de contrôle favorise la rapidité de l'exécution du mouvement mais souvent au détriment de la précision (Fitts, 1954). Plus généralement, on peut considérer que ce mécanisme de contrôle est présent dans l'ensemble de nos

comportements moteurs. Il constituerait la première partie de tous nos mouvements dont le temps d'exécution est inférieur au plus petit délai sensorimoteur humain. En ce sens, cette phase initiale du mouvement, représenterait l'expression de la commande motrice planifiée au sein du SNC.

1.2.2 Contrôle du mouvement rétroactif

En complément du contrôle en boucle ouverte, Adams (1971) proposa le terme de boucle fermée pour définir un mécanisme de contrôle du mouvement basé sur l'utilisation des afférences sensorielles en cours d'exécution. Par analogie avec la terminologie du champ cybernétique, il s'agit d'un mécanisme dans lequel l'action de contrôle dépend de la sortie. Cela offre l'avantage de pouvoir corriger, réguler, préciser la finalité du mouvement en cours d'exécution à partir de l'évaluation de l'état du système réalisée par les capteurs sensoriels. Ce mécanisme de contrôle permet de faire face à un changement d'état de l'objet à atteindre, du corps, de l'environnement, ou toutes autres perturbations inopinées faisant suite à l'initiation du mouvement. En ce sens, le paradigme expérimental du double saut de cible a largement été utilisé par la communauté scientifique afin d'étudier ce contrôle rétroactif. La procédure de base consiste à demander aux participants d'effectuer un pointage manuel le plus rapide possible vers une première cible visuelle (premier saut). Au cours de l'exécution de ce pointage une seconde cible s'allume simultanément avec l'extinction de la première. Les participants ont alors pour consigne d'atteindre le plus rapidement possible cette seconde cible (deuxième saut) induisant généralement une perturbation de la direction et de l'amplitude du pointage. Komilis et al. (1993) et Boulinguez et al. (2001) ont analysé ces mouvements de pointage avec un second saut de cible déclenché exactement à l'initiation du mouvement. Leurs travaux ont démontré que les participants étaient capables de modifier la trajectoire de leur mouvement en cours d'exécution afin d'atteindre correctement la seconde cible en un seul mouvement. Etant donné le moment d'occurrence du second saut de cible, cette modification du geste pouvait seulement reposer sur la base d'un contrôle rétroactif fonctionnel. Des résultats similaires ont été rapportés alors que le temps d'accès à cette boucle rétroactive était restreint en présentant un second saut de cible 25 ms après l'initiation du geste (Johnson et al., 2002). Cependant, ce type de contrôle n'est pas sans limite du fait d'un temps nécessaire à la mise en jeu de la boucle de rétroaction. Ainsi, lorsque le second saut de cible intervenait

encore plus tardivement (i.e., au temps d'atteinte du pic de vitesse du mouvement), les participants n'étaient pas capables d'atteindre la seconde cible avant la fin du premier mouvement (traduit par un temps d'arrêt), nécessitant alors la planification d'une nouvelle commande corrigée (Komilis et al., 1993). Globalement, ces études du double saut de cible nous montrent que le contrôle rétroactif du mouvement dote l'être humain d'une véritable flexibilité sensorimotrice. En d'autres termes, ce contrôle permet notamment au geste d'atteinte, une fois initié, de ne pas rester figé, d'être flexible, afin de faire face à des perturbations inopinées et cela d'autant plus que celles-ci apparaissent tôt dans l'exécution du mouvement.

1.3 Prédire pour mieux agir

Nous venons de voir que l'Homme possède deux mécanismes complémentaires du contrôle du mouvement volontaire fonctionnant de manière proactive et rétroactive. Toutefois, la simple exposition de ces derniers ne permet pas de comprendre comment l'être humain est capable de surmonter deux problèmes clairement identifiés dans la littérature en contrôle moteur : les délais et le bruit sensorimoteur (Franklin & Wolpert, 2011 ; pour une revue). Cette partie détaille les raisons pour lesquelles ces notions inhérentes aux êtres vivants peuvent être considérées comme handicapantes en contrôle moteur et les solutions vraisemblablement utilisées par l'être humain pour s'en affranchir.

1.3.1 Délais sensorimoteurs

Le premier problème posé est lié à la dépendance des modes de contrôle aux délais sensorimoteurs. Il en résulte un contrôle du mouvement qui n'est pas véritablement basé sur l'état immédiat du système mais plutôt sur un état du système déjà passé. Or, un contrôle différé peut s'avérer très handicapant lorsque, par exemple, nous voulons interagir avec un objet en mouvement. Pour mieux comprendre, plaçons-nous dans un contexte où un individu doit estimer la position d'une balle de tennis qui rebondit devant lui afin de l'attraper avec sa main. Si cet individu se base seulement sur ses afférences visuelles pour estimer la position de la balle, son estimation ne sera pas immédiate mais bien différée de 90 ms environ. Durant ce temps d'estimation, la position effective de la balle aura changé proportionnellement à sa vitesse de déplacement. Cette estimation de position, alors erronée, ne lui permettra pas d'atteindre la balle car il réalisera un mouvement basé sur une position passée de la balle. De plus, pour corriger de potentielles

sources d'erreur dans la planification de son geste d'atteinte, l'individu doit attendre l'acheminement des afférences sensorielles visuelles et proprioceptives une fois le mouvement exécuté. Ce délai dans la mise en place de corrections motrices augmente la probabilité de manquer la balle et cela d'autant plus que sa vitesse est élevée. Par conséquent, pour estimer la position effective de la balle et planifier le bon geste pour l'atteindre, l'individu doit être capable de i) prédire la trajectoire de la balle ii) prédire le prochain état de sa main (Wolpert & Ghahramani, 2000 ; pour une revue). En d'autres termes, si la production du mouvement chez l'être humain s'effectuait seulement en réaction à l'état du système cela entraînerait l'inefficacité d'une proportion importante de nos mouvements quotidiens.

1.3.2 Bruit sensorimoteur

A cette problématique du délai vient s'ajouter celle du bruit sensorimoteur inhérent au système nerveux humain, qu'on retrouve également chez de nombreux être vivants dont la transmission nerveuse est notamment liée à l'interaction de composants moléculaires et de réseaux de neurones complexes. Selon Faisal et al. (2008 ; pour une revue), la notion de bruit peut être définie comme des fluctuations et perturbations aléatoires et imprévisibles qui ne font pas partie du signal. Ce bruit est présent à toutes les étapes sensorimotrices allant du traitement sensoriel, en passant par la planification de la réponse motrice jusqu'à son arrivée au niveau du système musculaire (Figure 1.2 ; d'après Faisal et al., 2008). On distingue à la fois un « bruit sensoriel » qui aurait pour conséquence d'induire une estimation incertaine de l'état du système et un « bruit moteur » qui induirait un mouvement marqué par la variabilité (van Beers et al., 2002). Autrement dit, cette contamination de notre système nerveux par le bruit limiterait considérablement notre capacité à percevoir et agir précisément (Franklin & Wolpert, 2011). Pour tenter de s'affranchir, au moins en partie, de ce bruit qui parasite le signal à l'origine du contrôle du mouvement, l'Homme doit être en mesure de le détecter puis de l'anticiper afin de réduire ces effets négatifs à la fois sur le versant perceptif et moteur.

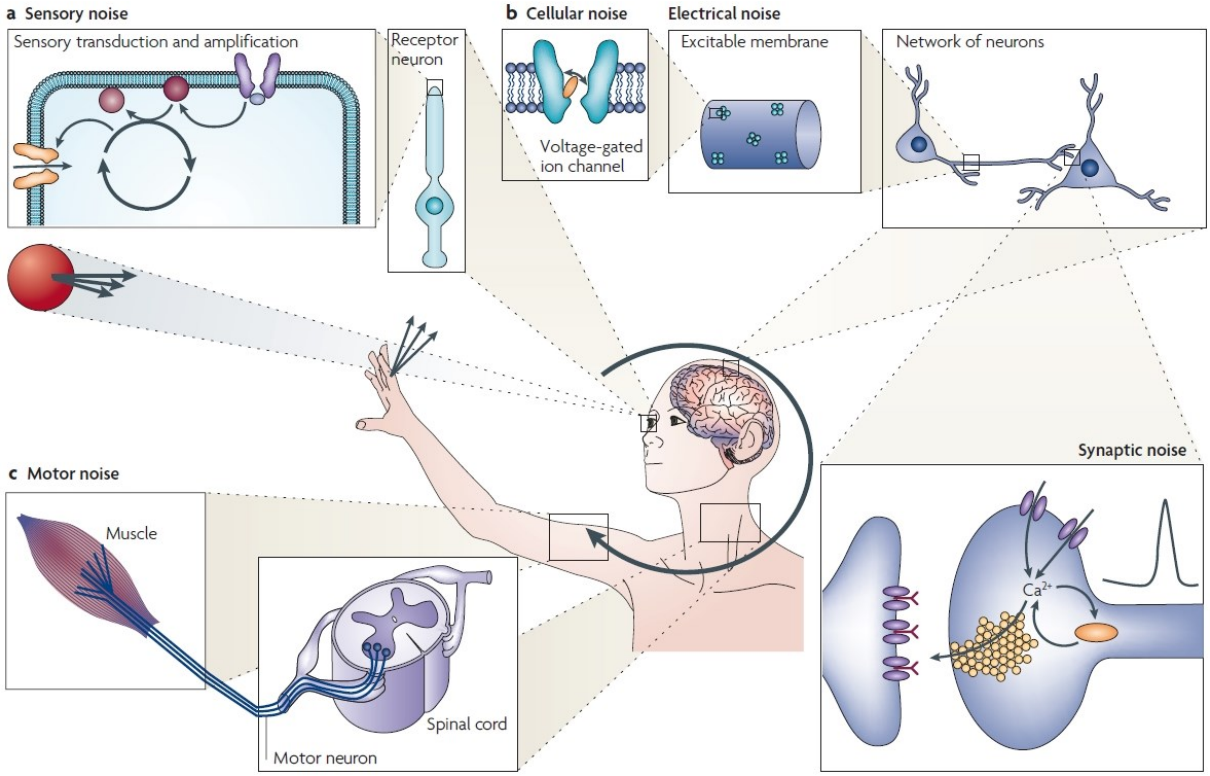


Figure 1.2. Représentation schématique de la présence du bruit dans le système nerveux humain sous-jacent au comportement perceptivo-moteur. D'après Faisal et al. (2008).

Comme nous venons de le voir, les problématiques de délais et de bruit sensorimoteur pourraient considérablement entraver nos capacités à effectuer des estimations pertinentes de l'état du système et détériorer le contrôle de nos mouvements précis et rapides (Fanklin & Wolpert, 2011 ; pour une revue). La formulation de ce constat laisse à penser qu'une interaction efficace entre l'Homme et son environnement reposerait nécessairement sur des capacités de prédiction qui, de fait, atténueraient l'impact négatif de ces problèmes sensorimoteurs (Miall et al., 1993 ; Desmurget & Grafton, 2000). En ce sens, le terme « cerveau prédictif » a même été proposé pour représenter l'un des concepts les plus pertinents en neurosciences cognitives en mettant l'accent sur l'importance de « regarder vers l'avenir » (Bubic, 2010 ; pour une revue). Dès lors, quels seraient les mécanismes sous-jacents à la prédiction ? Quel en est le mode opératoire et quelles conséquences dans nos capacités à contrôler nos mouvements ? Nous apportons des éléments de réponse à ces questions au travers de l'exposition du concept des « modèles internes ».

1.3.3 Le concept des modèles internes

Expliquer la capacité de prédiction chez l'Homme est devenu un enjeu majeur dans le champ du contrôle moteur ces deux dernières décennies. L'intérêt pour cette notion de prédiction consiste en réalité à poser la question fondamentale des relations existantes entre signaux sensoriels afférents et commandes motrices efférentes. Ces relations furent formalisées dans les années 1990s avec le concept de modèles internes (Wolpert et al., 1995 ; Miall & Wolpert, 1996 ; Wolpert & Kawato, 1998) qui alimente encore de nos jours les interprétations de résultats expérimentaux dans la littérature du contrôle moteur. Ici, le terme « modèle » renvoie à des mécanismes neuronaux capables d'imiter les relations entre les entrées et les sorties du système sensorimoteur (Kawato, 1999). En ce sens, l'être humain pourrait, par exemple, avoir une représentation interne des propriétés de l'environnement, de sa propre dynamique musculo-squelettique, etc.

On distingue deux catégories de modèles internes en contrôle moteur : le « modèle direct » et le « modèle inverse » (Wolpert & Kawato, 1998). Le modèle direct capturerait la relation causale (ou flux causal) entre les entrées d'un système (tel que le bras) et les sorties de ce système. Le modèle inverse, quant à lui, inverserait le flux causal du système moteur.

1.3.3.1 Modèle inverse et copie d'efférence

Le modèle inverse, aussi appelé « contrôleur », serait responsable de l'élaboration de la commande motrice entraînant un changement d'état désiré du système en se basant sur la connaissance de la dynamique des segments corporels représentée dans les réseaux nerveux (Wolpert & Kawato, 1998). Un double de cette commande motrice serait ensuite produit au niveau du cerveau, cette copie est appelée copie d'efférence. En 1886, von Helmholtz fut le premier à suggérer l'existence de cette copie d'efférence au niveau de la commande motrice qui contrôle les muscles des yeux. Cette interprétation a permis d'expliquer la façon dont le SNC est capable de distinguer un mouvement de l'œil par rapport à un objet et un mouvement d'un objet par rapport à l'œil puisque ces deux types de mouvements peuvent induire une même stimulation rétinienne. Cette copie d'efférence fut ensuite mise en évidence en 1950 à la fois par les travaux de Sperry et von Holst & Mittelstaedt en étudiant le processus permettant de distinguer les afférences sensorielles qui relèvent de notre propre mouvement (réafférences, e.g., lorsqu'on touche quelqu'un)

et celles provoquées par des agents externes (exafférences, e.g., lorsque quelqu'un nous touche). Ces résultats ont été les premiers à démontrer la manière dont l'être humain pouvait prédire des signaux sensoriels auto-générés. Cette idée a largement été poursuivie dans le cadre du concept des modèles internes, notamment à travers l'exposition du modèle direct.

1.3.3.2 Modèle direct et estimation prédictive

Le modèle direct, aussi appelé « prédicteur », intègrerait les propriétés dynamiques des systèmes et de l'environnement (Wolpert & Ghahramani, 2000 ; pour une revue). Alimenté par la copie d'efférence et les afférences sensorielles, le modèle direct permettrait ainsi de prédire le prochain état du segment corporel à mobiliser (e.g., position, vitesse) et d'en déduire les conséquences sensorielles associées à la commande motrice correspondante (Wolpert et al., 1995). Au-delà d'une prédiction liée au système moteur, le modèle direct pourrait également estimer de manière prédictive l'état d'un objet dont nous connaissons les propriétés dynamiques (Miall & Wolpert, 1996). Nous reviendrons sur les modalités de l'internalisation des connaissances du monde externe dans la section 1.4.4.

1.3.3.3 Modèles internes : résolution des problèmes de délais et bruit sensorimoteur

Reprenons tout d'abord l'exemple ci-dessus de la balle de tennis qui rebondit devant l'individu (cf. section 1.3.1). La connaissance des propriétés de la dynamique de la balle et de l'environnement associée aux afférences visuelles informant de la trajectoire parcourue, permettrait au modèle direct de prédire la trajectoire de la balle. Cette estimation prédictive qui court-circuite les délais sensorimoteurs, offrirait la possibilité à l'individu d'agir en anticipation pour atteindre la balle en mouvement le cas échéant. Sur un plan moteur, les prédictions sensorielles issues du modèle direct de la dynamique des segments corporels permettraient de s'affranchir des délais des afférences sensorielles en donnant accès à une estimation immédiate du prochain état du système. Cette estimation rapide donnerait la possibilité au contrôleur (modèle inverse) de vérifier, avant envoi, que la commande motrice planifiée assurera l'atteinte de l'état désiré.

Ensuite, une fois que les afférences sensorielles effectives du mouvement exécuté sont disponibles, ces dernières pourraient être comparées avec les afférences prédites par

le modèle direct. Cette comparaison permettrait de réduire l'incertitude de l'estimation de l'état liée notamment au bruit sensorimoteur, affinant ainsi l'estimation réelle de l'état du système. La gestion de cette comparaison et de l'affinage de l'estimation serait réalisée par un filtre de Kalman (Wolpert et al., 1995). En terme cybernétique, ce filtre est un « modèle d'observateur » correspondant à un système dynamique linéaire et dont le rôle au sein du système humain est supporté par des études empiriques examinant l'estimation de la position de la main (van Beers et al., 1999), la posture (Kuo, 1995) et l'orientation de la tête (Merfeld et al., 1999). Nous reviendrons plus en détail sur les autres rôles du filtre de Kalman dans le Chapitre 2 de ce Cadre Théorique qui abordera notamment la notion d'adaptation sensorimotrice en champ de force modifié.

En résumé, le concept des modèles internes fournirait des solutions aux problèmes sensorimoteurs chez l'être humain en introduisant la capacité d'un contrôle du mouvement basé sur des processus prédictifs (Shadmehr et al., 2010). Il permet en outre de mieux appréhender les processus sous-jacents au contrôle du mouvement en liant les différents modes de contrôle existants. Du fait de l'omniprésence de la force gravitaire terrestre, ces modes de contrôle du mouvement doivent être capables de gérer en permanence cette propriété fondamentale de l'environnement. En ce sens, la prochaine partie de ce Cadre Théorique met en avant les stratégies mises en place par l'Homme pour appréhender cette force externe environnante au sein de son comportement moteur. Cette mise en évidence posera la question de l'existence et du rôle potentiel des représentations internes des propriétés du corps et de l'environnement dans l'élaboration de ces stratégies motrices.

1.4 Gestion du champ de force gravitaire terrestre dans le contrôle du mouvement volontaire

Rappelons brièvement la spécificité du champ de force gravitaire. La gravité terrestre est dirigée verticalement de haut en bas vers le centre de la Terre. Elle s'exerce avec une intensité quasi constante sur la surface terrestre avoisinant 9,81 $m.s^{-2}$. Cette dernière est exactement compensée par la force de réaction du sol permettant à tout corps d'y reposer. Avant d'exposer la manière dont l'être humain appréhende le champ de force gravitaire dans le contrôle de ses mouvements, nous allons présenter succinctement les capteurs sensoriels associés à la détection des propriétés de ce champ de force.

1.4.1 Une force externe omniprésente captée par l'Homme

Parmi les récepteurs sensoriels chez l'être humain, certains ont la faculté de pouvoir détecter directement ou indirectement l'action de la gravité terrestre, on les regroupe classiquement sous le terme de « gravicepteurs ». La perception de cette force gravitaire (ou graviception), qui est un enjeu crucial pour le contrôle du mouvement, est principalement permise par trois systèmes sensoriels : le système otolithique vestibulaire, le système somesthésique et le système visuel.

1.4.1.1 Le Système otolithique vestibulaire

Le système vestibulaire est un système pair, constitué du système otolithique et des canaux semi-circulaires au sein de l'oreille interne. Ces deux composantes sont sensibles aux accélérations effectuées par la tête. Si les canaux semi-circulaires sont sollicités par des accélérations angulaires, le système otolithique, quant à lui, répond aux accélérations linéaires. La force gravitaire étant justement une accélération linéaire, les otolithes constitueraient un capteur privilégié pour le codage de l'accélération gravitaire. Plus spécifiquement, cette détection s'effectuerait par le biais des cellules sensorielles toniques des otolithes. En effet, contrairement aux cellules phasiques, elles sont capables de conserver leur sensibilité à l'arrêt par leur activité permanente de repos en l'absence de toute stimulation (Darlot, 1987). Cela leur permettrait ainsi de détecter des accélérations linéaires constantes comme l'accélération gravitaire, même en condition statique. Cette propriété, propre aux otolithes, leur confère souvent le statut de « fil à plomb » indiquant en permanence la direction gravitaire (Droulez, 1986). En ce sens, ils seraient capables de donner une indication précise de l'orientation céphalique par rapport à la verticale gravitaire (Young, 1984). Toutefois, cette capacité classiquement octroyée aux otolithes doit être nuancée au regard de travaux suggérant que la détection de l'inclinaison corporelle en condition quasi-statique serait davantage due aux afférences somatosensorielles plutôt qu'au système otolithique (Bringoux et al., 2002, 2003 ; Scotto Di Cesare et al., 2015). D'une manière générale, le système somesthésique jouerait également un rôle important dans la construction du percept gravitaire.

1.4.1.2 Le système somesthésique

Le système somesthésique est composé de l'ensemble des structures réceptrices responsables de la sensibilité somatique générale. Il est divisé en trois catégories de

« sensations » et chacune participe à sa manière à la graviception. On distingue l'extéroception, la proprioception et l'intéroception.

1.4.1.2.1 L'extéroception

L'extéroception, dont les récepteurs cutanés sont le support, transmet des informations sensorielles tactiles, thermiques, et nociceptives. Ce sont bien évidemment les mécanorécepteurs cutanés tactiles qui jouent un rôle dans la perception de la force gravitaire. Cette perception est en réalité indirecte puisqu'elle s'effectue par le biais des forces de réaction antigravitaires exercées par la surface des supports (Benson, 1990). Par exemple, en posture érigée, les mécanorécepteurs de la plante des pieds fournissent des indices gravitaires prégnants. En effet, sous l'effet du poids du corps l'Homme perçoit une pression cutanée plantaire qui est fonction de l'intensité et de la direction de la gravité qui s'exerce sur lui.

1.4.1.2.2 La proprioception

La proprioception est responsable de la sensibilité profonde musculo-articulaire. Cette sensibilité est composée de mécanorécepteurs détectant d'une part des variations de longueurs et de tensions musculaires (fuseaux neuromusculaires et organe tendineux de Golgi) et d'autre part des mécanorécepteurs codant des informations sur les angles extrêmes des articulations (corpuscules de Ruffini, de Paccini, de Golgi et terminaisons libres ; Buser & Imbert, 1982). La première catégorie de mécanorécepteurs est sensible aux indices de charges générées par le champ de force gravitaire (Dietz et al., 1992). Cette sensibilité contribue notamment à conditionner le tonus musculaire en produisant une activité musculaire antigravitaire essentielle au maintien de l'équilibre (cf. section 1.4.3).

1.4.1.2.3 L'intéroception

L'intéroception correspond aux sensations viscérales. Du fait du poids des organes et de la pression hydrostatique sanguine, le système intéroceptif constituerait naturellement un gravicepteur somatique (Mittelstaedt, 1992, 1997, 1999). Pour le flux sanguin, il est aisé de s'en rendre compte lorsque, par exemple, nous inclinons notre tête vers l'arrière. Nous ressentons alors l'afflux sanguin au niveau de la tête, guidé par la force gravitaire. Concernant les viscères, ceux de la cavité abdominale joueraient un rôle prépondérant dans la graviception intéroceptive, notamment à l'image du foie et la rate

qui sont suspendus au diaphragme par des liaisons ligamentaires (Bramble & Jenkins, 1993 ; Mittelstaedt, 1996). Les zones d'attache du foie seraient d'ailleurs constituées de mécanorécepteurs conférant au système hépatique la possibilité de coder la direction de la gravité.

1.4.1.3 Le système visuel

Les systèmes sensoriels présentés jusqu'à présent sont globalement capables de détecter directement les propriétés physiques de la force gravitaire. Le système visuel, quant à lui, permet d'accéder indirectement à la direction gravitaire (Howard, 1982). En effet, l'attraction constituée par le champ de force gravitaire terrestre structure et ordonne notre environnement, il en découle d'ailleurs la notion de « verticale gravitaire ». Cette direction verticale de la gravité induit, par exemple, l'orientation d'éléments naturels comme celle des plantes, des arbres mais aussi d'éléments artificiels comme l'orientation des cadres de nos fenêtres, des murs de nos bâtiments etc. Par conséquent, dans la grande majorité des situations quotidiennes, la verticale perçue visuellement dans notre environnement coïncide avec la verticale gravitaire. En ce sens, ces informations visuelles permettraient de capter des indices liés à la direction de la force gravitaire et utiles au contrôle du mouvement.

Cette partie illustre brièvement le fait que l'Homme est capable de capter les propriétés du champ de force gravitaire. Une fois perçues, quelles conséquences sur le contrôle du mouvement ? Comment cette force externe environnante est gérée par l'être humain dans l'expression de son comportement moteur ? Les deux prochaines parties répondent à ces questions d'un point de vue comportemental à la fois sur le plan de la motricité focale et posturale.

1.4.2 Prise en compte de la gravité dans le contrôle du mouvement focal

Classiquement, le mouvement focal est illustré par la réalisation de gestes de pointage, ou d'atteinte, avec le bras vers une cible. En ce sens, ils sont l'expression directe d'une volonté d'interaction de l'individu avec son environnement. Les études de ces gestes ont permis de mettre en évidence la présence d'invariants cinématiques. Par exemple, si on observe globalement les profils de vitesse associés, on constate aisément qu'ils s'illustrent en forme de cloche (« bell-shaped ») composés d'une valeur maximale (i.e., le pic de vitesse) située approximativement au milieu du geste (Morasso, 1981 ;

Soechting & Lacquaniti, 1981 ; Abend et al., 1982). Cette caractéristique est insensible aux changements de position de départ, de vitesse et/ou d'amplitude du mouvement. Cet invariant apparait ainsi comme un marqueur cinématique du mouvement focal, dont l'analyse pourrait fournir des indices de gestion de la force gravitaire dans le geste. Une fois normalisés en temps et en amplitude, ces profils de vitesse permettent de comparer différents mouvements indépendamment de la distance parcourue, du temps et de la vitesse d'exécution. Cette normalisation nous renseigne sur la structure temporelle relative du geste focal qui illustre son organisation profonde (Gaveau & Papaxanthis, 2011). On peut, par exemple, aisément y distinguer la phase d'accélération du mouvement, définie par la durée relative entre le début du geste et l'atteinte du pic de vitesse, à l'inverse de la phase de décélération, définies par la durée relative séparant le pic de vitesse et la fin du mouvement (Figure 1.3.A ; d'après Gaveau & Papaxanthis, 2011). De plus, l'étude des mouvements de bras verticaux est un paradigme pertinent pour comprendre la façon dont l'être humain gère la gravité puisque cela implique de produire un mouvement contre ou vers l'attraction gravitaire, selon que celui-ci soit respectivement dirigé vers le haut ou vers le bas. De cette manière, Papaxanthis et al. (1998a) furent les premiers à rapporter une asymétrie directionnelle robuste des profils de vitesse lors de mouvements de bras verticaux à deux degrés de liberté. En effet, la phase de décélération du geste était constamment plus importante que la phase d'accélération pour des mouvements de bras vers le haut, alors que l'inverse a été observé pour des mouvements vers le bas (Figure 1.3.B ; d'après Le Seac'h & McIntyre, 2007). Cette asymétrie directionnelle fut également rapportée lorsque des participants dessinaient en effectuant des mouvements de bras verticaux (Papaxanthis et al., 1998b). Ces premières études suggèrent un effet direct de la gravité sur le mouvement focal mais ne permettent pas d'exclure l'effet inertiel connu notamment pour influencer la trajectoire de mouvements de bras (Gordon et al., 1994 ; Soechting et al., 1995). En ce sens, Gentili et al. (2007) ont réalisé une étude de mouvements bras tendu (i.e., centre de rotation au niveau de l'épaule, un seul degré de liberté) afin de maintenir constante l'inertie du membre. Dans ce contexte, ils ont démontré la persistance de cette asymétrie directionnelle, confortant l'hypothèse de l'implication gravitaire. De plus, cette hypothèse est également supportée par la disparition de l'asymétrie des profils de vitesse pour ces mêmes mouvements effectués dans le plan horizontal (i.e., lorsque le couple gravitaire ne

varie pas ; Gentili et al., 2007 ; Seac'h & McIntyre, 2007). Ces résultats démontrent que la force gravitaire a un effet direct sur l'organisation temporelle du mouvement focal. Toutefois, ils ne permettent pas d'en déduire le niveau d'influence. Est-ce que l'influence gravitaire se manifeste au cours du mouvement ou agit-elle dès la planification de celui-ci ? Pour répondre à cette question, d'un point de vue comportemental, il est pertinent d'orienter les analyses sur la phase initiale du mouvement illustrant en partie la commande motrice sous-jacente (cf. section 1.2.1). L'asymétrie cinématique directionnelle a ainsi été retrouvée dans l'exécution précoce du mouvement sur les profils d'accélération (Gaveau & Papaxanthis, 2011 ; Gaveau et al., 2014). Ces résultats suggèrent que la planification du mouvement focal intègre la direction de la gravité et que l'asymétrie directionnelle des profils de vitesse repose ainsi sur un contrôle proactif du geste (Gaveau & Papaxanthis, 2011). La direction de la gravité est intégrée dans la production de mouvements de bras mais qu'en est-il de son intensité ? Pour tenter de répondre à cette question, Gaveau et al. (2014) ont analysé les paramètres cinématiques de mouvements mono-articulaires impliquant différents segments du bras avec une rotation située soit autour de l'épaule (bras entier), du coude (avant-bras) ou du poignet (main), dans le plan vertical vers le haut ou vers le bas. Plus l'articulation mobilisée est distale, plus l'impact du couple gravitaire sur le membre déplacé est faible. De manière intéressante, ils ont reporté que l'asymétrie directionnelle clairement observée à l'articulation proximale de l'épaule étaient réduite à l'articulation intermédiaire du coude et disparaissait à l'articulation distale du poignet. Cette variation des paramètres cinématiques selon le gradient proximodistal des articulations suggère qu'au-delà de la direction de l'accélération gravitaire c'est également son intensité qui est prise en compte dans la planification motrice. Par conséquent, l'asymétrie directionnelle des profils de vitesse de mouvements de bras verticaux viserait à optimiser, de manière proactive, les effets mécaniques du couple gravitaire sur chaque segment corporel. La gravité serait alors assimilée à une force de résistance/assistance pouvant décélérer/accélérer de manière passive les mouvements dirigés vers le haut/bas. L'analyse des schémas d'activation musculaire des mouvements de bras verticaux supporte cette hypothèse (Papaxanthis et al., 2003). Globalement, l'association de données expérimentales et de simulations théoriques suggère une planification optimale du mouvement focal intégrant à la fois la direction et l'intensité de la force gravitaire conduisant à minimiser le travail

absolu et les secousses du geste (Berret et al., 2008, 2011 ; Gaveau et al., 2014). Ces résultats, en accord avec les théories du contrôle optimal (Todorov, 2004 ; pour une revue), ont récemment été formalisés par le « Minimum Smooth-Effort model » (Gaveau et al., 2016).

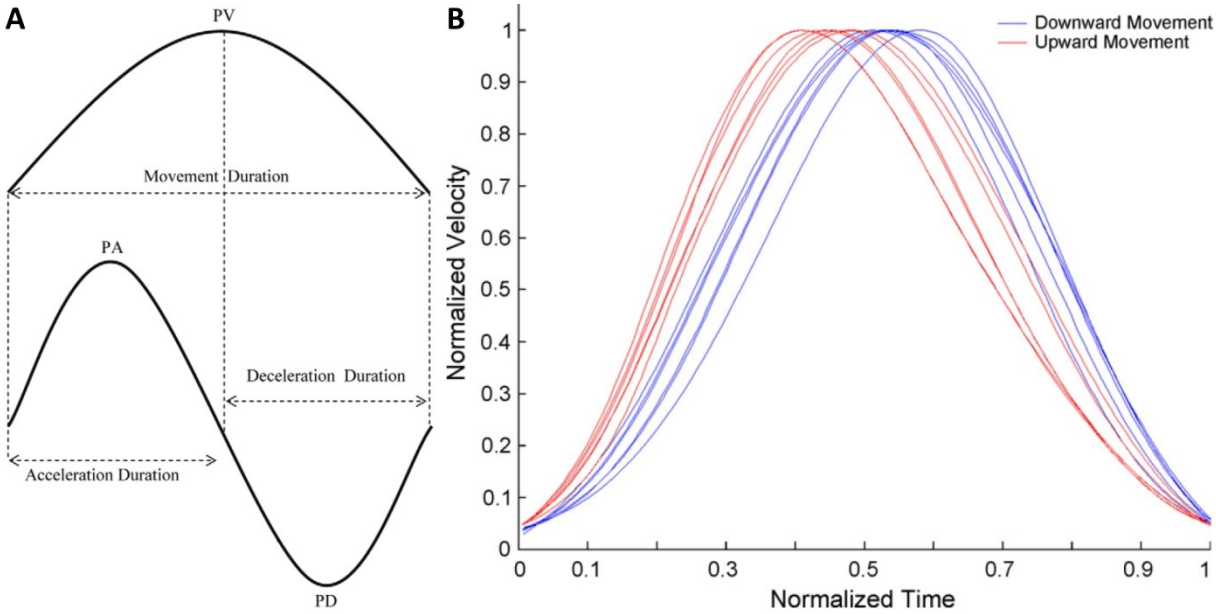


Figure 1.3. (A) Décomposition de la structure temporelle du geste d'atteinte à partir des profils de vitesse et d'accélération (PV : peak velocity ; PA : peak acceleration ; PD : peak deceleration). Adapté de Gaveau & Papaxanthis (2011). **(B)** Asymétrie directionnelle de profils de vitesse normalisés lors de mouvements de bras dirigés vers le haut (rouge) et vers le bas (bleu). D'après Le Seac'h & McIntyre (2007).

Nous venons de voir que l'être humain est capable de gérer de manière proactive l'omniprésence de la force gravitaire à travers un contrôle optimal du mouvement focal. Dans la partie suivante, nous allons voir comment ce champ de force est également appréhendé dans le contrôle du mouvement postural.

1.4.3 Intégration gravitaire dans le contrôle du mouvement postural

Définir « la posture » dans le champ du contrôle moteur humain s'avère difficile tant les implications qu'on lui octroie sont nombreuses. Elle peut tout aussi bien être définie comme la position relative des segments corporels à un instant donné (André-Thomas, 1940), que par la position de chaque segment corporel relativement à la force gravitaire (Winter, 1995). C'est en tout cas, selon Massion (1992 ; pour une revue), une habilité motrice capable de faire face à la fois à des contraintes externes (force gravitaire et force de réaction du sol) et internes (configurations géométriques et inertielles des segments, forces internes associées aux contractions musculaires). Globalement, on peut

considérer que le contrôle postural a pour fonction primaire d'éviter la chute du corps au sol malgré l'attraction terrestre permanente. Cette tâche n'est pas anodine chez l'Homme compte tenu des contraintes biomécaniques liées notamment à la configuration bipédique conduisant à une surface de support réduite en rapport à la hauteur du centre de masse (i.e., le barycentre des centres de masse de chaque segment corporel, noté CM). Cette configuration, favorisant certainement la mobilité, a contraint l'espèce humaine à mettre en place des mécanismes de contrôle de sa stabilité. Dès lors, il est nécessaire de distinguer ce qui relève d'un contrôle postural involontaire et volontaire. Brièvement, la stabilité involontaire est celle qui permet à l'Homme de rester « immobile » assurant le maintien d'une posture fixe, de « repos », telle que la posture érigée. Elle repose sur la mise en place d'un tonus musculaire produit par les boucles réflexes myotatiques, au niveau de la moelle épinière, assurant alors la production d'une force antigravitaire permanente. Ce tonus musculaire permet notamment au corps de ne pas s'effondrer sous son poids, aux muscles du cou d'éviter, de manière automatique, que la tête s'incline constamment vers l'avant sous l'effet du couple gravitaire etc. Le contrôle postural volontaire, quant à lui, repose sur la mise en place d'un véritable contrôle de l'équilibre faisant face à des perturbations de l'état stable d'origine interne ou externe. Les perturbations internes sont l'expression de mouvements volontaires des segments corporels alors que les perturbations externes reflètent, par exemple, l'application de forces externes sur l'individu ou la modification inopinée du support. Dans cet exposé, nous nous intéresserons exclusivement aux stratégies de contrôle de l'équilibre et de la position relative des segments suite à la production d'un mouvement volontaire. Comment l'exécution d'un geste volontaire peut être synonyme de perturbation de l'équilibre corporel ? Considérons les notions de CM et de surface de support au sein du champ de force gravitaire. Un état est considéré comme stable (sans risque significatif de chute) lorsque la projection verticale du CM sur le sol est à l'intérieur de la surface de support dont la taille est fonction du positionnement des pieds de l'individu lorsque celui-ci est debout. Or, lors d'un mouvement volontaire de tout ou d'une partie du corps, le CM se verra déplacé, devenant une source potentielle de déséquilibre si la projection verticale du CM est amenée au-delà de la surface de support, compte tenu de l'attraction terrestre. De plus, lors d'un mouvement volontaire, les forces musculaires produites sont associées à la production de forces de réaction interne appliquées sur les membres supports

considérés et peuvent naturellement induire une perturbation de l'équilibre (Massion et al., 2004). Par conséquent, pour contrôler son équilibre au sein du champ de force gravitaire terrestre, l'Homme tenterait de maintenir activement la projection verticale de son CM à l'intérieur de la surface de support tout en faisant face aux forces de réaction internes (Massion, 1992, Massion et al., 2004 ; Vernazza et al., 1996). Dans un premier temps, des études se sont intéressées au contrôle postural lors de l'exécution de mouvements volontaires simples, comme l'élévation du bras en position debout. De cette manière, Belenkiy et al. (1967) furent les premiers à observer que durant ce type de mouvement, les premiers muscles à s'activer sont ceux de la jambe et non du bras (50 à 100 ms avant). Ici les muscles de la jambe auraient un rôle postural notamment en contrant la production de forces de réaction internes. Ces activations musculaires précoces auraient alors pour objectif de prévenir les perturbations de l'équilibre induites par l'élévation du bras. Ce type d'activation musculaire a donc été nommé « ajustements posturaux anticipateurs » (APA). Ce phénomène a également été observé pour une grande variété de mouvements volontaires (Massion, 1992 ; pour une revue). L'apparition anticipée de ces ajustements à l'exécution d'un mouvement volontaire prouve qu'ils sont issus d'une commande motrice interne et non d'un processus réflexe reposant sur les afférences sensorielles induites par le mouvement volontaire lui-même. La mise en place fonctionnelle de ces APA est ainsi liée à la capacité de prédiction de la perturbation à venir (Massion et al., 2004). Bien qu'essentiels, les APA ne sont que la partie « cachée » du contrôle postural volontaire. En effet, ces derniers précèdent la mise en place de changements cinématiques qui reposeraient sur de véritables stratégies posturales pour contrôler le déplacement du CM. Des analyses de l'exécution de mouvements impliquant le déplacement de masses corporelles plus importantes ont rendu compte de ces stratégies. Considérons, par exemple, des mouvements volontaires impliquant une flexion du tronc vers l'avant. Des études ont rapporté que la flexion du tronc était simultanément associée à des mouvements de hanche et de genou vers l'arrière (Babinski, 1899 ; Oddsson & Thorstensson, 1986, 1987 ; Crenna et al., 1987 ; Horak, 2006). Ces mouvements du haut du corps contrebalancés dans le même temps par des mouvements du bas du corps dans le sens opposé, ont pour conséquence de réduire le déplacement du CM afin de maintenir sa projection verticale à l'intérieur de la surface de support (Crenna et al., 1987). Le caractère simultané de ces rotations opposées du tronc et des jambes,

aussi appelées synergies axiales (Pedotti et al., 1989), suggère que la production de ces mouvements compensatoires ne sont pas exécutés en réaction à la perturbation mais bien en anticipation pour stabiliser le CM. Ces synergies entre le haut et le bas du corps pourraient également avoir un rôle davantage orienté vers l'exécution du mouvement focal. En effet, dans le cas où la tâche motrice n'induit pas une perturbation significative de l'équilibre (e.g., atteindre une cible à ses pieds), les synergies résulteraient en un déplacement du CM vers l'avant pour faciliter l'atteinte de la cible (Stapley et al., 1998, 1999 ; Pozzo et al., 2002).

