

*Ouvrage coordonné par :*

Marc-Antoine Custaud  
Stéphane Blanc  
Guillemette Gauquelin-Koch  
Claude Gharib



# L'humain & l'espace

- Ses adaptations physiologiques -

*Avant-propos par  
Jean-Yves Le Gall  
président du CNES*



# L'humain & l'espace

- Ses adaptations physiologiques -



## EDITEURS

### **Marc-Antoine CUSTAUD**

CRC, CHU d'Angers, Laboratoire Mitovasc, UMR CNRS 6015, INSERM 1084, Université d'Angers, Angers  
[macustaud@chu-angers.fr](mailto:macustaud@chu-angers.fr)

### **Guillemette GAUQUELIN-KOCH**

Responsable des sciences de la vie, Centre National d'Etudes Spatiales, CNES, Paris  
[guillemette.gauquelinkoch@cnes.fr](mailto:guillemette.gauquelinkoch@cnes.fr)

### **Stéphane BLANC**

Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, UMR CNRS 7178, Université de Strasbourg, Strasbourg  
[stephane.blanc@iphc.cnrs.fr](mailto:stephane.blanc@iphc.cnrs.fr)

### **Claude GHARIB**

Institut NeuroMyoGène (INMG), Faculté de Médecine Lyon-Est, Université de Lyon, Lyon  
[claude.gharib@univ-lyon1.fr](mailto:claude.gharib@univ-lyon1.fr)

## AUTEURS

### **Philippe ARBEILLE**

UMPS-CERCOM,  
Faculté de Médecine de Tours,  
Tours  
[arbeille@med.univ-tours.fr](mailto:arbeille@med.univ-tours.fr)

### **Marie-Pierre BAREILLE**

MEDES, Institut de Médecine et  
Physiologie Spatiales, Toulouse  
[marie-pierre.bareille@medes.fr](mailto:marie-pierre.bareille@medes.fr)

### **Audrey BERGOUIGNAN**

Institut Pluridisciplinaire Hubert  
Curien, CNRS,  
Université de Strasbourg,  
Strasbourg  
[audrey.bergouignan@iphc.cnrs.fr](mailto:audrey.bergouignan@iphc.cnrs.fr)

### **Audrey BERTHIER**

Institut de Médecine et  
Physiologie Spatiales, MEDES,  
Toulouse  
[audrey.berthier@medes.fr](mailto:audrey.berthier@medes.fr)

### **Benoît BOLMONT**

Laboratoire Lorrain de  
Psychologie et Neurosciences  
de la Dynamique des  
Comportements, (2LPN, EA 7489),  
Université de Lorraine, Metz  
[benoit.bolmont@univ-lorraine.fr](mailto:benoit.bolmont@univ-lorraine.fr)

### **Laurent BRAAK**

Institut de Médecine et  
Physiologie Spatiales, MEDES,  
Toulouse  
[laurent.braak@medes.fr](mailto:laurent.braak@medes.fr)

### **Lionel BRINGOUX**

Institut des Sciences du  
Mouvement, UMR CNRS 7287,  
Aix Marseille Université, Marseille  
[lionel.bringoux@univ-amu.fr](mailto:lionel.bringoux@univ-amu.fr)

### **Thomas BRIOCHE**

Dynamique Musculaire et  
Métabolisme, INRAE UMR 866  
DMEM, Université de Montpellier,  
Montpellier  
[thomas.brioche@umontpellier.fr](mailto:thomas.brioche@umontpellier.fr)

### **Eugénie CARNERO DIAZ**

Institut de Systématique,  
Evolution, Biodiversité-ISYEB,  
Sorbonne Université-Muséum  
National d'Histoire Naturelle, Paris  
[eugenie.camero\\_diaz@sorbonne-universite.fr](mailto:eugenie.camero_diaz@sorbonne-universite.fr)

### **Angèle CHOPARD**

Dynamique Musculaire et  
Métabolisme, INRAE UMR 866  
DMEM, Université de Montpellier,  
Montpellier  
[angele.chopard@umontpellier.fr](mailto:angele.chopard@umontpellier.fr)

### **Alexander CHOUKÉR**

Laboratory of Translational  
Research «Stress and Immunity»,  
Department of Anesthesiology,  
Hospital of the Ludwig-  
Maximilians-University,  
Munich, Germany  
[Alexander.Chouker@med.uni-muenchen.de](mailto:Alexander.Chouker@med.uni-muenchen.de)

### **Gilles CLEMENT**

Centre de Recherche en  
Neuroscience de Lyon,  
UMR CNRS 5292,  
Université de Lyon, Bron  
[gilles.clement@inserm.fr](mailto:gilles.clement@inserm.fr)

### **Bernard COMET**

Institut de Médecine et  
Physiologie Spatiales, MEDES,  
Toulouse  
[bernard.comet@medes.fr](mailto:bernard.comet@medes.fr)

### **Pierre DENISE**

Laboratoire COMETE,  
INSERM UMR 1075,  
Université de Caen, Normandie,  
GIP CYCERON, Caen  
[pierre.denise@unicaen.fr](mailto:pierre.denise@unicaen.fr)

### **Clément DEVIC**

Unité INSERM UA8, Radiations:  
Défense, Santé, Environnement.  
Centre Léon-Bérard, Lyon  
[clement.devic@inserm.fr](mailto:clement.devic@inserm.fr)

### **Mélanie FERLAZZO**

Unité INSERM UA8, Radiations:  
Défense, Santé, Environnement.  
Centre Léon-Bérard, Lyon  
[melanie.ferlazzo@inserm.fr](mailto:melanie.ferlazzo@inserm.fr)

### **Nicolas FORAY**

Unité INSERM UA8, Radiations:  
Défense, Santé, Environnement.  
Centre Léon-Bérard, Lyon  
[nicolas.foray@inserm.fr](mailto:nicolas.foray@inserm.fr)

**Jacques-Olivier FORTRAT**

Explorations Fonctionnelles Vasculaires, CHU d'Angers, Laboratoire Mitovasc, CNRS UMR 6015, INSERM 1084, Université d'Angers, Angers  
[jofortrat@chu-angers.fr](mailto:jofortrat@chu-angers.fr)

**Jean-Pol FRIPPIAT**

Laboratoire Stress, Immunité Pathogènes, EA 7300, Faculté de Médecine, Université de Lorraine, Vandœuvre-lès-Nancy  
[jean-pol.frippiat@univ-lorraine.fr](mailto:jean-pol.frippiat@univ-lorraine.fr)

**Jérémi GAVEAU**

Cognition, Action et Plasticité Sensorimotrice, INSERM UMR 1093, Université Bourgogne-Franche Comté, Dijon  
[jeremie.gaveau@u-bourgogne.fr](mailto:jeremie.gaveau@u-bourgogne.fr)

**Antonio GÜELL**

Centre National d'Etudes Spatiales, CNES, Paris  
[guell.antonio@orange.fr](mailto:guell.antonio@orange.fr)

**Alain GUIGNANDON**

Laboratoire Santé Ingénierie Biologie St-Etienne, INSERM UMR 1059, Université de Lyon - Saint-Etienne, Saint-Etienne  
[alain.guignandon@univ-st-etienne.fr](mailto:alain.guignandon@univ-st-etienne.fr)

**Isabel LE DISQUET**

Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité-ISYEB, CNRS UMR 7205, Sorbonne Université-Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris  
[isabel.le\\_disquet@sorbonne-universite.fr](mailto:isabel.le_disquet@sorbonne-universite.fr)

**Valérie LEGUE**

INRAE, UMR PIAF, Université Clermont Auvergne, Clermont-Ferrand  
[valerie.legue@uca.fr](mailto:valerie.legue@uca.fr)

**Marion LUYAT**

Laboratoire PSITEC, EA 4072, Université de Lille, Villeneuve d'Ascq  
[marion.luyat@univ-lille.fr](mailto:marion.luyat@univ-lille.fr)

**Tadaaki MANO**

Tanabe-dori, Mizuho-ku, Nagoya, Japan  
[tadaaki.mano@nifty.com](mailto:tadaaki.mano@nifty.com)

**Joseph McINTYRE**

Centre de Neurosciences Intégratives et Cognition, CNRS UMR 8002, Université de Paris, Paris  
[joe.mcintyre@parisdescartes.fr](mailto:joe.mcintyre@parisdescartes.fr)

**Iman MOMKEN**

Laboratoire de Signalisation et Physiopathologie Cardiovasculaire, INSERM UMR 1180, Faculté de Pharmacie Paris-Saclay, Châtenay-Malabry  
[Iman.momken@univ-evry.fr](mailto:Iman.momken@univ-evry.fr)

**Nastassia NAVASIOLOVA**

Centre de Recherche Clinique, CHU d'Angers, Laboratoire Mitovasc, UMR CNRS 6015, INSERM 1084, Angers  
[Nastassia.Navasiolova@chu-angers.fr](mailto:Nastassia.Navasiolova@chu-angers.fr)

**Michel NICOLAS**

Laboratoire Dynamique Relationnelle et Processus Identitaires (Psy-DREPI, EA 7458), Université de Bourgogne Franche-Comté, Dijon  
[michel.nicolas@u\\_bourgogne.fr](mailto:michel.nicolas@u_bourgogne.fr)

**Hervé NORMAND**

Laboratoire COMETE, INSERM UMR 1075, Université de Caen, Normandie, GIP CYCERON, Caen  
[herve.normand@unicaen.fr](mailto:herve.normand@unicaen.fr)

**Allan PAGANO**

Mitochondries, Stress Oxydant et Protection Musculaire, EA 3072, MSOPM, Université de Strasbourg Strasbourg  
[allan.pagano@unistra.fr](mailto:allan.pagano@unistra.fr)

**Anne PAVY-LE TRAON**

Institut I2MC, INSERM UMR 1048, MEDES - Institut de Médecine et Physiologie Spatiales, Toulouse  
[pavy-letraon.a@chu-toulouse.fr](mailto:pavy-letraon.a@chu-toulouse.fr)

**Veronica PEREDA-LOTH**

GSBMS/Equipe Médecine Evolutive CNRS UMR 5288, Faculté de Médecine Rangueil-Université de Toulouse III, Toulouse  
[veronica.pereda@univ-tlse3.fr](mailto:veronica.pereda@univ-tlse3.fr)

**Guillaume PY**

Dynamique Musculaire et Métabolisme, INRAE UMR 866 DMEM, Université de Montpellier, Montpellier  
[guillaume.py@umontpellier.fr](mailto:guillaume.py@umontpellier.fr)

**Laurence STEVENS**

Unité de Recherche Pluridisciplinaire Sport, Santé, Société, EA 7369 URePSSS, Université de Lille, Lille  
[laurence.stevens@univ-lille.fr](mailto:laurence.stevens@univ-lille.fr)