1.4.4 Prédiction de l'action gravitaire sur les mouvements volontaires

Les deux précédentes parties nous montrent, à travers des données expérimentales et théoriques, que l'Homme est capable de gérer de manière anticipée l'omniprésence de la force gravitaire dans son environnement en prédisant ses effets sur la réalisation de mouvements volontaires. Sur le plan du geste focal, cette prédiction permet l'instauration d'un contrôle optimal des mouvements de bras en tirant avantage des effets mécaniques du couple gravitaire sur le segment mobilisé dans le plan sagittal. Concernant le contrôle postural, l'attraction gravitaire est souvent considérée comme une contrainte car son action sur les membres corporels déplacés peut entraîner la chute du corps au sol en déplaçant la projection verticale du CM au-delà de la surface de support. En ce sens, la prédiction des effets de l'attraction gravitaire permet à l'être humain de mettre en place une stratégie posturale visant à compenser, de manière proactive, les perturbations induites par la production d'un mouvement volontaire. Nous avons vu que cette compensation simultanée consistait à réduire le déplacement du CM pour maintenir sa projection verticale au sein de la surface de support, synonyme de stabilité posturale. Cette gestion prédictive du champ de force gravitaire dans le contrôle des mouvements volontaires induit nécessairement des implications cognitives supportant l'existence de modèles internes au sein du SNC (Wolpert & Ghahramani, 2000 ; pour une revue). En effet, au-delà de l'intégration des propriétés dynamiques des segments corporels au sein des processus de planification du geste, une telle capacité de prédiction implique également l'intégration des propriétés dynamiques de l'environnement (Miall & Wolpert, 1996 ; Gaveau & Papaxanthis, 2011). Plus spécifiquement, cette intégration de la dynamique environnementale serait constituée à la fois de la direction et de l'intensité de la force gravitaire. Cette connaissance des propriétés physiques de l'environnement a

également été suggérée par de précédentes études s'intéressant aux tâches d'interception d'une balle en chute libre (Zago & Lacquaniti, 2005a ; pour une revue) et de manipulation d'objets (Flanagan & Tresilian, 1994 ; Flanagan & Wing, 1997). D'un point de vue interprétatif, l'ensemble des données expérimentales montrant une prédiction de l'action gravitaire a conduit un nombre important d'auteurs à proposer spécifiquement l'existence d'un modèle interne de la gravité terrestre (McIntyre, 2001 ; Angelaki , 2004 ; Papaxanthis et al., 2005 ; Zago, 2005 ; Sciutti et al., 2012). Ce modèle interne de la gravité consisterait en une internalisation des lois de la physique newtonienne et stockerait, au sein du SNC, les équations physiques du mouvement. L'hypothèse de ce modèle interne spécifique serait supportée par des bases neurales mettant en évidence un « système cortical visuo-vestibulaire » (Indovina et al., 2005 ; Miller et al., 2008). Une hypothèse alternative à l'interprétation des résultats mentionnés précédemment, résiderait davantage en la présence d'une représentation interne de l'effet de la gravité au sein d'un modèle direct dont le rôle irait bien au-delà du domaine moteur (Bubic et al., 2010). Il est reconnu qu'une classe de modèles directs pourrait imiter divers aspects de l'environnement (Miall & Wolpert, 1996) et qu'il ne serait pas nécessaire que la structure interne de ce type de modèle corresponde en tout point à la structure interne du processus modélisé (Jordan, 1995). Pour ce faire, les représentations internes du monde externe seraient essentiellement basées sur des expériences passées. Ainsi, cette représentation interne des effets de la gravité serait issue de connaissances sensorielles collectées tout au long de la vie permettant de prédire l'action de la force gravitaire sur nos segments corporels ou sur une balle en mouvement, et cela, sans nécessiter l'intégration d'équations physiques du mouvement. Dans ce cadre, la capacité de prédiction reviendrait à réaliser des extrapolations à partir d'observations antérieures.

* *
*

En résumé, nous avons vu dans ce premier chapitre du Cadre Théorique que la perception de l'environnement et de l'état de notre corps reposerait sur un processus d'intégration multisensorielle conduisant à la construction d'un percept unifié selon des règles de pondération sensorielle. Nous avons ensuite présenté deux mécanismes complémentaires du contrôle du mouvement volontaire fonctionnant de manière proactive

et rétroactive. Toutefois, nous avons montré que ces deux modes de contrôle ne permettaient pas de faire face aux problématiques de délais et bruit sensorimoteur, facteurs handicapant la production de l'acte moteur. Le concept des modèles internes, présenté par la suite, permettrait de s'affranchir de ces problématiques en introduisant la capacité d'un contrôle du mouvement basé sur des processus prédictifs. Finalement, à partir de l'exposition de ces mécanismes génériques, nous avons traité la manière dont l'être humain est capable de gérer la force gravitaire dans le contrôle de ses mouvements volontaires à la fois sur le plan focal et postural. Il a été suggéré que les effets de la force gravitaire seraient intégrés dès l'étape de planification du geste volontaire. En d'autres termes, pour assurer une interaction optimale avec son environnement, l'Homme prédirait l'impact du champ de force gravitaire terrestre sur la dynamique de ses segments corporels. Si la connaissance des propriétés de l'environnement est un pré-requis au contrôle optimal du mouvement volontaire, qu'en est-il lors d'une modification du champ de force de l'environnement ? Le Chapitre 2 de ce Cadre Théorique s'intéresse spécifiquement au contrôle du mouvement volontaire en champ de force modifié à la fois à un niveau local (i.e., sur l'effecteur) et global (i.e., sur le corps) puis en combinant ces deux niveaux.

Chapitre 2 Contrôle du mouvement volontaire en champ de force modifié

Sur Terre, on peut considérer que la gravité est la seule force externe agissant en permanence sur le corps humain, constituant ainsi le champ de force primordial qui a structuré l'évolution des espèces. La modification de ce champ de force environnemental se traduit principalement de deux manières : i) par l'ajout d'une ou plusieurs forces externes agissant sur l'ensemble du corps ou ses segments, ii) par le changement d'intensité de la force gravitaire agissante (accentuation, diminution, voire suppression). Il n'est pas rare que l'Homme soit exposé à des variations du champ de force notamment lorsque ce dernier se déplace. En effet, les accélérations linaire et angulaire auxquelles il est soumis lors de son déplacement génèrent une force d'inertie se combinant à la gravité pour former une force résultante gravito-inertielle. Son amplitude et sa direction dépendront des paramètres de masse du corps et de cinématiques du déplacement considéré. Dans le champ du contrôle moteur, la modification du champ de force a permis de tester des hypothèses théoriques liées à l'identification des paramètres du mouvement qui seraient contrôlés par l'individu (i.e., la trajectoire de la main : Morasso, 1981 vs. la position finale de la main : Feldman, 1986 pour une revue). Plus généralement, cela questionne également la façon dont l'être humain est capable d'appréhender, d'un point de vue perceptivo-moteur, un environnement inhabituel. Dans ce travail de thèse, l'intérêt se portera sur ce second point afin d'identifier les stratégies de contrôle du mouvement mis en jeu dans ces champs de force modifiés. Les trois prochaines parties visent à exposer les modifications du champ de force classiquement manipulées en les catégorisant selon leur mode d'application (i.e., modifications locale, globale ou combinée). Il s'agira ensuite d'exposer l'impact respectif de ces champs de force modifiés sur le contrôle moteur et d'étoffer les aspects théoriques abordés dans le premier chapitre de ce Cadre Théorique.

2.1 Modification locale du champ de force

Lorsqu'elle est locale, la modification du champ de force est souvent associée à l'étude du geste de pointage manuel. Dans ce contexte, seul le membre effecteur (i.e., le bras) est impacté par la modification environnementale. Cela a pour conséquence de

modifier la dynamique du bras en modulant par exemple les propriétés de raideur, de viscosité ou encore d'inertie. De nombreux dispositifs expérimentaux ont été élaborés à cette fin avec chacun leur spécificité. Dans cette partie, nous allons nous intéresser aux travaux qui ont étudié la modification de la dynamique du bras au moyen d'un champ de force vitesse-dépendant (i.e., lié aux paramètres de viscosité).

2.1.1 Gestes d'atteinte en champ de force vitesse-dépendant

Shadmehr & Mussa-Ivaldi (1994) ont initialement contribué à l'analyse de l'exécution de gestes d'atteinte en présence d'une force externe vitesse-dépendante modifiant les propriétés dynamiques du bras. Plus le mouvement était rapide, plus l'intensité de la force externe appliquée sur l'effecteur était élevée. Cette force était imposée au moyen d'un robot de type manipulandum équipé d'une poignée que les participants tenaient avec leur main durant la réalisation des gestes de pointage. L'avantage de ces robots de type manipulandum réside dans le contrôle précis de la modification du champ de force appliquée sur le membre effecteur. Néanmoins, le contact mécanique avec la poignée a souvent contraint l'exécution des gestes d'atteinte, notamment en termes de direction. En effet, certains mouvements de bras des participants étaient ainsi restreints dans le plan horizontal (Shadmehr & Mussa-Ivaldi, 1994 ; Gandolfo et al., 1996 ; Malfait & Ostry, 2004) même si d'autres ont pu profiter davantage de liberté dans les trois dimension de l'espace (Goodbody & Wolpert, 1998 ; Bays et al., 2005 ; Malfait, 2005). D'autres dispositifs permettent également d'induire un champ de force vitesse-dépendant mais sans contact mécanique. De cette manière, les travaux de Lackner & Dizio (1994) se sont révélés avant-gardistes avec l'utilisation d'une plateforme de rotation générant une force qui s'applique sur tout corps en mouvement, la force de Coriolis. Dans le cadre de l'analyse des gestes d'atteinte, examinés par un grand nombre d'études (Lackner & Dizio, 1994 ; Coello et al. 1996 ; Bourdin et al., 2001, 2006 ; Sarlegna et al., 2010 ; Lefumat et al., 2015), la force de Coriolis s'applique perpendiculairement à l'axe du bras en mouvement en le déviant dans le sens opposé à la rotation de la plateforme. Son intensité, exprimée par l'équation $\vec{F}_{cor} = -2m(\vec{\omega}.\vec{v})$, est fonction de la masse du bras (m), de la vitesse angulaire de la plateforme (ω) et de la vitesse de déplacement du bras (v). Le positionnement des participants sur le centre de rotation de la plateforme permettait de s'affranchir significativement de la force centrifuge pour isoler l'impact de la force de Coriolis sur le geste. Il faut noter que quel

que soit le dispositif utilisé (robot de type manipulandum ou plateforme tournante) la modification locale du champ de force était effective seulement au cours de l'exécution des gestes d'atteinte. En d'autres termes, aucune perturbation n'était induite en dehors de tout mouvement.

Pour rendre compte de l'impact du champ de force localement modifié sur la réalisation de gestes d'atteinte manuels, la plupart des études mentionnées précédemment ont adopté un protocole expérimental composé généralement de trois phases successives. La première, qu'on peut nommer PRE-modification, consiste à évaluer la performance de base des participants en analysant les gestes d'atteinte avant la modification du champ de force. Les analyses du geste se poursuivent en phase PER-modification en présence de la force externe et se finalisent en phase POST-modification une fois la modification du champ de force terminée, synonyme de retour à la normale (conditions identiques à la phase PRE-modification). A partir de ce protocole expérimental, de grandes tendances du comportement ont été rapportées, notamment à travers la description des trajectoires et de la précision finale de l'effecteur. Alors que les participants effectuaient des pointages rectilignes et précis en phase PRE-modification, l'ajout de la force vitesse-dépendante en phase PER-modification induisait significativement des déviations de la trajectoire et des erreurs de précision dans le sens de l'application de la force externe. Toutefois, essai après essai et sans instruction particulière, les participants étaient capables de contrer la modification du champ de force de telle sorte à adopter de nouveau des pointages rectilignes et précis (comparables à la phase PRE-modification). De manière surprenante, le retour au sein du champ de force classique (phase POST-modification) était accompagné par des déviations de la trajectoire et des erreurs de précision dans le sens opposé à celles observées durant la phase PER-modification. Néanmoins, ces observations appelées « aftereffects » disparaissaient rapidement après quelques essais. Globalement, ces résultats suggèrent que l'être humain était capable de prendre en compte une modification locale du champ de force afin de maintenir la précision et la trajectoire de gestes d'atteinte après adaptation. Cependant, ce maintien de la performance n'était pas immédiat et nécessitait une transition progressive autant lors de l'exposition initiale au champ de force localement modifié, qu'au retour au champ de force classique (aftereffects). Ces perturbations motrices lors des expositions initiales aux phases PER et POST-modification associées à leur disparition progressive essai après

essai, constituent les marqueurs de l'adaptation sensorimotrice à un nouveau champ de force modifiant les propriétés dynamiques de l'effecteur. Les perturbations cinématiques en phase POST-modification sont alors considérées comme une « désadaptation » au champ de force inhabituel présenté en phase PER-modification. La partie suivante a pour objectif d'identifier les processus sous-jacents à l'adaptation sensorimotrice.

2.1.2 Adaptation sensorimotrice et modèles internes

Une des forces du concept des modèles internes réside précisément dans sa capacité à fournir des éléments d'interprétation pour tenter de comprendre les processus sous-jacents à l'adaptation sensorimotrice. Rappelons que ce concept repose sur l'existence de modèles internes direct et indirect dans lesquels seraient représentées les propriétés dynamiques des segments corporels et de l'environnement. Nous avons également vu que les relations entre ces deux types de modèles, par le biais de la copie d'efférence, permettraient à l'être humain de prédire les conséquences sensorielles de la commande motrice planifiée et de s'affranchir ainsi des délais sensorimoteurs. Lorsque le mouvement désiré est réalisé, les prédictions sensorielles produites a priori sont comparées aux afférences sensorielles effectives à travers un filtre de Kalman. Cette comparaison, essentielle pour réduire l'impact du bruit sensorimoteur (cf. section 1.3.3.3), jouerait également un rôle primordial dans la mise en place de l'adaptation sensorimotrice en champ de force modifié. En effet, elle permet théoriquement de détecter les erreurs entre états sensoriels prédit et effectif. Les informations sensorielles effectives étant en partie le reflet d'une « réalité » physique, l'origine du décalage proviendrait d'une mauvaise capacité de prédiction sensorielle. Dans la mesure où les prédictions sensorielles sont basées sur les représentations des propriétés dynamiques de l'effecteur et de l'environnement, la persistance des erreurs de prédiction signifierait que ces représentations internes sont biaisées (Shadmehr et al., 2010 ; pour une revue). Si nous nous replaçons dans le cadre des contextes expérimentaux mentionnés dans la partie précédente, la détection d'erreurs interviendrait suite aux déviations de la trajectoire du geste d'atteinte, associées à son imprécision temporelle et spatiale, observées dans la partie initiale de la phase PER-modification. Par conséquent, l'adaptation sensorimotrice reposerait sur la capacité de l'individu à réduire ses erreurs de prédictions sensorielles en actualisant ses représentations internes pour faire face à la modification imposée du champ de force (Krakauer & Mazzoni, 2011 ; pour une revue). L'observation de la

généralisation de l'adaptation des gestes d'atteinte dans l'ensemble de l'espace de travail lors d'une modification locale du champ de force (Shadmehr & Mussa-Ivaldi, 1994 ; Goodbody & Wolpert, 1998), suggère que ces mises à jour concerneraient aussi bien les représentations des propriétés dynamiques de l'effecteur que celles de l'environnement (Franklin & Wolpert, 2011). La conception d'un robot de type manipulandum compatible avec les techniques d'imagerie cérébrale en IRM fonctionnelle (Diedrichsen et al., 2005), a permis de mettre en évidence que la mise à jour des modèles internes reposerait vraisemblablement sur des phénomènes de plasticité de réseaux de neurones, en particulier au niveau du cervelet (Shadmehr, 2017 ; pour une revue). L'implication des mécanismes de plasticité neuronale pour l'adaptation sensorimotrice expliquerait l'aspect progressif (essai après essai) des changements dans l'exécution du geste d'atteinte pour retrouver un comportement nominal en champ de force modifié (i.e., similaire à celui observé en phase PRE-modification). L'adaptation complète du comportement au nouveau champ de force résulterait de l'intervention de processus adaptifs qualifiés de rapide et de lent (Smith et al., 2006). Le processus rapide consiste à mobiliser les ressources du corps humain immédiatement disponibles pour faire face à la modification du champ de force qui, même en étant locale, est vécue comme une perturbation. Pour faire face à ce type de situations, on distingue principalement deux réponses qui composent le processus adaptatif rapide : l'augmentation de l'impédance de l'effecteur (Franklin et al., 2003 ; Milner & Franklin, 2005) et l'augmentation du gain (i.e., du recours) lié aux informations sensorielles issues du mouvement en cours d'exécution (aussi appelé « feedback gains » ; Thoroughman & Shadmehr, 1999 ; Franklin et al., 2012 ; Franklin et al., 2014). Dans un environnement instable et imprévisible, le contrôle de l'impédance chez l'être humain se traduit principalement par une augmentation de la raideur du bras, par co-activations musculaires, offrant une résistance aux déplacements induits par une force externe. Cette stratégie biomécanique pour contrer l'instabilité environnementale est énergétiquement couteuse et augmente le bruit moteur puisqu'elle induit une co-contraction musculaire bien plus importante que nécessaire pour réaliser un geste d'atteinte avec le bras (van Galen & van Huygevoort, 2000). Il a toutefois été montré que ce contrôle de l'impédance pouvait éviter certaines co-contractions superflues en prenant en compte les caractéristiques du mouvement à réaliser (e.g., direction du déplacement ; Burdet et al., 2001). D'autre part, l'augmentation du gain lié aux retours

sensoriels du mouvement en cours d'exécution tente de pallier le manque de connaissances de l'environnement, à l'origine des erreurs de prédictions sensorielles. Les représentations internes biaisées lors de la modification du champ de force conduisent l'individu à favoriser, dans un premier temps, un contrôle rétroactif du geste d'atteinte. L'augmentation de ces prises d'informations sensorielles au cours du mouvement (i.e., lorsque la modification du champ de force est ressentie) est un pré-requis à l'engagement des mécanismes de plasticité neuronale sous-tendant la mise à jour des représentations internes (Wolpert et al., 2001). En revanche, cette stratégie souffre d'une dépendance aux délais sensorimoteurs pour guider le geste (cf. section 1.3.1), nécessairement handicapant pour faire face à une force externe agissant lors de l'exécution du geste. Globalement, à travers ses deux composantes, le processus adaptatif rapide ne conduit pas à un comportement optimal à long terme mais son implication sur une durée limitée est fondamentale pour le développement de l'adaptation sensorimotrice complète. En effet, c'est au cours du processus adaptatif lent que se poursuit et se finalise la mise à jour des représentations internes. L'intégration progressive des nouvelles propriétés dynamiques de l'effecteur et de l'environnement est associée au passage d'un mode de contrôle du mouvement rétroactif (couteux) à un mode proactif adapté (Franklin et al., 2003). La capacité prédictive retrouvée induit une diminution du contrôle de l'impédance et du gain lié aux retours sensoriels (Emken et al., 2007 ; Franklin et al., 2008), réduisant le coût métabolique du geste d'atteinte (Huang et al., 2012). Les mécanismes de plasticité neuronale qui sous-tendent ce processus adaptatif favorisent la rétention des nouvelles représentations internes assurant la stabilité du comportement moteur au sein du champ de force modifié. Cette rétention expliquerait la présence de perturbations du geste lors du retour au champ de force classique (phase POST-modification), nécessitant alors de remettre à jour les représentations internes. Toutefois, cette désadaptation apparait plus rapide que la phase d'adaptation, suggérant que plusieurs modules de représentation interne peuvent coexister au sein du SNC (Wolpert & Kawato, 1998).

Les études expérimentales du comportement moteur en champ de force localement modifié ont permis d'étoffer la compréhension des mécanismes du contrôle du mouvement humain notamment à travers le développement théorique de la notion d'adaptation sensorimotrice. Cette dernière renforce l'hypothèse du rôle primordial des capacités de prédiction des effets du monde externe sur les segments corporels pour

interagir de manière optimale avec son environnement. Pour ce faire, dans les études mentionnées précédemment, il s'agissait d'intégrer, de manière progressive, la présence localisée d'une force externe supplémentaire dans le processus de planification du mouvement. Dès lors, il est intéressant de savoir si ce mécanisme d'intégration des effets des nouvelles propriétés de l'environnement pourrait également s'appliquer à la quasi-suppression de la principale force constituante de notre champ de force classique, la gravité. Cette question est abordée dans la partie suivante à travers la modification globale du champ de force en micropesanteur réelle.

2.2 Modification globale du champ de force : la micropesanteur réelle

Dans le champ du contrôle moteur, la micropesanteur est certainement l'environnement induisant une modification globale du champ de force le plus utilisé dans un contexte expérimental, bien que sa mise en œuvre soit complexe (cf. section 2.2.1). En effet, un corps est en état de micropesanteur lorsque les forces d'origine gravitationnelle et inertielle, auxquelles il est soumis, possèdent une résultante et un moment résultant particulièrement faibles comparé à la pesanteur à la surface de la Terre[1]. Lorsque ces derniers sont strictement nuls, on parle d'impesanteur. La traduction du terme micropesanteur en anglais est « microgravity », ce qui conduit régulièrement à des confusions avec le terme français « microgravité » alors que celui-ci, contrairement à la micropesanteur, ne renvoie pas aux forces d'origine inertielle. De cette manière, un environnement microgravitaire ne peut pas exister au voisinage de la Terre car il s'agit d'une zone dans laquelle l'intensité de la force gravitationnelle terrestre n'est pas négligeable (cf. paragraphe ci-dessous). Dans le cadre scientifique, les vols paraboliques et les vols spatiaux sont donc privilégiés pour réaliser des expériences en micropesanteur.

2.2.1 Vols paraboliques et vols spatiaux

Les vols paraboliques sont des vols réalisés par des aéronefs décrivant une trajectoire en forme de parabole (Figure 2.1.A) permettant d'accompagner la chute libre de ses occupants, alors en état de micropesanteur. La réalisation d'une parabole est composée de trois phases où la phase de micropesanteur est encadrée par deux phases d'hyperpesanteur (Figure 2.1.B). L'aéronef entre d'abord dans la phase ascendante de la

[1] Selon l'arrêté du 20 février 1995 relatif à la terminologie des sciences et techniques spatiales.

parabole en se cabrant progressivement jusqu'à atteindre 47° d'inclinaison, soumettant les passagers à 1,8 fois la pesanteur terrestre durant 24 secondes, c'est la première phase d'hyperpesanteur. L'appareil décrit ensuite la phase constituant la courbe parabolique avec une résultante d'accélération quasi-identique à l'accélération gravitaire pour imiter la chute libre de ses occupants qui se retrouvent ainsi soumis à un champ de force gravitaire avoisinant la valeur de 0g durant 22 secondes. La troisième et dernière phase est caractérisée par le redressement de l'aéronef après qu'il ait atteint 45° d'inclinaison lors de sa descente. Le redressement soumet les passagers à une nouvelle phase d'hyperpesanteur de 1,8g durant 22 secondes. Cette manœuvre est reproduite 30 fois au cours d'un vol et chaque parabole est séparée d'une période d'au moins une minute à 1g. Les manœuvres paraboliques décrites sont basées sur les standards protocolaires de la société Novespace, filiale du Centre National d'Etudes Spatiales (CNES), dont ce travail de thèse a pu bénéficier pour la réalisation des expériences en micropesanteur réelle exposées dans le Chapitre 4 et Chapitre 5. Concernant les vols spatiaux, les expérimentations en contrôle moteur ont principalement été effectuées au sein des stations spatiales comme la station Skylab, MIR ou encore actuellement à bord de l'ISS. La situation de micropesanteur au sein de ces stations positionnées en orbite basse n'est pas due à l'éloignement de la surface de la Terre (environ 400 km) car l'attraction gravitationnelle y agit encore à environ 90% de son intensité terrestre (~8,7 $m.s^{-2}$). Elle est en réalité la conséquence d'une chute libre permanente en orbite autour de la Terre à 27 600 $km.h^{-1}$ (vitesse actuelle de l'ISS). Les vols paraboliques et vols spatiaux exploitent le phénomène de chute libre créant des situations de micropesanteur comparables. Cependant les expérimentations à bord des stations spatiales ont la particularité de bénéficier d'une exposition prolongée de plusieurs semaines voire plusieurs mois.

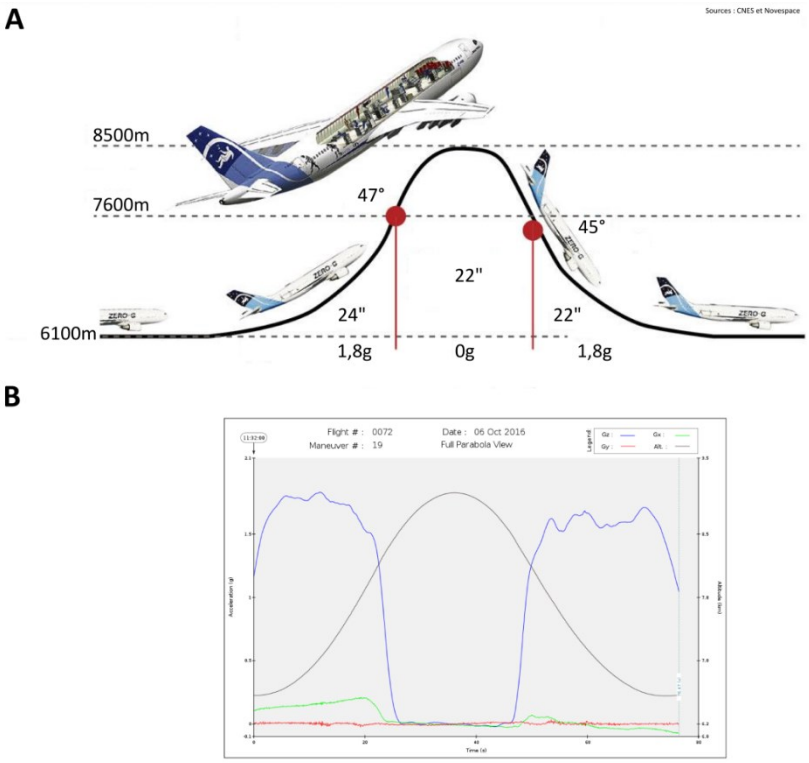


Figure 2.1. (A) Illustration de la trajectoire d'un aéronef réalisant une parabole permettant de créer l'état de micropesanteur pour ses occupants. Adapté du CNES et Novespace. **(B)** Représentation des données brutes de l'accéléromètre de l'aéronef réalisant une parabole lors de la première campagne de vols paraboliques effectuée dans le cadre de l'Expérimentation 2 de ce travail de thèse. Spécifiquement, l'évolution de la courbe bleue permet d'apprécier l'alternance des phases d'hyperpesanteur et de micropesanteur lors d'une parabole.

Bien que la mise en œuvre d'expérimentations en micropesanteur réelle soit plus complexe que celles en laboratoire, de nombreuses études se sont intéressées à décrire le comportement moteur de l'être humain dans cet environnement inhabituel. L'intérêt de ces investigations est d'autant plus important que, comme nous l'avons vu dans le Chapitre 1, l'Homme intègre la présence de la force gravitaire (direction et intensité) dans la planification de ses mouvements volontaires. Cette intégration, associée à la prédiction des effets de la gravité sur la dynamique des segments corporels, constitue la base d'une interaction optimale avec l'environnement. Qu'adviendra-t-il de cette interaction en micropesanteur et quelles conséquences sur le comportement moteur ? Les deux parties suivantes décrivent le contrôle du geste d'atteinte et le contrôle postural dynamique en micropesanteur réelle à partir d'études réalisées en vols paraboliques et vols spatiaux (exposition à court et long terme).

2.2.2 Contrôle du geste d'atteinte en micropesanteur

Depuis le début des années 1990, de nombreuses études se sont employées à décrire l'impact de la micropesanteur, à court ou long terme, sur des mouvements de pointage effectués avec le bras. Globalement, ces gestes étaient caractérisés par une diminution de la précision finale (Bock, 1992 ; Fisk et al., 1993 ; Watt, 1997 ; Carriot et al., 2004 ; Bringoux, 2012), même si elle restait inchangée pour de plus rares études (Berger et al., 1997 ; Mechtcheriakov et al., 2002). Cette imprécision a souvent été expliquée par une altération de la sensation de la position des membres corporels en micropesanteur. En effet, celle-ci serait notamment liée à l'absence de stimulation gravitaire du vestibule, ce qui conduirait à une diminution de la sensibilité des fuseaux neuromusculaires (Lackner & DiZio, 2000 ; pour une revue). De manière intéressante, l'ajout artificiel d'indices gravitaires, tel que l'application de pression cutanée plantaire (Carriot et al., 2004) ou la restitution d'un couple articulaire au niveau de l'épaule comparable à un moment gravitaire résultant (Bringoux et al., 2012), améliorerait la localisation perçue des segments corporels permettant de restaurer la précision des mouvements de pointage en micropesanteur. Toutefois, ces imprécisions n'étaient pas accompagnées de déviation significative de la trajectoire de la main (Fisk et al., 1993 ; Papaxanthis et al., 1998c ; Papaxanthis et al., 2005), contrairement aux observations faites en champ de force localement modifié (Lackner & Dizio, 1994 ; Shadmehr & Mussa-Ivaldi, 1994). Les auteurs ont plutôt constaté une diminution globale de la courbure des trajectoires en micropesanteur pour des mouvements de bras verticaux. Cette caractéristique persistait lors d'expositions à long terme suggérant, que la planification d'une commande motrice soit appropriée à l'allègement du membre effecteur. En ce sens, il a également été observé que le maintien de l'amplitude de mouvements de bras rythmiques en micropesanteur étaient associé à une réorganisation rapide des synergies d'activation musculaire du couple biceps/triceps (Bonnard et al., 1997). Pour autant, l'impact de la micropesanteur sur d'autres paramètres cinématiques associés à des mouvements de bras demeure incertain compte tenu de la disparité des observations faites par plusieurs études mentionnées ci-après. En effet, alors que certains auteurs ont observé un temps de mouvement qui ne différait pas significativement de l'environnement normogravitaire dès le début de l'exposition (Papaxanthis et al., 2005 ; Bringoux et al., 2012 ; Gaveau et al., 2016), d'autres ont rapporté un ralentissement systématique du geste

en micropesanteur pouvant être associé à une diminution du pic de vitesse et d'accélération (Berger et al., 1997 ; Mechtcheriakov et al., 2002 ; Carriot et al., 2004 ; Crevecoeur et al., 2010). De plus, l'organisation temporelle du geste focal, connue pour être un marqueur de la prise en compte de la gravité dans le geste avec une asymétrie des profils de vitesse pour des mouvements de bras verticaux (cf. section 1.4.2), n'est pas non plus épargnée par cette disparité. En effet, l'étude de mouvements de bras verticaux en vols paraboliques a conduit certains auteurs à observer une disparition progressive de cette asymétrie des profils de vitesse (Papaxanthis et al., 2005 ; Gaveau et al., 2016), alors que d'autres rapportaient le maintien voire l'accentuation de cette asymétrie dès le début de l'expérience sans évolution significative tout au long de l'exposition (Mechtcheriakov et al., 2002 ; Crevecoeur et al., 2010 ; Bringoux et al., 2012). Globalement, l'observation de résultats contradictoires concernant les paramètres cinématiques des gestes d'atteinte suggère une sensibilité prononcée du mouvement focal aux caractéristiques méthodologiques des expériences en micropesanteur. Enfin, la non-occurrence systématique de processus adaptatifs rapportées par les expériences citées précédemment, et cela quelle que soit la durée d'exposition, sera abordée à la fin de cette partie, suite à la description du contrôle postural dynamique en micropesanteur.

2.2.3 Contrôle postural dynamique en micropesanteur

Comme cela a été exposé dans la section 1.4.3, la stratégie posturale terrestre se base sur une gestion prédictive de la force gravitaire pour éviter la chute. Lors d'un contrôle dynamique, celle-ci consiste à réduire le déplacement du CM pour maintenir sa projection verticale au sein de la surface de support par le biais de mouvements compensatoires simultanés entre le haut et le bas du corps. Qu'advient-il de cette stratégie normogravitaire en micropesanteur (i.e., en l'absence de contrainte d'équilibre) ? Pour tenter de répondre à cette question, de précédentes études ont étudié le déplacement du CM au cours de mouvements volontaires simples en micropesanteur, aussi bien lors de vols paraboliques que de vols spatiaux. De cette manière, l'analyse de tâches d'élévation du bras ou de la jambe en micropesanteur a mis en évidence des déplacements du CM réduits et similaires aux observations normogravitaires. En effet, ces mouvements d'élévation étaient respectivement associés à des mouvements du bas ou du haut du corps dans le sens opposé (Clement et al., 1984 ; Mouchnino et al., 1996). Dans le cas des tâches d'élévation du bras, des analyses électromyographiques (EMG) en exposition à

long terme ont même révélé la présence d'APA au niveau des membres inférieurs comparables à ceux observés sur Terre par Belenkiy et al. (1967). Notons cependant que lors d'un vol spatial, Pedrocchi et al. (2002, 2005) ont rapporté que des mouvements d'élévation de la jambe induisaient des déplacements plus importants du CM du côté de la jambe levée, allant à l'encontre de la stabilisation observée par Mouchnino et al. (1996) en vols paraboliques. Le contrôle postural dynamique en micropesanteur a plus largement été appréhendé en étudiant l'exécution de flexion et d'extension du tronc impliquant le déplacement d'une masse corporelle plus importante. Des études réalisées à la fois en vols paraboliques et vols spatiaux ont systématiquement rapporté la mise en place de synergies axiales similaires à celles observées sur Terre (Massion et al., 1993 ; Massion et al., 1997 ; Vernazza-Martin et al., 2000 ; Baroni et al., 2001). En effet, les mouvements de tronc étaient associés à des mouvements de hanche et des jambes dans le sens opposé, assurant ainsi le maintien de la projection verticale du CM à l'intérieur de la surface de support. De plus, ces études ont également permis de mettre en évidence que le maintien de ces synergies axiales en micropesanteur était sous-tendu par une réorganisation des patterns EMG au niveau du tronc et des jambes. Cet aspect illustrerait la flexibilité des mécanismes d'activation musculaire au service d'une invariance cinématique en champ de force modifié. Globalement, l'ensemble de ces études suggère la persistance du contrôle de la position du CM lors de la réalisation de mouvements volontaires en micropesanteur et cela malgré l'absence de la contrainte gravitaire. Cette conservation de la stratégie posturale terrestre a conduit les auteurs à qualifier ces synergies cinématiques de paramètres invariants contrôlés par le SNC (Alexandrov et al., 1998) et qui seraient sous-tendus par des représentations internes de la géométrie et de la masse des segments corporels (Vernazza-Martin et al., 2000). Néanmoins, les types de mouvements analysés en micropesanteur étaient relativement basiques dans le sens où les protocoles ne comportaient pas d'objectif précis d'interaction avec l'environnement externe. De ce fait, les mouvements requis pouvaient favoriser le recours au schéma corporel normogravitaire (Gurfinkel et al., 1988). En effet, en l'absence de buts externes dans cet environnement, les sujets auraient pu se représenter de manière égocentrée la finalité de la tâche motrice impactant la façon de gérer dynamiquement leur contrôle postural (Viel et al., 2010).

Une approche alternative consiste à étudier le contrôle postural dynamique associé à la réalisation d'un mouvement corps entier impliquant un contrôle du mouvement focal

dirigé vers une cible externe. Peu de travaux se sont intéressés à ces tâches motrices complexes et ces derniers rapportent des résultats contradictoires. Par exemple, considérons l'évolution en micropesanteur de deux marqueurs cinématiques de l'intégration gravitaire dans le comportement moteur pour chaque composante d'un mouvement corps entier : l'organisation temporelle du geste focal et le contrôle du déplacement du CM. D'une part, Patron et al. (2005) ont rapporté que les mouvements corps entiers étaient caractérisés par une diminution de la durée relative de décélération des mouvements du bras associée à une stabilisation du déplacement du CM. A l'inverse, Casellato et al. (2012) ont observé une invariance de l'asymétrie des profils de vitesse de la main par rapport aux observations normogravitaires mais couplée à un déplacement de la projection verticale du CM au-delà de la surface de support. Plus récemment, avec le même protocole expérimental mais en exposition prolongée, Casellato et al. (2016) ont toutefois relevé que ce comportement était marqué par une grande variabilité interindividuelle. Au-delà d'une variabilité prononcée, la contradiction de ces résultats puiserait principalement son origine dans les exigences spatiotemporelles des gestes d'atteinte corps entier analysés. Ces exigences peuvent être liées à la localisation de la cible externe par rapport aux participants et/ou aux contraintes de vitesse et de précision requises pour l'exécution du mouvement.

Pour résumer cette partie sur le contrôle du mouvement volontaire en micropesanteur, nous remarquons dans un premier temps que, contrairement aux modifications locales du champ de force, le comportement moteur n'est pas systématiquement soumis à l'occurrence de processus adaptatifs au cours de l'exposition à court ou long terme. L'absence de changement très progressif des variables cinématiques analysées serait notamment due au contexte expérimental de ces expériences. En micropesanteur, les participants étaient entièrement exposés à la modification homogène du champ de force et cela même avant l'initiation de leurs mouvements. L'accès précoce et cohérent à ce nouveau contexte dynamique permettrait aux participants d'anticiper, au moins en partie, les effets des nouvelles propriétés de l'environnement sur le geste à venir pour réaliser la tâche requise (Barbiero et al., 2017). Cette hypothèse explicative sera développée dans l'Expérimentation 2 (Chapitre 4) et dans la Discussion Générale (Chapitre 6) de ce travail de thèse. D'autre part, les résultats rapportés en micropesanteur sont caractérisés par une grande disparité et souvent associés

à une variabilité interindividuelle marquée. Ensuite, les études en vols paraboliques ou spatiaux nous renseignent également sur le fait que le contrôle du mouvement est sensible aux aspects protocolaires et méthodologiques qui doivent ainsi être pris en compte dans l'élaboration des hypothèses théoriques. Enfin, on constate que la majorité des travaux se sont employés à étudier de manière séparée la partie focale et posturale du mouvement alors que la micropesanteur offre une modification globale du champ de force agissant sur l'ensemble du corps. Par conséquent, des analyses supplémentaires semblent nécessaires pour mieux appréhender les capacités de l'être humain à réaliser des tâches motrices complexes en micropesanteur, encadrées par des contraintes d'exécution définies et impliquant la mobilisation de l'ensemble du corps. De cette manière, ce travail de thèse se propose de contribuer à l'élargissement de la compréhension du contrôle du mouvement humain en micropesanteur réelle, notamment à travers les expérimentations exposées au sein des Chapitre 4 et Chapitre 5.

Les sections 2.1 et 2.2 nous ont permis d'aborder l'impact de la modification du champ de force classique sur le contrôle du mouvement volontaire aussi bien au niveau local qu'au niveau global. Ces modifications étaient respectivement illustrées par des champs de force vitesse-dépendants appliqués sur le bras ou par l'exposition à la micropesanteur réelle allégeant l'ensemble du corps. Il convient de noter que l'environnement subaquatique permet justement la combinaison de ces niveaux d'application. La dernière partie de ce Cadre Théorique s'intéresse donc spécifiquement à cet environnement offrant des potentialités intéressantes dans l'étude du contrôle moteur notamment dans sa particularité à simuler la micropesanteur.

2.3 Modification combinée du champ de force : la micropesanteur simulée

2.3.1 L'environnement subaquatique : un champ de force naturellement modifié

L'environnement subaquatique est un milieu naturel complexe dans lequel un individu immergé est soumis à la fois à un allègement de l'ensemble de son corps et à une résistance au déplacement de ses segments corporels. Cette modification combinée du champ de force est principalement due à la présence de deux forces supplémentaires en

immersion. L'allègement est une conséquence directe de la poussée d'Archimède qui est une force s'appliquant sur un corps immergé et qu'on retrouve dans tous les fluides soumis à l'attraction gravitationnelle. Elle puise son origine dans les différences de pression exercée sur le corps immergé. En effet, considérons une piscine avec une profondeur donnée, du fait de l'action de la gravité sur le fluide, la pression hydrostatique augmente avec la profondeur. Ainsi, lorsqu'un corps est entièrement immergé, la pression qu'il subit sur sa partie inférieure est plus importante que celle appliquée sur sa partie supérieure, il en résulte une poussée verticale de bas en haut. Cette force, s'opposant au poids, s'applique au corps immergé avec une intensité égale au poids du volume d'eau déplacé. Le rapport entre la poussée d'Archimède et le poids du corps détermine la flottabilité de ce dernier. Lorsque l'intensité de la poussée est supérieure, inférieure ou égale à l'intensité du poids alors la flottabilité est respectivement dite positive, négative ou neutre. De cette manière, un individu immergé en posture érigée dans une piscine est soumis à un gradient de flottabilité puisque cette dernière est plus élevée au niveau des parties basses de son corps par rapport aux parties hautes. Dans un deuxième temps, la résistance au déplacement des segments corporels est due à la résistance visqueuse (ou traînée) de l'eau. Elle génère une force résultante qui s'oppose au mouvement d'un corps immergé. Son intensité est proportionnelle à la vitesse de déplacement du corps et à la surface de contact entretenu avec le fluide. Cette combinaison des propriétés d'allègement du poids du corps et de résistance au mouvement font de l'environnement subaquatique un outil de réhabilitation unique pour la prise en charge de patients en phase postopératoire ou atteints de pathologies chroniques (Heywood et al., 2017 ; pour une revue). Globalement, cela permet aux patients de remobiliser leur segment lésé avec une mise en charge progressive tout en luttant contre l'atrophie musculaire. En outre, l'environnement subaquatique intéresse tout particulièrement les agences spatiales qui voient en ce dernier un milieu analogue à la micropesanteur. Cet intérêt est développé dans la partie suivante.

2.3.2 Flottabilité neutre et simulation de la micropesanteur

Sur Terre, la préparation des astronautes à la micropesanteur est un enjeu majeur pour la réussite des missions spatiales. Plus spécifiquement, les Activités Extra Véhiculaires (ou EVAs pour Extra Vehicular Activities) font partie des tâches les plus difficiles de la carrière d'un astronaute. Elles consistent à s'aventurer dans le vide spatial

en étant équipé d'une combinaison autonome afin de réaliser, la plupart du temps, des opérations de maintenance des éléments composants les stations spatiales, seulement accessibles depuis l'extérieur (Figure 2.2.A). Dans les deux prochaines décennies, les EVAs pourraient même conduire les astronautes à fouler le sol lunaire ou martien (Weiss et al., 2012). En d'autres termes, ce type de mission constitue un contexte à haut niveau de stress nécessitant pourtant un contrôle du mouvement précis et relativement rapide. L'entraînement des astronautes est un pré-requis au bon déroulement de ces activités. Les vols paraboliques permettent une confrontation directe à la micropesanteur mais de manière transitoire, ce qui ne constitue pas une méthode suffisante pour répéter autant de fois que nécessaire l'ensemble des séquences gestuelles qui seront réalisées lors d'EVAs. En revanche, l'environnement subaquatique offre un allègement naturel du corps de manière prolongée avec un accès relativement simple et peu couteux. Plus spécifiquement, en contrôlant les paramètres de flottabilité, la poussée d'Archimède peut compenser exactement le poids. Cet état de flottabilité neutre permettrait ainsi de simuler l'effet de la micropesanteur sur le corps des astronautes. De cette manière, les agences spatiales américaine, européenne et russe se sont équipées d'imposantes piscines induisant une flottabilité neutre sur le CM des astronautes immergés dans leur combinaison spatiale autonome (Bolender et al., 2006). Ces derniers y apprennent et répètent, durant plusieurs heures, les gestes qui devront être effectués lors d'EVAs. Pour accentuer l'aspect réaliste de ces entraînements, la NASA a reconstitué une maquette de l'ISS immergée au sein de son laboratoire de flottabilité neutre (ou NBL pour Neutral Buoyancy Laboratory ; Figure 2.2.B). Dans le cadre de ces entraînements subaquatiques, la NASA dispose également d'un habitat sous-marin, l'Aquarius, directement implanté dans les fonds de l'Océan Atlantique au sein du sanctuaire national des îles de la Floride. Cet habitat en milieu extrême peut accueillir une équipe de six personnes, généralement constituée d'astronautes (renommés « aquanautes ») et de scientifiques. A travers le lancement de plusieurs projets au sein de cette structure subaquatique, intitulés « NASA Extreme Environment Mission Operations » (NEEMO), l'idée est également de tirer avantage des similarités contextuelles entre la réalisation de travaux scientifiques à 18 m de profondeur durant plus de 10 jours dans un espace de travail confiné et des travaux pouvant être réalisés dans l'espace à l'intérieur d'un vaisseau spatial. L'ensemble de ces éléments montre que l'environnement subaquatique est naturellement considéré comme

un milieu analogue à la micropesanteur, constituant de fait une méthode d'entraînement privilégiée pour les astronautes. Cependant, du point de vue du contrôle moteur, ces méthodes d'entraînement n'ont pas été validées scientifiquement. Il faut noter qu'au sein de l'environnement subaquatique demeurent des résistances visqueuses liées au fluide et des stimulations vestibulaires liées à l'accélération gravitaire toujours présente même si on tente de supprimer ses effets sur le corps. Cette validation nécessiterait dans un premier temps d'étudier l'impact du milieu subaquatique sur le comportement moteur puis de comprendre plus spécifiquement l'influence de la flottabilité neutre sur des tâches motrices complexes. Peu de travaux scientifiques ont été effectués à ce sujet, la partie suivante vise à les résumer.

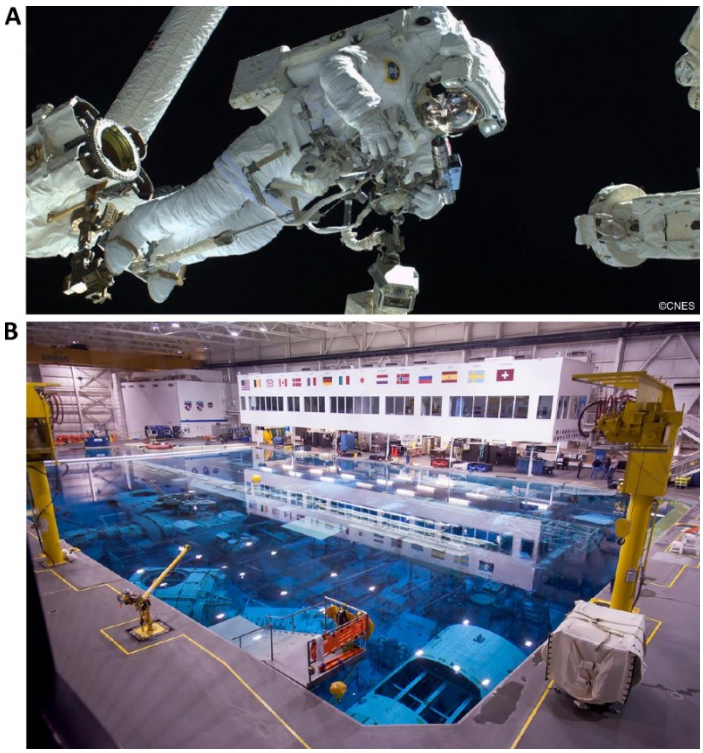


Figure 2.2. (A) L'astronaute français Thomas Pesquet réalisant ses premières Activités Extra Véhiculaires (EVAs) à l'extérieur de l'ISS, le vendredi 13 janvier 2017 dans le cadre de sa mission PROXIMA. **(B)** Laboratoire de flottabilité neutre (NBL) appartenant à la NASA utilisé dans le cadre des entraînements des astronautes en immersion pour simuler les EVAs des futures missions spatiales à l'extérieur de l'ISS. Ce laboratoire est en service depuis 1995 et est situé à Houston au Texas.

2.3.3 Comportements cognitif et sensorimoteur en environnement subaquatique

Kerr (1973, 1978) fut un des premiers à s'intéresser spécifiquement au contrôle du mouvement focal en environnement subaquatique en analysant la réalisation de pointages manuels réciproques, de type tâche de Fitts (Fitts, 1954). Il observa un ralentissement significatif des gestes de pointage lorsque les participants étaient immergés en piscine par rapport aux observations faites au sol, sans relever de différence concernant le taux d'erreur. Il nota également qu'en piscine l'augmentation du temps de mouvement était davantage sensible à l'augmentation de l'amplitude du geste (plutôt que la diminution de la taille des cibles) suggérant un effet prépondérant de la résistance visqueuse induit par le fluide. Cette hypothèse fut confirmée par des travaux de modélisation plus récents (Hoffmann & Chan, 2012). Dixon (1985) poursuivit ces travaux princeps en rapportant que l'augmentation du temps d'exécution du geste était également accompagnée d'un temps de réaction plus long lors de l'analyse de pointages manuels discrets. Parmi ses hypothèses explicatives, il suggéra que cette augmentation du temps de préparation du mouvement pouvait être due à la modification de la commande motrice pour maintenir la précision finale du pointage en immersion, en augmentant par exemple les paramètres de force et de temps dans la commande. Il avança également une hypothèse plus générale liée au contexte subaquatique. Les participants étant soumis au respect des procédures de sécurité personnel, aux vérifications du bon fonctionnement des équipements, cela aurait pu diminuer leur attention dirigée vers la tâche motrice. Cette hypothèse a récemment été supportée par l'observation d'une diminution de la performance cognitive en environnement subaquatique lors de tâches de réaction à choix multiples associées à une tâche de suivi avec réponses motrices isométriques (Dalecki et al., 2012a). Dans un autre registre, l'analyse de tâches d'estimation de la position de l'avant-bras par rapport au bras en piscine (5 m de profondeur) a permis de mettre en évidence le fait que le retour proprioceptif y serait renforcé (Dalecki & Bock, 2013). Ce renforcement pourrait être dû à la viscosité du fluide qui stimulerait ce type de retour sensoriel lors du déplacement des segments corporels. En ce sens, quand il s'agissait d'effectuer des tâches similaires de manière passive en piscine, une précédente étude a rapporté une diminution de performance de l'estimation de la position du bras (Bock, 1994). Cette hypothèse, décrivant un déficit de retour proprioceptif sans mouvement, est également supportée par

des résultats montrant qu'une tâche de production de force isométrique en immersion était associée à un pic de force plus élevé qu'au sol afin de contrer la dégradation de ce retour sensoriel (Dalecki et al., 2012b). Cette production exagérée de force isométrique était d'ailleurs atténuée lorsque les participants avaient la possibilité de compenser ce déficit par un recours aux retours visuels (Dalecki & Bock, 2014). Concernant le contrôle postural dynamique en environnement subaquatique, Massion et al. (1995) ont rapporté une persistance de la stratégie terrestre lors de mouvement du tronc vers l'avant ou vers l'arrière. En effet, ces derniers étaient accompagnés de mouvements des membres inférieurs dans le sens opposés et l'analyse des patterns EMG révélait toujours des activations musculaires précoces du tronc et des jambes. Ces résultats suggèrent un maintien du contrôle du déplacement du CM avec la mise en place de synergies axiales malgré la diminution des contraintes d'équilibre en immersion.

Globalement, peu d'études se sont employées à décrire précisément l'influence de l'environnement subaquatique sur le contrôle du mouvement focal et/ou postural. De plus, à notre connaissance, aucune étude n'a considéré la spécificité de l'impact de la flottabilité neutre sur le comportement moteur. Par conséquent, questionner le fait que l'environnement subaquatique est considéré comme un milieu analogue à la micropesanteur demeure un enjeu important, tant sur le plan théorique que sur le plan des applications dans le domaine spatial. L'Expérimentation 1 de ce travail de thèse tente d'apporter les prémices de réponses à ces problématiques complexes (Chapitre 3).

OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

La revue de littérature effectuée dans le Cadre Théorique de ce travail de thèse met en exergue l'importance de prendre en compte les propriétés du champ de force environnant dans les mécanismes de contrôle du mouvement humain. L'intégration de ces propriétés au sein des processus de planification du geste serait à l'origine d'une interaction fonctionnelle avec l'environnement. Actuellement, la façon dont l'Homme est capable de contrôler ses mouvements en micropesanteur pour assurer une interaction désirée avec son environnement demeure une question fondamentale. Les résultats contradictoires rapportés et le manque d'études expérimentales font de la micropesanteur un sujet d'étude primordial pour à la fois améliorer la compréhension théorique des mécanismes du contrôle moteur et mieux appréhender l'expansion de l'exploration spatiale annoncée dans les deux prochaines décennies. Ensemble, ces aspects constituent l'objectif général de ce travail de thèse. Cet objectif est étudié à travers trois expérimentations analysant des gestes d'atteinte de précision en micropesanteur réelle et simulée.

L'Expérimentation 1 vise à étudier le comportement moteur humain en environnement subaquatique en analysant la réalisation de gestes d'atteinte corps entier dirigés vers des cibles externes. Plus spécifiquement, le protocole expérimental de cette étude permet également de mettre en évidence l'effet de la flottabilité neutre sur le contrôle du mouvement focal et postural. Cette approche innovante permet en parallèle de questionner le statut de milieu analogue à la micropesanteur octroyé à l'environnement subaquatique, en lien avec l'Expérimentation 2. Nous formulons l'hypothèse que l'immersion aura un impact sur le comportement moteur mais que ce dernier dépendra du contexte de flottabilité induit par l'expérience.

L'Expérimentation 2 cherche à caractériser les paramètres cinématiques de gestes d'atteinte corps entier en micropesanteur et dirigés vers des cibles externes. Ces investigations ont été réalisées lors d'une première campagne de vols paraboliques dont les données ont été comparées aux observations normogravitaires de l'Expérience 1. Plus généralement, cette étude permet de savoir si l'être humain est capable de maintenir la fonctionnalité d'un mouvement complexe malgré l'absence de la force gravitaire dont on sait qu'elle occupe une place importante dans la planification du geste sur Terre. Enfin, la comparaison des données recueillies en vols paraboliques avec celles qui étaient issues de

l'environnement subaquatique (Expérimentation 1) précise le potentiel de la flottabilité neutre rigoureusement contrôlée pour simuler la micropesanteur. Dans cette seconde expérience, nous prédisons la modification des paramètres cinématiques connus pour être des marqueurs de la prise en compte de la gravité dans le geste, illustrant une réorganisation à la fois des composantes focales et posturales du mouvement.

L'Expérimentation 3 a pour but de tester les capacités de flexibilité motrice lorsque les réorganisations comportementales observées en micropesanteur sont effectives comme au sein de l'Expérimentation 2. Pour ce faire, nous avons soumis les gestes d'atteinte en micropesanteur au paradigme expérimental du double saut de cible lors d'une seconde campagne de vols paraboliques. En plus d'étudier pour la première fois ce paradigme expérimental en micropesanteur, les résultats de cette troisième et dernière expérimentation permettent d'apporter des éléments de compréhension supplémentaires concernant la stratégie comportementale mise en place par les participants en micropesanteur pour assurer une interaction désirée avec leur environnement, notamment dans le cas de la survenue de perturbations spatiales imprévues. Nous nous attendons à ce que le double saut de cible ne perturbe pas la précision finale du geste d'atteinte grâce aux réorganisations profondes du geste focal en micropesanteur.

EXPÉRIMENTATIONS

Chapitre 3 Caractéristiques cinématiques de gestes d'atteinte corps entier en environnement subaquatique : effets de la flottabilité neutre

3.1 Résumé de l'Expérimentation 1

Dans cette première expérimentation, nous avons examiné l'influence de la flottabilité neutre en immersion sur la réalisation de geste d'atteinte corps entier en les comparants à ceux effectués au sol (condition normogravitaire). Pour cela, il était demandé à huit participants d'effectuer des gestes d'atteinte debout, pieds maintenus au sol, vers l'une des deux cibles visuelles présentées devant eux. Alors que l'une pouvait être atteinte en maintenant une posture érigée (cible proche), l'autre nécessitait un déplacement du corps vers l'avant (cible lointaine). En immersion, chaque participant a été testé selon deux modes d'application de la flottabilité neutre : i) appliquée sur le CM au moyen d'une immersion en simple combinaison de plongée, ii) appliquée sur chaque segment corporel grâce au port additionnel d'un scaphandre submersible.

Nos analyses ont montré que même si l'environnement subaquatique tendait globalement à ralentir la préparation et l'exécution des gestes d'atteinte, d'autres caractéristiques cinématiques étaient spécifiquement modulées en fonction du mode d'application de la flottabilité neutre. En effet, lorsque la flottabilité neutre était globalement appliquée au niveau du CM, l'organisation temporelle du mouvement focal et la stratégie posturale adoptée étaient comparables au comportement normogravitaire. En revanche, lorsque la flottabilité neutre était appliquée à l'échelle des segments corporels, les gestes d'atteinte subissaient une augmentation de la durée relative de décélération du mouvement focal et un déplacement de l'ensemble du corps vers l'avant lorsqu'il s'agissait d'atteindre la cible lointaine. Ces caractéristiques cinématiques sont en outre apparues proches de celles rapportées lors de gestes d'atteinte précédemment observés en micropesanteur lors de vols paraboliques.

Notre étude a mis en évidence, pour la première fois, que le mode d'application de la flottabilité neutre en immersion a une influence significative sur la stratégie comportementale adoptée dans la réalisation de gestes d'atteintes corps entier. En ce sens,

nos résultats suggèrent qu'un contrôle fin de la flottabilité neutre sur chaque segment corporel améliorerait la qualité de la simulation de la micropesanteur en environnement subaquatique. La prise en compte de ce paramètre lors des phases d'entraînement des astronautes permettrait d'optimiser l'apprentissage de tâches motrices spécifiques qui doivent être réalisées a posteriori lors des missions spatiales.

3.2 Expérimentation 1 : article publié dans *Neuroscience* (2016)

Kinematic features of whole-body reaching movements underwater: Neutral buoyancy effects

T. Macaluso [a], C. Bourdin [a], F. Buloup [a], M-L. Mille [a,b,c], P. Sainton [a], F. R. Sarlegna [a], V. Taillebot [d], J-L. Vercher [a], P. Weiss [d] and L. Bringoux [a]

[a] Aix-Marseille Université, CNRS, ISM UMR 7287, 13288, Marseille cedex 09, France

[b] Université de Toulon, 83957, La Garde, France

[c] Department of Physical Therapy and Human Movement Sciences, Northwestern University Medical School, Chicago IL 60611, United States

[d] COMEX S.A., 36 Bvd des Océans, 13009, Marseille, France

3.2.1 Abstract

Astronauts' training is conventionally performed in a pool to reproduce weightlessness by exploiting buoyancy which is supposed to reduce the impact of gravity on the body. However, this training method has not been scientifically validated yet, and requires first to study the effects of underwater exposure on motor behavior. We examined the influence of neutral buoyancy on kinematic features of whole-body reaching underwater and compared them with those produced on land. Eight professional divers were asked to perform arm reaching movements towards visual targets while standing. Targets were presented either close or far from the subjects (requiring in the latter case an additional whole-body displacement). Reaching movements were performed on land or underwater in two different contexts of buoyancy. The divers either wore a diving suit only with neutral buoyancy applied to their center of mass or were additionally equipped with a submersible simulated space suit with neutral buoyancy applied to their body limbs. Results showed that underwater exposure impacted basic movement features, especially movement speed which was reduced. However, movement kinematics also differed according to the way buoyancy was exerted on the whole-body. When neutral buoyancy was applied to the center of mass only, some focal and postural components of whole-body reaching remained close to land observations, notably when considering the

relative deceleration duration of arm elevation and concomitant forward trunk bending when reaching the far target. On the contrary, when neutral buoyancy was exerted on body segments, movement kinematics were close to those reported in weightlessness, as reflected by the arm deceleration phase and the whole-body forward displacement when reaching the far target. These results suggest that astronauts could benefit from the application of neutral buoyancy across the whole-body segments to optimize underwater training and acquire specific motor skills which will be used in space.

Keywords: whole-body reaching; arm kinematics; postural strategy; underwater; neutral buoyancy

3.2.2 Introduction

During space missions, astronauts evolve within unusual environments implying critical changes in the force field. For instance, they sustainably experience weightlessness on the International Space Station (ISS) or during Extra-Vehicular Activities (EVA), and must be ready to face other gravitational contexts such as on Moon and Mars surface for the upcoming decades of space exploration (Weiss et al., 2012). In these unusual environments, they often have to perform motor tasks in the framework of maintenance or scientific missions, requiring efficient sensorimotor behavior (see Lackner and Dizio, 2000 for a review). In order to overcome the impact of microgravity, they conventionally train underwater to learn the movements they will perform during their mission ('EVA training underwater'; Bolender et al., 2006). This training method exploits buoyancy (via the Archimedes principle) which is supposed to reduce the impact of gravity on the body by providing 'natural unweighting'. To approximate weightlessness, astronauts are immersed in training pools such that neutral buoyancy is usually applied to their Center of Mass (CoM). Neutral buoyancy is achieved when the upthrust exactly compensates for gravitational force. Despite this analogy with weightlessness, underwater exposure generates some additional viscous resistance acting on the moving limbs and does not affect vestibular signals as weightlessness does (Brown, 1961). Thus, in the field of motor control, the relevance of astronauts' underwater training remains to be further supported. To our knowledge, few studies investigated the influence of underwater exposure on sensorimotor and cognitive behavior (Brown, 1961; Ross et al., 1969; Dixon, 1985; Massion et al., 1995; Hoffman and Chan,

2012; Dalecki and Bock, 2013, 2014; Schneider et al., 2014; Counil, 2015; Schaefer et al., 2016) but none of them specifically focused on its direct impact on goal-directed actions. Here, we addressed this issue and specifically examined the effect of neutral buoyancy on kinematic features of whole-body reaching movements.

Unweighting the body or some of its parts and questioning its effect upon motor control has been already achieved by means of robotic systems providing adjustable levels of arm-weight support (Coscia et al., 2014) or by microgravity exposure in parabolic and space flights (Mechtcheriakov et al., 2002; Carriot et al., 2004; Papaxanthis et al., 2005; Bringoux et al., 2012). In robot-assisted rehabilitation following stroke for instance, motor improvements were often reported (Prange et al., 2006) but Coscia et al. (2014) did not find distinct kinematic features with or without gravity compensation exerted by the robot on the arm in healthy subjects. When unweighting is achieved through microgravity, some studies reported a decreased mean and peak velocity of arm displacement during reaching movements (Berger et al., 1997; Mechtcheriakov et al., 2002; Papaxanthis et al., 2005; Crevecoeur et al., 2010). Such changes in weightlessness were often associated with similar movement accuracy as compared to normogravity observations (Berger et al., 1997; Mechtcheriakov et al., 2002), although other studies reported a decrease in final accuracy (Bock et al., 1992; Fisk et al., 1993; Watt, 1997; Carriot et al., 2004; Bringoux et al., 2012). Whole-body reaching tasks implying a postural involvement in the goal-directed action also led to contradictory results when performed in microgravity. Whereas Patron et al. (2005) reported a minimization of CoM displacements as it is usually observed in normogravity, Caselatto et al. (2012) observed a new postural strategy characterized by a CoM projection beyond the base of support in microgravity. These contradictory findings may actually reveal that the task requirements must be accounted for when considering the impact of unweighting on motor behavior. Furthermore, in the case of underwater exposure for EVA training, the influence of the concomitant viscous fluid resistance is often neglected. Previous work dealing with how goal-directed arm movements are performed in transient or sustained modified force fields mainly used centrifugation (Lackner and Dizio, 1994; Bourdin et al., 2001, 2006) and robot manipulandum (Shadmehr and Mussa-Ivaldi, 1994, Goodbody and Wolpert, 1998). Compared to baseline, initial impairments such as final inaccuracy, altered trajectory and slower speed were reported but these tended to vanish after exposure to the

field disturbance. These results suggest that humans are able to adapt their motor behavior when facing novel environments in order to keep the goal-directed actions functional. Nevertheless, neither the effect of underwater exposure on motor control nor the description of adaptive processes in this complex environment have been documented yet.

The purpose of the present study was thus to characterize the motor behavior of humans when reaching underwater compared to reaching on land. We examined the effect of task requirements by asking subjects to reach towards close versus far targets. In our experiment, reaching towards a far target required a whole-body displacement to successfully perform the task. This enabled us to investigate whether the postural component could serve the focal component for goal-directed actions in such unusual environments (Casellato et al., 2012). We also tested two different contexts of buoyancy since subjects were either immersed with their diving suit only (the neutral buoyancy was here only applied to the subjects CoM, but not to each body segment) or equipped with a submersible simulated space suit designed for astronauts training named 'Gandolfi'[1] (Hornet et al., 1990; Weiss et al., 2012). This unique space suit enabled the application of neutral buoyancy across body limbs and the adjustment of joint stiffness similar to that exerted in a pressurized space suit. Based on previous work, we expected underwater exposure to influence motor behavior but also expected this influence to vary with the experimental manipulation of buoyancy. Furthermore, we also hypothesized that target location (i.e., close versus far which determines the degree of postural involvement) could be critical in the way underwater exposure and buoyancy may affect whole-body reaching.

3.2.3 Methods

3.2.3.1 Participants

Eight right-handed professional divers (3 women and 5 men, 1B-diving certificate holders, mean age = 38 ± 7.9 years) participated in the experiment on a voluntary basis. Security constraints excluded the possibility of testing naive participants in this environment. None of the subjects suffered from neuromuscular or sensory impairments. Vision was normal or corrected by lenses. All subjects were naive as to the specific

[1] Developed by COMEX S.A. & DASSAULT companies.

purpose of the experiment, which was approved by the institutional review board of the Institute of Movement Sciences. They gave their signed informed consent prior to the study in accordance with the Helsinki Convention.

3.2.3.2 Experimental setup

Subjects stood upright in front of two targets, with their feet attached to the ground structure by means of foot-straps (*Figure 3.1.A*). They had to press their right index finger on the start push-button positioned alongside. The height of the push-button was adjusted to each subject's height for initial posture standardization. Two circular targets (diameter: 10 cm) were presented to the subjects. They were oriented along the frontal plane and were positioned relative to subjects' anthropometric features. The close target was positioned at shoulder's height (i.e., the height of the target center corresponded to the horizontal projection of the height of the acromioclavicular joint in the sagittal plane) at a distance corresponding to arm length, allowing the subjects to reach this target without trunk displacement. The far target was positioned 25 cm away and 20 cm below the close target: in that case, subjects had to make an additional trunk displacement to reach this target (*Figure 3.1.B*). Each target could be illuminated through watertight Light-Emitting Diodes (LEDs) equally distributed around the border. Target switching and extinction were achieved by using a homemade software (Docometre©) piloting a real-time acquisition/control system running at 10 kHz (ADwin-Gold©, Jäger, Lorsch, Germany).

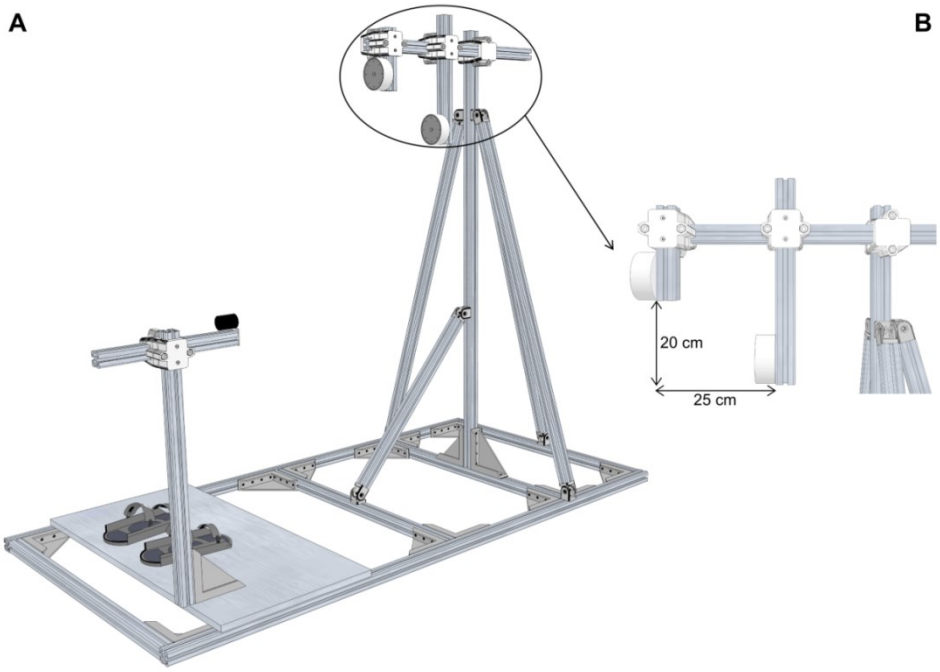


Figure 3.1. Experimental setup. **(A)** Global view of the pointing structure including targets, start push-button (black array) and footstraps. **(B)** Side view of the targets which illustrates the position of the far target relative to the close target.

Luminescent markers (LED-type) were positioned onto the subjects' index, shoulder and hip. Markers position was recorded by a video motion capture system composed of three cameras sampled at 60Hz (resolution: 848×480 pixels). These cameras were inserted in custom-made watertight housing for underwater acquisition.

3.2.3.3 Procedure

All the subjects were exposed to three environments: 1/ on land ("Land"), 2/ underwater with neutral buoyancy applied to the CoM only ("Aqua"), 3/ underwater with neutral buoyancy applied to body limbs by using a "Submersible Simulated Space Suit" ("AquaS"). In these three environments, subjects wore their diving suit to neutralize the effects of joint stiffness proper to the suit. Underwater conditions were performed in a specially-equipped pool (4m deep) at COMEX SA. In Aqua, subjects wore their diving mask, air tank and wet suit with a weight belt, such that free floating was reached, but without specific control of buoyancy across the body segments. Conversely in AquaS, subjects also wore their diving mask and air tank, but were additionally equipped with the submersible simulated space suit ("Gandolfi") enabling us to apply neutral buoyancy across the body limbs. These buoyancy features were achieved by means of floats and weights specifically distributed into the simulated space suit to cancel out the gravitational force on each body part. Additionally, joint stiffness was tuned by means of

adjustable springs to counteract the resultant torques yielded by the exoskeleton underwater (i.e. to minimize the influence of additional stiffness/inertia due to the exoskeleton upon motor output and subsequent kinematics). Subjects first performed the Land condition and four months later both underwater conditions whose order was counterbalanced.

Positions of the start push-button and the targets were adjusted for each subject before performing a calibration along the Z vertical axis (corresponding to arm movement elevation). Before each trial, subjects had to stand upright, the arms outstretched along the body, and the right index pressing on the start push-button. When one of the targets was illuminated, subjects were asked to perform an arm reaching movement towards the target while keeping the arm outstretched. Reaching movements had to be performed as quickly as possible while primarily respecting accuracy constraints related to the target area. The trial was validated when the index fingertip reached the target. The final position had to be maintained until target extinction (3 seconds after movement onset) which prompted the subjects to return to the starting position.

Subjects performed 42 pointing movements towards each of the two targets for a total of 84 trials per experimental session (during which the subjects were exposed to one of the three specific environments). The two targets were presented in a pseudorandom order, which was counterbalanced between the subjects. Each session included three specific blocks of four trials in which the order of target presentation was the same. These blocks were presented in the initial, middle and final part of the session to easily assess the potential evolution of motor performance in each session, which lasted about 45 minutes.

3.2.3.4 Data processing

For each trial, the time elapsed between target illumination and the release of the start push-button by the subjects defined the reaction time (RT). Video data from the three cameras were initially synchronized and sequenced (Kinovea© software), subsequently allowing for the appropriate tracking of the selected markers (i.e., XZ coordinates over time for index, shoulder and hip position). A 3D reconstruction method (Direct Linear Transformation; Abdel-Aziz and Karara, 1971) was used to merge XZ coordinates of a same marker from each camera (Labview™ software). This 3D

reconstruction method enabled us to improve the accuracy of markers' position estimates to $3.3\times10^{-3} \pm 4\times10^{-3}$ mm on average. Kinematic data presented below were obtained from this video processing and concerned the movement features in the sagittal plane.

First, we analyzed the fingertip trajectory, success rate, final accuracy, RT, movement duration (MD) and mean tangential velocity ($Vmean_{endpoint}$). The final accuracy was measured as the absolute error, i.e., the mean unsigned distance of the final position of the index fingertip relative to the target center along the Z vertical axis. Index position in the sagittal plane was filtered (digital second-order dual-pass Butterworth filter; 6Hz cutoff frequency) and differentiated to obtain the endpoint tangential velocity in $m.s^{-1}$. The movement onset was defined as the time when the index tangential velocity reached 1.5% of its peak. Conversely, movement end was defined when the tangential velocity dropped below 1.5% of its peak. Compared to higher cutoff values (5% of peak velocity) reported in other studies performed on land or in microgravity (Papaxanthis et al., 2005; Gentili et al., 2007; Gaveau and Papaxanthis, 2011; Bringoux et al., 2012), this threshold was chosen to avoid underestimation of movement duration considering the task constraints and their behavioral consequences underwater (e.g., slower velocity).

In this study, subjects performed reaching movements characterized by a single-joint arm elevation around the shoulder (i.e., with the arm outstretched). We therefore analyzed the focal component of whole-body reaching movements by considering the arm angular elevation over time (i.e., angle evolution of the extended arm relative to the shoulder with respect to its initial orientation). Arm angular elevation was computed from the index and shoulder XZ raw data, filtered (digital second-order dual-pass Butterworth filter; 6Hz cutoff frequency) and differentiated to obtain angular velocity. From this, peak velocity (PV_{ang} in $deg.s^{-1}$) and the relative angular deceleration duration (rDD_{ang}, defined as the duration between PV_{ang} and movement end, in % of movement duration) were extracted.

In parallel, the postural component involved in the whole-body reaching movements (especially to reach the far target) was analyzed by considering trunk displacement. This latter was illustrated by the final angular position of trunk (hip-shoulder segment) relative to vertical ($\beta_f$trunk: trunk flexion in deg) at arm movement end, and by the forward displacement of subjects' shoulder and hip (translation in mm).

Shoulder and hip movement onset / end were defined as the time when the translational velocity on the X axis respectively reached / dropped below 1.5% of its peak.

Statistical analyzes were based on mean comparisons. Repeated-measures analyses of variance (ANOVAs) were performed to compare the means of kinematic parameters mentioned above after having ensured that the assumption of normality and homogeneity of variance were not violated (Kolmogorov-Smirnov and Levene tests). Newman-Keuls tests were used for post-hoc analyses and the significance threshold was set at .05 for all statistical tests.

3.2.4 Results

3.2.4.1 Potential learning effects

Preliminary analyses investigated potential adaptive processes which might have been at work during a single session (84 trials). Repeated-measures ANOVAs including 3 Environment (Land, Aqua, AquaS) × 2 Target Position (Close, Far) × 3 Block (Initial, Middle, Final) were initially performed on all the selected parameters. The results did not show any significant main effect of Block or any interaction with the other factors ($p > .05$). Thus, the reported variables did not significantly change along a session depending on the moment of occurrence for a specific set of target presentation (see *Methods*). For the sake of clarity and statistical robustness, we thus removed the Block factor from our subsequent analyses.

3.2.4.2 Upper-limb displacement

We first examined arm displacement towards the targets in each environment. Figure 3.2.A illustrates endpoint trajectories (i.e., index fingertip) in the sagittal plane observed for a typical subject. It shows that final accuracy was comparable across conditions but that spatio-temporal characteristics of endpoint motion were impacted by the experimental conditions.

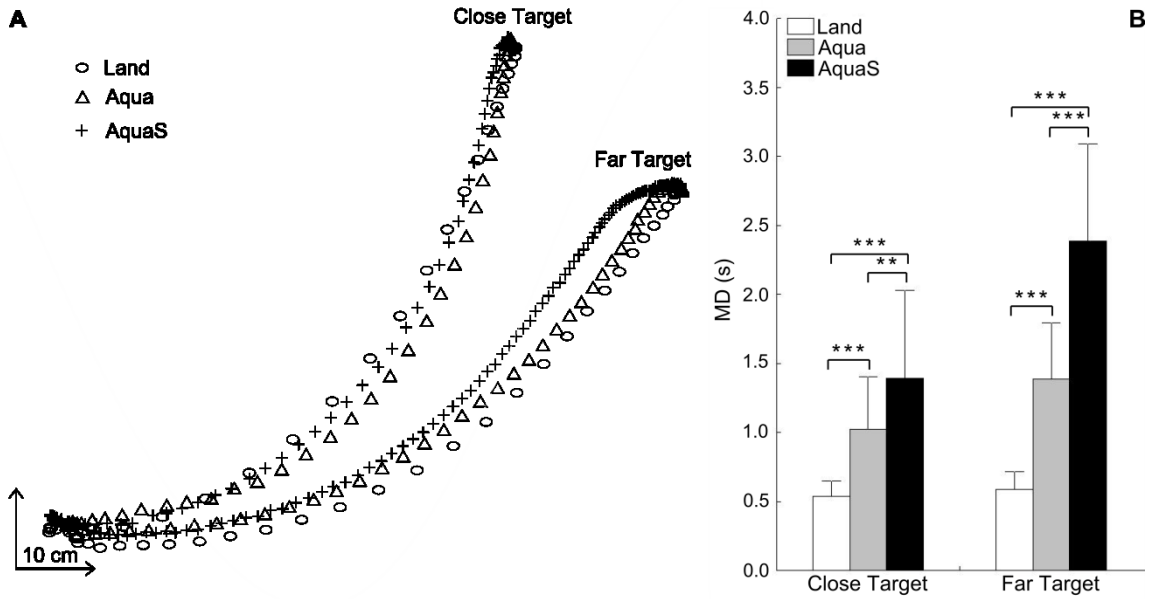


Figure 3.2. (A) Representative endpoint trajectories for a typical subject in the sagittal plane in Land (circle), Aqua (triangle) and AquaS (cross) for the Close and Far targets. **(B)** Mean duration of endpoint movement as a function of Environment and Target Position. Error bars represent standard deviation of the mean. ***p < .001; **p < .01.

3.2.4.2.1 Success rate and final accuracy

Subjects never missed any targets (Close or Far), resulting in a 100% success rate in each experimental condition. Moreover, the ANOVA performed on the final accuracy (mean = 7.79 ± 3.65 mm) yielded no significant main effects (Environment: $p = .11$; Target Position: $p = .23$) and no interaction between these two factors ($p = .19$).

3.2.4.2.2 Reaction time (RT)

The ANOVA performed on RT revealed a significant main effect of Environment ($F(2,14) = 12.60$; $p < .001$). Post-hoc analysis showed more specifically that RT in Land (mean = 313 ± 34 ms) was shorter than in Aqua (mean = 444 ± 138 ms; $p < .01$) and AquaS (mean = 495 ± 115 ms; $p < .001$), while no significant difference was found between Aqua and AquaS regarding this variable ($p = .19$). No other significant main effect or interaction was found with regard to Target Position.

3.2.4.2.3 Movement duration (MD) and mean tangential velocity ($Vmean_{endpoint}$)

The ANOVA conducted on MD yielded significant main effects of Environment ($F(2,14) = 28.05$; $p < .001$) and Target Position ($F(1,7) = 165.25$; $p < .001$) as well as a

significant interaction between these two factors ($F(2,14) = 33.65$; $p < .001$; *Figure 3.2.B*). While MD in Land was shorter than in Aqua ($p < .001$) and AquaS ($p < .001$) for both Close and Far targets, MD in AquaS was even longer than in Aqua for the Far target ($p < .001$) as compared to the Close target ($p < .01$).

The ANOVA conducted on $Vmean_{endpoint}$ revealed a significant main effect of Environment ($F(2,14) = 105.57$; $p < .001$). Post hoc analyses showed that the mean tangential velocity differed in each of the three environments (mean = 1.94 $m.s^{-1}$, 0.98 $m.s^{-1}$, and 0.64 $m.s^{-1}$, for Land, Aqua and AquaS respectively; $p < .01$). The analysis also showed a main effect of Target Position (Far target: 1.06 $m.s^{-1}$ vs. Close target: 1.31 $m.s^{-1}$; $F(1,7) = 28.03$; $p < .01$). No significant interaction was found between these two factors.

Thus, our experimental conditions did influence the temporal execution of endpoint displacement during whole-body reaching movements. Next, we investigated the relative spatiotemporal organization of the focal component illustrated by the arm angular elevation over time.

3.2.4.2.4 Peak angular velocity (PV_{ang}) and relative angular deceleration duration (rDD_{ang})

Figure 3.3.A illustrates arm angular velocity profiles for both Close and Far targets in each environment. It shows that the experimental conditions appeared to impact the amplitude and the temporal structure of the velocity profiles. These modulations were well reflected by the analysis of PV_{ang} and rDD_{ang}.