**Maura STRIGINI**

Laboratoire Santé Ingénierie Biologie St-Etienne, INSERM UMR 1059, Université de Lyon - Saint-Etienne, Saint-Etienne  
[maura.strigini@univ-st-etienne.fr](mailto:maura.strigini@univ-st-etienne.fr)

**Carole TAFFORIN**

Ethospace, Groupe de Recherche et d'Etude en Ethologie Humaine et Spatiale, Toulouse  
[ethospace@orange.fr](mailto:ethospace@orange.fr)

**Michèle TAGLIABUE**

Centre de Neurosciences Intégratives et Cognition, CNRS UMR 8002, Université de Paris, Paris  
[michele.tagliabue@u-paris.fr](mailto:michele.tagliabue@u-paris.fr)

**Loïc TREFFEL**

Institut NeuroMyoGène (INMG), Université de Lyon, ITO, Labège-Toulouse, Lyon, Toulouse  
[moving\\_studies@gmail.com](mailto:moving_studies@gmail.com)

**Pierre VAIDA**

Institut Polytechnique de Bordeaux, ENSCognitive, Université Bordeaux, Bordeaux  
[pvida@hotmail.com](mailto:pvida@hotmail.com)

**Joan VERNIKOS**

Troisième Age IIc, Culpeper, Virginia 22701, USA  
[dr.joan@joanvernikos.com](mailto:dr.joan@joanvernikos.com)

**Laurence VICO**

Laboratoire Santé Ingénierie Biologie St-Etienne, INSERM UMR 1059, Université de Lyon - Saint-Etienne, Saint-Etienne  
[vico@univ-st-etienne.fr](mailto:vico@univ-st-etienne.fr)

**Olivier WHITE**

Cognition, Action et Plasticité Sensorimotrice, INSERM UMR 1093, Université de Bourgogne-Franche Comté, Dijon  
[olivier.white@u-bourgogne.fr](mailto:olivier.white@u-bourgogne.fr)

# L'humain & l'espace

- Ses adaptations physiologiques -



## sommaire

### Avant-propos

Jean-Yves Le Gall, président du CNES

### Préface

Marc-Antoine Custaud, Stéphane Blanc, Guillemette Gauquelin-Koch, Claude Gharib

CHAPITRE

**01**

#### La gravité a modelé le vivant

Guillemette Gauquelin-Koch, Claude Gharib

p. 1

CHAPITRE

**02**

#### L'environnement spatial

Laurent Braak, Bernard Comet, Audrey Berthier

p. 11

CHAPITRE

**03**

#### Simulations et milieux analogues de l'environnement spatial

Marie-Pierre Bareille, Nastassia Navasiolava, Antonio Güell, Claude Gharib, Guillemette Gauquelin-Koch, Marc-Antoine Custaud

p. 23

CHAPITRE

**04**

#### Radiobiologie spatiale

Nicolas Foray, Mélanie Ferlazzo, Clément Devic

p. 69

CHAPITRE

**05**

#### Le système cardiovasculaire

Marc-Antoine Custaud, Philippe Arbeille, Jacques-Olivier Fortrat, Guillemette Gauquelin-Koch, Claude Gharib, Tadaaki Mano, Hervé Normand, Pierre Denise, Anne Pavy-Le Traon

p. 81

CHAPITRE

**06**

#### La fonction pulmonaire

Pierre Vaïda

p. 109

CHAPITRE

**07**

#### Le système musculaire

Angèle Chopard, Laurence Stevens, Allan Pagano, Thomas Brioche, Guillaume Py

p. 119

CHAPITRE  
**08**

## Les adaptations métaboliques

Audrey Bergouignan, Stéphane Blanc

P. 147

CHAPITRE  
**09**

## Le système osseux

Laurence Vico, Alain Guignandon, Maura Strigini, Loïc Trefffel

P. 163

CHAPITRE  
**10**

## Le système immunitaire

Jean-Pol Frippiat, Alexander Choukér

P. 181

CHAPITRE  
**11**

## Percevoir et agir en microgravité

Olivier White, Lionel Bringoux, Jérémie Gaveau, Marion Luyat, Joseph McIntyre, Michèle Tagliabue, Gilles Clément

P. 199

CHAPITRE  
**12**

## Les défis psychologiques

Michel Nicolas, Benoît Bolmont

P. 223

CHAPITRE  
**13**

## Éthologie humaine

Carole Tafforin

P. 239

CHAPITRE  
**14**

## Les contre-mesures

Iman Momken, Audrey Bergouignan

P. 251

CHAPITRE  
**15**

## Les besoins énergétiques des astronautes

Audrey Bergouignan, Stéphane Blanc

P. 277

CHAPITRE  
**16**

## Des hommes et des plantes dans l'espace

Eugénie Carnero Diaz, Isabel Le Disquet, Valérie Legué, Veronica Pereda-Loth

P. 297

CHAPITRE  
**17**

## Retombées sociétales

Joan Vernikos

P. 315





La publication de cet ouvrage que vous allez découvrir intervient à un point nommé alors que l'humanité tout entière s'engage dans une nouvelle phase de l'exploration humaine de l'espace, qui va conduire à des missions de plus en plus longues.

En 1961, Youri Gagarine avait séjourné 89 minutes dans l'espace. En 2021, Thomas Pesquet va y retourner six mois. En 1972, Apollo 17, la dernière et la plus longue des missions Apollo avait vu Eugene Cernan et Harrison Schmitt passer 3 jours, 2 heures et 59 minutes sur la Lune. Dans quelques années, les femmes et les hommes des missions Artemis y resteront des semaines, voire des mois. Et à un horizon certes lointain mais qui se rapproche chaque jour davantage, la mission habitée vers Mars verra des êtres humains quitter la Terre pour au moins deux ans, remettant ainsi au goût du jour la devise des explorateurs du Far West, *The journey is the destination*, le voyage est la destination.

Le point commun à toute ces missions, est bien sûr la capacité de l'homme à séjournier dans l'espace, confronté à un environnement très différent de celui dans lequel il est né et s'est développé et à maints égards, particulièrement hostile. C'est ce défi qui, depuis l'origine du vol habité, a été relevé, permettant ainsi aux voyageurs de l'espace de vivre au mieux leur expérience.

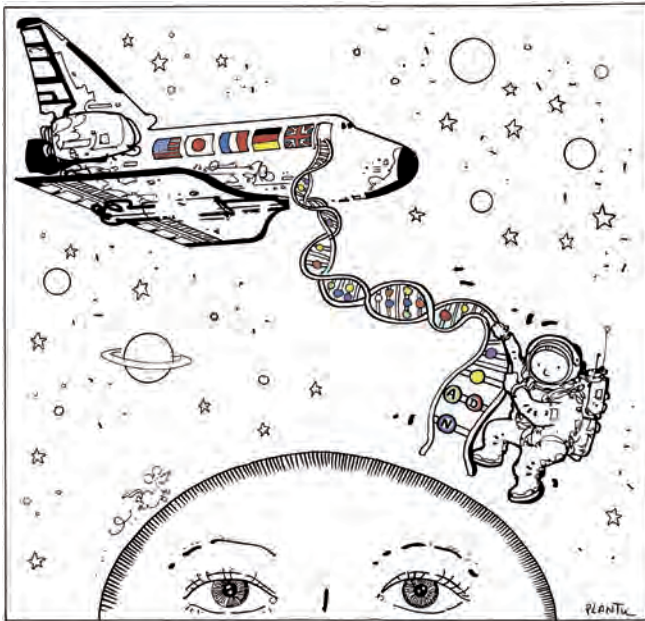
Depuis le début des années 80 et le PVH, le Premier Vol Habité de Jean-Loup Chrétien, la communauté scientifique française, sous l'impulsion du CNES, le Centre National d'Etudes Spatiales, joue un rôle majeur dans ces études, forte des vols des 10 spationautes français et des multiples coopérations internationales que nous avons établies avec l'Union Soviétique puis la Fédération de Russie, les Etats-Unis, nos partenaires de l'ESA, l'Agence spatiale européenne et plus récemment, avec la Chine et l'Inde.

C'est l'ensemble de ces travaux que présente cet ouvrage coordonné par Marc-Antoine Custaud, Stéphane Blanc, Guillemette Gauquelin-Koch et Claude Gharib, qui ont réussi le tour de force de recueillir les contributions de la quasi-totalité des scientifiques français, spécialistes de ces questions et de les présenter sous une forme qui passionnera aussi bien les professionnels de l'espace que le grand public.

Au total, une référence pour mieux comprendre comment l'homme sera partie prenante de l'exploration qui, de l'orbite terrestre à Mars en passant par la Lune, est la grande aventure du XXI<sup>ème</sup> siècle.

Jean-Yves Le Gall  
Président du CNES

15 septembre 2020



*Dessin de Plantu*

*Publié dans «Le Monde» du 27 Juin 2000 ©Plantu, 2019.*

*Avec tous nos remerciements pour l'autorisation de reproduction.*

L'humain a toujours exploré, colonisé, exploité et contrôlé son environnement en élargissant ses connaissances et en améliorant ses conditions de vie. Au cours des millénaires, l'évolution culturelle et le progrès technique ont permis à notre espèce de survivre dans des milieux aussi divers qu'hostiles. Jadis, les grands explorateurs, navigateurs, conquérants de l'impossible, ont parcouru des distances incroyables sur les mers et sur les océans, et les terres inexploitées et inexplorées par la civilisation ont de ce fait « *disparu* ». Les frontières terrestres sont ainsi tombées.

La conquête de l'espace dans la seconde moitié du 20<sup>ème</sup> siècle a ouvert de nouveaux horizons et le début du 3<sup>ème</sup> millénaire verra sans nul doute les projets d'exploration du système solaire se multiplier. Et si, à la différence des bateaux qui parcouraient les océans avec des équipages, les nouveaux vaisseaux qui traversent actuellement l'espace interplanétaire ne sont pas habités par l'homme mais par des robots, ceci n'est qu'une étape pour préparer l'exploration humaine interplanétaire.

En effet, bien que faisant l'objet de nombreux débats politiques, scientifiques et sociétaux, l'expansion de l'espèce humaine dans l'Espace apparaît irréversible. Elle représente toutefois un défi majeur pour l'humain car elle s'accompagne d'un décalage très important entre l'histoire évolutive de l'homme et l'environnement dans lequel il sera contraint de vivre pour de longues périodes, voire potentiellement des années.

Ce traité a été réalisé dans ce sens par les principaux laboratoires français impliqués dans la recherche spatiale. Tous ces laboratoires sont financés par le Centre National d'Études Spatiales (CNES). Nous tenions à lui exprimer notre profonde reconnaissance pour son soutien sans faille au fil des ans.

Les nouveaux conquérants devront faire face à des centaines de défis, en particulier biologiques : la réduction ou l'absence de gravité pendant de longues périodes, les rayonnements cosmiques, la vie en confinement, l'inactivité physique inhérente, les problèmes psychologiques liés à un groupe restreint de sujets, ou encore la gestion de l'eau et d'une alimentation adéquate.

Force est de constater que les études portant sur l'adaptation et les défis scientifiques liés à l'environnement spatial, sont relativement peu évoqués dans les traités de physiologie, comparativement à d'autres conditions environnementales extrêmes telles que celles rencontrées dans le grand nord et le grand sud, en altitude ou dans les profondeurs sous-marines.

Cette observation est particulièrement vraie si l'on considère les traités francophones. À ce jour, il n'existe aucun ouvrage en français sur la phy-

siologie spatiale, alors que nombre d'entre eux ont été publiés en langue anglaise, et ce malgré la place prépondérante qu'occupe la communauté scientifique française en bio-astronautique.

**L'objectif de cet ouvrage est de proposer une synthèse, accessible à un large public, des connaissances actuelles quant à l'adaptation et les défis de l'exploration spatiale : pour les lycéens, les étudiants au début de leur cursus universitaire, mais aussi pour le public simplement intéressé par ces questions.**

**Marc-Antoine Custaud  
Stéphane Blanc  
Guillemette Gauquelin-Koch  
Claude Gharib**

Novembre 2020

# Percevoir et agir en microgravité

## AUTEURS DU CHAPITRE

Olivier White

Lionel Bringoux

Jérémie Gaveau

Marion Luyat

Joseph McIntyre

Michèle Tagliabue

Gilles Clément

chapitre

11

# sommaire

## INTRODUCTION

Système neurosensoriel et fonctions sensori-motrices

1.	Approche expérimentale	203
2.	Système vestibulaire	205
3.	Verticale subjective	207
4.	Cognition	209
5.	Contrôle de la posture	212
6.	Mouvements des yeux	214
7.	Mouvements de la main et du bras	216

## CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Le système nerveux central utilise un modèle interne de la gravité	221
--	-----

<b>BIBLIOGRAPHIE DU CHAPITRE</b>	<b>222</b>
----------------------------------	------------

## ▼ FOCUS

Traitement neuronal de la gravité	219
-----------------------------------	-----

# Système neurosensoriel et fonctions sensori-motrices

Le système neurosensoriel est une partie du système nerveux responsable du traitement des informations sensorielles. Un système sensoriel est constitué de neurones sensoriels (y compris les cellules des récepteurs sensoriels), de voies neuronales et de parties du cerveau impliquées dans la perception. Les systèmes sensoriels couramment reconnus sont ceux de la vision, de l'audition, du toucher, du goût, de l'odorat et de l'équilibre. En bref, les sens sont des transducteurs de l'état du corps et du monde physique qui transmettent des informations au système nerveux central (SNC) où elles sont interprétées, créant ainsi la perception de notre corps et du monde qui nous entoure.

L'intégration des systèmes sensoriels et moteurs permet d'utiliser les informations sensorielles pour effectuer des actions motrices utiles telles que des gestes et des postures complexes, la préhension des objets et la locomotion (Figure 11-1).

De plus, les informations en provenance du système moteur peuvent être utilisées pour modifier la réponse du système sensoriel aux stimuli futurs. Les fonctions qui utilisent à la fois des systèmes sensoriels et moteurs, comme le contrôle de la posture et des mouvements, sont appelées des fonctions sensorimotrices. Ces fonctions ne sont pas uniquement réactives car le temps nécessaire pour interpréter un signal sensoriel est quelques fois trop important pour déclencher une réponse motrice adéquate.

Pour cette raison, les fonctions sensorimotrices utilisent des modèles internes qui intègrent les informations multi sensorielles et les informations sur les commandes motrices (copie éfférente), afin de prédire les conséquences de nos actes moteurs sur l'état de nos corps et sur les stimulations sensorielles qu'ils génèrent (McIntyre et coll., 2001). Il est nécessaire que ces mécanismes prédictifs soient plastiques, car les propriétés de notre corps et du monde changent avec le temps. Une intégration sensorimotrice plastique permet de corriger nos erreurs et d'être efficace dans de multiples situations.

Pour produire la plasticité souhaitée, le jeu de boucles d'action et de rétroaction aboutit à une régulation de la machinerie musculaire, qui permet l'adaptation des fonctions sensorimotrices aux changements de l'environnement (Shadmehr et coll., 2010).

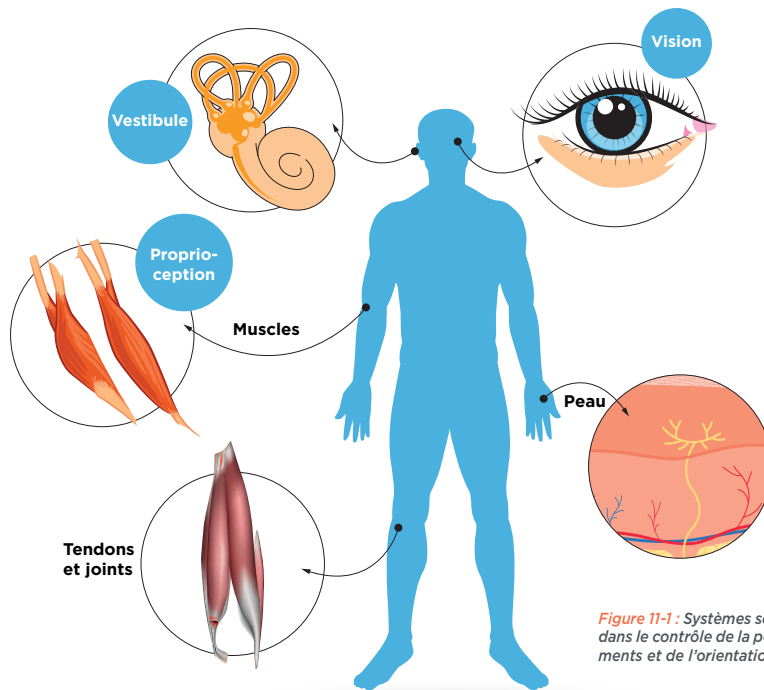


Figure 11-1 : Systèmes sensoriels impliqués dans le contrôle de la posture, des mouvements et de l'orientation spatiale.

L'intégration sensorimotrice est d'autant plus complexe que certaines sensations proviennent de plusieurs récepteurs et gagnent le SNC par des voies différentes. L'orientation spatiale et l'activité motrice correspondante, dépendent d'informations en provenance de plusieurs organes sensoriels : les récepteurs vestibulaires, la rétine et les terminaisons nerveuses de la peau, des tendons, des muscles et des articulations. Lors d'un changement de l'environnement, certains de ces systèmes sensoriels sont plus affectés que d'autres : l'adaptation consiste alors à recalibrer les informations reçues ou à privilégier certaines informations par rapport à d'autres en modifiant leur pondération (Clément & Reschke, 2008).

Depuis des milliers d'années, l'homme a été exposé à la gravité terrestre (1 g). Contrairement aux autres systèmes sensoriels comme la vision ou le toucher dont la stimulation provoque une sensation immédiate, l'omniprésence de la gravité ne donne pas lieu à la sensation que nous accélérons de fait à  $9,81 \text{ m/s}^2$ .

Le rôle de la gravité dans l'intégration sensorimotrice peut être étudié lors de changements du niveau de gravité, comme au cours du vol spatial. Les recherches spatiales ont démontré que la gravité affecte le fonctionnement des systèmes cardiovasculaires et musculo-squelettiques (voir autres chapitres de ce livre), ainsi

que des systèmes sensoriels et moteurs. Ces changements de gravité se produisent lors de l'arrivée en microgravité, lors de l'atterrissage sur une autre planète, et lors du retour sur terre. Pendant ces phases du vol spatial, les astronautes éprouvent généralement des épisodes de désorientation spatiale, des cinétoses (vertiges), des imprécisions dans leurs gestes et des troubles de l'équilibre. Le problème est que les équipages sont très sollicités pendant ces phases de vol. En effet, les astronautes doivent pouvoir prendre le contrôle manuel du véhicule spatial lors des rendez-vous, capture et arrimage avec la station spatiale,

télé-manipuler des bras robotiques et effectuer les procédures d'évacuation d'urgence si des conditions non nominales interviennent (problème technique, fumée, dépressurisation, atmosphère toxique).

**Il est important de comprendre les mécanismes responsables des altérations sensorimotrices lors des changements de gravité afin de mieux comprendre le rôle de la gravité dans les processus sensorimoteurs (McIntyre et coll., 1998), et pour mettre au point des contre-mesures qui limitent leur impact opérationnel lors de l'exploration spatiale (Clément, 2011).**

# 1. Approche expérimentale

En dehors des vols spatiaux, pour lesquels les opportunités de recherche en physiologie humaine sont limitées, d'autres méthodes peuvent être utilisées pour comprendre comment le SNC s'adapte aux changements de gravité. Sur terre, chez l'homme, la majorité de l'activité perceptive et motrice est effectuée lorsque le corps est aligné avec la gravité. Il est probable que le système neurosensoriel soit spécialisé pour maximiser les informations sensorielles disponibles dans cette position. Étudier comment l'exécution de tâches normalement effectuées en position verticale est affectée par l'inclinaison du corps, permet de mieux comprendre comment les signaux sensoriels liés à la gravité sont utilisés pour la perception et le contrôle de la posture et du mouvement. Par exemple, des équipes françaises ont étudié les effets de la posture inversée (tête en bas) sur les mouvements oculaires et l'équilibre (Clément et coll., 1988), et les effets d'une inclinaison latérale de la tête, du corps, ou de l'orientation du mouvement, dans la réalisation de tâches de pointage ou de capture d'objets (Luyat & Gentaz 2002; Gentili et coll., 2007; Tagliabue & McIntyre, 2014; Scotti Di Cesare et coll., 2014; Gaveau et coll., 2016).

L'alitement prolongé (bed rest) permet aussi d'étudier comment les fonctions sensorimotrices s'adaptent à une orientation différente du corps par rapport à la gravité (Figure 11-2). Lors de ces études, les participants restent allongés dans des lits inclinés de 6° par rapport à l'horizontale, avec la tête vers le bas, pendant des durées allant jusqu'à trois mois. Pendant l'alitement, des tests sont effectués pour évaluer si les participants effectuent des tâches perceptives et/ou motrices dans cette position avec la même précision que dans la position debout. Après l'alitement, des expériences étudient les mécanismes de réadaptation des mouvements et de la posture en position verticale. Les résultats de ces études-sol contribuent à mieux comprendre la réadaptation des fonctions sensorimotrices des astronautes à la gravité terrestre après un vol spatial.