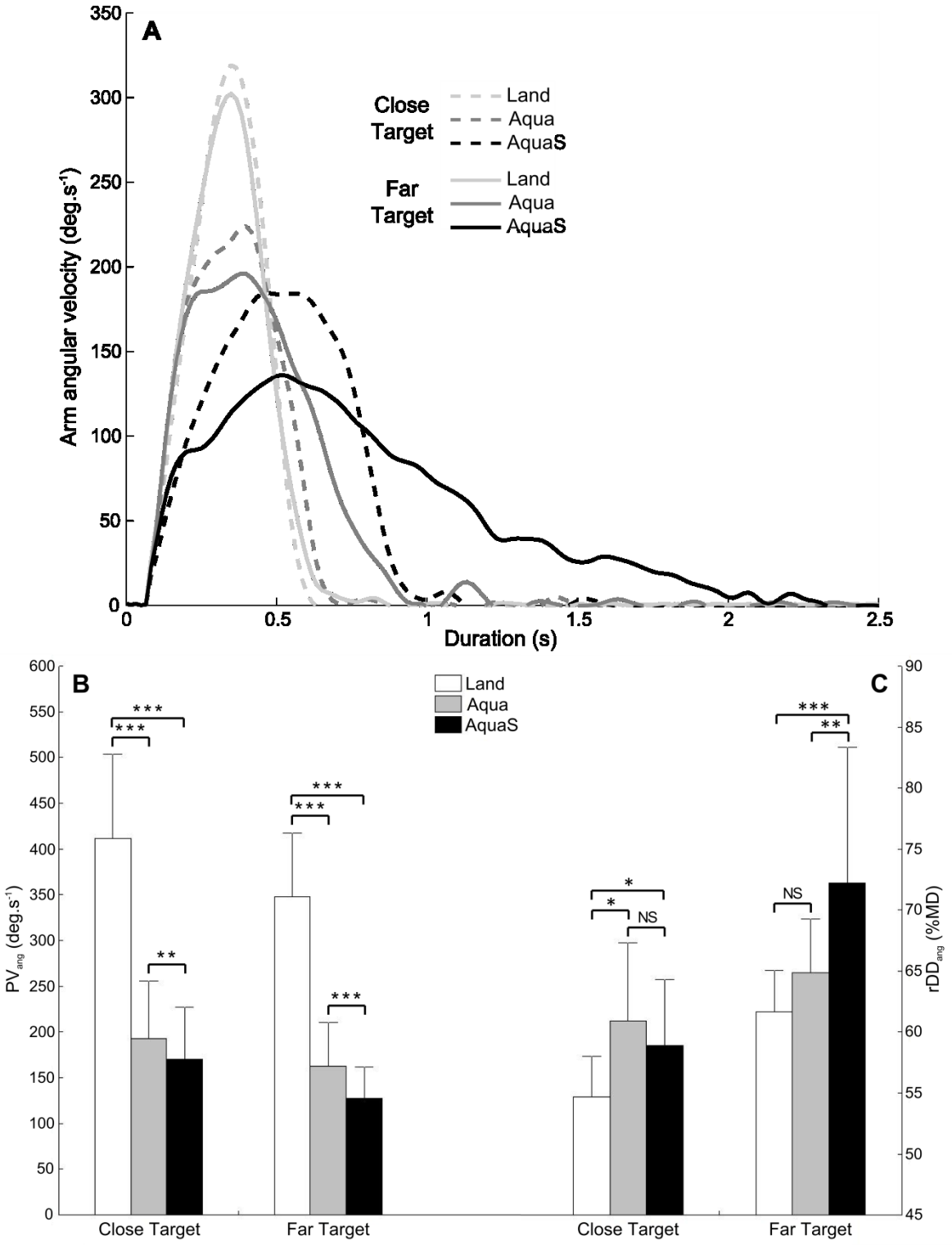


Figure 3.3. (A) Representative arm angular velocity profiles for a typical subject in Land (light gray), Aqua (dark gray) and AquaS (black) for the Close and Far targets. **(B)** Mean arm angular peak velocity (PV_{ang}) and **(C)** Mean relative angular deceleration duration (rDD_{ang}) as a function of Environment and Target Position. Error bars represent standard deviation of the mean. ***p < .001; **p < .01; *p < .05; NS: non-significant difference.

The ANOVA conducted on PV_{ang} revealed significant main effects of Environment ($F(2,14) = 53.19$; $p < .001$) and Target Position ($F(1,7) = 28.14$; $p < .01$), as

well as a significant interaction between both factors ($F(2,14) = 7.64$; $p < .01$; *Figure 3.3.B*). While PV_{ang} in Land was higher than in Aqua ($p < .001$) and AquaS ($p < .001$) for both Close and Far targets, PV_{ang} in AquaS was even lower than in Aqua for the Far target ($p < .001$) as compared to the Close target ($p < .01$).

The ANOVA performed on rDD_{ang} revealed significant main effects of Environment ($F(2,14) = 4.78$; $p < .05$) and Target Position ($F(1,7) = 19.06$; $p < .01$) as well as a significant interaction between these two factors ($F(2,14) = 6.10$; $p < .05$; *Figure 3.3.C*). For the Close target, rDD_{ang} was lower in Land than in Aqua ($p < .05$) and AquaS ($p < .05$), but did not significantly differ in the two latter environments ($p = .32$). Conversely for the Far target, rDD_{ang} in Land was lower than in AquaS ($p < .001$), but did not significantly differ from Aqua ($p = .13$). Most importantly, rDD_{ang} in AquaS was significantly higher than in Aqua ($p < .01$).

Thus, the arm angular elevation reached slower maximal velocities underwater. This effect was accentuated when the neutral buoyancy was applied to body limbs by means of a simulated space suit as compared to when it was applied to the CoM only. In this former underwater condition (AquaS), the relative deceleration duration of arm angular elevation was substantially increased when reaching the Far target, when compared to both Land and Aqua conditions. The next part will focus on the postural component involved in whole-body reaching, especially when reaching the Far target.

3.2.4.3 Trunk displacement

3.2.4.3.1 Final angular position of trunk relative to vertical ($\beta_f$trunk)

The ANOVA performed on $\beta_f$trunk revealed main effects of Environment ($F(2,14) = 6.77$; $p < .01$) and Target Position ($F(1,7) = 470.72$; $p < .001$). Moreover, the analysis yielded a significant interaction between these two factors ($F(2,14) = 37.68$; $p < .001$; *Figure 3.4*). While no significant difference appeared between the three environments when reaching towards the Close target ($p > .05$), mean $\beta_f$trunk when reaching towards the Far target was significantly lower in AquaS as compared to Land ($p < .001$) and Aqua ($p < .001$), while no difference was found between these two latter environments ($p = .51$).

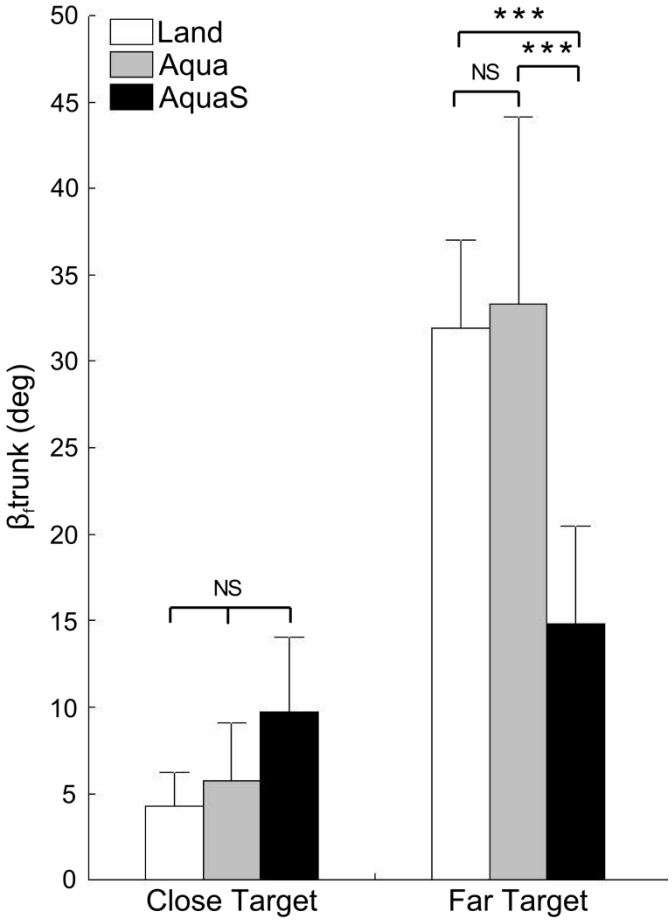


Figure 3.4. Mean final angular position of trunk relative to the vertical as a function of Environment and Target Position. Error bars represent standard deviation of the mean. ***p<.001; NS: non-significant difference.

3.2.4.3.2 Shoulder and hip forward displacements

Unsurprisingly, no noticeable forward translation was observed for shoulder and hip when reaching towards the Close target (located at subjects arm length, see *Methods*). Although small movements of both joints were recorded during reaching execution, they were below the threshold we used for determining the start and end of a translational displacement. Therefore, we subsequently focused our analysis on the shoulder and hip forward displacements occurring when reaching towards the Far target.

The ANOVA conducted on shoulder displacement yielded a significant main effect of Environment ($F(2,14) = 6.79$; $p < .01$). Post hoc analyses showed that the shoulder displacement in AquaS (mean = 361 mm) was significantly higher than in Land (mean = 301 mm; $p < .01$) and Aqua (mean = 282 mm; $p < .05$) while no significant difference was found between these latter conditions ($p = .41$). Similarly, the ANOVA

performed on hip displacement revealed a significant main effect of Environment ($F(2,14) = 34.49$; $p < .001$). Post hoc analyses showed that the hip displacement in AquaS (mean = 331 mm) was significantly higher than in Land (mean = 31 mm; $p < .001$) and Aqua (mean: 27 mm; $p < .001$) while no significant difference was found between these latter conditions ($p = .92$).

Overall, these analyses indicate that the postural involvement differed during whole-body reaching movements as a function of the Environment and Target Position. When neutral buoyancy was applied across the limbs underwater by means of a simulated space suit, reaching towards far targets led to smaller trunk bending associated to larger forward displacements of the shoulder and hip, as compared to land and underwater exposure without specific control of buoyancy across the body segments. The following discussion will address the main focal and postural differences previously reported and will propose possible interpretations for these observations.

3.2.5 Discussion

In this study, we investigated the influence of underwater exposure on motor behavior by testing subjects' performance in a whole-body reaching task, compared to a standard land condition. We also questioned the influence of neutral buoyancy and its specific application to body segments, as enabled by the use of a submersible simulated space suit. Analysis of the spatiotemporal characteristics of whole-body reaching movements demonstrated how underwater exposure by itself impacts basic movement features, especially in terms of speed reduction. However, movement kinematics also differed according to the way buoyancy was exerted across body limbs. Remarkably, some parameters reflecting the organization of focal and postural components of whole-body reaching were close to Land observations when neutral buoyancy was not specifically applied to each limb underwater (Aqua Condition). Conversely, when subjects were equipped with the submersible simulated space suit, in which neutral buoyancy was exerted across the body segments (AquaS condition), substantial reorganizations of focal and postural components of the movement were found, resembling those reported in microgravity.

3.2.5.1 Basic influence of underwater exposure on motor behavior

Remarkably, we did not find any significant changes in the reported variables across the successive reaching movements performed underwater, thus suggesting the absence of any significant adaptation taking place during the experiment. Rather, we observed some motor reorganizations which took place at the earliest onset of exposure in Aqua and AquaS. Several hypotheses can be advanced to explain this observation. First, it is possible that the task constraints were not sufficient to yield adaptation along the experiment. Indeed, the subjects immediately succeeded in reaching the intended targets whatever the environment, thus implying no need to change the initial –successful– behavior. Moreover, the participants were all professional divers used to work and move underwater. The amount of experience gained by divers underwater could have been thus detrimental to the occurrence of adaptive effects in the study. However, it must be reminded that none of them had any experience with the submersible simulated space suit. In this latter condition, we could then argue that either the movements performed by the subjects during their installation on the pointing structure or prior expectancies of what it could be to move in a submersible suit favored motor pre-settings for immediate reorganization.

Overall, the substantial decrease of movement speed constitutes the most salient feature of motor reorganization underwater. This was reflected by higher movement duration and lower mean and peak velocity during movement execution, as compared to Land observations. These findings, observed both in Aqua and AquaS, are most likely related to the viscous resistance of the fluid during movement execution (Hoffmann and Chan, 2012). However, we cannot exclude that slowing down could reflect a pre-established strategy to face the anticipated disturbances underwater in order to maintain a given level of performance. Following this, the decrease in movement speed could be viewed as a natural response to the increase of task difficulty (i.e., to an unusual force field), according to Fitts' law (Fitts, 1954; Kerr, 1973, 1978). This hypothesis is supported by higher reaction times in Aqua and AquaS, thus suggesting that not only movement execution but also motor planning is modified underwater. This is consistent with a previous study also reporting an increase of reaction time during discrete reaching movements similar to Fitts' task performed in a pool (Dixon, 1985). As mentioned earlier, movement speed reduction, whether it could partly arise from an active reorganization in

motor planning at the CNS level or from water resistance, could aim at keeping some aspects of motor performance unaffected. In this regard, we noticed a maximal success rate (100%) and similar final accuracy in Land, Aqua and AquaS. As requested, the subjects have thus favored the spatial constraints of the task, even when facing unusual environments. Interestingly, as we will detail in the following part, keeping this high level of accuracy underwater implied more subtle changes in motor behavior, depending on the way buoyancy is applied across the body and the target position to be reached.

3.2.5.2 Underwater motor features when neutral buoyancy is not specifically applied to body limbs

When participants wore only their diving suit with a weight belt and reached towards the far target, the relative length of deceleration phase of arm angular elevation as well as the final trunk flexion were close to those recorded on land. In other words, the motor behavior exhibited in Aqua may also reflect some spatiotemporal characteristics observed on land when considering the focal and postural components of whole-body reaching.

With regard to the focal component, arm elevation exhibited asymmetric bell-shaped velocity profiles (i.e., the relative deceleration duration of upward arm movements being longer that the relative acceleration duration), in line with previous reports on land (Gentili et al., 2007; Gaveau and Papaxanthis, 2011). Interestingly, while this asymmetry increased in Aqua with respect to Land when reaching towards the close target, it did not differ between these two conditions when reaching towards the far target. In other words, as soon as a postural motion was necessary to perform the whole-body reaching task, the relative spatiotemporal organization of the focal kinematics was comparable between Land and Aqua.

With regard to the postural component involved during whole-body reaching, one may hypothesize that a common postural strategy was used in Land and Aqua, which consisted in bending the trunk forward to assist the focal part of the movement (Massion, 1992; Vernazza et al., 1996). Such a posturo-kinetic strategy was also illustrated in our study by a large forward displacement of the shoulder associated to a very small displacement of the hip to reach the far target, both in Land and Aqua. This would favor equilibrium maintenance at the cost of mechanical energy minimization (i.e., higher

absolute work) and joint smoothness maximization (i.e., higher angular jerk). In line with the optimal control theory, the combination of these cost functions (energy/smoothness) has been previously shown to characterize the control of reaching in sitting (Berret et al., 2011) and standing posture (Hilt et al., unpublished results) on land. The replication of this "on land-strategy" underwater, when neutral buoyancy is not specifically applied to body limbs, is also consistent with a study conducted by Massion et al. (1995) who reported a persistence of the terrestrial postural control during movements involving trunk flexion underwater. However, as discussed below, this strategy did not persist underwater when neutral buoyancy was applied across the body segments.

3.2.5.3 Motor reorganizations associated with distributed neutral buoyancy across body limbs

When neutral buoyancy was applied at the level of each body segment by means of a unique submersible simulated space suit, substantial motor reorganizations were noticed regarding focal kinematics and postural strategy. First, arm elevation in AquaS was characterized by a longer relative deceleration phase as compared to Land and Aqua. Neutral buoyancy homogeneously applied to the whole-body segments substantially changed the force field as compared to "raw" underwater exposure with the diving suit only. In AquaS, the use of pre-established internal models for sensorimotor planning and execution, acquired on Earth from past experience, may have become irrelevant (Wolpert and Kawato, 1998; Wolpert and Ghahramani, 2000). Also, to be activated, these representations strongly depend on the initial state of the sensorimotor system which provides useful information to elaborate the upcoming motor plan (Starkes et al., 2002; Flanagan et al., 2006; White et al., 2012). Here, the distributed neutral buoyancy in AquaS deeply modified the effect of gravitational force acting on upper limb joints. Several studies demonstrated that gravity is integrated in motor planning and anticipated in terms of expected sensory states (Berret et al., 2008; Crevecoeur et al., 2009; Gaveau et al., 2011, 2014). We therefore suggest that in AquaS, the uncertainty regarding these novel environmental constraints could disrupt the use of predictive mechanisms based on initial state estimates, as the latter could not be related to any previous experience. Accordingly, this would lead to a greater use of feedback processes (Bringoux et al., 2012; Franklin et al., 2012). Supporting this hypothesis, we found lower peak velocity and increased relative deceleration duration in AquaS, which would allow more time for

sensory feedback control (Chua & Elliott, 1993; Sarlegna et al., 2003; Terrier et al., 2011). Thus, as feedforward predictions could be insufficient or incorrect in this context, the upregulation of feedback gains could help dealing with the unexpected disturbances and maintain movement accuracy (Franklin et al., 2012).

A second main finding relates to the postural reorganization observed in AquaS. Subjects seemed to adopt a new postural strategy illustrated in our study by a smaller trunk flexion than in Land and Aqua to reach the far target. This smaller trunk flexion suggests a whole-body forward displacement which would correspond to the ankle strategy evoked by Nashner and McCollum (1985), though with greater amplitude. In our study, this is supported by larger hip and shoulder forward displacements in AquaS than in Land and Aqua (while no significant difference was observed between these latter conditions). Such a strategy may help reducing the degrees of freedom (Bernstein, 1967) by minimizing the number of 'free-to-move' joints. Moreover, it could also minimize the mechanical energy expenditure and maximize joint smoothness, in line with the optimal control theory (Berret et al., 2011). The combination of these cost functions would thus enable the postural component to support more efficiently the focal part of the reaching movement. According to Hilt et al. (unpublished results), a postural strategy based on whole-body forward displacement reduces the equilibrium safety margin in land. In AquaS however, the neutral buoyancy applied across the whole-body seems to decrease the gravitational constraints and the risk of falling, even when the CoM projection was presumably outside the base of support. Therefore, the postural strategy specifically used in this condition may reflect the interactions between cost functions which led to a tradeoff between efficient reaching and equilibrium maintenance (Hilt et al., 2016).

3.2.5.4 Behavioral similarities between AquaS and microgravity: a perspective of motor transfer?

As compared to Land observations, underwater exposure resulted in a decrease of movement speed which appears to be greater than that usually reported in weightlessness (Berger et al., 1997; Papaxanthis et al., 2005). This observation may be mainly explained by the additional presence of fluid resistance underwater (Hoffmann and Chan, 2012). However, when focusing on the kinematics of arm elevation normalized with respect to movement duration, similar reorganizations could be pointed out between AquaS and

microgravity. Indeed, we previously reported an increase of the normalized deceleration phase of arm elevation in microgravity comparable to that observed here in AquaS (Bringoux et al., 2012). This longer relative deceleration phase would allow for a greater use of feedback corrective processes to compensate for incorrect initial state estimates prior to movement onset. Indeed, the simulation of a gravity-like shoulder torque in weightlessness, by means of elastic bands attached to the forearm, has been found to provide sufficient prior information to reactivate gravity-related internal models and thus restore kinematics and final accuracy of arm reaching (Bringoux et al., 2012).

Casellato et al. (2012) observed that when reaching movements required trunk mobilization in microgravity (whole-body reaching), subjects adopted a new postural strategy illustrated by a whole-body forward displacement towards the target, as in the present study. In Casellato et al. (2012) study, a biomechanical model revealed that this strategy was based on a CoM projection beyond the base of support. Notably, the subjects were not constrained by the gravitational force which would impose a reduction of the displacement of the CoM projection by some compensatory mechanisms. These main postural features led Casellato et al. (2012) to suggest the existence of an "oversimplification" of postural control to perform reaching movements. This would favor the fine control of the focal component during whole-body reaching, ensuring its final accuracy despite the degraded initial state estimates. We here postulate that similar processes were operating underwater when the subjects where immersed in the simulated space suit (AquaS).

The behavioral similarities that could be reported between AquaS and the microgravity environment strongly suggest that the neutral buoyancy, when uniformly exerted across the whole-body, could help reproducing a microgravity-like environment, despite the presence of additional fluid resistance. In the framework of astronauts' training, it could be of value to test whether motor skills learned in this particular immersive environment could be transferred and used during extra-vehicular activities in space. Likely, a fine control of buoyancy across the whole-body may be advantageous to underwater training methods, by providing a more realistic EVA environment. Most importantly, the motor reorganizations observed in AquaS were observed at the early stage of exposure to the novel environmental constraints, and thus may not require

adaptive processes to become functional. The occurrence of such early functional motor reorganizations must however be challenged in tasks involving higher accuracy constraints and tested with less experienced divers.

3.2.6 Conclusion

Although underwater exposure by itself influences some basic features of motor behavior during arm reaching movements as compared to land observations, the present study shows that some focal and postural components of the motor output underwater remain close to standard normogravity behavior when neutral buoyancy is not exerted across whole-body segments. On the contrary, when neutral buoyancy is applied to each body limb, by means of a submersible simulated space suit, subjects tend to produce focal and postural kinematics close to those observed in weightlessness. In other words, the fine control of neutral buoyancy, may improve the quality of the simulation of microgravity environments, thus optimizing astronauts' training before space missions.

3.2.7 Acknowledgements

The authors are grateful to COMEX S.A. for the fruitful partnership, in particular to B. Gardette and M. Fructus. We also wish to thank J-F. Bramard and CAMBULLE Company for technical expertise in video acquisition.

This work benefited from Research Grants (DAR 2013-2015) from the French National Centre for Space Studies (CNES).

Chapitre 4 Réorganisations sensorimotrices des paramètres cinématiques focaux et posturaux pour des gestes d'atteinte fonctionnels corps entier en micropesanteur

4.1 Résumé de l'Expérimentation 2

Dans cette seconde expérimentation, nous avons évalué l'impact de la micropesanteur sur la réalisation de gestes d'atteinte corps entier en les comparant aux observations normogravitaires de l'Expérimentation 1. Pour une comparaison rigoureuse, nous avons testé sept participants sur les huit ayant participé à la précédente étude, en utilisant la même structure de pointage lors d'expositions à la micropesanteur en vols paraboliques.

Nos investigations ont montré qu'en micropesanteur, les participants étaient capables de maintenir la performance des gestes d'atteinte en termes de vitesse et de précision requises par rapport aux données récoltées au sol en normogravité. Néanmoins, ce maintien de la performance était sous-tendu par une réorganisation rapide et profonde du comportement, à la fois sur le plan focal et postural, dès le début de l'expérience. En effet, en micropesanteur, la durée relative de décélération des gestes d'atteinte était significativement plus importante et l'atteinte des cibles lointaines était associée à un plus grand déplacement de l'ensemble du corps vers l'avant.

Cette seconde étude suggère que l'Homme est capable d'abandonner l'organisation comportementale classique observée en normogravité au profit d'une nouvelle organisation focale et posturale nécessaire au maintien de la performance motrice en micropesanteur. Cette réorganisation serait sous-tendue par l'anticipation et l'intégration rapide des effets de l'absence de la gravité sur le geste. De manière intéressante, ces réorganisations sensorimotrices concernent la structure temporelle du mouvement focal et la stratégie posturale, et se rapprochent de celles rapportées en immersion lorsque la flottabilité neutre était appliquée sur chaque segment corporel (cf. Résumé de l'Expérimentation 1). Dans la mesure où ces paramètres cinématiques sont connus pour être des marqueurs de la prise en compte de la gravité dans le geste, nous formulons l'hypothèse que ces similarités comportementales seraient principalement dues

aux caractéristiques d'allègement de l'ensemble du corps reproduites dans ces deux environnements. Des études supplémentaires sont nécessaires pour tester cette hypothèse qui pourrait avoir des conséquences non négligeables pour l'entraînement des astronautes en environnement subaquatique.

4.2 Expérimentation 2 : article publié dans *Frontiers in Physiology* (2017)

Sensorimotor reorganizations of arm kinematics and postural strategy for functional whole-body reaching movements in microgravity

T Macaluso[1], C Bourdin[1], F Buloup[1], M-L Mille[123], P Sainton[1], F Sarlegna[1], J-L Vercher[1], L Bringoux[1]

[1]Aix Marseille Univ, CNRS, ISM, Marseille, France.

[2] UFR STAPS, Université de Toulon, La Garde, France

[3]Department of Physical Therapy and Human Movement Sciences, Northwestern University Medical School, Chicago, USA

4.2.1 Abstract

Understanding the impact of weightlessness on human behavior during the forthcoming long-term space missions is of critical importance, especially when considering the efficiency of goal-directed movements in these unusual environments. Several studies provided a large set of evidence that gravity is taken into account during the planning stage of arm reaching movements to optimally anticipate its consequence upon the moving limbs. However, less is known about sensorimotor changes required to face weightless environments when individuals have to perform fast and accurate goal-directed actions with whole-body displacement. We thus aimed at characterizing kinematic features of whole-body reaching movements in microgravity, involving high spatiotemporal constraints of execution, to question whether and how humans are able to maintain the performance of a functional behavior in the standards of normogravity execution. Seven participants were asked to reach as fast and as accurately as possible visual targets while standing during microgravity episodes in parabolic flight. Small and large targets were presented either close or far from the participants (requiring, in the latter case, additional whole-body displacement). Results reported that participants successfully performed the reaching task with general temporal features of movement

(e.g., movement speed) close to land observations. However, our analyses also demonstrated substantial kinematic changes related to the temporal structure of focal movement and the postural strategy to successfully perform -constrained- whole-body reaching movements in microgravity. These immediate reorganizations are likely achieved by rapidly taking into account the absence of gravity in motor preparation and execution (presumably from cues about body limbs unweighting). Specifically, when compared to normogravity, the arm deceleration phase substantially increased. Furthermore, greater whole-body forward displacements due to smaller trunk flexions occurred when reaching far targets in microgravity. Remarkably, these changes of focal kinematics and postural strategy appear close to those previously reported when participants performed the same task underwater with neutral buoyancy applied to body limbs. Overall, these novel findings reveal that humans are able to maintain the performance of functional goal-directed whole-body actions in weightlessness by successfully managing spatiotemporal constraints of execution in this unusual environment.

Keywords: whole-body reaching; arm kinematics; postural strategy; sensorimotor adaptation; microgravity; parabolic flight; weightlessness.

4.2.2 Introduction

On Earth, humans' motor behavior takes place within the ubiquitous gravitational force field. Several previous work already reported that the gravity direction and intensity are taken into account for motor execution, both on focal and postural components. For instance, regarding vertical arm movements, kinematic differences have been revealed between upward and downward movements (i.e., executed against or towards the direction of gravity). Particularly for upward arm movements, the relative deceleration duration was shown to be longer than the relative acceleration duration, while the opposite was observed for downward arm movements (Papaxanthis et al., 1998a; Papaxanthis et al., 2003). Such asymmetric bell-shaped velocity profiles would allow humans to take advantage of mechanical effects of gravity torque on the limb by passively decelerating/accelerating upward/downward movements (Gaveau et al., 2014). This assumption is supported by the analysis of muscle activation patterns during vertical arm movements (Papaxanthis et al., 2003) and the removal of this specific asymmetry for

horizontal movements wherein the gravitational torques did not vary (Gentili et al., 2007; Le Seac'h and McIntyre, 2007). Furthermore, these direction-dependent kinematic asymmetries appeared early in movement execution suggesting that the gravity effects could be anticipated and integrated into motor planning (Gaveau and Papaxanthis, 2011). Noticeably, the focal part of the movement investigated by these previous work is executed within a postural context, which was also subject to the influence of gravity. On Earth, body posture has to deal with the gravitational force to avoid falling. Indeed, humans would try to actively maintain the vertical projection of the center of mass (CoM) inside the support surface (Massion, 1992, 2004; Vernazza et al. 1996). Thus, trunk bending or upper limb movements may act as internal sources of disturbance to equilibrium. To prevent both substantial CoM displacement and falling, compensatory displacements of hip and knee usually occur (Babinski, 1899; Crenna et al., 1987; Horak, 2006; Massion, 1992).

Overall, studies mentioned above clearly demonstrated that the gravitational force plays an important role into the motor planning and execution on Earth. More precisely, the velocity profiles of arm movements and the postural strategy seem to be relevant gravity-dependent kinematic markers of human motor behavior. What happens however when gravity is removed? Understanding the impact of weightlessness on human behavior is of critical importance for keeping efficient sensorimotor behavior during the forthcoming long-term space missions. Parabolic and space flights contexts are privileged by researchers to investigate the effects of microgravity exposure on motor control. Previous studies focusing on arm movements revealed that final accuracy decreased in microgravity as compared to normogravity observations (Bock et al., 1992; Fisk et al., 1993; Watt, 1997; Carriot et al., 2004; Bringoux et al., 2012) which is consistent with works on pointing movements into a new force field (Lackner and Dizio, 1994; Shadmehr and Mussa-Ivaldi, 1994; Goodbody and Wolpert, 1998; Bourdin et al., 2001, 2006; Lefumat et al., 2015). However, the way microgravity exposure impacts kinematic features remains unclear. Indeed, some authors observed a reduction of movement speed (Ross, 1991; Berger et al., 1997; Mechtcheriakov et al., 2002; Carriot et al., 2004; Crevecoeur et al., 2010) whereas others reported no significant changes as compared to normogravity (Papaxanthis et al., 2005; Bringoux et al., 2012; Gaveau et al., 2016). More interestingly, contrasting findings have been also reported concerning gravity-dependent

kinematic markers based on the temporal organization of focal movement and postural behavior. Indeed, some studies of arm vertical movements performed during parabolic flights showed either a progressive disappearance of asymmetric velocity profiles (Papaxanthis et al., 2005; Gaveau et al., 2016) or conversely an increase of the relative deceleration duration (Bringoux et al., 2012) with respect to normogravity. Regarding postural control in microgravity, most previous work demonstrated the persistence of a terrestrial strategy by stabilizing the CoM displacements during internal disturbance, such as trunk bending or arm and leg raising (Mouchnino et al., 1996; Massion et al., 1993, 1997; Vernazza-Martin et al. 2000). However, during long-term exposure, Pedrocchi et al. (2002, 2005) reported significant shifts of CoM towards the moving leg on a same lateral lower limb raising task.

In these previous experiments, it should be noted that the focal and postural parts of movement were separately investigated, although both components are known to largely interact during functional motor behavior. Only few works have studied goal-directed whole-body reaching movements in microgravity and contradictory findings were reported. On the one hand, Patron et al. (2005) reported a decrease of the relative deceleration duration of arm movement associated to a stabilized CoM displacement in microgravity. On the other hand, Casellato et al. (2012) reported an invariance of the asymmetry of the hand velocity profile as compared to normogravity data, associated to a vertical CoM projection beyond the base of support. These discrepant findings may partly originate from inter-individual variability, as Casellato et al. (2016) recently observed different and highly variable behaviors regarding CoM stabilization on three astronauts onboard the ISS (long-term exposure). Most importantly, task-related concerns, especially target location, body limbs displacements and movement speed, could also explain these contradictory results. For instance, Patron et al. (2005) investigated postural influences on a reaching task towards targets close to the participant's feet with or without speed instructions, while Casellato et al. (2012) asked the participants to perform unconstrained forward hand movements towards targets located beyond arm's length. However, to the best of our knowledge, we are not aware of any study which has investigated goal-directed whole-body reaching movements requiring to be performed as fast and as accurate as possible in microgravity.

The present study thus aimed at characterizing kinematic features of goal-directed whole-body reaching movements in microgravity, involving high spatiotemporal constraints of execution, by comparing them to normogravity observations. The spatial requirements were defined in terms of target location and size, while the temporal requirements referred to the necessity of performing the movements as fast as possible within the accuracy constraints. To that aim, close versus far external visual targets were presented during microgravity episodes in parabolic flight. To reach far targets, additional whole-body displacement was required. For both targets, two different sizes of target area were presented. As indicated by studies mentioned above, task requirements must be accounted for when considering the impact of microgravity on motor behavior. Thus, the high spatiotemporal constraints of execution in the present study constitute a novel approach allowing us to investigate whole-body reaching movements through a more functional behavior in weightless environments, close to those performed by astronauts during their space missions. In other words, we question whether and how humans are able to maintain the performance of a functional behavior in the standards of normogravity execution. We predicted substantial changes of gravity-dependent kinematic markers reflecting the specific reorganizations of focal and postural components in microgravity as compared to normogravity.

4.2.3 Material and Methods

4.2.3.1 Participants

Seven right-handed (3 women and 4 men, mean age = 39 ± 6.9 years) participated in the experiment on a voluntary basis. They had no prior experience of microgravity exposure. As the present study is part of a scientific program studying human motor behavior in different force fields, participants were previously tested in normogravity and underwater for the same task as reported in Macaluso et al. (2016). None of the participants suffered from neuromuscular or sensory impairments, as confirmed by a medical examination prior to the experiment. Vision was normal or corrected by lenses. Before microgravity exposure, the participants received comfort medication (scopolamine) to avoid motion sickness. It has been demonstrated that its use for parabolic flights did not induce neuromuscular side-effects on sensorimotor control (Ritzmann et al., 2016a). All the participants were naive as to the specific purpose of the

experiment, which was authorized by the ANSM (French National Agency for Biomedical Security) and approved by the Committee for the Protection of Persons concerned (CPP). The participants gave their signed informed consent prior to the study in accordance with the Helsinki Convention.

4.2.3.2 Experimental setup

Circular targets were presented in front of participants standing upright and maintained to the ground structure by means of foot-straps (*Figure 4.1.A*). They had to press their right index finger on the start push-button positioned alongside their body. The height of the start push-button was adjusted to each participant's height for initial posture standardization. Circular targets were oriented along the frontal plane and were positioned relative to participants' anthropometric features. Close targets were located at shoulder's height (i.e., the height of the target center corresponded to the horizontal projection of the height of the acromioclavicular joint in the sagittal plane) at a distance corresponding to arm length, allowing the participants to reach these targets without trunk displacement. Far targets were located 25 cm away and 20 cm below the close targets: in that case, participants had to perform additional trunk displacement to reach these targets *Figure 4.1.B*). For both target locations, the diameter was also manipulated through Light-Emitting Diodes (LEDs) equally distributed to define two target sizes: Small targets 4 cm or Large targets 10 cm (*Figure 4.1.C*). Therefore in this experiment, combining location and size corresponded to the presentation of four targets: **CS** (Close – Small), **CL** (Close – Large), **FS** (Close – Small), **FL** (Far – Large). Switching targets on and off were achieved by a homemade software (Docometre©) piloting a real-time acquisition/control system running at 10 kHz (ADwin-Gold©, Jäger, Lorsch, Germany).

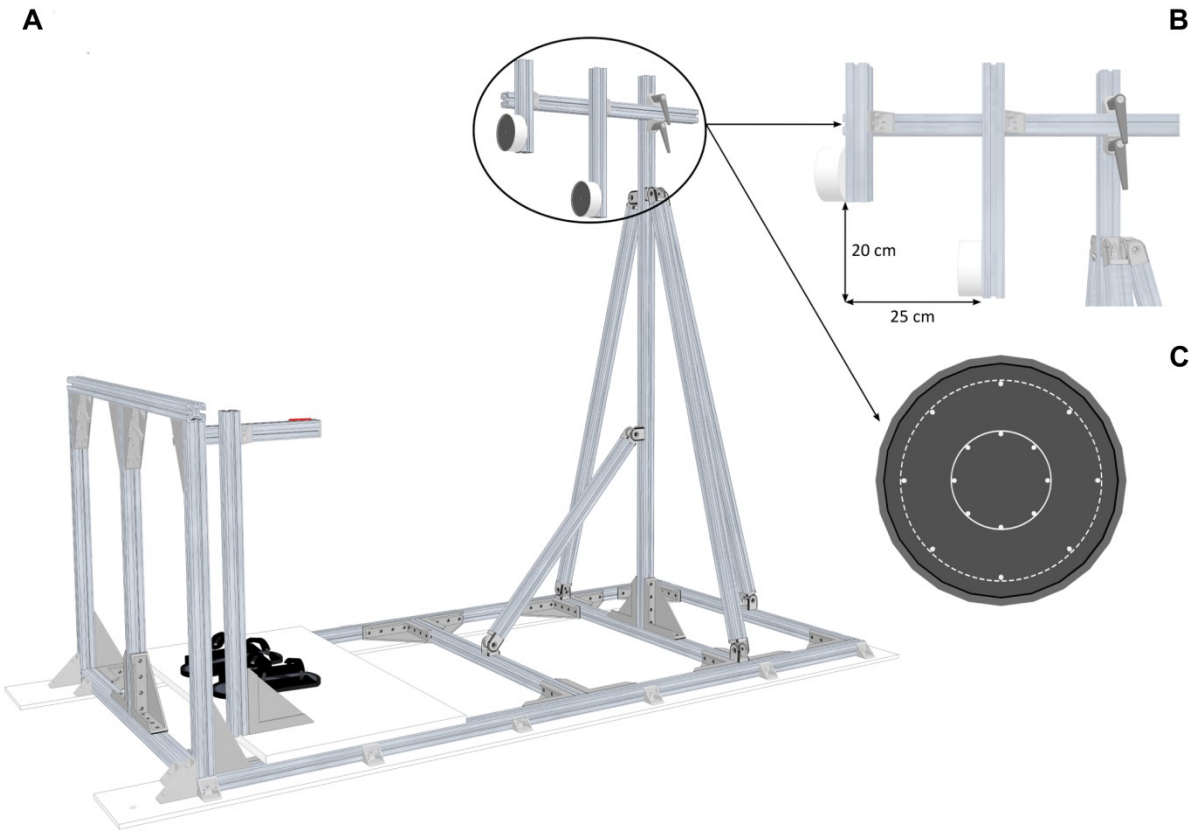


Figure 4.1. Experimental setup. **(A)** Global view of the pointing structure including targets, start push-button and footstraps. **(B)** Side view of the targets which illustrates the position of the Far targets relative to the Close targets. **(C)** Front view of the two target sizes: the solid line area represents the Small targets (Ø 4 cm) and the dotted line area represents the Large targets (Ø 10 cm).

Markers were positioned onto the participants' index, shoulder and hip. Markers position was recorded i) in normogravity with a video motion capture system (LED-type markers) composed of three cameras sampled at 60Hz (resolution: 848×480 pixels); ii) in microgravity by an optical motion capture system (infra-red active markers) at 200Hz (Codamotion CXS and Active CodaHub, Charnwood Dynamics Ltd, Leicestershire, UK). Importantly, both acquisition systems yielded a similar accuracy in the definition of markers' position. Indeed, the data acquired in NormoG by the video motion capture system were processed using Direct Linear Transformation (Abdel-Aziz and Karara, 1971), to reach the accuracy level of the optical motion capture system used in MicroG (i.e., millimeter order). Moreover, according to the sampling theorem (Shannon, 1949), the sampling rates used in both environments are known to be sufficient to capture the whole range of velocities associated to biological motion, including fast reaching movements (Song & Godøy, 2016).

4.2.3.3 Procedure

All participants were exposed to two environments: first in normogravity ("NormoG") before the parabolic flight campaign, then in microgravity ("MicroG"). The MicroG environment was achieved in the A-310 ZERO-G aircraft chartered by the French Centre National d'Etudes Spatiales (CNES) and Novespace for parabolic flight studies, during the campaign #125, including 3 days of flight. For each flight, the aircraft ran a sequence of 30 parabolas. Parabolic maneuver was composed of three distinct phases: 24 seconds of hypergravity (1.8 g, pull-up phase) followed by 22 seconds of microgravity (0 g) before a second period of 22 seconds of hypergravity (1.8 g, pull-out phase). Each parabola was separated by one minute of normogravity (1 g, steady flight phase).

Positions of the start push-button and the targets were adjusted for each participant, then an initial calibration of targets was performed along the Z vertical axis (i.e., defining positions relative to arm movement elevation). Before each trial, participants had to stand upright, the arms outstretched along the body, and the right index pressing the start push-button. When one of the targets was illuminated, participants were asked to perform a reaching movement towards the target while keeping the arm outstretched. Reaching movements had to be performed as fast as possible while primarily respecting accuracy constraints related to the target area. Each trial was validated when the index fingertip reached the target. The final position had to be maintained until target extinction (3 seconds after movement onset) which prompted the participants to return to the starting position.

Participants performed 10 pointing movements towards each of the four targets for a total of 40 trials per experimental session in each environment. In the MicroG environment, these 40 trials were presented during 10 successive parabolas for each participant, thus including four trials per parabola. The targets were presented in a pseudorandom order, which was counterbalanced between the participants. Each session included three specific blocks of four trials in which the order of target presentation was the same. These blocks were presented in the initial, middle and final part of the session (corresponding to the 1st, 5th and 10th parabola in MicroG) to assess the potential evolution of motor performance during each session, which lasted about 25 minutes.