Figure 11-2 : Un participant porte une Lunette de réalité virtuelle afin d'évaluer si la posture allongée affecte ses fonctions sensorimotrices pendant un alitement prolongé dans la clinique spatiale du MEDES à Toulouse.

Un autre protocole expérimental permettant d'étudier l'adaptation du SNC liée à l'altération de la gravité sur terre, est l'immersion sèche (dry immersion). Dans ce paradigme expérimental, les participants sont allongés pendant plusieurs jours dans une baignoire remplie d'eau dont ils sont séparés par une toile imperméable. Puisque les participants sont soutenus

par la poussée d'Archimède de façon égale sur toute leur surface corporelle, l'immersion sèche présente l'avantage, par rapport à l'alitement prolongé, de priver les participants des informations somesthésiques d'appui qui contribuent à la perception de la gravité. Réaliser des expériences sous l'eau (neutral buoyancy) est une approche expérimentale similaire (Macaluso et coll., 2016).

L'inclinaison par rapport à la gravité ne modifie pas l'amplitude de la gravité. En revanche, une centrifugeuse permet de générer une gravité supérieure à 1 g (hypergravité) sur terre. La rotation de la centrifugeuse à vitesse constante induit une accélération centripète égale au produit du carré de la vitesse angulaire et de la distance par rapport à l'axe de rotation (Figure 11-3A). Cette accélération centripète est combinée à l'accélération gravitationnelle et les participants perçoivent effective-



ment la résultante de ces deux accélérations, qui elle-même est inclinée par rapport à la gravité. L'amplitude de cette accélération gravito-inertielle est toujours supérieure à celle de la gravité.

La direction de l'accélération centripète change selon l'orientation du participant : le long de l'axe antéro-postérieur du corps lorsque le participant fait face à l'axe de rotation, le long de l'axe transversal lorsqu'il a le « nez dans le vent » (Figure 11-3A), le long de l'axe longitudinal lorsqu'il est couché sur le bras

de la centrifugeuse (Figure 11-3B). La centrifugation comporte cependant deux limites. La première est la présence d'un gradient gravito-inertiel qui s'exerce sur le participant car le rayon de la centrifugeuse est généralement limité; la partie du corps du participant la plus éloignée du centre de rotation de la centrifugeuse est exposée à une hypergravité plus importante que la partie du corps la plus proche du centre de rotation (Figure 11-3B). La deuxième limite est la présence de forces de Coriolis et d'accélérations angu-

lares croisées (cross-coupled angular acceleration) lorsque les participants effectuent des mouvements pendant la rotation (Lackner & Dizio, 1994).

**L'hypergravité permet néanmoins d'étudier des mécanismes d'adaptation du système neurosensoriel et des fonctions sensorimotrices, qui sont similaires à ceux observés chez les astronautes lors des changements du niveau de gravité lors de l'arrivée en orbite et lors de l'atterrissage.**

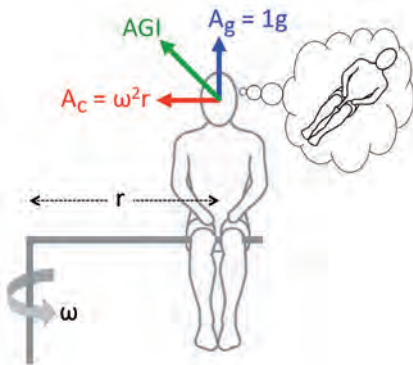


Figure 11-3A

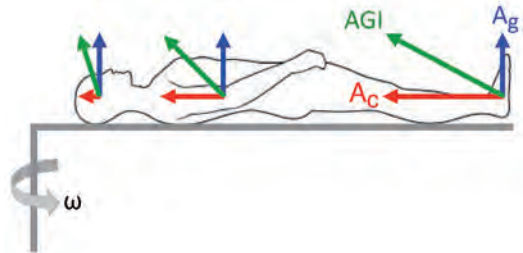


Figure 11-3B

Figure 11-3A : Sur terre, un participant assis au bout du bras d'une centrifugeuse en rotation est soumis à l'accélération gravito-inertielle (AGI), qui est la résultante de l'accélération gravitationnelle ( $A_g$ ) et de l'accélération centripète ( $A_c$ ). Dans l'obscurité, lorsque l'accélération centripète est 1 g, le participant a l'illusion d'être incliné à 45° sur le côté.

Figure 11-3B : Lorsque le participant est couché sur le bras de la centrifugeuse, il y a un gradient de gravité : l'accélération centripète est plus importante au niveau des pieds qu'au niveau de la tête. En apesanteur, les participants sont soumis uniquement à l'accélération centripète.

Le vol parabolique permet d'étudier à la fois les effets de l'hypergravité et de l'hypogravité (< 1 g) sur les systèmes physiologiques, mais pendant des durées relativement courtes. Au cours d'une trajectoire parabolique dans l'Airbus A310 de Novespace, les phases d'hypergravité (1,8 g et 1,5 g) durent environ 20 secondes avant et après les phases de microgravité (0 g) qui durent elles aussi 20 secondes. Cet avion peut aussi générer des niveaux d'hypogravité équivalents à la gravité lunaire (0,16 g), martienne (0,38 g), ou tout autre niveau compris entre 0 g et 1 g pendant des durées allant jusqu'à 50 secondes (Pletser et coll., 2012). Le vol parabolique ne présente pas les mêmes limites que la centrifugeuse car le rayon de la trajectoire parabolique de l'avion est beaucoup plus grand et la vitesse de rotation est beaucoup plus faible, réduisant ainsi le gradient de gravité et les forces de Coriolis. En règle générale, une campagne de vol parabolique comprend trois vols de 30 paraboles chacun avec deux à trois participants par vol. Un inconvénient du vol parabolique est que les participants testés au cours des dernières paraboles sont adaptés à l'hypergravité et à l'hypogravité avant de commencer l'expérience, ce qui induit une variabilité entre les réponses des participants. De plus, l'alternance de phases d'hypergravité et d'hypogravité peut induire des effets d'inversion (after effects) sur les réponses étudiées.

## 2. Système vestibulaire

Les otolithes du système vestibulaire situé dans l'oreille interne mesurent les accélérations linéaires (Figure 11-4).

**Sur terre, nous rencontrons habituellement deux sortes d'accélération linéaire : l'une est liée à l'accélération gravitationnelle, tandis que l'autre provient des translations latérales, antéro-postérieures ou verticales de la tête qui se produisent pendant la locomotion, et des changements de vitesse des véhicules qui nous transportent.**

Selon le principe énoncé par Einstein (1907), ces accélérations linéaires sont équivalentes en nature et donc, les informations transmises par les otolithes au SNC sont ambiguës.

Par exemple, une accélération de 0,5 g dans le plan horizontal des otolithes peut être due à une inclinaison statique de la tête de 30° par rapport à la gravité, ou à une translation antéro-postérieure du corps à 0,5 g.

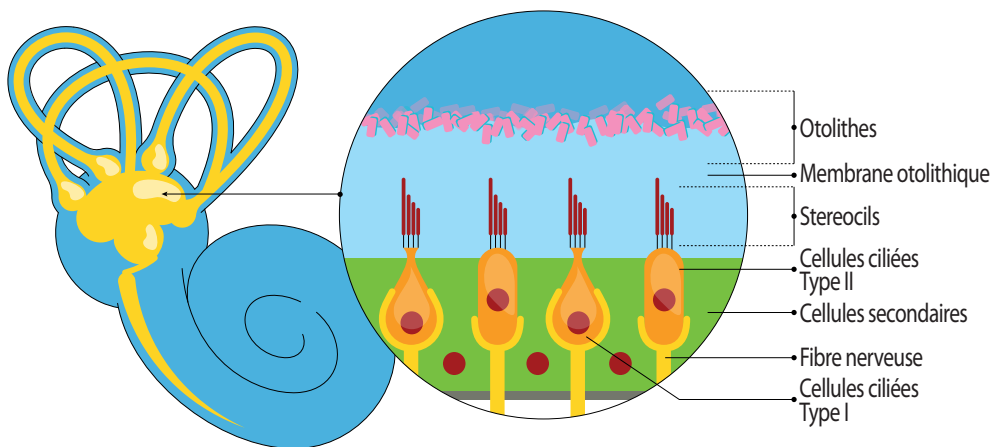


Figure 11-4 : L'utricule et le saccule, situés dans l'oreille interne, contiennent des petits cristaux (otolithes) qui se déplacent à la surface de cellules nerveuses (hair cells) en fonction des translations de la tête et de son inclinaison par rapport à la gravité. Les cellules nerveuses codent l'accélération perçue dans leur plan.

Au cours du vol spatial, l'accélération gravitationnelle est compensée par la chute libre. Cependant, les accélérations linéaires dues aux mouvements latéraux, verticaux et antéro-postérieurs du corps (translation) persistent. Au cours des premiers jours du vol, environ la moitié des astronautes ont des cinétoses (vertiges) et la sensation que l'environnement visuel est instable (oscillopsie).

L'origine de ce « mal de l'espace » semble venir du fait que le SNC ne reçoit plus d'information sur l'inclinaison de la tête par rapport à la gravité.

Après plusieurs jours dans l'espace, le mal de l'espace disparaît et les mouvements de la tête ne sont plus nauséogènes. Une interprétation de ce phénomène est que l'orientation spatiale a changé à partir de ce moment, et puisque la gravité ne peut plus être utilisée pour indiquer le « haut » ou le « bas », les astronautes utilisent d'autres références pour l'orientation spatiale. Certains sont dépendants des informations visuelles et s'orientent en fonction du « plancher », du « plafond » et des « murs » du vaisseau spatial; d'autres décident que la surface où ils travaillent à un moment donné est le plan vertical; d'autres encore sont fortement influencés par les forces ressenties, comme la pression sur les pieds; tandis que d'autres semblent enfin convaincus que la référence est l'axe longitudinal de leur corps (Clément & Reschke, 2008).

Les otolithes n'étant plus stimulés par les inclinaisons statiques du corps en micro-gravité, certains auteurs ont postulé que le SNC s'adapte à cette condition en interprétant tous les signaux otolithiques comme étant dus à des translations.

**Par conséquent, lorsque les astronautes reviennent sur terre (ou se posent sur la Lune ou sur Mars), une inclinaison de la tête par rapport à la gravité (par exemple vers l'avant) est interprétée comme le résultat d'une translation de la tête (vers l'arrière). Cette réinterprétation centrale des signaux otolithiques serait à l'origine des désorientations et des troubles de l'équilibre observés immédiatement après un vol spatial (Parker et coll., 1985).**

### 3. Verticale subjective

Sur terre, lorsqu'on demande à un participant debout d'aligner une baguette avec la direction perçue de la gravité, l'erreur est inférieure à 1°. Lorsque la tête ou les informations visuelles contextuelles sont inclinées, la verticale subjective peut être déviée d'une dizaine de degrés par rapport à la direction de la gravité (Luyat & Gentaz, 2002). Lors de la même tâche effectuée au cours du vol parabolique,

la verticale subjective est parfaitement alignée avec la direction de l'accélération gravito-inertielle en hypergravité, et elle est alignée avec l'axe longitudinal du corps en microgravité (Lackner & DiZio, 2009). Au cours de vols paraboliques simulant la gravité lunaire et la gravité martienne, les participants ont tendance à aligner la verticale subjective avec la direction de l'accélération gravito-inertielle en 0,38

g et avec l'axe longitudinal du corps en 0,16 g (Dyde et coll., 2009; De Winkel et coll., 2012). Ce résultat suggère que le niveau minimum nécessaire pour s'orienter par rapport à la direction de la gravité se situe entre 0,16 g et 0,38 g. Par conséquent les astronautes ne devraient pas avoir de problèmes de désorientation spatiale à la surface de Mars.

La perception de l'orientation du corps est réduite lorsque les participants sont placés dans un matelas-coquille entier créant un modèle plus diffus et isotrope de pression autour du corps (Bringoux et coll., 2003). Il a été récemment démontré qu'une patiente dont les informations somatosensorielles sont absentes, ne ressent pas de sensation d'inclinaison lors d'une inclinaison allant jusqu'à 18°, alors que les informations otolithiques sont toujours présentes (Bringoux et coll., 2016) (Figure 11-5). Ce résultat met en évidence la complexité de l'intégration multisensorielle dans la perception de l'orientation du corps par rapport à la verticale.

De même, lorsque des astronautes sont inclinés passivement sur le côté, l'angle perçu d'inclinaison est plus élevé après le vol spatial qu'avant le vol. Par exemple, pour une inclinaison latérale de 30° le jour de l'atterrissage, ils ont la sensation d'être inclinés de 45° environ (Figure 11-6).

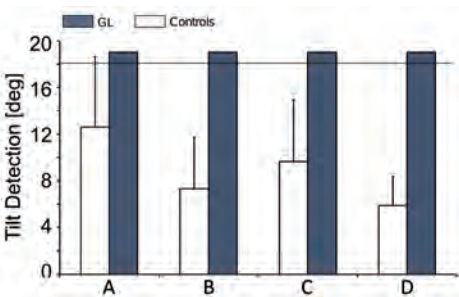


Figure 11-5 : Seuils de détection d'inclinaison pour des participants sains (Controls) et une patiente privée de proprioception (GL). A : rotation arrière de la scène visuelle; B : rotation avant du corps dans l'obscurité; C : rotation avant du corps et scène visuelle ; D : rotation avant du corps sans rotation de la scène visuelle.

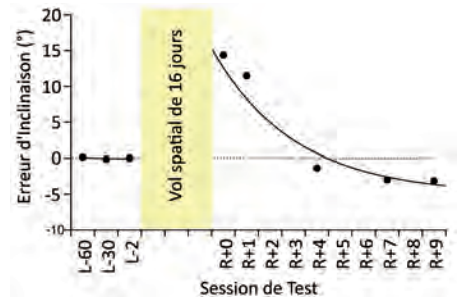


Figure 11-6 : Erreur dans l'angle perçu d'inclinaison du corps par rapport à la verticale mesurée chez 6 astronautes avant (L-) et après (R+0: jour de l'atterrissage, jusqu'à R+9 jours) 2 vols spatiaux de 16 jours. L'erreur est la différence entre l'angle réel d'inclinaison (compris entre 0 et 90°) et l'angle perçu.

Sur terre, un participant assis au bout du bras d'une centrifugeuse qui génère une accélération centripète de 1 g dans la direction latérale du corps, interprète la direction de l'accélération gravito-inertielle résultante comme étant la verticale. Par conséquent, il a la sensation d'être incliné de 45° par rapport à la verticale (illusion somato-gravique) (Figure 11-3A). Les premiers jours du vol spatial, avec le même dispositif, les astronautes continuent d'avoir l'illusion d'être inclinés de 45° par rapport à leur orientation perçue au début de la rotation. Ce résultat est surprenant car la seule accélération à laquelle ils sont soumis sur la centrifugeuse en microgravité est l'accélération centripète, qui devrait leur donner l'illusion d'être inclinés de 90°. Ce n'est qu'au bout de deux semaines en microgravité qu'ils ont l'illusion d'être inclinés à 90°. De retour sur terre, l'inclinaison perçue par rapport à la gravité est surestimée pendant les premiers jours après l'atterrissage (Clément et coll., 2001).

**Ces résultats démontrent que la direction et l'amplitude de la gravité ne sont pas mesurées à chaque instant, mais que le SNC utilise un modèle interne de la gravité.**

La perception de l'inclinaison du corps repose sur l'intégration centrale des informations otolithiques et proprioceptives, mais aussi d'un modèle interne de la gravité et d'une représentation interne de la verticale du corps (vecteur idiotropique) (Mittelstaedt, 1983). Le fait que les astronautes continuent de percevoir une inclinaison de 45°

au début du vol suggère que l'amplitude du vecteur idiotropique est toujours 1g. Ensuite, le vecteur idiotropique diminue progressivement pour atteindre 0 g après deux semaines de vol. De retour sur terre, le vecteur idiotropique continue d'être proche de 0 g et revient progressivement à la normale (Clément et coll., 2001).



Figure 11-7 : À gauche : un astronaute dessine une figure sur une tablette graphique en free-floating. À droite : un astronaute effectue un test sur la perception de hauteur avec le visage en contact avec un l'écran fixé au laboratoire spatial. Photos crédit NASA.

## 4. Cognition

Les expériences sur la cognition spatiale à bord de véhicules spatiaux sont généralement effectuées en demandant aux astronautes de participer à des tests de psychologie cognitive. Ces tests sont présentés sur l'écran d'un ordinateur portable ou dans une lunette de réalité virtuelle. Les résultats de ces tests montrent de grandes différences interindividuelles, et sont quelquefois contradictoires d'une étude à l'autre (Clément & Reschke, 2008). Une source potentielle de ces contradictions vient du fait

que certaines expériences sont effectuées chez des participants en free-floating complet, tandis que d'autres sont effectuées chez des participants assis et sanglés, ou dont le visage est en contact avec l'écran de l'ordinateur qui est lui-même attaché au véhicule spatial (Figure 11-7). En free-floating, le participant perd toute orientation par rapport à son environnement (et doit utiliser une représentation mentale construite en microgravité), alors que lorsqu'il est en contact avec le véhicule spatial, le participant conti-

nue d'utiliser la représentation mentale du véhicule qu'il a construite sur terre pendant son entraînement. Des investigations ont clairement montré que les réponses perceptives et comportementales à des stimulations visuelles (vection), vestibulaires (caloriques, réflexe d'Hoffmann) ou proprioceptives (vibration tendineuse), étaient plus importantes chez des astronautes en free-floating que lorsqu'ils étaient en contact avec le laboratoire spatial (Young et coll., 1984; Roll et coll., 1993).

Lorsque des astronautes dessinent un cube de Necker les yeux fermés en free-floating lors d'un vol spatial (Figure 11-7, gauche), la hauteur de ce cube est inférieure de 9% à la hauteur du même cube dessiné au sol (Lathan et coll., 2000). L'analyse de figures géométriques dessinées par les astronautes en l'absence de vision (et de feedback visuel) a mis en évidence que la dimension verticale de leur représentation mentale des objets et de leur habitat, est plus courte en microgravité qu'au sol. Il est intéressant de noter que leur dimension horizontale en revanche, n'est pas affectée (Figure 11-8).

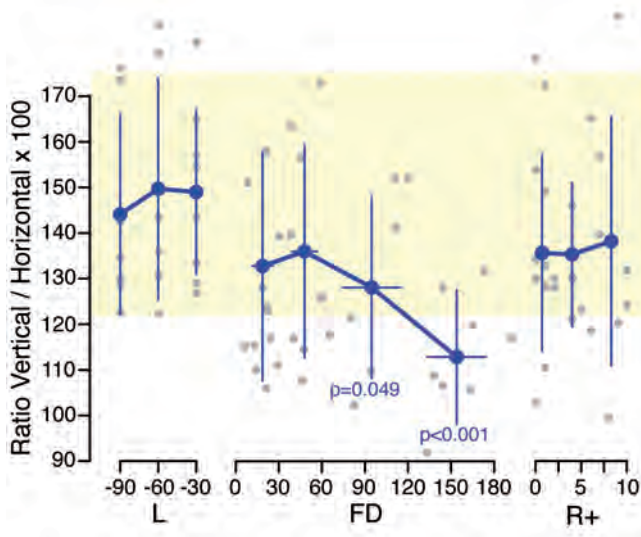


Figure 11-8 : Rapport entre la hauteur et la longueur des objets dessinés sur une tablette graphique par 8 astronautes avec les yeux fermés, avant, pendant et après un séjour à bord de l'ISS. La hauteur des objets diminue significativement après 3 mois dans l'espace. L- : pré-vol ; FD : jours de vol ; R+ post-vol.

Une autre expérience effectuée sur les astronautes de l'ISS, a testé l'hypothèse selon laquelle la perception de la largeur d'une porte par laquelle ils jugent pouvoir passer, serait modifiée en microgravité. Sur terre, la distance verticale visuellement perçue entre l'horizon (démarcation entre le ciel et la Terre lorsqu'on regarde au loin, et qui correspond à la hauteur du regard) et le sol sur lequel reposent les pieds, sert de référence pour évaluer par triangulation les dimensions d'objets posés au sol. Notons

que cette référence a un rôle qui a été également démontré dans la perception de la distance. Au cours du premier mois du vol spatial, lors des mesures effectuées en réalité virtuelle et pour lesquelles cette référence visuelle avait été manipulée, la moitié des astronautes-participants ont rapporté pouvoir passer par une porte plus étroite qu'au sol, alors que l'autre moitié des astronautes ont rapporté que la porte devait être plus large que sur terre pour qu'ils puissent la franchir. Il faut no-

ter que dans cette expérience, les astronautes n'étaient pas en free-floating complet (*Figure 11-7, droite*).