4.2.3.4 Data processing

Data presented below describe behavioral features of reaching movements in the sagittal plane and some of them are detailed in Macaluso et al. (2016). First, we analyzed the fingertip trajectory, success rate (index fingertip within a given target area), index final deviation from target center, reaction time (RT), movement duration (MD) and mean tangential velocity ($Vmean_{endpoint}$). The index final deviation was measured as the mean absolute distance of the final position of the index fingertip relative to the target center along the Z vertical axis. For each trial, the time elapsed between target illumination and the release of the start push-button by the participants defined RT. Index position in the sagittal plane was filtered (digital second-order dual-pass Butterworth filter; cutoff frequency 6 Hz in NormoG and 10 Hz in MicroG) and differentiated to obtain the endpoint tangential velocity in $m.s^{-1}$. Regarding the different sampling rates of acquisition systems used in both environments, we found that the cutoff frequencies mentioned above were the most suitable to reflect the raw data in normo and microgravity. The movement onset was defined as the time when the index tangential velocity reached 1.5% of its peak. Conversely, movement end was defined when the tangential velocity dropped below 1.5% of its peak.

The focal component of whole-body reaching movements was analyzed by considering the arm angular elevation over time (i.e., angle evolution of the extended arm around the shoulder with respect to its initial orientation). Arm angular elevation was computed from the index and shoulder XZ raw data, filtered (digital second-order dual-pass Butterworth filter; cutoff frequency 6 Hz in NormoG and 10 Hz in MicroG) and differentiated to obtain the arm angular velocity profile. From this velocity profile, the peak velocity (PV_{ang} in $deg.s^{-1}$) and the relative angular deceleration duration (rDD_{ang}, defined as the duration between PV_{ang} and movement end, expressed in % of movement duration to facilitate comparison between both environments) were extracted. Arm angular velocity profile was also differentiated to obtain arm angular acceleration profile, informing on early changes in motor execution which may give an insight upon the planning stage of focal movement. From this acceleration profile, peak acceleration (PA_{ang} in $deg.s^{-2}$) and time to peak acceleration (TPA_{ang} expressed in ms to precisely estimate the occurrence of motor changes) were extracted.

In parallel, the postural component involved in the whole-body reaching movements (particularly to reach the far target) was analyzed by considering trunk displacement. This latter was illustrated by the final angular position of trunk (hip-shoulder segment) relative to vertical ($\beta_f$trunk: trunk flexion in deg) at arm movement end, and by the forward displacement of participants' shoulder and hip (translation along the horizontal plane in mm). Shoulder and hip movement onset / end in the sagittal plane were defined as the time when the tangential velocity respectively reached / dropped below 1.5% of its peak.

Statistical analyses were based on mean comparisons. Repeated-measures analyses of variance (ANOVAs) were performed to compare the means of kinematic parameters mentioned above after having ensured that the assumption of normality was not violated (Kolmogorov-Smirnov test). Newman-Keuls tests were used for post-hoc analyses and the significance threshold was set at .05 for all statistical tests.

4.2.4 Results

4.2.4.1 Potential learning effects

We conducted prior analyses to investigate the potential learning effects during a single session (40 trials). Repeated-measures ANOVAs including 2 Environment (NormoG, MicroG) × 2 Target Location (Close, Far) × 2 Target Size (Small, Large) × 3 Block (Initial, Middle, Final) were initially performed on all the selected parameters of the study. The results did not show any significant main effect of Block or any interaction with the other factors ($p > .05$). To specifically exclude the presence of any adaptive processes in MicroG environment, we conducted complementary analyses comparing a specific set of trials occurring during the 1st, 5th and 10th parabola (see *Material and Methods*). Repeated-measures ANOVAs including 3 Parabola (1st, 5th, 10th parabola) x 4 Target Presentation (CS, CL, FS, FL) did not reveal any significant main effect of Parabola or any interaction with the other factor on all the selected parameters ($p > .05$). Thus, the reported values did not significantly change throughout the experiment.

4.2.4.2 Upper-limb displacement

First of all, we investigated arm movement towards the targets in each environment. Figure 4.2 illustrates mean endpoint trajectories (i.e., index fingertip) in the sagittal plane observed for a typical participant when reaching close and far targets. It shows that spatial characteristics of endpoint motion were impacted by the microgravity environment.

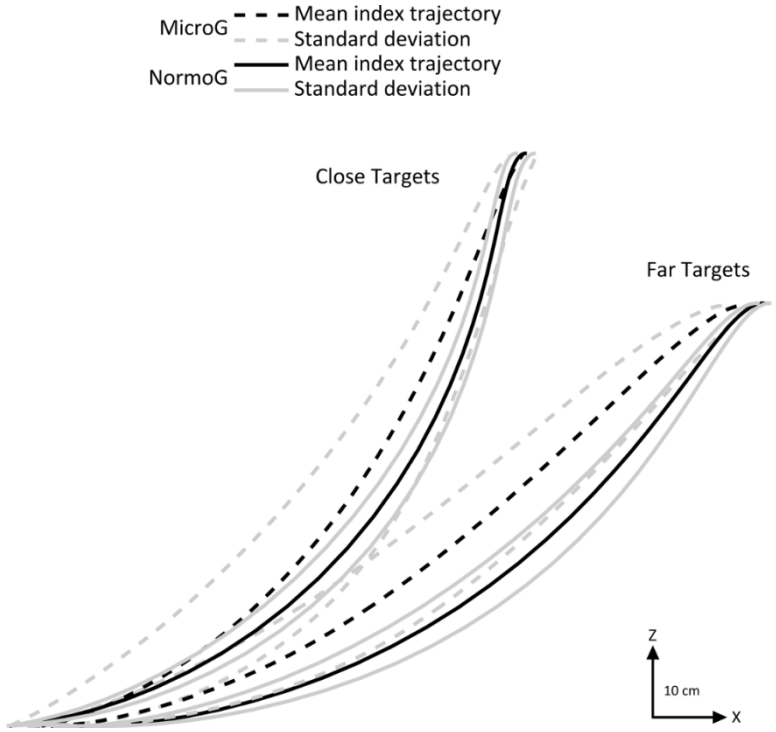


Figure 4.2. Representative mean endpoint trajectories (black lines) for a typical subject in the sagittal plane in MicroG (dotted line), and NormoG (solid line) for the Close and Far targets. Grey lines represent the positive and negative standard deviations of the mean index trajectories.

4.2.4.2.1 Success rate and index final deviation

Overall, participants successfully performed the task. Indeed, success rate was 100% in NormoG and 95.42 ± 8.99 % in MicroG. In this latter environment, only the Small targets were sometimes missed (CS and FS). The ANOVA performed on success rate revealed no significant main effect of the experimental conditions (Environment: $p = .06$; Target Location: $p = .39$; Target Size: $p = .06$) and no significant interaction between these factors (Environment × Target Location: $p = .39$; Environment × Target Size: $p = .06$; Target Location × Target Size: $p = .39$). Moreover, the ANOVA conducted on the index final deviation yielded no main effect of the experimental conditions (Environment:

p = .10; Target Location: p = .97; Target Size: p = .06) but showed a significant interaction between Environment × Target Size ($F(1,6) = 8.49$; $p < .05$). While no significant difference appeared between both environments when reaching Small targets ($p > .05$), the mean distance between the final position of the index and the target center when reaching Large targets was significantly higher in MicroG as compared to NormoG (13.04 ± 6.07 mm vs. 7.41 ± 2.96 mm; $p < .01$). No significant interaction between the other factors was revealed (Environment × Target Location: p = .69; Target Location × Target Size: p = .32).

4.2.4.2.2 Reaction time (RT)

The ANOVA performed on RT (mean = 326 ± 70 ms) revealed no significant main effect of the experimental conditions (Environment: p = .48; Target Location: p = .23; Target Size: p = .43) and no significant interaction between these factors (Environment × Target Location: p = .19; Environment × Target Size: p = .23; Target Location × Target Size: p = .52).

4.2.4.2.3 Movement duration (MD) and mean tangential velocity ($Vmean_{endpoint}$)

The ANOVA conducted on MD only yielded a significant main effect of Target Location ($F(1,6) = 166.21$; $p < .001$); MD was longer when reaching Far targets (0.73 ± 0.17 s) as compared to Close targets (0.58 ± 0.16 s). No other significant main effect or interaction was found with regard to the other factors (Environment: p = .07; Target Size: p = .11; Environment × Target Location: p = .35; Environment × Target Size: p = .26; Target Location × Target Size: p = .59).

The ANOVA conducted on $Vmean_{endpoint}$ revealed significant main effects of Target Location ($F(1,6) = 24.05$; $p < .01$) and Target Size ($F(1,6) = 11.30$; $p < .05$). $Vmean_{endpoint}$ was higher when reaching Close targets (1.94 ± 0.39 $m.s^{-1}$ vs. 1.66 ± 0.31 $m.s^{-1}$, respectively for Close and Far targets). $Vmean_{endpoint}$ was also higher when reaching Large targets (1.83 ± 0.39 $m.s^{-1}$ vs. 1.76 ± 0.37 m.s-1, respectively for Large and Small targets). No other significant main effect or interaction was found with regard to the other factors (Environment: p = .52; Environment × Target Location: p = .14; Environment × Target Size: p = .76; Target Location × Target Size: p = .91).

To sum up, microgravity did not significantly affect the performance of whole-body reaching movements without substantially disrupting the general temporal outputs of endpoint displacement and the success rate. Then, we investigated the temporal organization of the focal component illustrated by the arm angular elevation over time.

4.2.4.2.4 Temporal organization of arm angular elevation

Figure 4.3.A illustrates mean arm angular velocity profiles for a typical participant when reaching Close and Far targets in each environment. It shows that the MicroG environment impacts the temporal structure of the velocity profile (reflected by the analysis of rDD_{ang}, see below 4.2.4.2.4.1) without substantially changing its amplitude. As reported below, this modulation could derive from changes of the temporal structure and amplitude of the acceleration profile (as suggested by the analysis of TPA_{ang} and PA_{ang}, see below 4.2.4.2.4.2).

4.2.4.2.4.1 Velocity profile: peak angular velocity (PV_{ang}) and relative angular deceleration duration (rDDang)

The ANOVA conducted on PV_{ang} only revealed a significant main effect of Target Location ($F(1,6) = 58.74$; $p < .001$). PV_{ang} was higher when reaching Close targets (397.98 ± 68.77 deg.s^{-1}) as compared to Far targets (327.55 ± 48.39 deg.s^{-1}). No other significant main effect or interaction was found with regard to the other factors (Environment: $p = .29$; Environment × Target Location: $p = .08$; Environment × Target Size: $p = .73$; Target Location × Target Size: $p = .51$).

The ANOVA conducted on rDD_{ang} revealed significant main effects of Environment ($F(1,6) = 48.54$; $p < .001$), Target Location ($F(1,6) = 20.91$; $p < .01$) and Target Size ($F(1,6) = 7.38$; $p < .05$). Importantly, rDD_{ang} was substantially higher in MicroG as compared to NormoG (*Figure 4.3.B*). Overall, rDD_{ang} was higher when reaching Far targets (69.65 ± 7.69 %MD vs. 60.80 ± 7.63 %MD, respectively for Far and Close targets) and Small targets too (65.63 ± 9.05 %MD vs. 64.83 ± 8.71 %MD, respectively for Small and Large targets). No significant interaction was found between these factors (Environment × Target Location: $p = .22$; Environment × Target Size: $p = .54$; Target Location × Target Size: $p = .44$).

4.2.4.2.4.2 Acceleration profile: peak angular acceleration (PA_{ang}) and time to peak angular acceleration (TPA_{ang})

The ANOVA performed on PA_{ang} revealed significant main effects of Environment ($F(1,6) = 9.30$; $p < .05$) and Target Location ($F(1,6) = 73.70$; $p < .001$). PA_{ang} was higher in MicroG than NormoG (*Figure 4.3.C*) and also higher when reaching Close targets (3661.18 ± 1332.30 $deg.s^{-2}$) as compared to Far targets (3175.85 ± 1265.36 $deg.s^{-2}$). No other significant main effect or interaction was found with regard to the other factors (Target Size: $p = .54$; Environment × Target Location: $p = .23$; Environment × Target Size: $p = .99$; Target Location × Target Size: $p = .98$).

The ANOVA conducted on TPA_{ang} also yielded significant main effects of Environment ($F(1,6) = 7.43$; $p < .05$) and Target Location ($F(1,6) = 8.92$; $p < .05$). Importantly, TPA_{ang} was lower in MicroG than in NormoG (*Figure 4.3.D*) and also lower when reaching Far targets (54 ± 18 ms) as compared to Close targets (62 ± 20 ms). No other significant main effect or interaction was found with regard to the other factors (Target Size: $p = .06$; Environment × Target Location: $p = .92$; Environment × Target Size: $p = .42$; Target Location × Target Size: $p = .95$).

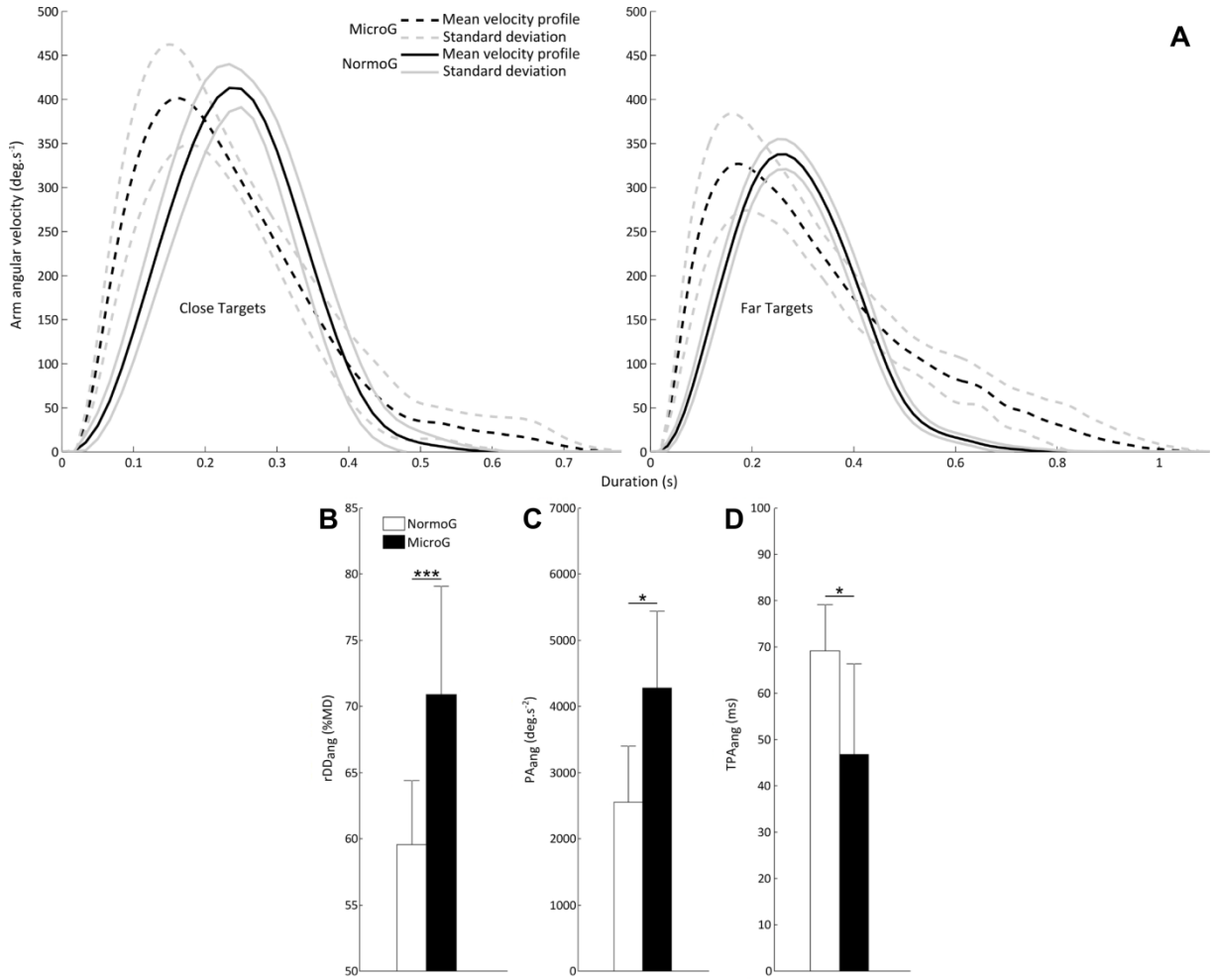


Figure 4.3. (A) Representative mean arm angular velocity profiles for a typical subject in MicroG (dotted line) and NormoG (solid line) for the Close and Far targets. Grey lines represent the positive and negative standard deviations of the mean arm angular velocities. **(B)** Mean relative angular deceleration duration (rDD_{ang}) as a function of Environment. **(C)** Mean peak angular acceleration (PA_{ang}) and **(D)** Mean time to peak angular acceleration (TPA_{ang}) as a function of Environment. Error bars represent standard deviation of the mean. ***p < .001; *p < .05.

In summary, microgravity exposure influenced the temporal structure of arm angular elevation by decreasing the time to peak acceleration, thus leading to an increase of the relative deceleration duration as compared to NormoG. These modifications did not affect the maximal velocity of arm elevation in MicroG as compared to NormoG, presumably because of a higher maximal acceleration reached earlier during movement execution. The next part will focus on the postural component involved in whole-body reaching movements, particularly when reaching Far targets.

4.2.4.3 Trunk displacement

4.2.4.3.1 Final angular position of trunk relative to vertical ($\beta_f$trunk)

The ANOVA performed on $\beta_f$trunk revealed a main effect of Target Location ($F(1,6) = 264.09$; $p < .001$) and a significant interaction between Environment × Target Location ($F(1,6) = 24.74$; $p < .01$). Interestingly, while no significant difference appeared between both environments when reaching Close targets ($p > .05$), mean $\beta_f$trunk was significantly lower when reaching Far targets in MicroG as compared to NormoG ($p < .001$; *Figure 4.4*).

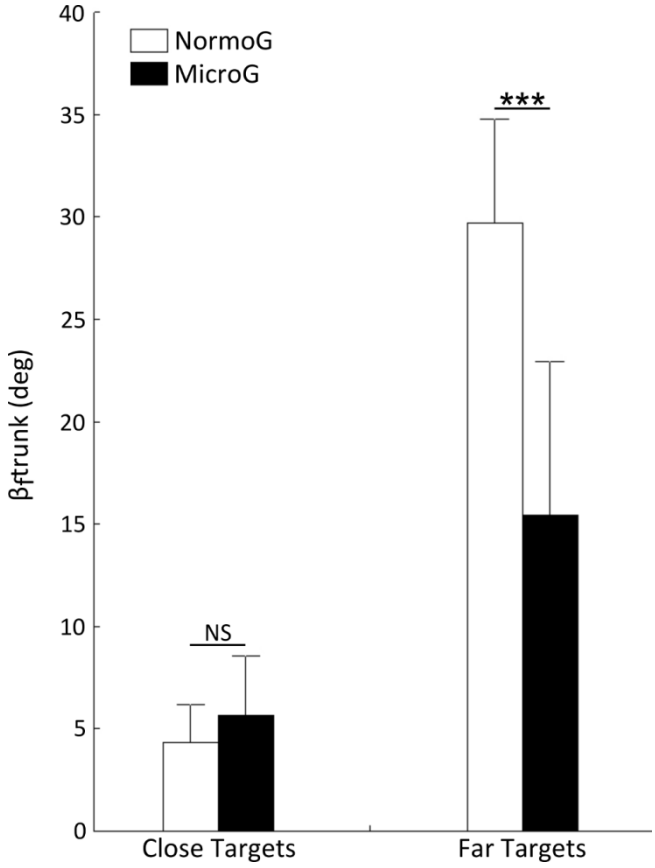


Figure 4.4. Mean final angular position of trunk relative to vertical ($\beta_f$trunk) as a function of Environment and Target Location. Error bars represent standard deviation of the mean. ***p < .001; NS: non-significant difference.

4.2.4.3.2 Shoulder and hip forward displacement

Unsurprisingly in both environments, no noticeable forward translation was detected for shoulder and hip when reaching Close targets (located at participants' arm length, see *Material and Methods*). Therefore, we subsequently led our analysis on the shoulder and hip forward displacement occurring when reaching Far targets.

The ANOVA conducted on shoulder displacement yielded a significant main effect of Environment ($F(1,6) = 183.78$; $p < .001$). Shoulder displacement in MicroG (448.28 ± 25.37 mm) was significantly higher than in NormoG (285.54 ± 36.18 mm). The ANOVA performed on hip displacement revealed significant main effects of Environment ($F(1,6) = 20.94$; $p < .01$) with higher displacement in MicroG (185 ± 84.28 mm) as compared to NormoG (38.68 ± 39.49 mm). The ANOVA also revealed a main effect of Target Size ($F(1,6) = 9.09$; $p < .05$) and a significant interaction between Environment × Target Size ($F(1,6) = 7.34$; $p < .05$). While no significant difference appeared between Small and Large targets in NormoG, mean hip displacement in MicroG was higher when reaching Large target (191.66 ± 86.15 mm) as compared to Small target (178.50 ± 88.70 mm).

Overall, these analyses highlight that the postural component varied during whole-body reaching movements mainly as a function of the Environment and Target Location. In MicroG, reaching Far targets involved smaller trunk bending associated to larger forward displacements of the shoulder and hip, as compared to NormoG. In the next section, we will discuss the main focal and postural features reported above and will propose possible interpretations for these observations.

4.2.5 Discussion

The present study aimed at characterizing kinematic features of goal-directed whole-body reaching movements in microgravity involving high spatiotemporal constraints of execution, with respect to normogravity observations. Our original experimental design enabled us to investigate reaching movements performed as fast as possible towards targets of different sizes and locations in both environments. Our data revealed stabilized motor features throughout microgravity exposure. While some of them are associated to the preservation of general temporal outputs with respect to land observations (e.g., movement speed), we found substantial changes in gravity-dependent kinematic markers reflecting the reorganization of focal and postural components. These points will be developed in the following sections.

4.2.5.1 Prompt reorganization of motor behavior in microgravity

Although the participants never experienced microgravity exposure before the present experiment, we did not find any significant evolution in the reported variables

across the successive trials. Thus, we failed to show the presence of sensorimotor adaptation during the experiment which would indeed have led to more progressive changes across the repetition of reaching movements (Lackner and Dizio, 1994; Shadmehr and Mussa-Ivaldi, 1994). Rather, we observed a prompt reorganization of some movement features (see section *4.2.5.3*) which took place at the earliest onset of exposure. From previous work conducted in parabolic flights, the occurrence of adaptive processes on reaching movements is not clear. Indeed, some studies reported slow progressive changes of kinematics across parabolas (Papaxanthis et al., 2005; Gaveau et al., 2016) whereas others observed rapid behavioral stabilization or no significant change during exposure (Patron et al., 2005; Bringoux et al., 2012; Casellato et al., 2012). In our study, one hypothesis related to the parabolic flight context can be advanced to explain this immediate stabilization of motor behavior. Before the 30 parabolas achieved for experimental acquisition, the aircraft performed one parabola to allow participants discover the parabolic maneuver. Moreover, since 3 participants were tested during each flight (see *Material and Methods*), 2 of them had even more time to experience microgravity exposure. Although we ensured that no reaching movements were performed by the participants out of the experiment, this preliminary although short exposure before data acquisition would enable the participants to develop prior expectancies about how it feels to move in these novel environments. Moreover, microgravity episodes of parabolic flights induced a global modification of the force field applied to the whole-body before initiating each trial. Thus in this context, the participants accessed the new dynamic properties of the environment prior to movement onset (Barbiero et al., 2017) which might be sufficient to rapidly update their internal model for sensorimotor planning and execution, hence leading to an immediate motor reorganization (Wolpert and Kawato, 1998; Wolpert and Ghahramani, 2000). It has been shown indeed that the initial state of the sensorimotor system is primarily used to adjust the internal representations necessary to perform upcoming movements (Starkes et al., 2002; Flanagan et al., 2006; White et al., 2012, Rousseau et al., 2016). Here, the limb proprioception could contribute to detect the gravity release at the level of muscles and joints, through muscle spindles and Golgi tendon organs identified as load receptors related to gravity force field (Dietz et al., 1992). The following sections aim at discussing the stabilized motor features observed in microgravity for whole-body reaching.

4.2.5.2 Preservation of functional reaching movements within normogravity standards

The high spatiotemporal constraints of execution in the present study enabled us to investigate functional whole-body reaching movements in microgravity. In this line, our data did not reveal any significant difference between MicroG and NormoG environments in terms of movement duration, mean and peak velocity during movement execution. The absence of effect of the environment on these variables may reflect a tendency to keep the average movement speed in the range of normogravity experience. To that aim, the participants may have reduced the safety margin related to the final reaching accuracy in microgravity. Indeed, while the preservation of movement speed was not detrimental to reaching performance (i.e., the high success rate observed in MicroG, > 95 %, was not significantly different from NormoG), the distance between the endpoint final position and the target center was significantly higher in MicroG when reaching large targets. Thus in this task, the participants tended to maintain speed over accuracy margin (Woodworth, 1899) for a still successful performance without gravity. Keeping the average speed and reaching performance within normogravity standards were though not at the expense of movement preparation duration, since the reaction time remained also unaffected by the environment. Hence, alleviating gravity before movement execution did not impact the time allocated for motor planning. Nevertheless, we will detail in the following parts some evidence for substantial qualitative reorganizations, notably in focal and postural components of the reaching movement, which helped maintain the functionality of motor behavior in microgravity.

4.2.5.3 Microgravity is accounted for into the planning of focal movement

On Earth, kinematics of arm movement elevation has been well described in terms of asymmetric bell-shaped velocity profiles (Papaxanthis et al., 1998a; Gentili et al., 2007). Classically, the relative deceleration duration appears longer than the relative acceleration duration, suggesting that gravity is accounted for during motor planning to act as an assistive force for decelerating upward movements (Papaxanthis et al., 2003; Gaveau and Papaxanthis, 2011). The way gravity is integrated into motor planning has been recently formalized by a Minimum Smooth-Effort model (Gaveau et al., 2016), in

line with the optimal control theory minimizing absolute work and jerk (Berret et al., 2011; Gaveau et al., 2014).

In our experiment, the substantial increase of the relative deceleration duration in MicroG constitutes the most salient feature of motor reorganization concerning the focal part of the reaching movement. The asymmetry was thus notably amplified in microgravity without changing the amplitude of peak velocity. Such reorganization, consistent across subjects as shown in the Supplementary Figure 4.1.A, appears as a direct consequence of an earlier peak acceleration observed during motor execution (~47 ms). Recent work established that the shortest feedback-based corrections of EMG (electromyographic) patterns during arm reaching occur at ~60 ms when considering a limb disturbance with no changes of target location (Scott, 2016 for a review). We therefore hypothesize that the kinematic changes promptly observed in microgravity following arm movement onset are based on feedforward control mechanisms, directly expressed in the motor intention (Gaveau and Papaxanthis, 2011). In other words, we argue that the CNS could predict the effect of gravity release on the moving segments and could subsequently integrate the novel dynamics associated to a weightless environment into motor planning. As there is no external force to help braking upward movements in microgravity (neglecting the air friction forces), the participants had to actively counteract the inertial force of their moving limbs, presumably by increasing the antagonist muscle activations (Bonnard et al., 1997). In this context, a longer deceleration phase may reflect a greater use of feedback processes (Chua and Elliott, 1993; Sarlegna et al., 2003; Terrier et al., 2011). This greater retroactive control would enable the participants to better manage the speed reduction of their reaching movements, especially when approaching the target, to maintain final accuracy. Increased asymmetry between acceleration and deceleration phases was also reported when removing gravitational shoulder torque before arm movement onset (Rousseau et al., 2016) and with additional loads placed on the arm (Gaveau et al., 2011). Such reorganization in kinematics may thus illustrate a cautious strategy accounting for force/inertia uncertainties in unusual context. In this line, previous studies demonstrated that the lack of information prior to movement onset strongly affects motor planning (Bringoux et al., 2012; Rousseau et al., 2016), presumably to face unexpected or erroneous sensorimotor estimates during subsequent movement execution in unfamiliar environments (Brooks et al., 2015).

Contradictory with the present findings, some other studies reported a progressive disappearance of asymmetric velocity profiles in microgravity (Papaxanthis et al., 2005; Gaveau et al., 2016). Unlike our experiment, movement accuracy was not a primary constraint in these previous work where the braking phase of arm movements was not crucial during motor execution to correctly perform the task. Alternatively, when the participants had to perform reaching movements "as accurately as possible" in microgravity, Bringoux et al. (2012) also observed a longer deceleration phase as compared to normogravity exposure. Interestingly in our study, such reorganization of motor planning for arm reaching in MicroG was not detrimental to movement duration: the longer deceleration phase was compensated by higher peak acceleration in microgravity. This compensatory increase of peak acceleration may also represent a specific reorganization of the movement in a given environment as it likely exploits the absence of gravity torque at movement onset to efficiently trigger the initial impulse. Additionally, as discussed in the following section, the planning of focal movement was not the only component to be modified during whole-body reaching movements in microgravity.

4.2.5.4 Efficient postural strategy for reaching without gravity

Kinematics collected from the trunk clearly supports two different postural strategies as a function of the gravity environment while reaching far targets placed beyond arm's length. Under normogravity, our analyses revealed a significant forward trunk bending expressed by large shoulder displacement associated to very small hip displacement in space. This feature is typical of a "hip strategy" (Horak and Nashner, 1986), through which the postural component supporting the focal part of movement is also used to prevent falling (Massion, 1992). This posturokinetic organization would thus reduce the displacement of the center of mass (CoM) by using compensatory mechanisms (Massion, 1992; Vernazza et al., 1996) and would favor equilibrium maintenance at the expense of mechanical energy minimization and joint smoothness maximization (Hilt et al., 2016).

Alternatively, the second postural strategy specifically observed in microgravity was illustrated by very small trunk bending associated to larger shoulder and hip displacement from vertical. This organization would resemble the "ankle strategy"

evoked by Horak and Nashner (1986), though with greater whole-body forward displacement. In MicroG environment, the participants were indeed not constrained by gravitational force, allowing for a vertical CoM projection outside the base of support. This observation is consistent with others reporting that postural control in weightlessness is predominantly managed at the ankle level (Clement et al., 1984; Clement & Lestienne, 1988). On Earth, this posturokinetic strategy decreases the equilibrium safety margin but the risk of falling is greatly minimized in microgravity. The participants might therefore adopt the strategy which would allow them to reduce the degrees of freedom (Bernstein, 1967), helping minimize the mechanical energy expenditure and maximize joint smoothness (Hilt et al., 2016). In line with the optimal control theory (Berret et al., 2011; Gaveau et al., 2014), the combination of these cost functions would enable the postural component to support more efficiently the focal part of the reaching movement in weightless environment. Despite methodological differences with our study, Casellato et al. (2012) also reported whole-body forward displacement when performing unconstrained bimanual reaching (i.e., natural pace and uncontrolled accuracy). In line with their observations, our data may also support the existence of an "oversimplification" of postural control to perform a functional behavior when facing high spatiotemporal constraints of execution in microgravity. Moreover, unlike previous observations of Casellato et al. (2016) in long-term weightlessness, the postural strategy observed in the present study was not subjected to large inter-individual variability. Overall, individual trends for both focal and postural observations are clear and systematic (as illustrated in the *Supplementary Figure 4.1*). Remarkably, the stabilized motor features observed in microgravity in the present study appear close to those previously reported when participants performed the same task underwater with neutral buoyancy applied to body limbs (Macaluso et al., 2016). The following section discusses the behavioral analogies observed in both environments.

4.2.5.5 Behavioral analogies between neutral buoyancy underwater and microgravity

As the present study is part of a scientific program studying human motor behavior in different force fields, the same participants were previously tested underwater in the same task for comparison purpose. Specifically, they were immersed in a prototypical submersible simulated space suit (AquaS environment; Macaluso et al.,

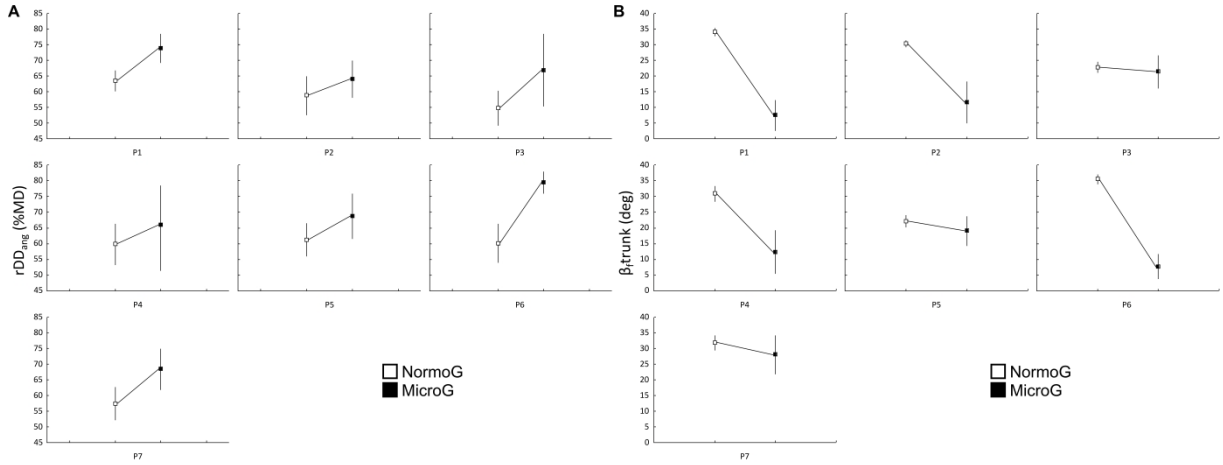
2016), to apply neutral buoyancy at the level of body limbs. As in the present study conducted two years later, we did not find any significant evolution in the reported variables across the successive trials performed underwater. Rather, we observed immediate reorganizations at the earliest onset of exposure excluding the presence of adaptive processes during the experiment. As in MicroG, AquaS environment also implied initial exposure before data acquisition related to the installation of participants on the pointing structure. Thus, participants were submitted to global modifications of the force field applied to the whole-body before trial execution. This observation extends the hypothesis provided in section 4.2.5.1. When participants accessed the new "unweighting" properties of a given environment before performing the first reaching movements, they could promptly reorganize their motor behavior. Most interestingly, the changes of focal and postural components of reaching movements in MicroG are close to those observed underwater in AquaS. Indeed, the increase of the relative arm deceleration duration and the decrease of trunk flexion when reaching far targets appear strikingly comparable (see the *Supplementary Figure 4.2*). In other words, the participants adopted analogous temporal structure of arm movements and almost similar postural strategy to perform whole-body reaching movements in these different environments. In so far as these two parameters are known to be gravity-dependent kinematic markers (see *Introduction*), and as AquaS and MicroG environments attempted to reproduce a weightless context, we hypothesize that these very close motor strategies would be mainly due to whole-body unweighting. It suggests that a fine control of neutral buoyancy underwater across the whole-body segments would tend to better simulate microgravity when considering the execution of sensorimotor tasks. Further studies are obviously required to challenge this hypothesis, especially to better investigate the effects of viscous force on motor control.

4.2.6 Conclusion

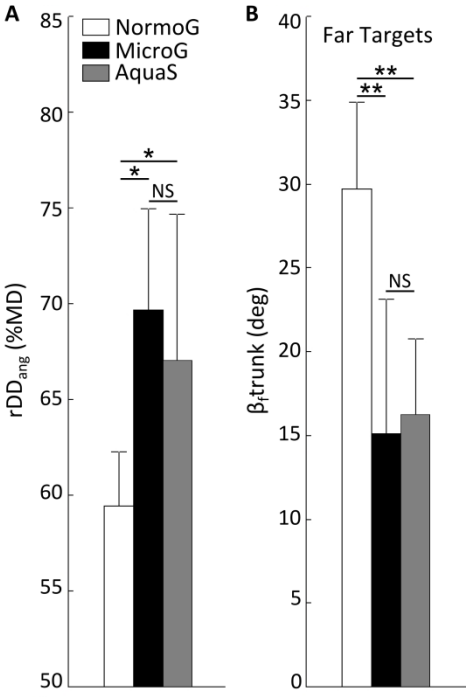
The present study provides clear and original evidence that participants could successfully perform goal-directed whole-body reaching movements involving high spatiotemporal constraints in a novel environment such as microgravity, by immediately reorganizing focal and postural control strategies compared to normogravity. Moreover, these substantial modifications occurred in motor planning at the very beginning of weightless exposure which strongly suggests that the effects of the absence of gravity

were anticipated and integrated by CNS. Overall, our novel findings highlight that humans are able to maintain the performance of functional goal-directed whole-body actions in weightlessness in the standards of normogravity observations by successfully managing spatiotemporal constraints of execution in this unusual environment. Interestingly, our previous work reported similar kinematic features of whole-body reaching movements performed underwater when neutral buoyancy was rigorously applied at the level of each body limb (Macaluso et al., 2016). Therefore, this suggests that comparable initial state estimates and subsequent motor reorganizations could arise from unweighting the body at the level of body skin, muscles and joints, irrespective of the presence of gravity-related vestibular cues. Further experiments are of course mandatory to investigate this challenging hypothesis, which may be crucial for instance in astronauts training underwater, where gravitational field still acts at the level of the vestibular system.

4.2.7 Supplementary Figures



Supplementary Figure 4.1. (A) Mean relative angular deceleration duration (rDD_{ang}) and **(B)** mean final angular position of trunk relative to vertical ($\beta_f$trunk) for each participant as a function of Environment. Noticeably, the common changes in focal and postural organization relative to gravity environment for each participant illustrate the low between-subject variability in our observations.



Supplementary Figure 4.2. (A) Mean relative angular deceleration duration (rDD_{ang}) and **(B)** mean final angular position of trunk relative to vertical ($\beta_f$trunk) as a function of Environment including AquaS data previously reported in our study underwater with neutral buoyancy applied to body limbs (Macaluso et al., 2016). Error bars represent standard deviation of the mean. *p < .05; **p < .01; NS: non-significant difference. This figure illustrates the main behavioral analogies between neutral buoyancy underwater (AquaS) and microgravity (MicroG) environments. In both studies, the participants adopted comparable temporal structure of arm movements and postural strategy to perform whole-body reaching movements in these different environments while distinguishing from normogravity observations.

4.2.8 Conflict of Interest

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

4.2.9 Author Contributions

TM designed and performed experiments, analyzed data and wrote the paper; CB wrote the paper; FB designed experiments and analyzed data; MLM wrote the paper; PS designed and performed experiments, analyzed data; FS wrote the paper; JLV wrote the paper; LB designed and performed experiments, wrote the paper.

4.2.10 Funding

This work (SIMEXPLOR) was supported by the Centre National d'Etudes Spatiales (CNES) through the APR Grants and the CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

4.2.11 Acknowledgments

The authors wish to thank Novespace and CADMOS (CNES) for technical support, Patrick Sandor for medical inclusion of the participants, Jean-François Bramard and Alexis Rosenfeld for video assistance and the participants who took part in this study.

Chapitre 5 Paradigme du double-saut en micropesanteur : persistance de la flexibilité sensorimotrice en champ de force modifié

5.1 Résumé de l'Expérimentation 3

Au travers de cette troisième expérimentation, nous avons testé les capacités de flexibilité sensorimotrice associées aux réorganisations comportementales observées en micropesanteur dans l'Expérimentation 2. Lors d'une seconde campagne de vols paraboliques, il était demandé aux sept participants de la précédente étude d'effectuer des gestes d'atteinte, posture érigée, vers deux cibles visuelles présentées devant eux et alignées dans le plan frontal. Aussi bien en normogravité avant les vols que durant les périodes de micropesanteur, les participants devaient faire face à des sauts de cibles inopinés déclenchés à l'initiation de leur geste selon un taux d'occurrence de 1/5 de la totalité des essais. De plus, la présence d'une cible commune avec l'Expérimentation 2, nous a permis d'évaluer précisément l'impact de l'incertitude de contexte (i.e., absence ou présence potentielle de sauts de cibles dans la tâche) liée à la localisation finale de la cible à atteindre en comparant les caractéristiques cinématiques observées dans nos deux études.

Nos analyses ont montré que les gestes d'atteinte soumis aux sauts de cibles inattendus ont été effectués avec succès à la fois en normogravité et en micropesanteur sans différence significative. De plus, ce maintien de la performance était sous-tendu par des caractéristiques cinématiques comparables entre ces deux environnements. De manière intéressante, ces propriétés cinématiques des gestes d'atteinte étaient proches de celles rapportées lors de notre précédente étude en micropesanteur ne comportant aucune incertitude liée à la localisation finale de la cible à atteindre.

Cette dernière étude du présent travail doctoral fournit pour la première fois la preuve que l'être humain soumis à un champ de force modifié est capable d'effectuer des corrections rapides de ses mouvements de bras en cours d'exécution afin de faire face à l'occurrence de sauts de cibles inopinés. La stratégie de contrôle du mouvement focal observée en micropesanteur dans nos deux études, basée sur la modification des

processus de planification, permettait ainsi de maintenir la flexibilité sensorimotrice des gestes d'atteinte tout en anticipant l'absence de gravité. En outre, l'organisation du geste focal également retrouvée au sol dans cette troisième étude suggère que l'incertitude liée à la localisation finale de la cible à atteindre en normogravité était probablement pris en compte dès la planification des mouvements de bras à venir.