**Cependant, quelle que soit sa direction, cet effet a disparu au cours du test effectué le troisième mois du vol spatial (Bourrelly et coll., 2015). Ces résultats suggèrent des changements dans la prise de référence utilisée pour juger de la largeur des objets dans un contexte d'action à réaliser.**

Dans une autre expérience effectuée en réalité virtuelle avec des photographies stéréoscopiques, des astronautes en free-floating ont sous-estimé la distance de cibles par rapport à eux, de 10% pour des cibles situées à une dizaine de mètres, à 40% pour des cibles situées à 1000 m (Clément et coll., 2013). La perception des distances est également altérée chez des participants en microgravité de courte durée au cours du vol parabolique. Les illusions visuelles géométriques de taille ou d'inclinaison (T inversé, Ponzo, Zöllner) sont moins présentes en microgravité (Clément et coll., 2012). Enfin, la perception d'images ambiguës basées sur l'effet de perspective, comme le cube de Necker, qui donnent lieu à la perception alternativement d'un objet puis d'un autre, est également altérée au cours du vol spatial (Clément et coll., 2015). Sur terre, certains percepts 3D apparaissent plus fréquemment que d'autres : le rapport est de l'ordre de 80%/20%. Les astronautes présentent aussi cette asymétrie de la perception des images 3D avant le vol. Cependant, cette asymétrie diminue au fur et à mesure de l'exposition à la microgravité (*Figure 11-9*).

Ces modifications perceptives sont probablement liées à l'absence du référentiel gravitaire pour déterminer un horizon et clairement définir le haut et le bas. Sur terre, du fait de la posture verticale bipède, les objets les plus proches de nous sont généralement situés dans la partie inférieure de notre champ visuel.

Au contraire, les objets lointains sont situés dans la partie médiane ou supérieure du champ visuel.

En microgravité, lorsqu'un astronaute est en free-floating, la notion d'horizon et de « haut » ou « bas » n'existe plus. En position inversée par rapport à l'orientation normale du laboratoire spatial (sur

terre), sa tête est proche du « plancher » et les objets situés dans la partie supérieure de son champ visuel apparaissent alors les plus proches de lui.

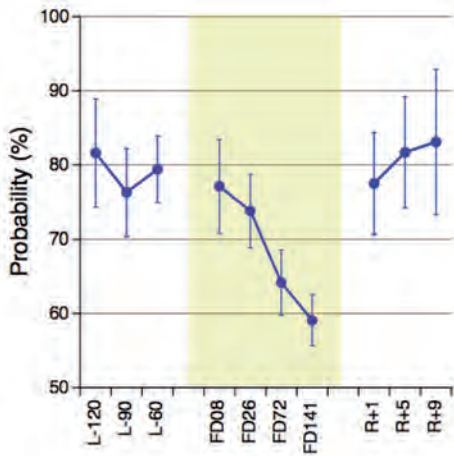


Figure 11-9 : Asymétrie de la perception de figures ambiguës basées sur la perspective chez 6 astronautes avant (L-), pendant (FD), et après (R+) un séjour à bord de l'ISS. Une probabilité de 80% indique qu'une des deux vues possibles est perçue 80% du temps de présentation, et que l'autre vue est perçue 20 du temps restant.

Dans une autre expérience on a fait défiler, dans une lunette de réalité virtuelle, une science visuelle qui donnait l'illusion aux sujets d'un mouvement vers l'avant avec des virages vers la droite, vers la gauche, vers le haut, ou vers le bas. Sur terre l'angle perçu d'un virage vers le haut et vers le bas est

asymétrique. Cette asymétrie disparaît chez des astronautes en free-floating (De Saedeleer et coll., 2013).

**La microgravité semble avoir un effet important sur la perception du mouvement des objets.**

Lorsqu'ils tentent d'attraper une balle qui « tombe », les astronautes anticipent leur mouvement. Cette anticipation est d'autant plus rapide que la vitesse initiale de la balle est élevée (McIntyre et coll., 2001) (Figure 11-10).

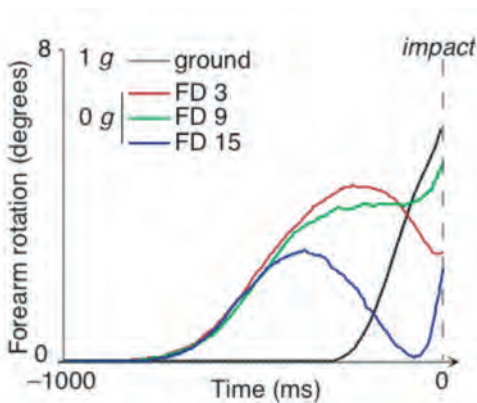


Figure 11-10 : La flexion du poignet pour attraper une balle qui « tombe » intervient plus tôt en microgravité, comme si le sujet continuait de prédire que la balle accélère vers le « bas » malgré l'absence de la gravité (McIntyre et coll., 2001).



## 5. Contrôle de la posture

La microgravité est un outil intéressant car elle permet d'occulter les informations otolithiques, tactiles, et proprioceptives liées à l'inclinaison du corps. C'est une situation analogue à l'obscurité pour étudier les effets des informations visuelles, par exemple. La posture de repos d'un astronaute en microgravité est une posture semi-fléchie correspondant à une absence de tonus musculaire des muscles posturaux. Il faut cependant au moins six jours en microgravité pour que toute activité électromyographique disparaisse. Si l'astronaute est en contact avec un support plantaire, il ne peut, en absence d'informations visuelles, reproduire une posture terrestre, perpendiculaire à ce support. Même après une semaine, son corps reste incliné vers l'avant. L'interprétation de ce phénomène est restée longtemps sans réponse. On sait aujourd'hui que cette erreur est liée à l'absence d'information otolithique sur l'inclinaison du corps, à une modification des informations proprioceptives (liée à la redistribution entre activité de repos des muscles extenseurs et fléchisseurs) et à une adaptation de l'amplitude du vecteur idiotropique (Clément & Reschke, 2008).

Les réactions posturales et la vection induites par une scène visuelle en mouvement, sont plus importantes en microgravité qu'au sol. Cette augmentation s'explique par l'absence

d'informations conflictuelles provenant des récepteurs otolithiques et de la proprioception, comme c'est le cas sur terre.

**Après un vol spatial de plusieurs semaines, cette augmentation de la dépendance visuelle est observée pendant plus d'une semaine après l'atterrissage (Young, 1984).**

En microgravité, le maintien de la posture debout est assuré par l'activité tonique des fléchisseurs et non plus des extenseurs comme on l'observe sur terre. De retour sur terre après le vol spatial, on retrouve une activité tonique des extenseurs, typique de la situation d'équilibre, mais cette activité est supérieure à la normale au moins pendant les deux premiers jours de la réadaptation à la gravité terrestre. Les synergies posturales des déplacements de la cheville, du genou, de la hanche et du cou sont sensiblement modifiées en microgravité lors du mouvement volontaire du corps. Cependant, les séquences d'activité entre les différents muscles posturaux au cours du mouvement volontaire du bras ou du pied sont bien structurées, et diffèrent peu de celles observées au sol (Clément & Reschke, 2008) (Figure 11-11).

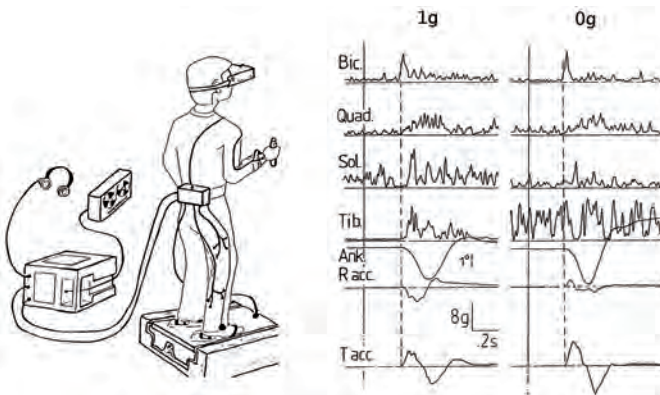


Figure 11-11 : A gauche : dispositif de la première expérience de physiologie neurosensorielle du CNES (Posture) effectuée à bord de Salyut-7 en 1982. A droite : déplacement angulaire de la cheville (Ank) et activité EMG lors de l'élévation rapide du bras (R acc : accélération radiale; T acc : accélération tangentielle) avant (1g) et pendant (0g) le vol spatial. La désactivation du Soleus (Sol) en 1g, qui anticipe la déstabilisation posturale due au mouvement du bras, se retrouve au niveau du Tibialis anterior (Tib) en 0 g. Bic : Biceps femoris; Quad : Quadriceps

Lors du déplacement du support pendant la posture debout, des stratégies posturales sont utilisées pour ramener le centre de gravité à la verticale du support. Ces stratégies sont différentes selon les conditions visuelles. Par exemple, l'absence d'information visuelle de mouvement (par la vision stabilisée) entraîne une plus grande mobilisation de la cheville lors d'un déplacement brusque du support vers l'arrière, qu'en vision normale. Au contraire, un déplacement du support vers l'arrière favorise une mobilisation plus importante de la hanche. Si l'on répète l'exposition à ces déplacements, une habitude des réponses a lieu.

Cette habitude a lieu plus rapidement chez les réponses dont l'amplitude était à l'origine la plus importante : la cheville lors d'un déplacement vers l'avant, la hanche lors d'un déplacement vers l'arrière.

Le réflexe d'étirement de la cheville (stretch reflex) ne s'habitue pas lors d'un déplacement brusque du support chez des participants sains et vestibulo-lésés.

Ces réponses sont en effet «physiologiques» dans les conditions normales de locomotion.

Par contre, le réflexe d'étirement de la cheville s'habitue chez des participants placés en microgravité (Figure 11-12), probablement parce que cette réponse est devenue inutile du fait de l'absence du risque de chute.

**Ces résultats montrent également que les réflexes ne sont pas des réponses stéréotypées invariables; les gains peuvent être adaptés et modulés par des paramètres extérieurs.**

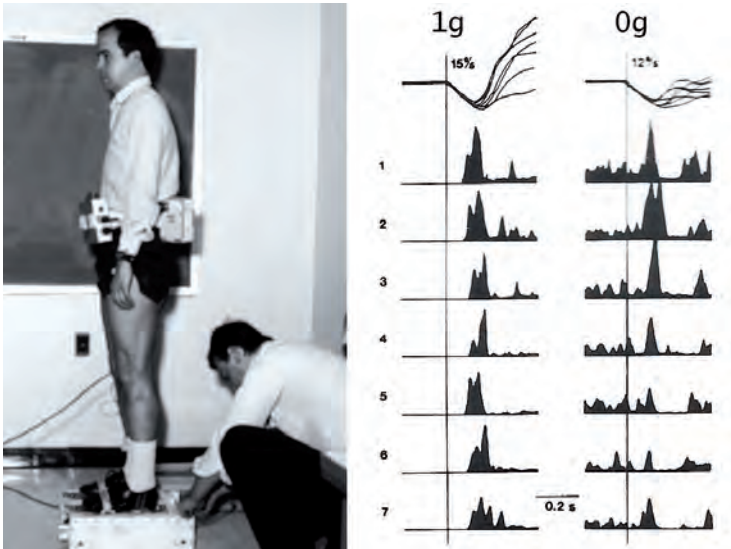


Figure 11-12 : Enregistrements EMG de l'activité réflexe du Tibialis anterior d'un participant pendant 7 déplacements successifs du support des pieds vers l'avant sur terre (1 g) et en microgravité le deuxième jour d'un vol spatial (0 g). Les tracés du haut montrent les déplacements de la cheville.

## 6. Mouvements des yeux

L'exploration du monde qui nous entoure se fait par un ensemble de mouvements oculaires, volontaires ou non, grâce à deux sous-systèmes complémentaires. Le système saccadique change rapidement la position du regard d'une position à une autre, tandis que le système de poursuite, plus lent, permet de maintenir une cible visuelle en position fixe sur la rétine. Cette dernière condition est nécessaire pour que l'image ne soit pas floue. Elle est due à la contribution du réflexe vestibulo-oculaire (RVO) qui compense les mouvements de la tête ou du corps, et du nystagmus optocinétique (NOC) qui compense les mouvements de la scène visuelle.

Un « système de stockage de la vitesse », situé dans le cervelet, a pour fonction d'améliorer la capacité du système vestibulaire pour répondre à des mouvements de la tête de basse fréquence. Ce réseau de neurones commun aux voies vestibulaires et optocinétiques permet au RVO d'avoir

une constante de temps plus longue que celle des récepteurs sensoriels (canaux semi-circulaires). Les signaux de vitesse angulaire de la tête et de la scène visuelle seraient transformés en un signal de vitesse de l'œil par deux voies distinctes : une voie directe et une voie indirecte qui passe

par un circuit contenant ce système qui « stocke » l'information de vitesse. L'activité dans les voies directes et indirectes s'ajouterait pour former un signal de vitesse qui alimente un autre intégrateur chargé de transformer ce signal de vitesse en un signal de position de l'œil.

Les signaux otolithiques sont utilisés par le système de stockage pour orienter l'axe de rotation des yeux selon une direction parallèle à la gravité. Lorsque nous sommes inclinés par rapport à la gravité, les mouvements des yeux ne sont pas exactement dans le plan de la scène visuelle. Ce phénomène serait dû aux interactions entre l'information gravitationnelle et le système de stockage de vitesse. Ce système agirait aussi comme un mécanisme de stabilisation gyroscopique qui tendrait à maintenir l'axe de rotation des yeux aligné avec la gravité lors d'une stimulation horizontale (c'est-à-dire autour de l'axe vertical). Ce mécanisme n'opère pas lorsque la stimulation est verticale (c'est-à-dire autour de l'axe horizontal). Ceci suggère que le vecteur principal d'orientation du système de stockage de la vitesse est l'axe vertical ou l'axe longitudinal du corps. Ce mécanisme est parfaitement adapté à la locomotion bipède sur terre, où nous nous déplaçons principalement dans un plan horizontal, en maintenant notre corps aligné avec la gravité (Clément & Reschke, 2008).

L'asymétrie du NOC dans le plan vertical est aussi liée à l'information gravitationnelle. En effet, cette asymétrie s'inverse lors des premiers jours en microgravité. Une symétrie parfaite est observée après une semaine de vol environ.

L'asymétrie initiale est à nouveau observée une semaine après le retour sur terre. L'asymétrie du RVO vertical est inversée en microgravité. La diminution des phases lentes du RVO dirigées vers le bas serait due à une déviation du regard vers le bas, en vertu de la « loi d'Alexander » sur les mouvements oculaires.

**Cette déviation pourrait être liée à une altération de la direction perçue du droit-devant (Clément & Reschke, 2008).**

Des mouvements de torsion oculaire tendent aussi à compenser l'inclinaison de la tête en roulis par rapport à la gravité. Lorsque la tête est inclinée sur le côté, il existe chez l'homme un réflexe vestibulaire qui tend à ramener l'œil dans une position un peu plus alignée avec la gravité. Cette contre-rotation oculaire est également induite par l'accélération centripète générée lors de la rotation sur une centrifugeuse.

C'est donc une réponse à une stimulation otolithique de basse fréquence. La contre-rotation oculaire disparaît au cours du vol spatial, et revient à la normale quelques heures après le retour sur terre après des vols de courte durée (Clément & Reschke 2008) (Figure 11-13). En présence d'une accélération linéaire constante de 1 g ou de 0,5 g, la contre-rotation oculaire générée par la stimulation des utricules est identique en vol et au sol.

Ce résultat suggère qu'il n'y aurait donc pas de déconditionnement du système otolithique lors du vol spatial. Il est cependant possible que la stimulation régulière des otolithes au cours du vol spatial, par la centrifugation générant une gravité artificielle de 1 g ou 0,5 g, ait agi comme contre-mesure à ce déconditionnement (Moore et coll., 2001).

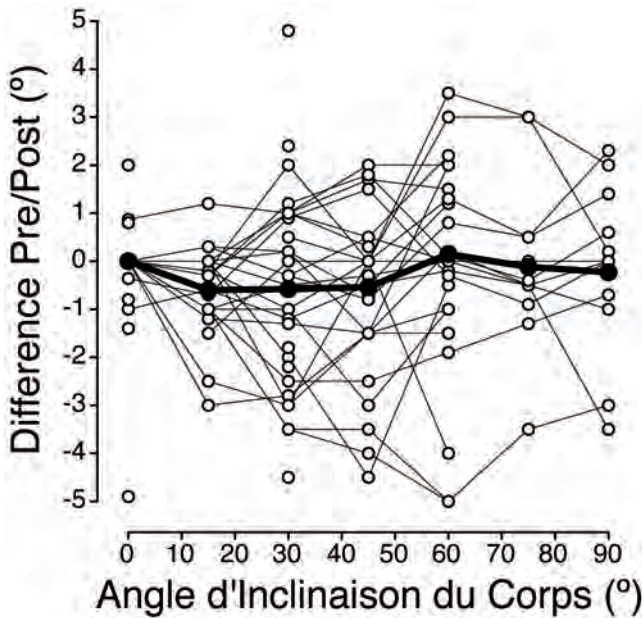


Figure 11-13 : Lors de l'inclinaison passive du corps sur le côté, l'amplitude de la contre-rotation oculaire n'est pas significativement différente entre les mesures effectuées avant et après un vol spatial de courte durée.

## 7. Mouvements de la main et du bras

La gravité semble jouer un rôle fondamental dans la capacité à combiner les informations visuelles et proprioceptives pour le contrôle de mouvements de la main. En effet, l'intégration de ces informations représente un problème complexe, car chacune de ces informations est initialement codée dans un référentiel spécifique : la vision dans un référentiel centré sur la rétine, la proprioception dans un référentiel centré sur le corps. Pour que ces deux modalités sensorielles puissent communiquer entre elles, il est nécessaire qu'elles soient exprimées dans un référentiel commun. Paillard (1991) avait proposé que la direction de la gravité représente le référentiel autour duquel les informations visuelles et proprioceptives sont alignées. L'alignement des informations visuelles et proprioceptives permet de comparer la position de l'objet perçu visuellement, avec les signaux proprioceptifs nécessaires à contrôler la main avec laquelle on veut le saisir. Des expériences ont montré que l'inclinaison des participants par rapport à la gravité a un effet sur la capacité à transformer les informations visuelles en proprioceptives et vice-versa (ce qui a comme conséquence de changer le référentiel dans lequel les informations sensorielles sont codées) (Tagliabue & McIntyre 2014) (Figure 11-14) On peut ainsi comprendre dans quelle mesure les fonctions sensorimotrices peuvent s'adapter à la microgravité ou à la posture horizontale, en apprenant à combiner la vision et la proprioception lorsque la gravité ne peut pas être utilisée comme référentiel commun.

Sur terre, des études ont montré que la courbure des trajectoires de la main différait entre les mouvements du bras vers le haut et vers le bas lors du pointage de cibles visuelles (Atkeson and Hollerback 1985). En particulier, le temps relatif au pic de vitesse (qui correspond au rapport entre le temps d'accélération et le temps de décélération) diffère selon la direction du mouvement (Gentili et coll., 2007). En microgravité, la trajectoire et la vitesse des mouvements sont inchangées au début du vol spatial, puis la vitesse des mouvements vers le « haut » et vers le « bas » devient plus symétrique avec la pratique (McIntyre et coll., 1998).

**Si ces effets étaient simplement liés à la biomécanique, alors le changement de gravité aurait dû avoir un effet instantané sur les trajectoires.**



Figure 11-14 : Astronaute effectuant l'expérience GRASP à bord de l'ISS pour étudier l'adaptation à l'absence du référentiel gravitaire pour coder les informations sensorielles nécessaires au contrôle des mouvements de la main. Photo crédit NASA.

Le fait que la vitesse et la préférence directionnelle des mouvements de pointage soient inchangées au début de l'exposition à 0 g par rapport à 1 g, indique qu'elles sont liées à la planification du mouvement et non à un artefact dyna-

mique pendant l'exécution du mouvement. Ce résultat suggère que les processus d'anticipation motrice sont basés sur une représentation interne de la gravité (Papaxanthis et coll., 1998; Gaveau et coll., 2016).

D'autres études en vol parabolique ont montré que les modifications de trajectoires de mouvement en microgravité pouvaient être compensées en fournissant aux participants des signaux gravitationnels artificiels. Carriot et coll., (2004) ont appliqué une pression localisée sous les pieds de participants en free-floating et ont observé que les participants pouvaient positionner exactement leur bras à l'horizontale comme en 1 g. Bringoux et coll., (2012) ont montré qu'une charge appliquée au bras restituant un couple gravitaire à l'épaule réduisait l'erreur lors

de mouvements d'atteinte effectués pendant les phases de microgravité de vols paraboliques.

En condition de gravité terrestre, plusieurs caractéristiques des mouvements du bras telles que les profils de vitesse, les activités musculaires et les trajectoires peuvent être capturées dans des modèles de contrôle optimal tenant compte de différents coûts (cinématiques, cinétiques, énergétiques) et de l'accélération gravito-inertielle (Crevecoeur et coll., 2009). Gaveau et coll., (2016) ont

modélisé les caractéristiques des mouvements verticaux du bras exécutés en 1 g et en 0 g en minimisant le coût énergétique. En microgravité, le modèle prédit que le profil de vitesse des mouvements verticaux devient symétrique, tout comme le sont ceux des mouvements horizontaux.

**L'expérimentation en vol parabolique confirme que l'asymétrie de la vitesse des mouvements du bras vers le haut et le bas disparaît progressivement en 5 paraboles** (Figure 11-15).