5.2 Expérimentation 3 : article en préparation

Double-step paradigm in microgravity:

Evidence for sensorimotor flexibility in a modified force field

T Macaluso[1], J Blouin[2], L Mouchnino[2], L Bringoux[1]

[1]Aix Marseille Univ, CNRS, ISM, Marseille, France

[2]Aix-Marseille Univ, CNRS, LNC, Marseille, France

5.2.1 Abstract

Sensorimotor flexibility in human movements is classically assessed by a double-step paradigm in which the participants have to correct their ongoing arm reaching movements to face unexpected target jump. Several studies demonstrated that this type of rapid corrections seemed to be a quite robust motor skill on Earth by manipulating the context of double-step occurrence. However, less is known about sensorimotor flexibility in a modified force field. It is known that Humans are able to scale their sensorimotor behavior to maintain the overall performance of reaching movements in a modified force field. In this line, we recently reported prompt reorganizations of reaching movements to face task requirements in microgravity. What about the motor corrections when simultaneously facing both sustained environmental changes and transient target perturbations? We thus aimed at challenging sensorimotor flexibility of reaching movements during microgravity episodes in parabolic flight with respect to normogravity observations. Seven participants were asked to reach as fast and as accurately as possible two circular targets along the frontal plane while facing unexpected target jumps for 1/5 of all trials. Additionally, we compared arm kinematic features recorded in the present study with those reported in our previous study investigating arm reaching movements without target location uncertainty. Results reported that participants successfully performed the reaching task including unexpected target jumps both in normogravity and

microgravity without significant differences in arm kinematics between these environments. Thus, our data provide new evidence for sensorimotor flexibility in an unusual environment without gravity. Interestingly, the kinematics features we observed were close to those reported when performing reaching movements in microgravity without target uncertainty. These novel results contribute to extend the role of focal control strategy implemented into motor planning during microgravity exposure.

5.2.2 Introduction

Double-step paradigm highlighted how humans are able to correct a planned reaching movement following an unexpected target jump, by changing the desired final position of the hand while the movement is already initiated (Soechting & Lacquaniti, 1983; van Sonderen et al., 1989). Such property of motor control appears critical to face unpredictable daily situations and is referred as sensorimotor flexibility (Gomi, 2008 for a review). Most previous studies challenged sensorimotor flexibility by manipulating the context of double-step occurrence. Here, we addressed this issue by investigating for the first time the double-step paradigm in a modified g-force field.

Under normogravity, it has been reported that online reaching corrections to a target shift can be elicited when the target jump exactly occurred at movement onset (Boulinguez et al., 2001; Fautrelle et al., 2010, 2011), even without vision of the moving hand throughout the trial (Komilis et al., 1993). Additionally, rapid corrections of reaching movements were also observed without perceiving the change in target location (i.e., amplitude change) by triggering the target jump during the initial saccadic eye movement (Goodale et al., 1986; Pélisson et al., 1986). This suggests that an "*unconscious level of visuomotor control can work very quickly and can deal with on line errors like a servomechanism*" (Pélisson et al., 1986). Prablanc & Martin (1992) confirmed these previous observations by changing the target direction during the first saccade, although they reported an increase of movement duration. Overall, rapid motor corrections may be triggered by low level loops involving subcortical structures without requiring substantial modifications of the initial motor command (Pettersson & Perfiliev, 2002; Gomi, 2008). However, Blouin et al. (1995) showed the limits of sensorimotor flexibility by investigating unperceived target jumps which implied concomitant changes in direction and amplitude while performing very fast arm movements (~ 200 ms for 30

cm). In this context, the participants were not able to reach the second target before reaching the first, hence suggesting that a new motor command was necessary to be achieved for task execution. Overall, the previous studies demonstrated that the rapid corrections of ongoing movement seem to be a quite robust motor skill on Earth. However, much less is known about sensorimotor flexibility in a modified force field.

Initial exposure to a new force field is classically associated to motor perturbations of reaching movements when an external force is locally applied to the limb effector (e.g., the arm) or induces immediate behavioral reorganizations when individuals access the environmental modification prior to movement onset. This suggests that the dynamic properties of the environment are updated in internal representations and integrated in motor planning (Krakauer & Mazzoni, 2011 for a review). Thus, humans are able to scale their sensorimotor behavior to maintain the overall performance of reaching movements (e.g., in term of accuracy or/and speed) into a modified force field. In this line, we recently reported prompt reorganizations of arm kinematic features and postural strategy during whole-body reaching movements in microgravity, enabling the participants to successfully manage spatiotemporal constraints of execution (Macaluso et al., 2017). More specifically, we observed reorganizations of the temporal structure of focal component illustrated by a substantial increase of the arm deceleration phase as compared to normogravity observations. We demonstrated that this behavioral strategy was suitable to face task requirements in microgravity. What about rapid motor corrections when simultaneously facing both sustained environmental changes and transient target perturbations?

The purpose of the present study was thus to challenge sensorimotor flexibility of reaching movements in microgravity with respect to normogravity observations. To that aim, unexpected target jumps, involving two circular targets along the frontal plane, were presented during microgravity episodes in parabolic flight for 1/5 of all trials. The goal-directed reaching movements had to be performed as fast as possible within the accuracy constraints expressed by the target size. In addition, to further investigate the impact of uncertainty regarding the final target location to be reached, we compared arm kinematic features recorded in the present study with those reported in our previous study when performing arm reaching movements without target location uncertainty, both in

normogravity and microgravity. We hypothesized that participants could maintain rapid corrections of ongoing reaching movements in microgravity through the specific reorganization of focal control strategy.

5.2.3 Material and Methods

5.2.3.1 Participants

Seven right-handed (3 women and 4 men, mean age = 40 ± 6.5 years) participated in the experiment on a voluntary basis. All of them already experienced microgravity as they were previously tested during parabolic flights (31 parabolas for each) while performing reaching movements close to those required in this present study but without target jump (Macaluso et al., 2017). None of the participants suffered from neuromuscular or sensory impairments, as confirmed by a medical examination prior to the experiment. Vision was normal or corrected by lenses. Before microgravity exposure, the participants received comfort medication (scopolamine) to avoid motion sickness. It has been demonstrated that its use for parabolic flights did not induce neuromuscular side-effects on sensorimotor control (Ritzmann et al., 2016a). All the participants were naive as to the specific purpose of the experiment, which was authorized by the ANSM (French National Agency for Biomedical Security) and approved by the Committee for the Protection of Persons concerned (CPP). The participants gave their signed informed consent prior to the study in accordance with the Helsinki Convention.

5.2.3.2 Experimental setup

Circular targets were presented in front of participants standing upright and maintained to the ground structure by means of foot-straps (*Figure 5.1.A*). They had to press their right index finger on the start push-button positioned alongside their body. The height of the start push-button was adjusted to each participant's height for initial posture standardization. Two circular targets were oriented along the frontal plane and were positioned relative to participants' anthropometric features. **S** target was located at shoulder's height (i.e., the height of the target center corresponded to the horizontal projection of the height of the acromioclavicular joint in the sagittal plane) at a distance corresponding to arm length. It should be noted that this target was already used in our previous study which will enable us to compare arm kinematics of reaching movements performed with and without target location uncertainty during normogravity and

microgravity exposure (see section 5.2.4.6). **H** target was located 10 cm above the S target (i.e., approximately at head's height; *Figure 5.1.B*). For both targets, Light-Emitting Diodes (LEDs), equally distributed, delimited the target area with 4 cm of diameter. Switching targets on and off were achieved by a homemade software (Docometre©) piloting a real-time acquisition/control system running at 10 kHz (ADwin-Gold©, Jäger, Lorsch, Germany).

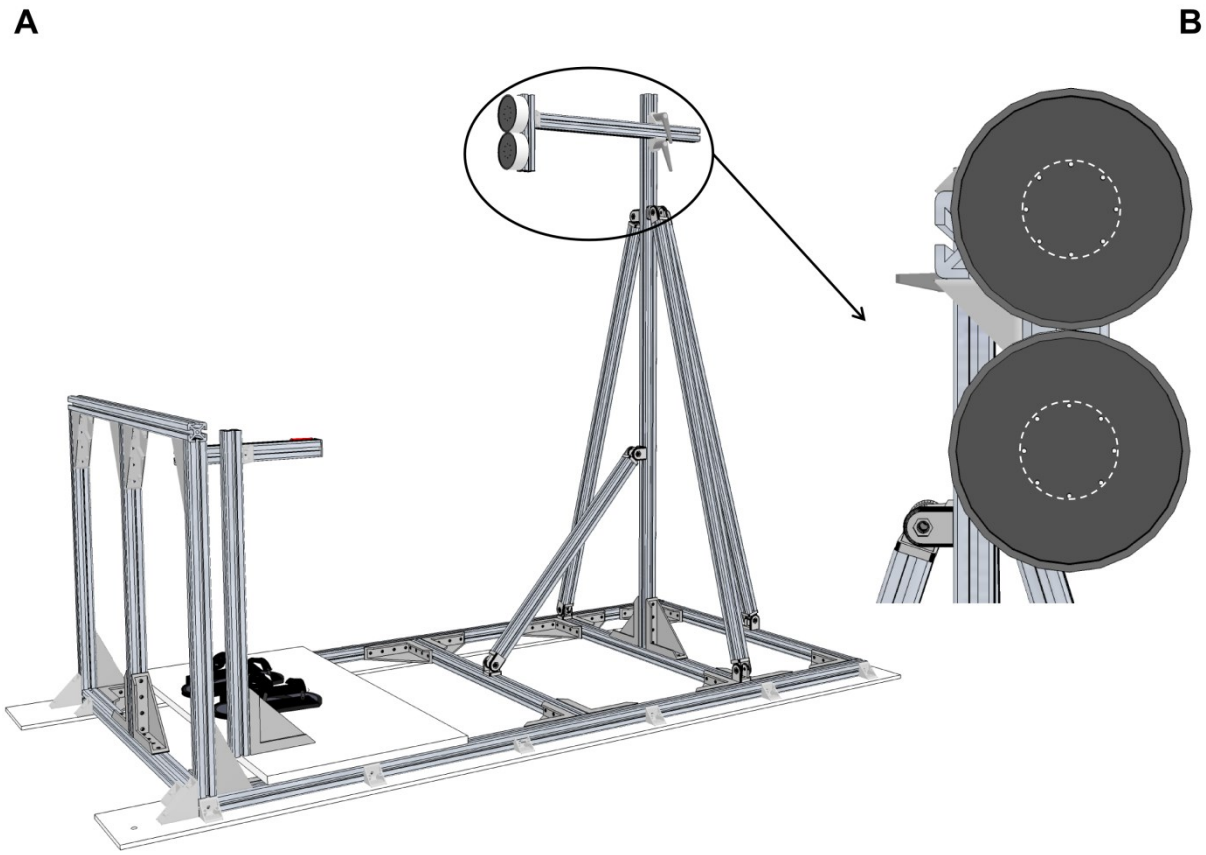


Figure 5.1. Experimental setup. **(A)** Global view of the pointing structure including targets, start push-button and footstraps. **(B)** Front view of the two targets. S and H were separated by 10 cm. The dotted line represents the area to be reached (Ø 4 cm).

Markers were positioned onto the participants' index and shoulder. They were recorded in normogravity and microgravity by an optical motion capture system (infra-red active markers) at 200Hz (Codamotion CXS and Active CodaHub, Charnwood Dynamics Ltd, Leicestershire, UK).

5.2.3.3 Procedure

All participants were exposed to two environments: first in normogravity ("NormoG^{Jump}") before the parabolic flight campaign, then in microgravity ("MicroG^{Jump}"). The MicroG^{Jump} environment was achieved in the A-310 ZERO-G aircraft chartered by the French Centre National d'Etudes Spatiales (CNES) and Novespace for parabolic flight studies, during the campaign #128, including 3 days of flight. Parabolic maneuver was similar to that reported in a previous study (Macaluso et al., 2017).

Positions of the start push-button and the targets were adjusted for each participant, before the initial calibration of targets along the Z vertical axis (i.e., defining positions relative to arm movement elevation). Before each trial, participants had to stand upright, the arms outstretched along the body, and the right index pressing the start push-button. When one of the targets was illuminated, participants were asked to perform a reaching movement towards the target while keeping the arm outstretched. In normal "fixed target" configurations, either the S or the H target was illuminated and remained illuminated throughout the reaching movement. In a third configuration, named "target jump", a double step occurred (1/5 of all trials): the S target was illuminated, but as soon as participants released the start push-button (i.e., at movement onset), the S target was turned off while the H target was immediately turned on. In this latter configuration (i.e., "target jump" configuration), participants were asked to perform reaching movement towards the H target (**H^{Jump}**) without touching the S target before. Participants were informed about the target location uncertainty before experiment but they did not know when target jumps occurred during the experiment. In each configuration, reaching movements had to be performed as fast as possible while primarily respecting accuracy constraints related to the target area. Each trial was validated when the index fingertip reached the target. The final position had to be maintained until target extinction (3 seconds after movement onset) which prompted the participants to return to the starting position.

Participants performed 20 pointing movements towards each target in fixed target configuration and 10 in target jump configuration for a total of 50 trials per experimental session in each environment. In the MicroG^{Jump} environment, these 50 trials were

presented during 10 successive parabolas for each participant, thus including five trials per parabola. The targets were presented in a pseudorandom order which was counterbalanced between the participants. Moreover, we ensured that the 3 target configurations occurred at least once among the five trials during each parabola. Each session lasted about 20 minutes.

5.2.3.4 Data processing

The data processing presented below replicates analyses performed in Macaluso et al. (2017) to describe behavioral features of reaching movements in the sagittal plane and compare them with our previous observations. First, we analyzed the success rate (index fingertip within a given target area), index final deviation from target center, reaction time (RT), movement duration (MD) and mean tangential velocity ($Vmean_{endpoint}$). The index final deviation was measured as the mean absolute distance of the final position of the index fingertip relative to the target center along the Z vertical axis. For each trial, the time elapsed between target illumination and the release of the start push-button by the participants defined RT. Index position in the sagittal plane was filtered (digital second-order dual-pass Butterworth filter; cutoff frequency 10 Hz) and differentiated to obtain the endpoint tangential velocity in $m.s^{-1}$. The movement onset was defined as the time when the index tangential velocity reached 1.5% of its peak. Conversely, movement end was defined when the tangential velocity dropped below 1.5% of its peak.

Further analyses of focal component of reaching movements were achieved by considering the arm angular elevation over time (i.e., angle evolution of the extended arm around the shoulder with respect to its initial orientation). Arm angular elevation was computed from the index and shoulder XZ raw data, filtered (digital second-order dual-pass Butterworth filter; cutoff frequency 10 Hz) and differentiated to obtain the arm angular velocity profile. From this velocity profile, the peak velocity (PV_{ang} in $deg.s^{-1}$) and the relative angular deceleration duration (rDD_{ang}, defined as the duration between PV_{ang} and movement end, expressed in % of movement duration to facilitate comparison between both environments) were extracted. Arm angular velocity profile was also differentiated to obtain arm angular acceleration profile, informing on early changes in motor execution which may give an insight upon the planning stage of focal movement. From this acceleration profile, peak acceleration (PA_{ang} in $deg.s^{-2}$) and time to peak

acceleration (TPA_{ang} expressed in ms to precisely estimate the occurrence of motor changes) were extracted.

Statistical analyses were based on mean comparisons. Repeated-measures analyses of variance (ANOVAs) were performed to compare the means of parameters mentioned above from the 2 Environment ($NormoG^{Jump}$, $MicroG^{Jump}$) × 3 Target Configuration (S, H, H^{Jump}) and after having ensured that the assumption of normality was not violated (Kolmogorov-Smirnov test). Newman-Keuls tests were used for post-hoc analyses and the significance threshold was set at .05 for all statistical tests.

5.2.4 Results

5.2.4.1 Potential learning effects

We conducted prior analyses to investigate the potential learning effects in $MicroG^{Jump}$ environment during a single session (50 trials) by comparing the set of trials occurring during the 1st, 5th and 10th parabola (see *Material and Methods*). In this line, repeated-measures ANOVAs on all the selected parameters including 3 Parabola (1st, 5th, 10th parabola) did not reveal any significant effect of Parabola ($p > .05$). Thus, the reported values did not significantly change throughout the experiment in microgravity.

5.2.4.2 Success rate and index final deviation

Overall, participants successfully performed the task. Indeed, success rate was 93.26 ± 13.30 % in $NormoG^{Jump}$ and 90.46 ± 9.98 % in $MicroG^{Jump}$. The ANOVA performed on success rate revealed no significant main effect of the experimental conditions (Environment: $p = .07$; Target Configuration: $p = .06$) and no significant interaction between these factors (Environment × Target Configuration: $p = .44$). Moreover, the ANOVA conducted on the index final deviation yielded no main effect of the experimental conditions (Environment: $p = .14$; Target Configuration: $p = .43$) and no significant interaction between these factors (Environment × Target Configuration: $p = .30$).

5.2.4.3 Reaction time (RT)

The ANOVA performed on RT (mean = 294 ± 40 ms) revealed no significant main effect of the experimental conditions (Environment: $p = .06$; Target Configuration: $p = .58$) and no significant interaction between these factors (Environment × Target Configuration: $p = .92$).

5.2.4.4 Movement duration (MD) and mean tangential velocity ($Vmean_{endpoint}$)

The ANOVA conducted on MD only yielded a significant main effect of Target Configuration ($F(2,12) = 5.53$; $p < .05$). While no significant difference appeared when reaching H and H^{Jump} targets ($p > .05$), or when reaching S and H targets ($p > .05$), the mean movement duration was significantly longer when reaching H^{Jump} target as compared to S target (0.59 ± 0.10 s vs. 0.56 ± 0.10 s; $p < .05$). No other significant main effect or interaction was found with regard to the other factor (Environment: $p = .08$; Environment × Target Configuration: $p = .09$). The ANOVA performed on $Vmean_{endpoint}$ (mean = 2.34 ± 0.40 $m.s^{-1}$) revealed no significant main effect of the experimental conditions (Environment: $p = .07$; Target Configuration: $p = .07$) and no significant interaction between these factors (Environment × Target Configuration: $p = .13$).

To sum up, microgravity did not significantly affect the performance of reaching movements, even when unexpected target jump occurred. There was neither substantial disruption of the general temporal outputs of endpoint displacement nor significant decrease of success rate. Then, we investigated the temporal organization of the focal component illustrated by the arm angular elevation over time.

5.2.4.5 Temporal organization of arm angular elevation with target location uncertainty

5.2.4.5.1 Velocity profile: peak angular velocity (PV_{ang}) and relative angular deceleration duration (rDD_{ang})

The ANOVA conducted on PV_{ang} only revealed a significant main effect of Target Configuration ($F(2,12) = 51.15$; $p < .001$). PV_{ang} was higher when reaching H target (471.22 ± 87.01 $deg.s^{-1}$) as compared to S and H^{Jump} targets (438.98 ± 81.25 $deg.s^{-1}$ and 437.47 ± 83.62 $deg.s^{-1}$) with no significant difference between these latter ($p > .05$). No

other significant main effect or interaction was found with regard to the other factor (Environment: p = .32; Environment × Target Configuration: p = .59).

The ANOVA conducted on rDD_{ang} only revealed a significant main effect of Target Configuration ($F(2,12) = 10.90$; $p < .01$). rDD_{ang} was higher when reaching H^{Jump} target (67.46 ± 5.57 %MD) as compared to S and H targets (64.95 ± 4.38 %MD and 63.20 ± 4.31 %MD) with no significant difference between these latter ($p > .05$). No other significant main effect or interaction was found with regard to the other factor (Environment: p = .81; Environment × Target Configuration: p = .15).

5.2.4.5.2 Acceleration profile: peak angular acceleration (PA_{ang}) and time to peak angular acceleration (TPA_{ang})

The ANOVA performed on PA_{ang} (mean = 4332 ± 1080 $deg.s^{-2}$) revealed no significant main effect of the experimental conditions (Environment: p = .48; Target Configuration: p = .33) and no significant interaction between these factors (Environment × Target Configuration: p = .36).

The ANOVA performed on TPA_{ang} (mean = 46 ± 9 ms) revealed no significant main effect of the experimental conditions (Environment: p = .88; Target Configuration: p = .33) and no significant interaction between these factors (Environment × Target Configuration: p = .98).

In summary, the gravity environments did not affect the temporal structure of arm angular elevation; only the target configurations influenced the velocity profiles. Indeed, the maximal velocity was higher when participants performed reaching movements towards the H target and the relative deceleration duration significantly increased when reaching H^{Jump} target whatever the environment. At first sight, these results may appear in contradiction with our previous study in which microgravity exposure ("MicroG") influenced the temporal structure of arm angular elevation as compared to normogravity observations ("NormoG"). These contradictory findings might be due to unexpected target jumps which could occur in the present study. To investigate this issue, we will focus in the next section on the temporal structure of arm angular elevation in both experiments when reaching the S target. Following statistical analyses were thus based on mean comparisons performed by using 4 Environment ANOVAs (NormoG, $NormoG^{Jump}$,

MicroG, MicroG^{Jump}). Newman-Keuls tests were used for post-hoc analyses and the significance threshold was set at .05 for all statistical tests.

5.2.4.6 Comparisons of temporal organization of arm angular elevation with and without target location uncertainty

5.2.4.6.1 Velocity profile: peak angular velocity (PV_{ang}) and relative angular deceleration duration (rDD_{ang})

The ANOVA conducted on PV_{ang} (mean = 415 ± 85 deg.s^{-1}) revealed no significant main effect of Environment ($p = .22$). However the ANOVA performed on rDD_{ang} yielded a significant main effect of Environment ($F(3,18) = 11.42$; $p < .001$). rDD_{ang} was lower in NormoG as compared to NormoG^{Jump}, MicroG and MicroG^{Jump} while no significant difference appeared between these latter environments ($p > .05$; *Figure 5.2.A*).

5.2.4.6.2 Acceleration profile: peak angular acceleration (PA_{ang}) and time to peak angular acceleration (TPA_{ang})

The ANOVA conducted on PA_{ang} revealed a significant main effect of Environment ($F(3,18) = 3.88$; $p < .05$). PA_{ang} was lower in NormoG as compared to NormoG^{Jump}, MicroG and MicroG^{Jump} while no significant difference appeared between these latter environments ($p > .05$; *Figure 5.2.B*). Moreover, the ANOVA performed on TPA_{ang} also yielded a significant main effect of Environment ($F(3,18) = 6.85$; $p < .01$). TPA_{ang} was higher in NormoG as compared to NormoG^{Jump}, MicroG and MicroG^{Jump} while no significant difference appeared between these latter environments ($p > .05$; *Figure 5.2.C*).

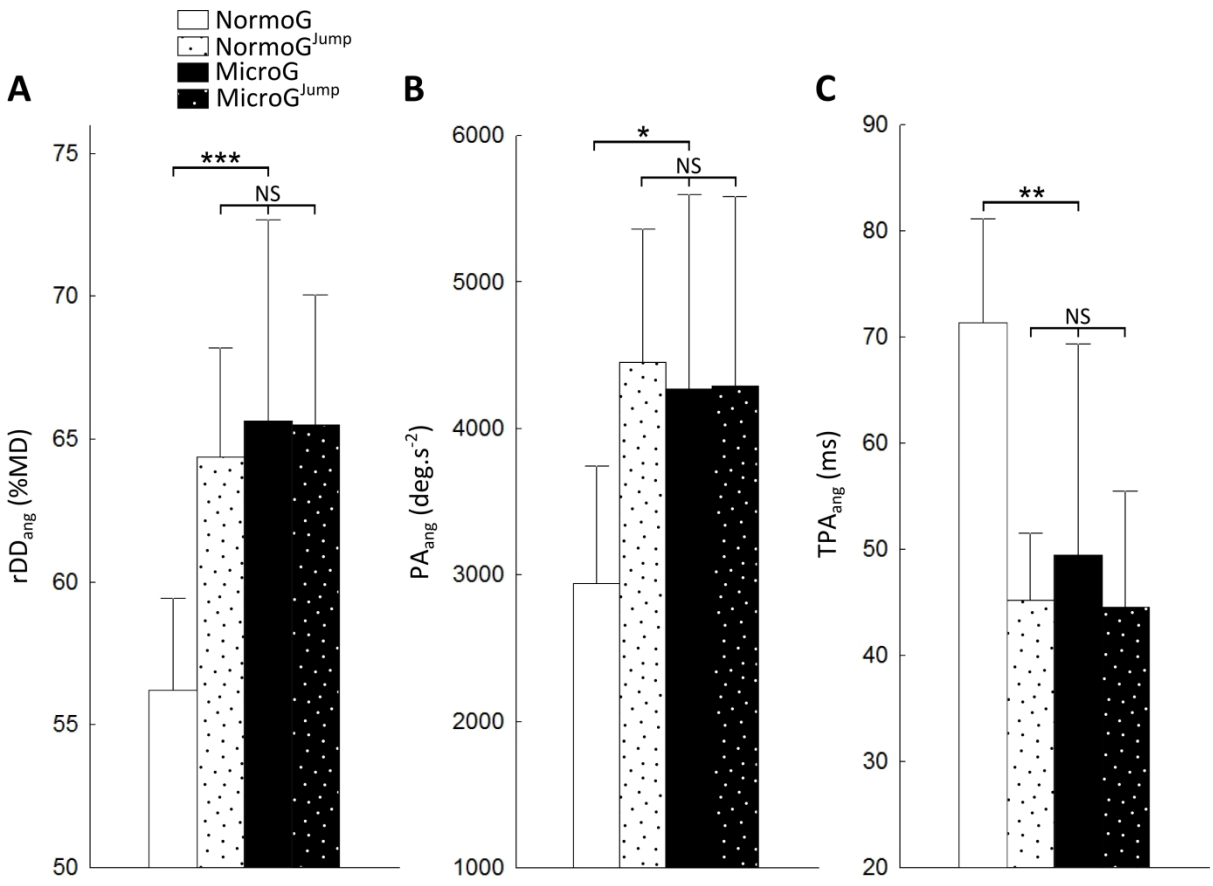


Figure 5.2. (A) Mean relative angular deceleration duration (rDD_{ang}), **(B)** Mean peak angular acceleration (PA_{ang}) and **(C)** Mean time to peak angular acceleration (TPA_{ang}) as a function of Environment. Error bars represent standard deviation of the mean. ***p < .001; **p < .01; *p < .05; NS, non-significant difference.

These comparisons show that the temporal structure of reaching movements was not significantly different between both microgravity exposures (MicroG, $MicroG^{Jump}$). Surprisingly however, the temporal structure in $NormoG^{Jump}$ was close to those observed in both microgravity exposures while high significant differences are reported as compared to NormoG. In the next section, we will discuss the main focal features detailed in the present study and will propose possible interpretations for these observations with regards to our previous study.

5.2.5 Discussion

The present study aimed at challenging sensorimotor flexibility of fast and accurate reaching movements in microgravity, with respect to normogravity observations, by presenting unexpected jumps in target location following movement execution. Moreover, our experimental design enabled us to compare the kinematic features of arm movements performed both with and without target location uncertainty in microgravity

based on data collected in our previous study. Our results revealed that the goal-directed reaching movements facing unexpected target jumps were successfully performed both in normogravity and microgravity without significant differences in arm kinematics. Interestingly, the kinematics features we observed were close to those reported when performing reaching movements in microgravity without target location uncertainty. These points will be developed in the following sections.

5.2.5.1 Preservation of sensorimotor flexibility in microgravity

Our data did not reveal any significant difference both between NormoG^{Jump} vs. MicroG^{Jump} and target jump configuration vs. normal configurations in terms of success rate (> 90 % in each gravity environment). This result suggests that participants were able to maintain the performance of arm reaching movements in microgravity even when unexpected target jump occurred by performing rapid corrections of ongoing movements. Moreover, this high success rate in microgravity was not detrimental to the average speed of arm movements, as revealed by the absence of effect of the environment on movement duration, mean and peak velocity execution. In agreement with our previous findings (Macaluso et al., 2017), this suggests that humans could still manage the spatiotemporal constraints of execution without gravity for successful performance. The preservation of reaching performance and average speed were though not at the expense of movement preparation duration, since the reaction time remained also unaffected by the environment. Therefore, the present study clearly demonstrates the preservation of sensorimotor flexibility of reaching movements in microgravity within normogravity standards. The next section detailed the focal control strategy which enabled the subjects to perform rapid corrections of arm movements in these gravity environments.

5.2.5.2 Focal control strategy facing target location uncertainty irrespective of gravity environments

In our experiment, we analyzed the temporal structure of arm movements issued from velocity and acceleration profiles, reflecting the focal control strategy of participants to perform the reaching task. In this line, our data did not reveal any significant difference between NormoG^{Jump} and MicroG^{Jump} environments in terms of peak velocity, relative deceleration duration, peak acceleration and time to peak acceleration. The analyses only showed an increase of the relative deceleration duration when reaching H^{Jump} as compared

to S and H targets with no significant difference between the latter configurations. This result supports the assumption that appropriate corrective mechanisms would mainly act during the deceleration phase of arm movements with little additional processing time, and most importantly, without a complete reprogramming of the motor response (Komilis et al., 1993). Overall, the temporal structure of reaching movements in the target jump configuration was not influenced by gravity environments which is in contradiction with our previous experiment without target jump (Macaluso et al., 2017). This led us to further consider the effect of the target location uncertainty. To investigate the role of the presence of unexpected target jumps on the behavioral strategy irrespective of environments, we compared the temporal structure of arm reaching movements performed with ($NormoG^{Jump}$, $MicroG^{Jump}$) and without (NormoG, MicroG) target location uncertainty. To that aim, we will discuss in the next section the data collected when reaching S target during both experiments.

5.2.5.3 Target location uncertainty is accounted for into the planning of arm reaching movements

Concerning reaching movements during microgravity exposure, our data did not yield significant difference between MicroG and $MicroG^{Jump}$ for all the parameters reported from the velocity and acceleration profiles. In other terms, the focal control strategy was similar during both microgravity exposures irrespective of target location uncertainty. This comparable strategy was characterized by an increase of the arm deceleration phase implemented into motor planning. Therefore, the present study demonstrates that the prompt reorganization of the focal part of successful reaching movements, already observed in our previous study during microgravity exposure (Macaluso et al., 2017), also enabled the participants to rapidly correct the ongoing movements to face unexpected perturbations. Then, when considering normogravity environments, our analyses revealed significant differences between NormoG and $NormoG^{Jump}$ in terms of temporal structure of arm reaching movements. Indeed, the kinematic asymmetries were accentuated, even at the level of acceleration profiles, when participants were informed that target jumps could occur during the experiment ($NormoG^{Jump}$). This is in line with previous findings reporting an increase of the arm deceleration phase when participants were informed of the possible occurrence of the target jumps (Komilis et al., 1993) as compared to unperceivable and uninformed target

jumps occurring during the first saccadic eye movement (Pélisson et al., 1986). According to Komilis et al. (1993), "*this knowledge may likely have induced a behavior in which subjects lengthened the deceleration phase of their movements to accommodate for the double displacement of the target*". In agreement with this idea, Boulinguez & Nougier (1999) suggested that "*the efficiency of movement control*" could be improved by the subjects' knowledge of the motor task by anticipating the requirements of movement correction. Thus in our study, the target uncertainty is likely accounted for into the planning of arm reaching movements. Surprisingly, the focal control strategy used in NormoG^{Jump} was not significantly different from both MicroG and MicroG^{Jump} environments. Hence, it is interesting to consider the reason why reaching movements performed with target uncertainty in normogravity (NormoG^{Jump}) yielded a similar temporal structure in microgravity without target uncertainty (MicroG). In the next section, we expose two hypotheses as an attempt to explain this behavioral analogy.

5.2.5.4 Is the focal control strategy uncertainty-related or gravity dependent?

On the one hand, we may think that the substantial increase of the arm deceleration phase could be a main motor strategy to face uncertainty contexts. In our experiments, the uncertainty might be either related to target jumps or to the presence of an unusual microgravity environment. In both cases, the participants would thus anticipate potential upcoming perturbations by means of feedforward control mechanisms leading to the increase of the arm deceleration phase. However, if the focal control strategy observed in microgravity was only related to the environmental uncertainty, we would likely have reported progressive changes of arm kinematics across parabolas (as uncertainty would gradually decrease) and large inter-individual variability. Conversely, our results revealed prompt and stabilized reorganizations of reaching movements associated to individual trends, appearing clear and systematic. Hence, a most likely hypothesis to explain the behavioral analogy between NormoG^{Jump} and MicroG would be the following: While the focal control strategy in NormoG^{Jump} enabled the participants to face unexpected target jumps, the temporal structure of arm movements in MicroG might be a specific motor strategy to efficiently manage the effects of the absence of gravity on moving limbs which would also enable the participants to face target uncertainty. Indeed, when performing arm elevations in microgravity, there is no external force to help brake

these upward movements. Thus, the increase of the arm deceleration phase would enable the participants to actively counteract the inertial force of the moving limb, presumably by increasing the antagonist muscle activations (Bonnard et al., 1997), and manage speed reduction when approaching the target to maintain final accuracy. Moreover in the present study, such a temporal structure of arm movements in microgravity, based on feedforward control mechanisms, would also contribute to successfully perform reaching movement including unexpected target jumps. Further experiments with electromyographic (EMG) acquisitions are required to confirm this last hypothesis and better understand the role of the focal control strategy implemented into motor planning during microgravity exposure.

5.2.6 Conclusion

The present study is the first to demonstrate that participants could successfully perform rapid corrections of ongoing arm reaching movements in microgravity by facing unexpected target jumps within normogravity standards. Our data provide brand new evidence for sensorimotor flexibility in an unusual environment without gravity. Irrespective of the gravity environments, the rapid corrections of ongoing arm reaching movements might be underlain by a reorganization of the focal control strategy, also suggesting that the target uncertainty was accounted for into motor planning. Interestingly, this focal control strategy appeared close to that reported in our previous experiment investigating reaching movements in microgravity without target uncertainty. Overall, these findings shed new lights on human motor control in weightlessness and unusual/changing contexts.

DISCUSSION GÉNÉRALE

L'objectif de ce travail de thèse résidait dans l'identification et la compréhension des stratégies du contrôle du mouvement volontaire en micropesanteur réelle et simulée. Pour ce faire, nous avons mené trois études expérimentales visant à examiner la réalisation de geste d'atteinte à la fois en environnement subaquatique (Expérimentation 1) et lors de deux campagnes de vols paraboliques (Expérimentations 2 et 3). Dans l'Expérimentation 1, nous avons vu que si l'immersion tendait à ralentir significativement la vitesse des gestes d'atteinte par rapport à l'environnement normogravitaire, son influence sur le contrôle moteur dépendait des paramètres de flottabilité neutre s'exerçant sur le corps. Lorsque la flottabilité neutre était appliquée sur l'ensemble des segments corporels, une réorganisation des composantes focale et posturale du mouvement s'opérait, proche de celle observée lors de précédentes études en vols paraboliques. Ainsi, pour favoriser la clarté des discussions théoriques abordées dans les chapitres suivants, l'expression « micropesanteur simulée » sera employée pour faire référence à ce contexte d'immersion. Ces premiers résultats sont confortés par l'Expérimentation 2 dans laquelle des réorganisations sensorimotrices semblables permettaient aux participants de maintenir la vitesse et la précision de leurs gestes d'atteinte en micropesanteur par rapport aux standards normogravitaires. Les analyses cinématiques ont révélé que ce maintien de la performance impliquait une modification des processus de planification du mouvement focal. En outre, l'Expérimentation 3 fournit la preuve que cette même stratégie de contrôle du mouvement focal permettait également d'effectuer des corrections rapides du geste en cours d'exécution lors d'un déplacement inattendu de la cible à atteindre en micropesanteur.

Prises ensemble, ces études mettent en exergue les spécificités comportementales en micropesanteur réelle et simulée par rapport aux standards normogravitaires. En outre, ces dernières contribuent à apporter des éléments de réponses aux questions liées à la prise en compte de l'état initial dans l'exécution motrice et aux mécanismes de contrôle du mouvement volontaire en l'absence de gravité. Les deux chapitres suivants visent à discuter plus amplement de ces problématiques en abordant à la fois la notion de réorganisation sensorimotrice immédiate et la question des stratégies de contrôle du mouvement focal et postural en micropesanteur.

Chapitre 6 Réorganisations sensorimotrices immédiates en micropesanteur réelle et simulée

6.1 Gestes d'atteinte corps entier en normogravité : reproduction d'un comportement nominal

Avant d'aborder les spécificités comportementales observées en micropesanteur réelle et simulée, il convient de souligner que nos observations contrôles confirment sur terre l'existence d'un comportement nominal relatif à la gestion de la force gravitaire dans le contrôle du mouvement volontaire. Sur le plan focal, nos analyses ont révélé une asymétrie des profils de vitesse caractéristique des mouvements d'élévation du bras composés d'une phase de décélération plus importante que la phase d'accélération (Papaxanthis et al., 1998a). En se distinguant des profils de vitesse de mouvements de bras vers le bas (Papaxanthis et al., 1998a ; Gentili et al., 2007) ou de ceux réalisés dans le plan horizontal (Gentili et al., 2007 ; Le Seac'h & McIntyre, 2007), cette organisation temporelle des mouvements d'élévation est révélatrice d'un effet direct de la force gravitaire sur le geste focal. Par la suite, cette asymétrie cinématique a été retrouvée dans l'exécution précoce du geste suggérant une intégration de la gravité dans les processus de planification des mouvements de bras (Gaveau & Papaxanthis, 2011 ; Gaveau et al., 2014). La composante posturale des gestes d'atteinte en normogravité dans nos études s'illustrait à travers des flexions du tronc prononcées (~ 30 deg d'inclinaison par rapport à la verticale) pour atteindre des cibles positionnées au-delà de la longueur de bras des participants (cibles dites « lointaines »). Ce comportement traduit le recours à des mécanismes compensatoires normogravitaires où des mouvements du haut du corps sont simultanément contrebalancés par des mouvements du bas du corps dans le sens opposé (Crenna et al., 1987 ; Vernazza-Martin et al., 2000). Cette stratégie posturale, visant à minimiser le déplacement du CM de l'individu et sa projection verticale dans la base de support, suggère une prise en compte prédictive de l'action de l'attraction gravitaire sur les segments corporels afin d'éviter la chute (Massion, 1992 ; Massion et al., 2004). Globalement, nos expérimentations contribuent à identifier l'organisation temporelle relative du mouvement focal et la stratégie posturale comme des marqueurs de la prise en compte de la gravité terrestre dans le comportement moteur humain. Comme nous avons

pu le formuler dans nos hypothèses préalables, ces marqueurs cinématiques ont subi de profondes modifications lors de l'exposition à la micropesanteur réelle et simulée.

6.2 Estimation de l'état initial en micropesanteur réelle et simulée : support de réorganisations sensorimotrices immédiates

L'augmentation significative de la durée relative de décélération des mouvements d'élévation du bras par rapport aux observations normogravitaires constitue une modification robuste de la composante focale des gestes d'atteinte analysés en micropesanteur réelle et simulée. Dans ces environnements, l'amplification de l'asymétrie des profils de vitesse était associée à des flexions du tronc deux fois moins importantes qu'en normogravité avec un déplacement de l'ensemble du corps vers l'avant lorsqu'il s'agissait d'atteindre les cibles lointaines. Cette modification de la stratégie posturale induirait vraisemblablement une projection verticale du CM des participants en dehors de la surface de support. Ces similarités comportementales en micropesanteur réelle et simulée suggèrent un abandon global du comportement normogravitaire décrit précédemment. Bien que ces résultats aient confirmé nos attentes, ce comportement alternatif, de manière plus inattendue, a été adopté très précocement face aux nouvelles propriétés d'allègement présentes dans ces environnements. En ce sens, nous n'avons pas rapporté d'évolution significative des paramètres cinématiques enregistrés tout au long des phases d'acquisition. Cette caractéristique fondamentale de nos résultats contraste avec un grand nombre d'études s'intéressant au contrôle du geste d'atteinte en champ de force modifié, particulièrement lorsque cette modification était localement appliquée sur le membre effecteur où lorsqu'elle n'était appréhendable qu'au travers du geste (e.g., champ « vitesse-dépendant de type Coriolis »). En effet, à partir de dispositifs tels que les plateformes de rotation ou les robots de type manipulandum, ces travaux ont montré que l'exposition à un champ de force modifié induisait une perturbation initiale des mouvements de bras et était suivie d'un retour progressif (essai après essai) vers un comportement nominal (Lackner & Dizio, 1994 ; Shadmehr & Mussa-Ivaldi, 1994 ; Goodbody & Wolpert, 1998 ; Bourdin et al., 2001). Cette évolution du comportement moteur a été formalisée à travers la notion d'adaptation sensorimotrice (cf. section 2.1.2). Par contraste avec ces précédentes observations et afin d'éviter toute ambiguïté, nous avons choisi d'utiliser l'expression « réorganisations sensorimotrices » pour qualifier les

changements immédiats et stables des paramètres cinématiques observés en micropesanteur réelle et simulée.

Afin de mieux appréhender ce phénomène, nous formulons une hypothèse explicative liée au mode d'exposition à ces nouveaux champs de force dans nos trois expérimentations. En vols paraboliques ou en immersion au sein du scaphandre submersible, les nouvelles propriétés d'allègement présentes dans ces environnements s'appliquaient sur l'ensemble des segments corporels des participants avant même l'initiation de leurs mouvements. Par conséquent, cette modification globale et homogène du champ de force permettait aux participants d'accéder de manière précoce et cohérente aux nouvelles propriétés dynamiques de l'environnement avant chaque essai (Barbiero et al., 2017). Ce dernier point illustre une différence fondamentale avec les études citées précédemment où les modifications de la dynamique étaient accessibles seulement au cours du mouvement. De cette manière, les erreurs d'exécution commises essai après essai au sein de ces champs de force localement modifiés constituaient en réalité le socle principal d'un changement progressif des processus de planification des gestes d'atteinte (Shadmehr et al., 2010 ; pour une revue). A l'inverse, dans nos études, l'accès au nouveau champ de force avant l'exécution motrice suffirait à actualiser les représentations internes de l'environnement sous-jacentes aux processus de planification du mouvement (Wolpert & Ghahramani, 2000 ; pour une revue) et permettrait d'implémenter une réorganisation immédiate du comportement moteur. Cette hypothèse explicative contribue à mettre en exergue le rôle central des estimations de l'état initial du système sensorimoteur dans l'élaboration de la commande motrice des mouvements à venir. Cette particularité du contrôle moteur a notamment été suggérée par des études récentes démontrant que des changements de l'état initial du bras liés à l'action gravitaire suffisaient à modifier immédiatement les paramètres cinématiques de gestes d'atteinte (Bringoux et al., 2012 ; Crevecoeur et al., 2014 ; Rousseau et al., 2016). Dans nos expérimentations, la prise en compte des conditions initiales d'exécution permettrait aux participants de développer des attentes précises concernant l'effet des propriétés d'allègement en micropesanteur réelle et simulée sur leurs segments corporels. Cette anticipation sensorimotrice serait à la base des réorganisations comportementales observées dans nos trois expérimentations. En outre, il est intéressant de noter que les similarités comportementales dans ces environnements étaient basées sur des informations vestibulaires préalables différentes.

En effet, malgré un contrôle fin de la flottabilité neutre en immersion avec le port du scaphandre, le système vestibulaire (via les otolithes) continuait de transmettre aux participants des indices gravitaires terrestres, contrairement aux périodes de micropesanteur en vols paraboliques. Cela suggère dans nos études que le système vestibulaire serait peu impliqué dans l'implémentation des réorganisations sensorimotrices en micropesanteur réelle et simulée. Alternativement, l'estimation de l'état initial lié aux propriétés d'allègement dans ces environnements reposerait principalement sur le système proprioceptif présent au niveau des segments corporels, capable de détecter les indices de charge issus de la force gravitaire par le biais des fuseaux neuromusculaires et des organes tendineux de Golgi (Dietz et al., 1992). En ligne avec cette hypothèse, Bringoux et al. (2012) ont montré en micropesanteur lors de vols paraboliques, que la restitution d'un couple articulaire au niveau de l'épaule comparable à un moment gravitaire résultant suffisait à induire des paramètres cinématiques de gestes d'atteinte comparables à ceux observés sur terre malgré l'absence d'indices gravitaires vestibulaires. Plus généralement, ces résultats soutiennent l'idée que le système somatosensoriel serait privilégié pour référer de l'absence ou de la présence d'indices gravitaires dans les processus de planification du geste.

Dans nos études, une partie de ces processus de planification pouvait être appréhendée par l'analyse des profils d'accélération des mouvements d'élévation du bras, reflétant des caractéristiques précoces de l'exécution motrice (Gaveau & Papaxanthis, 2011). Ces analyses révèlent un temps moyen d'atteinte du pic d'accélération significativement différent entre la micropesanteur réelle et simulée. En effet, alors que le temps moyen d'atteinte du pic d'accélération en immersion était proche de celui observé en normogravité, ce dernier était atteint significativement plus tôt en vols paraboliques par rapport aux deux autres environnements. Cette distinction cinématique proche de l'initiation du mouvement laisserait penser que l'anticipation des propriétés d'allègement dans ces deux environnements serait sous-tendue par une implication différente des processus de planification. Néanmoins, en environnement subaquatique, nous ne pouvons pas exclure que ce paramètre cinématique du mouvement, même précoce, ne subissait pas l'influence de la résistance visqueuse de l'eau. En support de cette hypothèse, nos analyses révèlent une diminution significative de la valeur moyenne du pic d'accélération dans ce contexte d'immersion par rapport aux observations normogravitaires. Cela

démontre que la viscosité de ce fluide pouvait effectivement influencer de manière précoce l'exécution motrice. En micropesanteur simulée, il semble ainsi plus difficile de comprendre la manière dont l'allègement était appréhendé au niveau des processus de planification du geste. En revanche, la modification des profils d'accélération en micropesanteur réelle par rapport à la normogravité suggère le développement d'une véritable intention motrice préalable pour gérer l'effet de l'absence de la gravité sur les mouvements d'élévation du bras. Dès lors, quels seraient les objectifs de cette gestion de la micropesanteur sur les gestes d'atteinte ? Plus généralement, quelles en seraient les conséquences sur les stratégies de contrôle mises en place par l'être humain pour interagir avec son environnement ? Le chapitre suivant aborde ces questions en mettant en parallèle les stratégies comportementales en normogravité et en micropesanteur lors de vols paraboliques.

Chapitre 7 Stratégies de contrôle de gestes d'atteinte corps entier en micropesanteur réelle

7.1 Stratégie de contrôle du mouvement focal et postural en normogravité

Au début du chapitre précédent nous avons rappelé les caractéristiques du comportement nominal sur terre en soulignant sa gestion de la force gravitaire dans le contrôle du mouvement focal et postural. Ces caractéristiques illustrent, de la part de l'être humain, une volonté d'avoir recours à des stratégies comportementales pour interagir de manière optimale avec son environnement (cf. section 1.4). Sur le plan du mouvement focal, les propriétés de la force gravitaire sont intégrées au sein des processus de planification de sorte à ce que cette dernière agisse comme une force assistant la décélération/accélération des mouvements de bras dirigés vers le haut/bas. Il en découle l'asymétrie robuste des profils de vitesse de ces mouvements de bras verticaux permettant de tirer profit de cette force externe omniprésente sur Terre (Papaxanthis et al., 1998a ; Gaveau & Papaxanthis, 2011). Cette stratégie de contrôle du geste focal a été formalisée dans une théorie du contrôle optimal combinant à la fois la minimisation du travail absolu et des secousses du geste (Berret et al., 2008, 2011 ; Gaveau et al., 2014). La composante posturale du comportement moteur prend en compte de manière prédictive l'action de l'attraction gravitaire sur les segments corporels, principalement afin d'éviter la chute de l'individu. Cela s'illustre par un contrôle du déplacement du CM à travers la mise en place de mécanismes compensatoires évoquée précédemment (Crenna et al., 1987 ; Massion, 1992 ; Vernazza-Martin et al., 2000). Contrairement à la composante focale, cette stratégie de contrôle postural favoriserait le maintien de l'équilibre au détriment de la minimisation du travail absolu et des secousses du geste (Hilt et al., 2016). Les enjeux posturaux liés à l'évitement de la chute et à la fonction de support du geste focal primeraient sur les aspects de dépense énergétique et de fluidité articulaire. En résumé, la stratégie globale du comportement moteur en normogravité, retrouvée également dans nos observations contrôles, est basée à la fois sur une composante focale répondant à une logique d'efficience et une composante posturale centrée sur des critères de réussite de la

tâche associés aux fonctions d'équilibration. Qu'advient-il de cette stratégie de contrôle lors de la suppression de la force gravitaire dans le champ de force environnant ?

7.2 Inversion des critères d'optimisation du contrôle du mouvement focal et postural en micropesanteur

L'étude des gestes d'atteinte corps entier en micropesanteur, réalisée dans l'Expérimentation 2 de ce travail de thèse, permet de discuter des stratégies de contrôle du mouvement volontaire en l'absence de gravité. Considérons dans un premier temps les mouvements d'élévation du bras caractérisant ces gestes d'atteinte. Selon la théorie du contrôle optimal évoquée précédemment, le maintien de l'asymétrie des profils de vitesse de mouvements de bras verticaux en micropesanteur serait inutile, ne tirant avantage d'aucune force externe pouvant assister ces gestes. Cette prédiction théorique bénéficie de données expérimentales illustrant une disparation progressive de ces asymétries cinématiques durant les phases de micropesanteur en vols paraboliques pour des mouvement de bras dirigés vers le haut ou vers le bas (Papaxanthis et al., 2005 ; Gaveau et al., 2016). Néanmoins et à l'opposé de ces précédents résultats, l'amplification substantielle de l'asymétrie des profils de vitesse constitue la caractéristique la plus saillante des réorganisations des gestes d'élévation du bras observés dans notre étude en micropesanteur. La durée d'exposition à la micropesanteur étant relativement proche, ces résultats contradictoires proviendraient principalement des exigences d'exécution qui caractérisaient les gestes d'atteinte analysés. En effet, dans les études mentionnées précédemment, la précision n'était pas la contrainte principale des mouvements de bras alors qu'elle constituait, avec la vitesse, un critère de performance primordial des gestes d'atteinte dans nos travaux. Dans ce cadre et en l'absence du couple gravitaire, une augmentation de la phase de décélération directement exprimée dans l'intention motrice permettrait de gérer activement le freinage des mouvements rapides d'élévation du bras à l'approche de la cible, en augmentant probablement l'activation des muscles antagonistes (Bonnard et al., 1997). En ce sens, nos résultats ont montré que les participants étaient capables de maintenir un niveau de performance comparable par rapport aux observations normogravitaires, à la fois en termes de précision et de vitesse d'exécution. De plus, l'Expérimentation 3 de ce travail de thèse a démontré que cette stratégie en micropesanteur permettait également de faire face à un changement inopiné de la cible à

atteindre suite à l'initiation du mouvement, sans se distinguer significativement des standards normogravitaires. Cela suggère que les contraintes d'exécution de ces gestes d'atteinte combinées à l'absence de gravité auraient conduit les participants à abandonner une stratégie de contrôle du mouvement focal reposant sur des critères d'efficience (i.e., de moindre coût) au profit d'une stratégie assurant prioritairement le maintien des critères de performance de la tâche considérée en micropesanteur. Dans notre étude, si les participants optaient pour un contrôle du geste focal moins efficient que sur Terre, il n'en était pas de même concernant la stratégie du contrôle postural.

L'atteinte de cibles positionnées au-delà de la longueur de bras des participants était associée à une réduction de la flexion du tronc avec un déplacement de l'ensemble du corps vers ces cibles. Cette stratégie posturale, abandonnant de fait les mécanismes compensatoires normogravitaires, permet de déplacer la projection verticale du CM en dehors de la base de support, ce qui augmenterait considérablement le risque de chute sur Terre. Les contraintes d'équilibre étant drastiquement réduites en l'absence de gravité, les mécanismes de contrôle du déplacement du CM sont apparus inadéquats pour nos participants. L'abandon de la stratégie posturale « terrestre » en micropesanteur semble contradictoire avec de précédentes études ayant analysé des mouvements de flexion de tronc en vols paraboliques ou spatiaux (Massion et al., 1997 ; Vernazza-Martin et al, 2000). Cette apparente contradiction confirmerait en réalité l'importance des contraintes d'interaction avec l'environnement (présence/absence d'un but externe) dans le choix des stratégies posturales adoptées en micropesanteur (Viel et al., 2010 ; Casellato et al., 2012). Par exemple, plus la tâche requise comporte un faible niveau d'interaction avec l'environnement, plus l'individu se représente la finalité de son geste de manière égocentrée en ayant recours à un schéma corporel normogravitaire. Dans notre étude, le niveau élevé d'interaction avec l'environnement conduisait vraisemblablement les participants à exploiter la réduction des contraintes d'équilibre en micropesanteur en adoptant une stratégie posturale alternative minimisant les degrés de liberté (Bernstein, 1967), et par conséquent le travail absolu et les secousses associés aux gestes d'atteinte (Hilt et al., 2016). Ces analyses illustreraient ainsi le passage d'une stratégie posturale normogravitaire énergétiquement coûteuse assurant prioritairement l'évitement de la chute vers un contrôle postural efficient recentré sur son rôle de support de la composante focale des gestes d'atteinte en l'absence de gravité.

En résumé, nous proposons qu'à l'inverse des observations normogravitaires, la stratégie globale du comportement moteur en micropesanteur repose sur un contrôle du mouvement focal centré sur des critères de réussite de la tâche (vitesse et précision d'atteinte) et une composante posturale répondant à une logique d'efficience (moindre coût). Nous faisons donc l'hypothèse d'une inversion des critères d'optimisation régissant le contrôle des gestes d'atteinte corps entier lorsque le champ de force environnant est dépourvu des effets de l'attraction gravitaire terrestre. Pour réaliser une même tâche motrice, les enjeux en termes de contrôle du mouvement diffèrent selon que la gravité soit présente ou non dans l'environnement. Dans notre étude, ces enjeux étaient appréhendés par les individus en anticipant les effets de l'absence de la gravité sur leurs segments corporels. Cette anticipation, vraisemblablement sous-tendue par une mise à jour rapide de la représentation interne des propriétés dynamiques de ce nouvel environnement, impactait l'étape de planification des gestes d'atteinte (cf. section 4.2.5.3) à l'origine des réorganisations sensorimotrices observée. L'inversion des critères d'optimisation des composantes focale et posturale en micropesanteur témoignerait d'une gestion optimale des contraintes liées à la fois aux exigences de la tâche et de l'environnement. En ce sens, ce travail de thèse supporte l'hypothèse selon laquelle l'objectif général du contrôle moteur en micropesanteur ne tiendrait pas en la reproduction d'un comportement nominal reposant sur des paramètres invariants mais résiderait davantage dans la recherche d'une planification du mouvement permettant de maximiser la réussite de la tâche tout en minimisant la dépense énergétique.

PERSPECTIVES ET APPLICATIONS

Ce travail de thèse contribue à mieux appréhender la manière dont la micropesanteur réelle et la micropesanteur simulée impactent le contrôle du mouvement volontaire chez l'être humain. Plus spécifiquement, nos études ont montré qu'en anticipant l'effet des propriétés d'allègement de ces environnements sur ses segments corporels, l'Homme était capable de réorganiser rapidement son comportement moteur afin de maintenir la performance de gestes d'atteinte corps entier fonctionnels. Nous avons également discuté plus spécifiquement du fait qu'en l'absence de gravité, sur la base d'estimation de l'état initial, ces réorganisations sensorimotrices conduiraient l'individu à reconsidérer ses stratégies de contrôle du mouvement focal et postural à travers une inversion des critères d'optimisation normogravitaire.

Nos études abordent également la question appliquée des problématiques liées à la simulation de la micropesanteur en environnement subaquatique. Bien que les méthodes d'entraînement en immersion soient largement utilisées au sein des agences spatiales américaine, européenne et russe, leur validité scientifique du point de vue du contrôle moteur humain reste à déterminer. En outre, au-delà de son statut de milieu analogue à la micropesanteur, l'environnement subaquatique devra également répondre aux besoins des futures missions d'exploration spatiale envisagées dans des contextes de gravité réduite, à savoir le sol lunaire et martien. Le chapitre suivant apporte des éléments de réponses concernant ces enjeux appliqués au domaine spatial et abordera les questions théoriques soulevées par la spécificité des champs de force en gravité réduite.

Chapitre 8 De l'immersion sur Terre à l'expansion de l'exploration spatiale

8.1 Influence de la flottabilité neutre sur les potentialités de simulation de la micropesanteur

L'Expérimentation 1 de ce travail de thèse a permis de décrire précisément l'influence de l'environnement subaquatique sur le comportement moteur humain, ce qui peut avoir des conséquences sur les méthodes d'entraînement des astronautes en immersion. La pertinence de ces entraînements repose principalement sur la notion de flottabilité neutre qui ferait de cet environnement naturel un milieu analogue à la micropesanteur. Ainsi, de manière inédite, notre étude a spécifiquement considéré l'analyse de gestes d'atteinte corps entier selon deux modes d'application de la flottabilité neutre sur le corps, soit au niveau du CM (Aqua) soit sur l'ensemble des segments corporels au moyen d'un scaphandre submersible (AquaS). Ces analyses ont également pu bénéficier d'une comparaison rigoureuse avec les mêmes gestes d'atteinte réalisés en micropesanteur réelle au cours de l'Expérimentation 2.

Pour évaluer les potentialités de simulation de la micropesanteur associées à ces contextes d'immersion, il est pertinent de relever l'évolution des marqueurs du comportement qui, sur Terre, traduisent une prise en compte de la force gravitaire dans le geste : i) l'organisation temporelle relative du mouvement focal et ii) la stratégie posturale (cf. section 1.4). Alors que ces paramètres étaient semblables aux observations normogravitaires lorsque la flottabilité neutre était appliquée sur le CM, on constate qu'ils étaient significativement plus proches des observations en micropesanteur quand la flottabilité neutre s'exerçait sur les segments corporels des participants. Pour rappel, en micropesanteur et avec port du scaphandre en immersion, la modification du comportement s'illustrait par une augmentation de la phase de décélération du bras et un déplacement de l'ensemble du corps vers l'avant lorsqu'il s'agissait d'atteindre une cible positionnée au-delà de la longueur du bras. Comme évoqué dans le Chapitre 6, les réorganisations sensorimotrices observées à la fois dans ce contexte d'immersion et en micropesanteur seraient révélatrices de l'abandon d'une stratégie comportementale normogravitaire. Par conséquent, d'un point de vue du contrôle moteur, une maîtrise fine

de la flottabilité neutre sur l'ensemble des segments corporels permettrait d'améliorer la qualité de la simulation de la micropesanteur en environnement subaquatique. Globalement, les modalités d'exposition à la flottabilité neutre semblent donc être un enjeu crucial pour optimiser la préparation des astronautes en immersion avant leurs missions spatiales. Toutefois, ces similarités comportementales garantissent-elles une transférabilité des habilités motrices entre ce type de contexte d'immersion et la micropesanteur réelle ?

8.2 Transfert d'habilités motrices inter-environnement : de l'immersion à la micropesanteur

L'intérêt des méthodes de simulation de la micropesanteur sur Terre repose sur la notion de transfert d'habilités motrices inter-environnement. En d'autres termes, l'efficacité d'une méthode d'entraînement est avérée si la réalisation répétée de gestes complexes au sein de l'environnement analogue améliore significativement la réalisation de gestes similaires en micropesanteur. Dans le domaine du contrôle moteur, la notion générique de transfert est principalement étudiée pour appréhender les processus qui sous-tendent l'apparition et la rétention de l'adaptation sensorimotrice au sein de champs de force localement modifiés (e.g., champ « vitesse-dépendant de type manipulandum »). En ce sens, lorsque la réalisation de gestes d'atteinte est examinée au travers de deux champs de force distincts (A et B), il s'agit généralement pour ces études de comparer les cinétiques d'adaptation, leurs implications neurophysiologiques (Franklin et al, 2003 ; Franklin et al., 2008) ou de tester la consolidation en mémoire d'une adaptation préalable selon un paradigme dit d'interférence « A➔B➔A » (Shadmehr & Brashers-Krug, 1997 ; Caithness et al., 2004). Dans ce dernier cas de figure, le recours à une adaptation en B a pour but de tester la rétention de l'adaptation en A après interférence (e.g., en induisant une inversion du champ de force en B). Cette volonté expérimentale de départ limite considérablement la possibilité d'observer un transfert d'adaptation de A vers B et cela d'autant plus qu'il est question de modifications locales du champ de force environnant où l'objectif principal de l'individu consiste à contrer spécifiquement la modification environnementale imposée pour maintenir la finalité de son geste (Izawa et al., 2008). En ce sens, l'occurrence du transfert d'adaptation est plus aisée à rapporter (même si la proportion globale reste restreinte) lors de l'analyse de gestes d'atteinte au sein d'un

même champ de force modifié avec une adaptation généralisée à l'espace de travail (Shadmehr & Mussa-Ivaldi, 1994 ; Goodbody & Wolpert, 1998) ou du bras dominant vers le non-dominant (Criscimagna-Hemminger et al., 2003 ; Joiner et al., 2013 ; Lefumat et al., 2015). Néanmoins, l'ensemble de ces études met en exergue le rôle essentiel des processus de planification du mouvement dans la rétention ou le transfert d'adaptations sensorimotrices. L'observation de modifications motrices impliquées au niveau de la préparation du mouvement suggèrerait une mise à jour plus aboutie des représentations internes liées aux nouvelles propriétés dynamiques du bras et de l'environnement, favorisant la mise en œuvre du transfert (Shadmehr, 2004 ; pour une revue). Au cours de nos études en micropesanteur réelle et simulée nous n'avons pas observé la mise en place de processus adaptatifs (pas d'évolution significative des gestes d'atteinte essai après essai) mais plutôt des réorganisations sensorimotrices immédiates. Dans ce cas, appréhender l'aspect du transfert d'habilités motrices inter-environnement reviendrait à s'intéresser aux processus de planification du geste qui sous-tendent les réorganisations sensorimotrices dans ces deux environnements. Comme évoqué dans la section 6.2 de la Discussion Générale, nos analyses cinématiques ne permettent pas de distinguer clairement l'implication de ces processus de planification en immersion compte tenu de l'influence précoce de la résistance visqueuse de l'eau sur les gestes d'atteinte. Par conséquent, l'évaluation précise des potentialités de transfert d'habilités motrices de l'environnement subaquatique vers la micropesanteur réelle nécessiterait l'analyse des patterns d'activation EMG illustrant plus spécifiquement l'expression de la commande motrice responsable de l'initiation du mouvement, non impactés par la viscosité du fluide. Dans le cas où des similarités de ce type d'enregistrement EMG seraient mises en évidence entre ces environnements, cela renforcerait l'hypothèse d'une implication comparable des processus de planification sous-jacents aux réorganisations comportementales, favorisant le transfert inter-environnement.

Du point de vue du contrôle moteur, les résultats de nos Expérimentations 1 et 2 suggèrent malgré tout que l'environnement subaquatique serait un milieu naturel pertinent pour simuler la micropesanteur à condition que ce dernier soit associé à une maîtrise fine de l'application de la flottabilité neutre sur les segments corporels des astronautes. Afin de confirmer cette hypothèse, la problématique du transfert d'habilités motrices entre ces deux environnements doit faire l'objet d'études supplémentaires en tentant d'appréhender

plus spécifiquement les processus de planification du mouvement mis en œuvre dans ces champs de forces inhabituels. En revanche, dans l'optique de préparer l'expansion de l'exploration spatiale dans les prochaines décennies, il convient également de porter l'attention des recherches scientifiques relatives à l'impact de la gravité réduite sur le contrôle moteur.

8.3 Le futur de l'exploration spatiale : challenge de la gravité réduite

Actuellement, l'exploration spatiale est pensée par les diverses agences spatiales bien au-delà de l'orbite terrestre sans toutefois se restreindre à l'envoi de sondes ou de robot. En effet, la NASA, par exemple, a annoncé un retour de l'Homme sur la Lune à l'horizon 2020 et un premier pas humain sur la planète Mars dans les années 2030. La société américaine SPACEX[1], spécialisée dans la construction de lanceurs en astronautique, prévoit même de devancer cet objectif en atteignant le sol martien dès 2024. L'expansion de l'exploration spatiale à destination d'astéroïdes, de la Lune ou d'autres planètes du système solaire conduira intrinsèquement l'être humain à évoluer dans de nouveaux champs de force gravitaire. Spécifiquement, les valeurs gravitaires sur le sol lunaire et martien sont respectivement de 1,62 $m.s^{-2}$ et 3,71 $m.s^{-2}$ (soit environ $1/6^{ème}$ et $1/3^{ème}$ de la gravité terrestre). Ces environnements, caractérisés par des gravités réduites par rapport à celle de la Terre, posent de multiples questions scientifiques du point de vue du contrôle moteur humain et dont la résolution ne peut pas s'envisager sur la base d'inférences faites à partir d'études réalisées en micropesanteur (White et al., 2016 ; pour une revue).

En effet, considérons comme exemple la réalisation de gestes d'atteinte corps entier similaires à la seconde expérimentation de ce travail de thèse. Si nous avons montré la mise en place de réorganisations sensorimotrices rapides et stables pour ce type de mouvement en l'absence de gravité, nos hypothèses explicatives ne permettent pas de prédire que de tels changements pourraient s'opérer à l'identique en gravité réduite. En effet, le passage de la normogravité à la micropesanteur pourrait être qualifié de passage du « tout à rien » et la description des réponses comportementales lors de ce passage ne

[1] SpaceX est une entreprise américaine travaillant dans le domaine de l'astronautique et du vol spatial. Fondée en 2002, il s'agit de l'un des deux prestataires privés à qui la NASA a confié un contrat de transport de fret vers l'ISS.

permet pas d'aborder la question d'un changement plus graduel. Rappelons que ce contraste prononcé entre ces deux environnements a conduit nos participants à modifier radicalement les stratégies de contrôle de la composante focale et posturale de leurs gestes d'atteinte, jusqu'à adopter une inversion des critères d'optimisation observés en normogravité. En gravité réduite, la configuration environnementale pourrait être plus complexe à appréhender pour le contrôle du mouvement volontaire. Quelle stratégie comportementale conviendrait-il d'adopter pour faire face de manière optimale à une réduction et non à une disparition de la force gravitaire ? Du point de vue du contrôle moteur, existe-t-il un continuum de la normogravité à la micropesanteur ou doit-on s'attendre à des effets de seuils gravitaires qui délimiteront des stratégies comportementales distinctes ? A la lumière de ce travail de thèse, ces questions théoriques semblent être liées aux capacités de l'être humain à modifier et affiner ses représentations internes des effets des nouveaux champs de force gravitaire sur ses segments corporels. En effet, la question posée est de savoir si l'ajustement de ces représentations internes serait suffisamment fin pour appréhender différents taux de réduction de la force gravitaire. Dans l'optique d'une réponse positive, cela favoriserait l'hypothèse prédisant l'observation d'un continuum des réorganisations sensorimotrices dans ces nouveaux environnements. Dans le cas inverse, on pourrait s'attendre à observer des comportements plus stéréotypés recouvrant des catégories de taux de réduction gravitaire.

Pour tenter de répondre précisément à ces questions, il est nécessaire de mettre en place des protocoles expérimentaux permettant d'étudier directement le comportement moteur humain en gravité réduite. Pour cela, la méthodologie offerte par les vols paraboliques offre des opportunités intéressantes. En effet, pour ce travail de thèse en micropesanteur, l'aéronef a suivi une trajectoire parabolique recréant le phénomène de chute libre mais ce dernier peut également adopter une trajectoire décrivant une parabole plus évasée exposant ses occupants à une gravité réduite non nulle (chute partielle). De cette manière, la société Novespace, filiale du CNES, propose des vols paraboliques exposant les individus à la gravité lunaire (0,16 g) ou martienne (0,38 g). Actuellement, ces derniers sont généralement réalisés pour des vols commerciaux, peu d'études scientifiques s'intéressant au contrôle du mouvement humain ont bénéficié de cette méthodologie et les travaux sur le comportement moteur se sont jusqu'à présent limités à

l'analyse de l'évolution de la marche au sein de ces environnements gravitaires modifiés (Cavagna, 1998, 2000 ; Ritzmann et al., 2016b ; Cavanagh et al., 2017). En plus de développer des connaissances théoriques sur l'impact des champs de force en gravité réduite sur l'Homme, la préparation des prochaines missions d'exploration sur la Lune ou sur Mars passera également par le développement de milieux analogues. Ces derniers devront bien sûr offrir des propriétés d'allègement similaires mais aussi des surfaces imitant la spécificité des sols lunaires et martiens. A la suite de nos études, l'environnement subaquatique couplé à l'utilisation d'un scaphandre submersible permettant de contrôle la flottabilité sur l'ensemble du corps semble un moyen pertinent de recréer les critères d'allègement désirés. En ce sens, la société marseillaise COMEX, avec qui nous avons collaboré pour la réalisation de l'Expérimentation 1, a récemment conçu un scaphandre de ce type (Gandolfi 2) dédié à la simulation d'environnements caractérisés par une gravité réduite. L'aspect de l'imitation des sols est également fondamental puisqu'il est lié aux capacités de locomotion des astronautes dans ces environnements et leur habilité à réaliser des tâches de collecte d'échantillons de ces sols. Bien que difficilement accessibles, les fonds marins permettraient à la fois de remplir les critères d'un allègement maîtrisé du corps en environnement subaquatique et celui des similitudes avec les sols lunaires et martiens composés notamment de roches et de cratères. Plusieurs sites marins au sein de la baie de Marseille ont d'ailleurs été identifiés pour leur ressemblance géologique et topographique (Weiss et al., 2012). La combinaison de ces critères de simulation ferait des fonds marins des terrains naturels privilégiés pour préparer l'expansion de l'exploration spatiale prévue pour les prochaines décennies.

* *
*

Le champ de force gravitaire terrestre a façonné l'évolution naturelle de l'espèce humaine, néanmoins les investigations scientifiques menées au cours de ce travail doctoral mettent en exergue les capacités de l'Homme à prendre en compte des modifications de ce champ de force pour maintenir une interaction désirée avec son environnement. Les réorganisations comportementales que nous avons observées en micropesanteur sont la manifestation concrète du lien étroit entre les stratégies de contrôle

du mouvement humain et le contexte environnemental. De cette manière, une des propriétés fondamentales du contrôle moteur tient en sa faculté d'être perméable au changement. N'est-ce pas l'illustration modeste d'une caractéristique plus globale de l'Homme ? La survie de l'espèce humaine repose sur des interactions de longs termes ayant permis par le passé de s'accommoder des changements du monde externe. Certaines de nos évolutions récentes unilatérales vont désormais bien au-delà de la nécessité de survivre. Néanmoins, il convient d'avoir à l'esprit que nous entretenons avec l'environnement une interaction bidirectionnelle et que nos actes ont une influence significative sur notre écosystème. Cette influence mutuelle nous oblige à penser nos choix en amont d'actions susceptibles de remettre au centre des préoccupations la survie de l'espèce. L'enjeu est et sera collectif.

RÉFÉRENCES

Abdel-Aziz, Y.I., Karara, H.M. (1971) Direct linear transformation from comparator coordinates into object space coordinates. *American Society for Photogrammetry,* 40:1–18.

Abend, W., Bizzi, E., & Morasso, P. (1982). Human arm trajectory formation. *Brain: A Journal of Neurology*, 105(Pt 2), 331–348.

Adams, J. A. (1971). A closed-loop theory of motor learning. *Journal of Motor Behavior*, *3*(2), 111–149.

Alais, D., Newell, F. N., & Mamassian, P. (2010). Multisensory processing in review: from physiology to behaviour. *Seeing and Perceiving*, *23*(1), 3–38. https://doi.org/10.1163/187847510X488603.

Alexandrov, A., Frolov, A., & Massion, J. (1998). Axial synergies during human upper trunk bending. *Experimental Brain Research*, *118*(2), 210–220.

André-Thomas, A. (1940). Équilibre et équilibration. Paris: Masson.

Angelaki, D. E., Shaikh, A. G., Green, A. M., & Dickman, J. D. (2004). Neurons compute internal models of the physical laws of motion. *Nature*, *430*(6999), 560–564. https://doi.org/10.1038/nature02754.

Babinski, J. (1899). De l'asynergie cerebelleuse. *Rev Neurol*, *7*, 806–816.

Barbiero, M., Rousseau, C., Papaxanthis, C., & White, O. (2017). Coherent Multimodal Sensory Information Allows Switching between Gravitoinertial Contexts. *Frontiers in Physiology*, *8*. https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00290.

Baroni, G., Pedrocchi, A., Ferrigno, G., Massion, J., & Pedotti, A. (2001). Static and dynamic postural control in long-term microgravity: evidence of a dual adaptation. *Journal of Applied Physiology*, *90*(1), 205–215.

Bays, P. M., Flanagan, J. R., & Wolpert, D. M. (2005). Interference between velocity-dependent and position-dependent force-fields indicates that tasks depending on different kinematic parameters compete for motor working memory. *Experimental Brain Research*, *163*(3), 400–405. https://doi.org/10.1007/s00221-005-2299-5.

Belenkiy, V. E., Gurfinkel, V. S., & Paltsev, E. I. (1967). Control elements of voluntary movements. *Biofizika*, *12*(1), 135–141.

Benson, A.J. (1990). Sensory functions and limitations of the vestibular system. In R. Warren & A.H. Wertheim (Eds.). *Perception Control of Self-Motion* (pp. 145- 170). Hillsdale, New-Jersey : Erlbaum.

Berger, M., Mescheriakov, S., Molokanova, E., Lechner-Steinleitner, S., Seguer, N., & Kozlovskaya, I. (1997). Pointing arm movements in short- and long-term spaceflights. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, *68*(9), 781–787.

Bernstein, N. (1967). The co-ordination and regulation of movements. Oxford: Pergamon Press.

Berret, B., Chiovetto, E., Nori, F., & Pozzo, T. (2011). Evidence for Composite Cost Functions in Arm Movement Planning: An Inverse Optimal Control Approach. *PLoS Computational Biology*, *7*(10), e1002183. https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002183.

Berret, B., Darlot, C., Jean, F., Pozzo, T., Papaxanthis, C., & Gauthier, J. P. (2008). The Inactivation Principle: Mathematical Solutions Minimizing the Absolute Work and Biological Implications for the Planning of Arm Movements. *PLoS Computational Biology*, *4*(10), e1000194. https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000194.

Blouin, J., Teasdale, N., Bard, C., & Fleury, M. (1995). Control of Rapid Arm Movements When Target Position Is Altered During Saccadic Suppression. *Journal of Motor Behavior*, *27*(2), 114–122. https://doi.org/10.1080/00222895.1995.9941704.

Bock, O. (1992). The characteristics of arm movements executed in unusual force environments. *Advances in Space Research*, *12*(1), 237–241.

Bock, O. (1994). Joint position sense in simulated changed-gravity environments. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, *65*(7), 621–626.

Bolender, H., Stevenin, H., Bessone, L., & Torres, A. (2006). Preparing for space - EVA training at the European Astronaut Centre. *ESA Bulletin*, *128*, 32–40.

Bonnard, M., Pailhous, J., & Danion, F. (1997). Intentional on-line adaptation of rhythmic movements during a hyper-to microgravity change. *Motor Control*, *1*(3), 247–262.

Boulinguez, P., Blouin, J., & Nougier, V. (2001). The gap effect for eye and hand movements in double-step pointing. *Experimental Brain Research*, *138*(3), 352–358. https://doi.org/10.1007/s002210100718

Boulinguez, P., & Nougier, V. (1999). Control of goal-directed movements: the contribution of orienting of visual attention and motor preparation. *Acta Psychologica*, *103*(1), 21–45. https://doi.org/10.1016/S0001-6918(99)00022-0.

Bourdin, C., Bringoux, L., Gauthier, G. M., & Vercher, J. L. (2006). Vision of the hand prior to movement onset allows full motor adaptation to a multi-force environment. *Brain Research Bulletin*, *71*(1–3), 101–110.https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2006.08.007.

Bourdin, C., Gauthier, G., Blouin, J., & Vercher, J. L. (2001). Visual feedback of the moving arm allows complete adaptation of pointing movements to centrifugal and Coriolis forces in human subjects. *Neuroscience Letters*, *301*(1), 25–28.

Bramble, D. M., & Jenkins, F. A. (1993). Mammalian locomotor-respiratory integration: implications for diaphragmatic and pulmonary design. *Science (New York, N.Y.)*, *262*(5131), 235–240.

Bringoux, L., Blouin, J., Coyle, T., Ruget, H., & Mouchnino, L. (2012). Effect of gravity-like torque on goal-directed arm movements in microgravity. *Journal of Neurophysiology*, *107*(9), 2541–2548. https://doi.org/10.1152/jn.00364.2011.

Bringoux, L., Nougier, V., Barraud, P.-A., Marin, L., & Raphel, C. (2003). Contribution of somesthetic information to the perception of body orientation in the pitch dimension. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. A, Human Experimental Psychology*, *56*(5), 909–923. https://doi.org/10.1080/02724980245000016.

Bringoux, L., Schmerber, S., Nougier, V., Dumas, G., Barraud, P. A., & Raphel, C. (2002). Perception of slow pitch and roll body tilts in bilateral labyrinthine-defective subjects. *Neuropsychologia*, *40*(4), 367–372.

Brooks, J. X., Carriot, J., & Cullen, K. E. (2015). Learning to expect the unexpected: rapid updating in primate cerebellum during voluntary self-motion. *Nature Neuroscience*, *18*(9), 1310–1317. https://doi.org/10.1038/nn.4077.

Brown JL (1961) Orientation to the vertical during water immersion. *Aerospace Medecine* 32:209–217.

Bubic. A. (2010). Prediction, cognition and the brain. *Frontiers in Human Neuroscience*. https://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00025.

Burdet, E., Osu, R., Franklin, D. W., Milner, T. E., & Kawato, M. (2001). The central nervous system stabilizes unstable dynamics by learning optimal impedance. *Nature*, *414*(6862), 446–449. https://doi.org/10.1038/35106566.

Buser, P., & Imbert, M. (1982). La somesthésie, Neurophysiologie fonctionnelle II: psychophysiologie sensorielle, ed. P. Buser & M. Imbert, Hermann, 99-226.

Caithness, G., Osu, R., Bays, P., Chase, H., Klassen, J., Kawato, M., Wolpert, D.M., Flanagan, J. R. (2004). Failure to Consolidate the Consolidation Theory of Learning for Sensorimotor Adaptation Tasks. *Journal of Neuroscience*, *24*(40), 8662–8671. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2214-04.2004.

Carriot, J., Bringoux, L., Charles, C., Mars, F., Nougier, V., & Cian, C. (2004). Perceived body orientation in microgravity: effects of prior experience and pressure under the feet. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, *75*(9), 795–799.

Casellato, C., Pedrocchi, A., & Ferrigno, G. (2016). Whole-Body Movements in Long-Term Weightlessness: Hierarchies of the Controlled Variables Are Gravity-Dependent. *Journal of Motor Behavior*, 1–12. https://doi.org/10.1080/00222895.2016.1247032.

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*(2), 203–215. https://doi.org/10.1007/s00221-011-2918-2.

Cavagna, G. A., Willems, P. A., & Heglund, N. C. (1998). Walking on Mars. *Nature*, *393*(6686), 636–636. https://doi.org/10.1038/31374.

Cavagna, G. A., Willems, P. A., & Heglund, N. C. (2000). The role of gravity in human walking: pendular energy exchange, external work and optimal speed. *The Journal*

of Physiology, *528*(Pt 3), 657–668. https://doi.org/10.1111/j.1469-7793.2000.00657.x.

Cavanagh, P., Rice, A., Glauberman, M., Sudduth, A., Cherones, A., Davis, S., Lewis, M., Hanson, A., Wilt, G. (2017). Ground Reaction Forces During Reduced Gravity Running in Parabolic Flight. *Aerospace Medicine and Human Performance*, *88*(8), 730–736. https://doi.org/10.3357/AMHP.4779.2017.

Chua, R., & Elliott, D. (1993). Visual regulation of manual aiming. *Human Movement Science*, *12*(4), 365–401. https://doi.org/10.1016/0167-9457(93)90026-L.

Clement, G., Gurfinkel, V. S., Lestienne, F., Lipshits, M. I., & Popov, K. E. (1984). Adaptation of postural control to weightlessness. *Experimental Brain Research*, *57*(1), 61–72.

Clement, G., & Lestienne, F. (1988). Adaptive modifications of postural attitude in conditions of weightlessness. *Experimental Brain Research*, *72*(2), 381–389.

Coello, Y., Orliaguet, J. P., & Prablanc, C. (1996). Pointing movement in an artificial perturbing inertial field: A prospective paradigm for motor control study. *Neuropsychologia*, *34*(9), 879–892. https://doi.org/10.1016/0028-3932(96)00003-6.

Coscia, M., Cheung, V. C., Tropea, P., Koenig, A., Monaco, V., Bennis, C., … Bonato, P. (2014). The effect of arm weight support on upper limb muscle synergies during reaching movements. *Journal of Neuroengineering and Rehabilitation*, *11*(1), 22.

Counil, L. (2015). Field Dependence and Orientation of Upside-down Posture in Water. *Perceptual and Motor Skills*, *120*(1), 15–24. https://doi.org/10.2466/30.PMS.120v14x6.

Crenna, P., Frigo, C., Massion, J., & Pedotti, A. (1987). Forward and backward axial synergies in man. *Experimental Brain Research*, *65*(3), 538–548.

Crevecoeur, F., McIntyre, J., Thonnard, J.-L., & Lefevre, P. (2010). Movement Stability Under Uncertain Internal Models of Dynamics. *Journal of Neurophysiology*, *104*(3), 1301–1313. https://doi.org/10.1152/jn.00315.2010.

Crevecoeur, F., McIntyre, J., Thonnard, J.-L., & Lefèvre, P. (2014). Gravity-dependent estimates of object mass underlie the generation of motor commands for horizontal limb movements. *Journal of Neurophysiology*, *112*(2), 384–392. https://doi.org/10.1152/jn.00061.2014.

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

Criscimagna-Hemminger, S. E., Donchin, O., Gazzaniga, M. S., & Shadmehr, R. (2003). Learned Dynamics of Reaching Movements Generalize From Dominant to Nondominant Arm. *Journal of Neurophysiology*, *89*(1), 168–176. https://doi.org/10.1152/jn.00622.2002.

Dalecki, M., & Bock, O. (2013). Changed Joint Position Sense and Muscle Activity in Simulated Weightlessness by Water Immersion. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, *84*(2), 110–115. https://doi.org/10.3357/ASEM.3394.2013.

Dalecki, M., & Bock, O. (2014). Isometric Force Exaggeration in Simulated Weightlessness by Water Immersion: Role of Visual Feedback. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, *85*(6), 605–611. https://doi.org/10.3357/ASEM.3880.2014.

Dalecki, M., Bock, O., & Schulze, B. (2012). Cognitive impairment during 5 m water immersion. *Journal of Applied Physiology*, *113*(7), 1075–1081. https://doi.org/10.1152/japplphysiol.00825.2012.

Dalecki, M., Dräger, T., Mierau, A., & Bock, O. (2012). Production of finely graded forces in humans: effects of simulated weightlessness by water immersion. *Experimental Brain Research*, *218*(1), 41–47. https://doi.org/10.1007/s00221-012-2999-6.

Darlot, C. (1987). Traitement central des informations otolithiques. Etude par la méthode de rotation autour d'un axe incliné par rapport à la gravité. Thèse de Sciences Naturelles, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI. Retrieved from http://www.theses.fr/1987PA066327.

Desmurget, M., & Grafton, S. (2000). Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(11), 423–431.

Diedrichsen, J., Hashambhoy, Y., Rane, T., & Shadmehr, R. (2005). Neural Correlates of Reach Errors. *Journal of Neuroscience*, *25*(43), 9919–9931. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1874-05.2005.

Dietz, V., Gollhofer, A., Kleiber, M., & Trippel, M. (1992). Regulation of bipedal stance: dependency on "load" receptors. *Experimental Brain Research*, *89*(1), 229–231.

Dixon, D. J. (1985). Underwater movement and Fitts' law. Retrieved from https://ttu-ir.tdl.org/ttu-ir/handle/2346/12031.

Droulez, J. (1986). Les fonctions otolithiques chez l'homme. Etude des contributions vestibulaires et visuelles à la détermination des mouvements propres rectilinéaires et aux réflexes oculo-moteurs associés. Thèse pour le doctorat de Médecine, Université Lariboisière-Saint Louis, Paris VII.

Emken, J. L., Benitez, R., Sideris, A., Bobrow, J. E., & Reinkensmeyer, D. J. (2007). Motor Adaptation as a Greedy Optimization of Error and Effort. *Journal of Neurophysiology*, *97*(6), 3997–4006. https://doi.org/10.1152/jn.01095.2006.

Ernst, M. O., & Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature*, *415*(6870), 429–433. https://doi.org/10.1038/415429a.

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

Faisal, A. A., Selen, L. P. J., & Wolpert, D. M. (2008). Noise in the nervous system. *Nature Reviews Neuroscience*, *9*(4), 292–303. https://doi.org/10.1038/nrn2258.

Fautrelle, L., Barbieri, G., Ballay, Y., & Bonnetblanc, F. (2011). Pointing to double-step visual stimuli from a standing position: motor corrections when the speed–accuracy trade-off is unexpectedly modified in-flight. A breakdown of the perception–action coupling. *Neuroscience*, *194*, 124–135. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2011.07.049.

Fautrelle, L., Prablanc, C., Berret, B., Ballay, Y., & Bonnetblanc, F. (2010). Pointing to double-step visual stimuli from a standing position: very short latency (express) corrections are observed in upper and lower limbs and may not require cortical involvement. *Neuroscience*, *169*(2), 697–705. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2010.05.014.

Feldman, A. G. (1986). Once More on the Equilibrium-Point Hypothesis (λ Model) for Motor Control. *Journal of Motor Behavior*, *18*(1), 17–54. https://doi.org/10.1080/00222895.1986.10735369.

Fisk, J., Lackner, J. R., & DiZio, P. (1993). Gravitoinertial force level influences arm movement control. *Journal of Neurophysiology*, *69*(2), 504–511.

Fitts, P. M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology*, *47*(6), 381–391.

Flanagan, J. R., Bowman, M. C., & Johansson, R. S. (2006). Control strategies in object manipulation tasks. *Current Opinion in Neurobiology*, *16*(6), 650–659. https://doi.org/10.1016/j.conb.2006.10.005.

Flanagan, J. R., & Tresilian, J. R. (1994). Grip-load force coupling: a general control strategy for transporting objects. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, *20*(5), 944–957.

Flanagan, J. R., & Wing, A. M. (1997). The role of internal models in motion planning and control: evidence from grip force adjustments during movements of hand-held loads. *Journal of Neuroscience*, *17*(4), 1519–1528.

Franklin, D. W., Burdet, E., Tee, K. P., Osu, R., Chew, C.-M., Milner, T. E., & Kawato, M. (2008). CNS Learns Stable, Accurate, and Efficient Movements Using a Simple Algorithm. *Journal of Neuroscience*, *28*(44), 11165–11173. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3099-08.2008.

Franklin, D. W., Franklin, S., & Wolpert, D. M. (2014). Fractionation of the visuomotor feedback response to directions of movement and perturbation. *Journal of Neurophysiology*, *112*(9), 2218–2233. https://doi.org/10.1152/jn.00377.2013.

Franklin, D. W., Osu, R., Burdet, E., Kawato, M., & Milner, T. E. (2003). Adaptation to Stable and Unstable Dynamics Achieved By Combined Impedance Control and Inverse Dynamics Model. *Journal of Neurophysiology*, *90*(5), 3270–3282. https://doi.org/10.1152/jn.01112.2002.

Franklin, D. W., & Wolpert, D. M. (2011). Computational Mechanisms of Sensorimotor Control. *Neuron*, *72*(3), 425–442. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.10.006.

Franklin, S., Wolpert, D. M., & Franklin, D. W. (2012). Visuomotor feedback gains upregulate during the learning of novel dynamics. *Journal of Neurophysiology*, *108*(2), 467–478. https://doi.org/10.1152/jn.01123.2011.

Gandolfo, F., Mussa-Ivaldi, F. A., & Bizzi, E. (1996). Motor learning by field approximation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *93*(9), 3843–3846.

Gaveau, J., Berret, B., Angelaki, D. E., & Papaxanthis, C. (2016). Direction-dependent arm kinematics reveal optimal integration of gravity cues. *ELife*, *5*. https://doi.org/10.7554/eLife.16394.

Gaveau, J., Berret, B., Demougeot, L., Fadiga, L., Pozzo, T., & Papaxanthis, C. (2014). Energy-related optimal control accounts for gravitational load: comparing shoulder, elbow, and wrist rotations. *Journal of Neurophysiology*, *111*(1), 4–16. https://doi.org/10.1152/jn.01029.2012.

Gaveau, J., Paizis, C., Berret, B., Pozzo, T., & Papaxanthis, C. (2011). Sensorimotor adaptation of point-to-point arm movements after spaceflight: the role of internal representation of gravity force in trajectory planning. *Journal of Neurophysiology*, *106*(2), 620–629. https://doi.org/10.1152/jn.00081.2011.

Gaveau, J., & Papaxanthis, C. (2011). The Temporal Structure of Vertical Arm Movements. *PLoS ONE*, *6*(7), e22045. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022045.

Gentili, R., Cahouet, V., & Papaxanthis, C. (2007). Motor planning of arm movements is direction-dependent in the gravity field. *Neuroscience*, *145*(1), 20–32. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2006.11.035.

Gomi, H. (2008). Implicit online corrections of reaching movements. *Current Opinion in Neurobiology*, *18*(6), 558–564. https://doi.org/10.1016/j.conb.2008.11.002.

Goodale, M. A., Pelisson, D., & Prablanc, C. (1986). Large adjustments in visually guided reaching do not depend on vision of the hand or perception of target displacement. *Nature*, *320*(6064), 748–750. https://doi.org/10.1038/320748a0.

Goodbody, S. J., & Wolpert, D. M. (1998). Temporal and amplitude generalization in motor learning. *Journal of Neurophysiology*, *79*(4), 1825–1838.

Gordon, J., Ghilardi, M. F., & Ghez, C. (1994). Accuracy of planar reaching movements. I. Independence of direction and extent variability. *Experimental Brain Research*, *99*(1), 97–111.

Graziano, M. S., Reiss, L. A., & Gross, C. G. (1999). A neuronal representation of the location of nearby sounds. *Nature*, *397*(6718), 428–430. https://doi.org/10.1038/17115.

Gurfinkel, V. S., Levik, Y. S., Popov, K. E., Smetanin, B. N., & Shlikov, V. Y. (1988). Body Scheme in the Control of Postural Activity. *Stance and Motion* (pp. 185–193). Springer, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0821-6_17.

Haggard, P. (2001). Look and feel. *Trends in Cognitive Sciences*, *5*(11), 462–463.

Heywood, S., McClelland, J., Mentiplay, B., Geigle, P., Rahmann, A., & Clark, R. (2017). Effectiveness of Aquatic Exercise in Improving Lower Limb Strength in Musculoskeletal Conditions: A Systematic Review and Meta-Analysis. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, *98*(1), 173–186. https://doi.org/10.1016/j.apmr.2016.08.472.

Hick, W. E. (1952). On the rate of gain of information. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *4*(1), 11–26. https://doi.org/10.1080/17470215208416600.

Hilt, P. M., Berret, B., Papaxanthis, C., Stapley, P. J., & Pozzo, T. (2016). Evidence for subjective values guiding posture and movement coordination in a free-endpoint whole-body reaching task. *Scientific Reports*, *6*(1). https://doi.org/10.1038/srep23868.

Hoffmann, E. R., & Chan, A. H. S. (2012). Underwater movement times with ongoing visual control. *Ergonomics*, *55*(12), 1513–1523. https://doi.org/10.1080/00140139.2012.719038.

Horak, F. B. (2006). Postural orientation and equilibrium: what do we need to know about neural control of balance to prevent falls? *Age and Ageing*, *35*(Supplement 2), ii7-ii11. https://doi.org/10.1093/ageing/afl077.

Horak, F. B., and Nashner, L. M. (1986). Central programming of postural movements: adaptation to altered support-surface configurations. *Journal of Neurophysiology*. 55, 1369–1381.

Hornet D, Decramer L, Tognono M, Gortan C (1990), Emulation of the EVA Soviet Suit for neutral buoyancy simulations, 20th International Conference on Environmental Systems. SAE Paper 901246.

Howard, I.P. (1982). Human visual orientation. New-york : Willey.

Huang, H. J., Kram, R., & Ahmed, A. A. (2012). Reduction of Metabolic Cost during Motor Learning of Arm Reaching Dynamics. *Journal of Neuroscience*, *32*(6), 2182–2190. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4003-11.2012.

Hyman, R. (1953). Stimulus information as a determinant of reaction time. *Journal of Experimental Psychology*, *45*(3), 188–196.

Indovina, I., Maffei, V., Bosco, G., Zago, M., Macaluso, E., & Lacquaniti, F. (2005). Representation of visual gravitational motion in the human vestibular cortex. *Science (New York, N.Y.)*, *308*(5720), 416–419. https://doi.org/10.1126/science.1107961.

Izawa, J., Rane, T., Donchin, O., & Shadmehr, R. (2008). Motor Adaptation as a Process of Reoptimization. *Journal of Neuroscience*, *28*(11), 2883–2891. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5359-07.2008.

Johnson, H., Van Beers, R. J., & Haggard, P. (2002). Action and awareness in pointing tasks. *Experimental Brain Research*, *146*(4), 451–459. https://doi.org/10.1007/s00221-002-1200-z.

Joiner, W. M., Brayanov, J. B., & Smith, M. A. (2013). The training schedule affects the stability, not the magnitude, of the interlimb transfer of learned dynamics. *Journal of Neurophysiology*, *110*(4), 984–998. https://doi.org/10.1152/jn.01072.2012.

Jordan, M. I. (1995). Computational motor control. In M. S. Gazzaniga (Eds.), The cognitive neuroscience. (pp. 597+09). Cambridge, MA: MIT Press.

Kawato, M. (1999). Internal models for motor control and trajectory planning. *Current Opinion in Neurobiology*, *9*(6), 718–727.

Keele, S. W. (1968). Movement control in skilled motor performance, *American Psychological Association*, *70*, 387–403.

Kerr, R. (1973). Movement Time in an Underwater Environment. *Journal of Motor Behavior*, *5*(3), 175–178. https://doi.org/10.1080/00222895.1973.10734962.

Kerr, R. (1978). Diving, adaptation, and Fitts law. *Journal of Motor Behavior*, *10*(4), 255–260.

Komilis, E., Pélisson, D., & Prablanc, C. (1993). Error Processing in Pointing at Randomly Feedback-Induced Double-Step Stimuli. *Journal of Motor Behavior*, *25*(4), 299–308. https://doi.org/10.1080/00222895.1993.9941651.

Krakauer, J. W., & Mazzoni, P. (2011). Human sensorimotor learning: adaptation, skill, and beyond. *Current Opinion in Neurobiology*, *21*(4), 636–644. https://doi.org/10.1016/j.conb.2011.06.012.

Kuo, A. D. (1995). An optimal control model for analyzing human postural balance. *IEEE Transactions on Bio-Medical Engineering*, *42*(1), 87–101.

Lackner, J. R., & Dizio, P. (1994). Rapid adaptation to Coriolis force perturbations of arm trajectory. *Journal of Neurophysiology*, *72*(1), 299–313.

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

Le Seac'h, A. B., & McIntyre, J. (2007). Multimodal reference frame for the planning of vertical arms movements. *Neuroscience Letters*, *423*(3), 211–215. https://doi.org/10.1016/j.neulet.2007.07.034.

Lefumat, H. Z., Vercher, J.-L., Miall, R. C., Cole, J., Buloup, F., Bringoux, L., … Sarlegna, F. R. (2015). To transfer or not to transfer? Kinematics and laterality

quotient predict interlimb transfer of motor learning. *Journal of Neurophysiology*, jn.00749.2015. https://doi.org/10.1152/jn.00749.2015.

Macaluso, E., & Driver, J. (2001). Spatial attention and crossmodal interactions between vision and touch. *Neuropsychologia*, *39*(12), 1304–1316. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(01)00119-1.

Macaluso, T., Bourdin, C., Buloup, F., Mille, M.-L., Sainton, P., Sarlegna, F. R., Taillebot, V., Vercher, J.-L., Weiss, P., Bringoux, L. (2016). Kinematic features of whole-body reaching movements underwater: Neutral buoyancy effects. *Neuroscience*, *327*, 125–135.

Macaluso, T., Bourdin, C., Buloup, F., Mille, M.-L., Sainton, P., Sarlegna, F. R., Vercher, J.-L., Bringoux, L. (2017). Sensorimotor reorganizations of arm kinematics and postural strategy for functional whole-body reaching movements in microgravity. *Frontiers in Physiology*, *8*. https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00821.

Malfait, N. (2005). Generalization of Motor Learning Based on Multiple Field Exposures and Local Adaptation. *Journal of Neurophysiology*, *93*(6), 3327–3338. https://doi.org/10.1152/jn.00883.2004.

Malfait, N., & Ostry, D. J. (2004). Is Interlimb Transfer of Force-Field Adaptation a Cognitive Response to the Sudden Introduction of Load? *Journal of Neuroscience*, *24*(37), 8084–8089. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1742-04.2004.

Massion, J. (1992). Movement, posture and equilibrium: interaction and coordination. *Progress in Neurobiology*, *38*(1), 35–56.

Massion, J., Alexandrov, A., & Frolov, A. (2004). Why and how are posture and movement coordinated? In *Progress in Brain Research* (Vol. 143, pp. 13–27). Elsevier. https://doi.org/10.1016/S0079-6123(03)43002-1.

Massion, J., Fabre, J. C., Mouchnino, L., & Obadia, A. (1995). Body orientation and regulation of the center of gravity during movement under water. *Journal of Vestibular Research: Equilibrium & Orientation*, *5*(3), 211–221.

Massion, J., Gurfinkel, V., Lipshits, M., Obadia, A., & Popov, K. (1993). Axial synergies under microgravity conditions. *Journal of Vestibular Research: Equilibrium & Orientation*, *3*(3), 275–287.

Massion, J., Popov, K., Fabre, J. C., Rage, P., & Gurfinkel, V. (1997). Is the erect posture in microgravity based on the control of trunk orientation or center of mass position? *Experimental Brain Research*, *114*(2), 384–389.

McIntyre, J., Zago, M., Berthoz, A., & Lacquaniti, F. (2001). Does the brain model Newton's laws? *Nature Neuroscience*, *4*(7), 693–694. https://doi.org/10.1038/89477.

Mechtcheriakov, S., Berger, M., Molokanova, E., Holzmueller, G., Wirtenberger, W., Lechner-Steinleitner, S., Gerstenbrand, F. (2002). Slowing of human arm movements during weightlessness: the role of vision. *European Journal of Applied Physiology*, *87*(6), 576–583. https://doi.org/10.1007/s00421-002-0684-3.

Merfeld, D. M., Zupan, L., & Peterka, R. J. (1999). Humans use internal models to estimate gravity and linear acceleration. *Nature*, *398*(6728), 615–618. https://doi.org/10.1038/19303.

Miall, R. C., Weir, D. J., Wolpert, D. M., & Stein, J. F. (1993). Is the cerebellum a smith predictor? *Journal of Motor Behavior*, *25*(3), 203–216. https://doi.org/10.1080/00222895.1993.9942050.

Miall, R. C., & Wolpert, D. M. (1996). Forward Models for Physiological Motor Control. *Neural Networks*, *9*(8), 1265–1279. https://doi.org/10.1016/S0893-6080(96)00035-4.

Miller, W. L., Maffei, V., Bosco, G., Iosa, M., Zago, M., Macaluso, E., & Lacquaniti, F. (2008). Vestibular Nuclei and Cerebellum Put Visual Gravitational Motion in Context. *Journal of Neurophysiology*, *99*(4), 1969–1982. https://doi.org/10.1152/jn.00889.2007.

Milner, T. E., & Franklin, D. W. (2005). Impedance control and internal model use during the initial stage of adaptation to novel dynamics in humans: Initial stage of motor adaptation. *The Journal of Physiology*, *567*(2), 651–664. https://doi.org/10.1113/jphysiol.2005.090449.

Mittelstaedt, H. (1983). A new solution to the problem of the subjective vertical. *Die Naturwissenschaften*, *70*(6), 272–281.

Mittelstaedt, H. (1992). Somatic versus vestibular gravity reception in man. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *656*, 124–139.

Mittelstaedt, H. (1996). Somatic graviception. *Biological Psychology*, *42*(1–2), 53–74.

Mittelstaedt, H. (1997). Interaction of eye-, head-, and trunk-bound information in spatial perception and control. *Journal of Vestibular Research: Equilibrium & Orientation*, *7*(4), 283–302.

Mittelstaedt, H. (1999). The role of the otoliths in perception of the vertical and in path integration. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *871*, 334–344.

Morasso, P. (1981). Spatial control of arm movements. *Experimental Brain Research*, *42*(2), 223–227. https://doi.org/10.1007/BF00236911.

Mouchnino, L., Cincera, M., Fabre, J. C., Assaiante, C., Amblard, B., Pedotti, A., & Massion, J. (1996). Is the regulation of the center of mass maintained during leg movement under microgravity conditions? *Journal of Neurophysiology*, *76*(2), 1212–1223.

Nashner, L. M., & McCollum, G. (1985). The organization of human postural movements: A formal basis and experimental synthesis. *Behavioral and Brain Sciences*, *8*(1), 135–150. https://doi.org/10.1017/S0140525X00020008.

Ross HE, Crickmar SD, Sills NV, Owen EP (1969) Orientation to the vertical in free divers. Aerosp Med 40:728–732.

Oddsson, L., & Thorstensson, A. (1986). Fast voluntary trunk flexion movements in standing: primary movements and associated postural adjustments. *Acta Physiologica Scandinavica*, *128*(3), 341–349. https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1986.tb07987.x.

Oddsson, L., & Thorstensson, A. (1987). Fast voluntary trunk flexion movements in standing: motor patterns. *Acta Physiologica Scandinavica*, *129*(1), 93–106. https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1987.tb08044.x.

Papaxanthis, C., Pozzo, T., & McIntyre, J. (2005). Kinematic and dynamic processes for the control of pointing movements in humans revealed by short-term exposure to microgravity. *Neuroscience*, *135*(2), 371–383. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.06.063.

Papaxanthis, C., Pozzo, T., Popov, K. E., & McIntyre, J. (1998c). Hand trajectories of vertical arm movements in one-G and zero-G environments. Evidence for a central representation of gravitational force. *Experimental Brain Research*, *120*(4), 496–502.

Papaxanthis, C., Pozzo, T., & Schieppati, M. (2003). Trajectories of arm pointing movements on the sagittal plane vary with both direction and speed. *Experimental Brain Research*, *148*(4), 498–503. https://doi.org/10.1007/s00221-002-1327-y.

Papaxanthis, C., Pozzo, T., & Stapley, P. (1998a). Effects of movement direction upon kinematic characteristics of vertical arm pointing movements in man. *Neuroscience Letters*, *253*(2), 103–106.

Papaxanthis, C., Pozzo, T., Vinter, A., & Grishin, A. (1998b). The representation of gravitational force during drawing movements of the arm. *Experimental Brain Research*, *120*(2), 233–242.

Patron, J., Stapley, P., & Pozzo, T. (2005). Human whole-body reaching in normal gravity and microgravity reveals a strong temporal coordination between postural and focal task components. *Experimental Brain Research*, *165*(1), 84–96. https://doi.org/10.1007/s00221-005-2283-0.

Pedotti, A., Crenna, P., Deat, A., Frigo, C., & Massion, J. (1989). Postural synergies in axial movements: short and long-term adaptation. *Experimental Brain Research*, *74*(1), 3–10.

Pedrocchi, A., Baroni, G., Mouchnino, L., Ferrigno, G., Pedotti, A., & Massion, J. (2002). Absence of center of mass control for leg abduction in long-term weightlessness in humans. *Neuroscience Letters*, *319*(3), 172–176.

Pedrocchi, A., Baroni, G., Pedotti, A., Massion, J., & Ferrigno, G. (2005). Inverse dynamic investigation of voluntary leg lateral movements in weightlessness: a new microgravity-specific strategy. *Journal of Biomechanics*, *38*(4), 769–777. https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2004.05.043.

Pélisson, D., Prablanc, C., Goodale, M. A., & Jeannerod, M. (1986). Visual control of reaching movements without vision of the limb. II. Evidence of fast unconscious

processes correcting the trajectory of the hand to the final position of a double-step stimulus. *Experimental Brain Research*, *62*(2), 303–311.

Pettersson, L.-G., & Perfiliev, S. (2002). Descending pathways controlling visually guided updating of reaching in cats. *European Journal of Neuroscience*, *16*(7), 1349–1360. https://doi.org/10.1046/j.1460-9568.2002.02203.x.

Pozzo, T., Stapley, P. J., & Papaxanthis, C. (2002). Coordination between equilibrium and hand trajectories during whole body pointing movements. *Experimental Brain Research*, *144*(3), 343–350. https://doi.org/10.1007/s00221-002-1052-6.

Prablanc, C., & Martin, O. (1992). Automatic control during hand reaching at undetected two-dimensional target displacements. *Journal of Neurophysiology*, *67*(2), 455–469.

Prange, G. B., Jannink, M. J. A., Groothuis-Oudshoorn, C. G. M., Hermens, H. J., & Ijzerman, M. J. (2006). Systematic review of the effect of robot-aided therapy on recovery of the hemiparetic arm after stroke. *Journal of Rehabilitation Research and Development*, *43*(2), 171–184.

Ritzmann, R., Freyler, K., Krause, A., & Gollhofer, A. (2016b). Bouncing on Mars and the Moon—the role of gravity on neuromuscular control: correlation of muscle activity and rate of force development. *Journal of Applied Physiology*, *121*(5), 1187–1195. https://doi.org/10.1152/japplphysiol.00692.2016.

Ritzmann, R., Freyler, K., Krause, A., & Gollhofer, A. (2016a). No Neuromuscular Side-Effects of Scopolamine in Sensorimotor Control and Force-Generating Capacity Among Parabolic Fliers. *Microgravity Science and Technology*, *28*(5), 477–490. https://doi.org/10.1007/s12217-016-9504-y.

Rousseau, C., Papaxanthis, C., Gaveau, J., Pozzo, T., & White, O. (2016). Initial information prior to movement onset influences kinematics of upward arm pointing movements. *Journal of Neurophysiology*, *116*(4), 1673–1683. https://doi.org/10.1152/jn.00616.2015.

Sarlegna, F., Blouin, J., Bresciani, J.-P., Bourdin, C., Vercher, J.-L., & Gauthier, G. M. (2003). Target and hand position information in the online control of goal-directed arm movements. *Experimental Brain Research*, *151*(4), 524–535. https://doi.org/10.1007/s00221-003-1504-7.

Sarlegna, F. R., Malfait, N., Bringoux, L., Bourdin, C., & Vercher, J.-L. (2010). Force-field adaptation without proprioception: can vision be used to model limb dynamics? *Neuropsychologia*, *48*(1), 60–67. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2009.08.011.

Schaefer, S. Y., Louder, T. J., Foster, S., & Bressel, E. (2016). Effect of Water Immersion on Dual-task Performance: Implications for Aquatic Therapy: Water Immersion and Dual Tasking. *Physiotherapy Research International*, *21*(3), 147–154. https://doi.org/10.1002/pri.1628.

Schneider, S., Cheung, J. J. H., Frick, H., Krehan, S., Micke, F., Sauer, M., … Dern, S. (2014). When neuroscience gets wet and hardcore: neurocognitive markers obtained during whole body water immersion. *Experimental Brain Research*, *232*(10), 3325–3331. https://doi.org/10.1007/s00221-014-4019-5.

Sciutti, A., Demougeot, L., Berret, B., Toma, S., Sandini, G., Papaxanthis, C., & Pozzo, T. (2012). Visual gravity influences arm movement planning. *Journal of Neurophysiology*, *107*(12), 3433–3445. https://doi.org/10.1152/jn.00420.2011.

Scott, S. H. (2004). Optimal feedback control and the neural basis of volitional motor control. *Nature Reviews Neuroscience*, *5*(7), 532–546. https://doi.org/10.1038/nrn1427.

Scott, S. H. (2016). A Functional Taxonomy of Bottom-Up Sensory Feedback Processing for Motor Actions. *Trends in Neurosciences*, *39*(8), 512–526. https://doi.org/10.1016/j.tins.2016.06.001.

Scotto Di Cesare, C., Macaluso, T., Mestre, D. R., & Bringoux, L. (2015). Slow changing postural cues cancel visual field dependence on self-tilt detection. *Gait & Posture*, *41*(1), 198–202. https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2014.09.027.

Shadmehr, R. (2004). Generalization as a behavioral window to the neural mechanisms of learning internal models. *Human Movement Science*, *23*(5), 543–568. https://doi.org/10.1016/j.humov.2004.04.003.

Shadmehr, R. (2017). Learning to Predict and Control the Physics of Our Movements. *The Journal of Neuroscience*, *37*(7), 1663–1671. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1675-16.2016.

Shadmehr, R., & Brashers-Krug, T. (1997). Functional Stages in the Formation of Human Long-Term Motor Memory. *Journal of Neuroscience*, *17*(1), 409–419.

Shadmehr, R., & Mussa-Ivaldi, F. A. (1994). Adaptive representation of dynamics during learning of a motor task. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *14*(5 Pt 2), 3208–3224.

Shadmehr, R., Smith, M. A., & Krakauer, J. W. (2010). Error Correction, Sensory Prediction, and Adaptation in Motor Control. *Annual Review of Neuroscience*, *33*(1), 89–108. https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-060909-153135.

Shannon, C. E. (1949). Communication in the Presence of Noise. *Proceedings of the IRE*, *37*(1), 10–21. https://doi.org/10.1109/JRPROC.1949.232969.

Smith, M. A., Ghazizadeh, A., & Shadmehr, R. (2006). Interacting Adaptive Processes with Different Timescales Underlie Short-Term Motor Learning. *PLoS Biology*, *4*(6). https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040179.

Soechting, J. F., Buneo, C. A., Herrmann, U., & Flanders, M. (1995). Moving effortlessly in three dimensions: does Donders' law apply to arm movement? *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *15*(9), 6271–6280.

Soechting, J. F., & Lacquaniti, F. (1981). Invariant characteristics of a pointing movement in man. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *1*(7), 710–720.

Soechting, J. F., & Lacquaniti, F. (1983). Modification of trajectory of a pointing movement in response to a change in target location. *Journal of Neurophysiology*, *49*(2), 548–564.

Song, M.-H., & Godøy, R. I. (2016). How Fast Is Your Body Motion? Determining a Sufficient Frame Rate for an Optical Motion Tracking System Using Passive Markers. *PLoS ONE*, *11*(3). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150993.

Sperry, R. W. (1950). Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *43*(6), 482–489.

Stapley, P. J., Pozzo, T., Cheron, G., & Grishin, A. (1999). Does the coordination between posture and movement during human whole-body reaching ensure center of mass stabilization? *Experimental Brain Research*, *129*(1), 134–146. https://doi.org/10.1007/s002210050944.

Stapley, P., Pozzo, T., & Grishin, A. (1998). The role of anticipatory postural adjustments during whole body forward reaching movements. *Neuroreport*, *9*(3), 395–401.

Starkes, J., Helsen, W., & Elliott, D. (2002). A ménage À trois: the eye, the hand and on-line processing. *Journal of Sports Sciences*, *20*(3), 217–224. https://doi.org/10.1080/026404102317284772.

Stein, B. E., & Meredith, M. A. (1993). The Merging of the Senses. *MIT Press*.

Stevenson, R. A., Fister, J. K., Barnett, Z. P., Nidiffer, A. R., & Wallace, M. T. (2012). Interactions between the spatial and temporal stimulus factors that influence multisensory integration in human performance. *Experimental Brain Research*, *219*(1), 121–137. https://doi.org/10.1007/s00221-012-3072-1.

Terrier, R., Forestier, N., Berrigan, F., Germain-Robitaille, M., Lavallière, M., & Teasdale, N. (2011). Effect of terminal accuracy requirements on temporal gaze-hand coordination during fast discrete and reciprocal pointings. *Journal of Neuroengineering and Rehabilitation*, *8*(1), 10.

Thoroughman, K. A., & Shadmehr, R. (1999). Electromyographic Correlates of Learning an Internal Model of Reaching Movements. *Journal of Neuroscience*, *19*(19), 8573–8588.

Todorov, E. (2004). Optimality principles in sensorimotor control. *Nature Neuroscience*, *7*(9), 907–915. https://doi.org/10.1038/nn1309.

van Beers, R. J., Baraduc, P., & Wolpert, D. M. (2002). Role of uncertainty in sensorimotor control. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *357*(1424), 1137–1145. https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1101.

van Beers, R. J., Sittig, A. C., & Denier van der Gon, J. J. (1996). How humans combine simultaneous proprioceptive and visual position information. *Experimental Brain Research*, *111*(2), 253–261.

van Beers, R. J., Sittig, A. C., & Gon, J. J. (1999). Integration of proprioceptive and visual position-information: An experimentally supported model. *Journal of Neurophysiology*, *81*(3), 1355–1364.

van Galen, G. P., & van Huygevoort, M. (2000). Error, stress and the role of neuromotor noise in space oriented behaviour. *Biological Psychology*, *51*(2), 151–171. https://doi.org/10.1016/S0301-0511(99)00037-X.

van Sonderen, J. F., Gielen, C. C., & Denier van der Gon, J. J. (1989). Motor programmes for goal-directed movements are continuously adjusted according to changes in target location. *Experimental Brain Research*, *78*(1), 139–146.

Vernazza, S., Alexandrov, A., & Massion, J. (1996). Is the center of gravity controlled during upper trunk movements? *Neuroscience Letters*, *206*(2–3), 77–80.

Vernazza-Martin, S., Martin, N., & Massion, J. (2000). Kinematic synergy adaptation to microgravity during forward trunk movement. *Journal of Neurophysiology*, *83*(1), 453–464.

Viel, S., Vaugoyeau, M., & Assaiante, C. (2010). Postural Adaptation of the Spatial Reference Frames to Microgravity: Back to the Egocentric Reference Frame. *PLoS ONE*, *5*(4), e10259. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010259.

von Helmholtz, H. von. (1886). Treatise on Physiological Optics, *3*.

von Holst H, Mittelstaedt H (1950) The reafference principle. Interaction between the central nervous system and the periphery. Traduction in: Selected papers of Erich von Holst: The behavioural physiology of animals and man (pp 134-173). London: Methuen, 1973.

Watt, D. G. (1997). Pointing at memorized targets during prolonged microgravity. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, *68*(2), 99–103.

Weiss, P., Gardette, B., Chirié, B., Collina-Girard, J., & Delauze, H. G. (2012). Simulation and preparation of surface EVA in reduced gravity at the Marseilles Bay subsea analogue sites. *Planetary and Space Science*, *74*(1), 121–134. https://doi.org/10.1016/j.pss.2012.06.022.

White, O., Clément, G., Fortrat, J.-O., Pavy-LeTraon, A., Thonnard, J.-L., Blanc, S., Wuyts, F.I., Paloski, W. H. (2016). Towards human exploration of space: the THESEUS review series on neurophysiology research priorities. *NPJ Microgravity*, *2*, 16023. https://doi.org/10.1038/npjmgrav.2016.23.

White, O., Lefèvre, P., Wing, A. M., Bracewell, R. M., & Thonnard, J.-L. (2012). Active Collisions in Altered Gravity Reveal Eye-Hand Coordination Strategies. *PLoS ONE*, *7*(9), e44291. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044291.

Winter, D.A. (1995). Human balance and posture control during standing and walking. Gait and Posture, 3, 193-214.

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

Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., & Flanagan, J. R. (2001). Perspectives and problems in motor learning. *Trends in Cognitive Sciences*, *5*(11), 487–494. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01773-3.

Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., & Jordan, M. I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science (New York, N.Y.)*, *269*(5232), 1880–1882.

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

Woodworth, R. S. (1899). The accuracy of voluntary movement. *Psychological Monographs: General and Applied*, *3*(3). https://doi.org/10.1037/h0092992.

Young, L.R. (1984). Perception of the body in space : Mechanisms. In I. Smith (Ed.), Handbook of Physiology - The nervous system ; vol. 3 (pp. 1023-1066). New-York : Academic Press.

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

Zago, M., & Lacquaniti, F. (2005). Visual perception and interception of falling objects: a review of evidence for an internal model of gravity. *Journal of Neural Engineering*, *2*(3), S198–S208. https://doi.org/10.1088/1741-2560/2/3/S04.

Résumé

L'impact de la micropesanteur sur le comportement moteur humain représente une question fondamentale alors même que ce contexte environnemental constitue le quotidien d'hommes et de femmes astronautes durant leurs missions spatiales. En compensant le poids du corps (condition de flottabilité neutre), des méthodes d'entraînement en environnement subaquatique tentent de simuler les conditions d'allégement vécues par ces astronautes. Cependant, du point de vue du contrôle moteur, ces méthodes d'entraînement ne bénéficient d'aucune validité scientifique. Ce travail de thèse a pour objectif d'identifier et de comprendre les stratégies de contrôle du mouvement humain mises en œuvre en micropesanteur réelle et simulée afin d'assurer une interaction désirée avec l'environnement. Nous avons réalisé trois expérimentations visant à étudier la réalisation de geste d'atteinte à la fois en environnement subaquatique (Exp.1) et lors de deux campagnes de vols paraboliques (Exp.2 et 3). L'Exp.1 démontre que si l'immersion tend à ralentir significativement la vitesse des gestes d'atteinte par rapport à l'environnement normogravitaire, son influence sur le contrôle moteur dépend des paramètres de flottabilité neutre s'exerçant sur le corps. Ainsi, lorsque la flottabilité neutre était appliquée sur l'ensemble des segments corporels, une réorganisation des composantes focale et posturale du mouvement s'opérait, proche de celle observée lors de précédentes études en vols paraboliques. Ces premiers résultats sont confortés par l'Exp.2 dans laquelle des réorganisations sensorimotrices semblables permettaient aux participants de maintenir la vitesse et la précision de leurs gestes d'atteinte en micropesanteur par rapport aux standards normogravitaires. Les analyses cinématiques ont révélé que ce maintien de la performance impliquait une modification des processus de planification du mouvement focal. En outre, l'Exp.3 fournit la preuve que cette même stratégie de contrôle du mouvement focal permettait également d'effectuer des corrections rapides du geste en cours d'exécution lors d'un déplacement inattendu de la cible à atteindre en micropesanteur. Globalement, nos travaux mettent en exergue le fait qu'un contrôle fin de la flottabilité neutre en immersion améliore la qualité de la simulation de la micropesanteur en environnement subaquatique, optimisant ainsi l'entraînement des astronautes avant leurs missions spatiales. Plus intéressant encore, nos études en micropesanteur réelle suggèrent que l'Homme est capable d'anticiper les effets de l'absence de la gravité sur ses segments corporels lui permettant de gérer avec succès les contraintes spatiotemporelles de ses mouvements volontaires tout en conservant une flexibilité sensorimotrice adéquate dans cet environnement inhabituel.

Mots-clés : geste d'atteinte corps entier, cinématique du bras, stratégie posturale, réorganisations sensorimotrices, environnement subaquatique, micropesanteur.

Abstract

The impact of microgravity on human motor behavior represents a fundamental issue while this environmental context constitutes the daily life of men and women astronauts during their space missions. By compensating the body weight (neutral buoyancy condition), underwater training methods attempt to simulate weightlessness as experienced by astronauts in space. However, in the field of motor control, these training methods have not been scientifically validated. This doctoral dissertation aims at identifying and understanding the human motor control strategies in real and simulated microgravity to ensure a desired interaction with the environment. We performed three experiments aiming at investigating reaching movements both underwater (Exp.1) and during two parabolic flight campaigns (Exp.2 and 3). Exp.1 demonstrates that while immersion significantly decreased movement speed as compared to normogravity observations, its influence on motor control varied according to the application of neutral buoyancy on body parts. When neutral buoyancy was applied on body limbs, a reorganization of focal and postural components of reaching movements occurred, close to that observed during previous studies in parabolic flights. These first results are strengthened by Exp.2 in which comparable sensorimotor reorganizations enabled the participants to keep speed and accuracy of reaching movements performed in microgravity within normogravity standards. The kinematic analyses revealed that this maintained performance involved modifications of the planning stage governing focal movements. Additionally, the Exp.3 provides evidence that this focal control strategy also enabled the participants to perform rapid corrections of ongoing movements to face an unexpected target displacement in microgravity. Overall, our results highlight that a fine control of neutral buoyancy underwater may improve the quality of the simulation of microgravity environments, thus optimizing astronauts' training before their space missions. More interestingly, our studies in real microgravity suggest that humans are able to anticipate the effects of gravity release on their moving limbs allowing them to successfully manage spatiotemporal constraints of voluntary movements while preserving sensorimotor flexibility in this unusual environment.

Keywords: whole-body reaching, arm kinematics, postural strategy, sensorimotor reorganizations, underwater, microgravity.