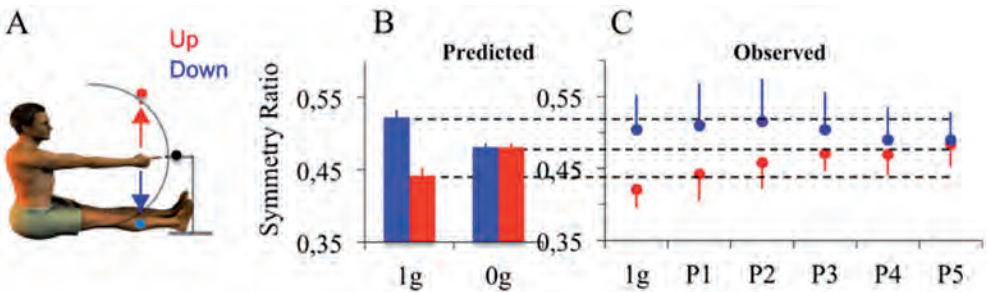


Figure 11-15 : Adaptation des mouvements d'atteinte de 3 cibles dans le plan sagittal en vol parabolique. A. Position initiale des participants. B. Rapports de symétrie (temps d'accélération / temps de mouvement) prédits par le modèle. C. Rapports de symétrie enregistrés expérimentalement avant (1 g) et pendant l'adaptation à 0 g (parabole 1 à 5) (Gaveau et coll., 2016).

Lorsque des participants effectuent des mouvements de pointage sous l'eau, un mouvement vers l'avant de l'ensemble du corps autour de la cheville est observé lorsque la flottabilité neutre (neutral buoyancy) est appliquée à chaque articulation individuellement (Macaluso et coll., 2016) (Figure 11-16). La tendance à se pencher vers l'avant est similaire à celle observée en microgravité lors du vol spatial ou du vol parabolique.

Sous l'eau cependant, le système vestibulaire continue d'être stimulé par la gravité. Les modifications observées sont donc à imputer principalement aux informations proprioceptives sur l'orientation du corps.

Plusieurs études effectuées en microgravité lors du vol parabolique ont également mis en évidence une tendance générale au ralentissement des mouvements verticaux et ho-

izontaux du bras et du corps (Casellato et coll., 2012). La raison de ce ralentissement n'est pas encore claire, bien qu'elle soit probablement liée au maintien de la précision du mouvement plutôt qu'à un déficit sensorimoteur, ou à une optimisation des contraintes biomécaniques par l'adoption de fréquences de mouvements proches de celles de résonance.

Le comportement moteur pendant les tâches de manipulation d'objets a également été étudié en vol parabolique. En 1 g, nous pouvons tenir un objet léger facilement entre le pouce et l'index. Pour éviter de lâcher prise, la force de serrage au niveau des doigts (grip force) doit être égale ou supérieure à la force qui déstabilise l'objet. En l'absence de mouvement, cette force déstabilisatrice (load force) est simplement le poids de l'objet. Pendant une oscillation du bras de haut en bas, la force déstabilisatrice possède toujours une composante gravitationnelle (son poids), mais également une composante inertielle qui résulte de l'accélération de la masse de l'objet. Ainsi, pendant les tâches de manipulation d'objets, le SNC doit anticiper le profil de la force déstabilisatrice de manière à ajuster la force de serrage. En 1 g, la force déstabilisatrice est parfaitement anticipée, ce qui démontre un contrôle prédictif des contraintes inertielles combinées à la gravité (Flanagan & Wing, 1995).

**En gravité altérée, ce contrôle devient plus difficile car le poids de l'objet change alors que sa masse reste constante.** Par conséquent, pour une accélération du bras donnée, la composante inertielle de la force déstabilisatrice

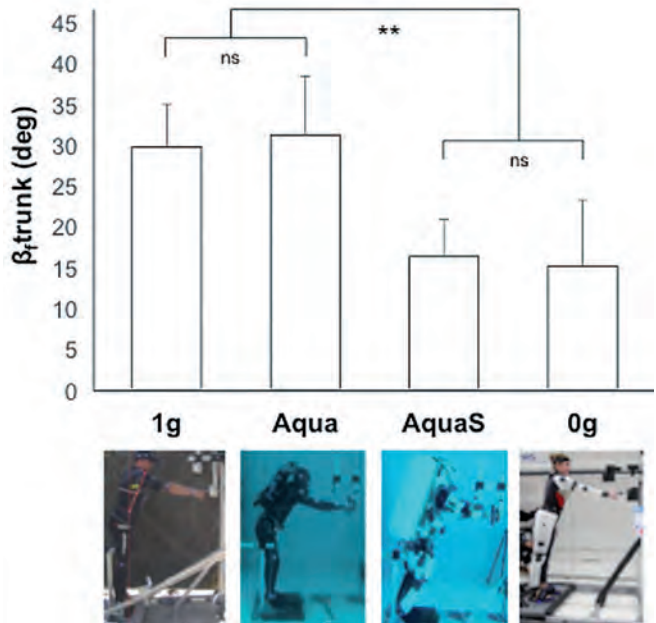


Figure 11-16 : Angle d'inclinaison du tronc par rapport à la verticale après un mouvement de pointage vers des cibles éloignées. 1 g : condition terrestre; Aqua: corps immergé dans une combinaison standard; AquaS: corps immergé dans une combinaison spatiale; 0 g : microgravité en vol parabolique

trix reste constante. Lors du vol parabolique les résultats montrent qu'en 0 g, la force stabilisatrice et la force de serrage restent synchronisées, ce qui témoigne d'une anticipation par le SNC des effets dynamiques du mouvement (Augurelle et coll., 2003). En revanche, la force de serrage durant les 5 premières paraboles est beaucoup plus importante que celle observée

en 1 g. Cette marge de sécurité est utilisée par les participants pour pallier l'incertitude des effets causés par le nouvel environnement. L'interprétation est que le système moteur ajuste la force de serrage en décomposant les sources de la force déstabilisatrice, et en découplant les commandes motrices du bras de la pince de préhension (White et coll., 2005).

D'autres données récemment acquises en centrifugeuse ont démontré que le SNC adapte en quelques essais seulement les commandes motrices pour lever un objet dans un environnement gravitaire de 1,5 g et 3 g (White et coll., 2018), et pour osciller un objet dans un environnement gravitaire de 1,25 g et 2,4 g (Barbiero et coll., 2017).

La force de serrage s'ajuste de manière efficace dans le nouveau contexte, qu'il soit généré par un changement de tâche et/ou de gravité.

**Néanmoins, en hypergravité, les biais directionnels observés en gravité normale, telles que les asymétries de mouvement vers le haut et vers le bas, sont maintenues, et les marges de sécurité des forces de serrage sont plus importantes qu'en gravité normale.**

# Traitement neuronal de la gravité

Les résultats des recherches spatiales en neuroscience suggèrent la présence d'une représentation interne de la gravité pour nous orienter, planifier et contrôler nos mouvements. La nature et les propriétés précises de cette représentation interne ne sont pas encore pleinement comprises. La difficulté repose sur le fait que les expériences réalisées en microgravité ont mis en évidence une adaptation, mais cette adaptation est incomplète car des stratégies typiquement « terrestres » persistent pendant des vols de longue durée. De plus, la multiplicité des récepteurs sensoriels impliqués dans les fonctions sensorimotrices implique un traitement complexe pour la perception et le contrôle moteur. Ce traitement est probablement distribué dans un grand nombre de structures du cortex cérébral.

Les aires sensorielles primaires du cortex cérébral ont évolué pour traiter des informations à partir de variables physiques codées dans des récepteurs sensoriels dédiés. Par exemple, l'information de luminosité codée dans les cellules rétiniennes converge vers le cortex visuel primaire. De même, le traitement des informations somesthésiques et proprioceptives a lieu dans le cortex somatosensoriel primaire.

**En revanche, il n'existe pas d'aire sensorielle du cortex cérébral spécifiquement dédiée au traitement des changements de gravité.**

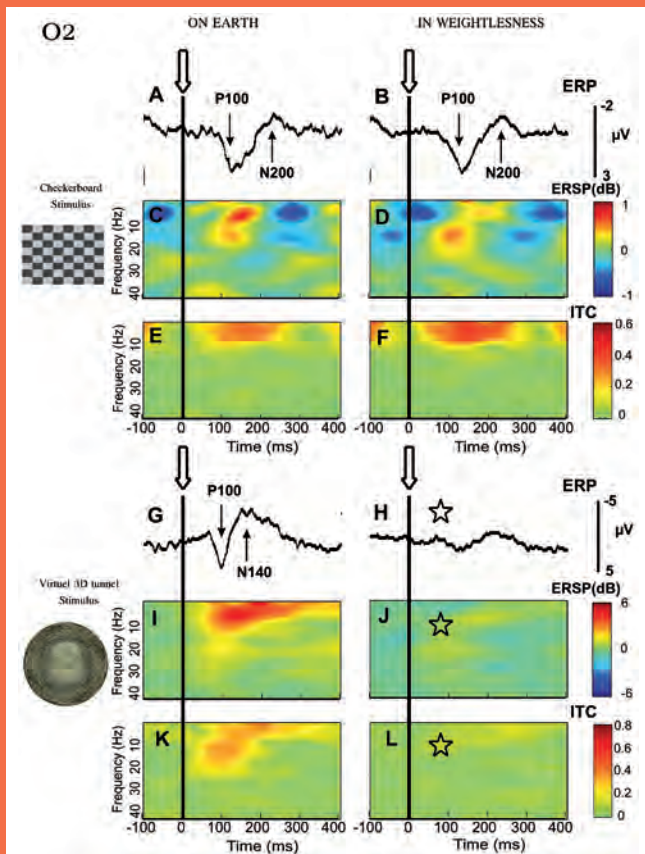
Des populations de neurones situées dans plusieurs régions du cerveau semblent effectuer les calculs nécessaires au codage de la physique du monde extérieur, comme l'accélération linéaire (Angelaki & Dickman 2000). Le thalamus antérieur, les noyaux vestibulaires et le noyau fastigial cérébelleux codent le mouvement de la tête par rapport à la gravité (Angelaki et coll., 2004).

Le cortex insulaire est impliqué dans le maintien de l'équilibre. Lorsqu'un participant visualise un objet qui tombe, l'IRM fonctionnelle montre l'activation d'un « cortex vestibulaire » incluant le cortex insulaire et la jonction temporo-pariétale (Indovina et coll., 2005).

**Ces expériences suggèrent que le SNC anticipe le fait qu'un objet qui tombe accélère à 9.81 m/s<sup>2</sup>! (Mcintyre et coll., 2001).**

À l'heure actuelle, on dispose de peu d'informations sur la représentation interne de la gravité en l'absence d'information visuelle. L'hypothèse est que cette représentation se construit grâce à un modèle interne de la somme des accélérations agissant sur le corps. Des études d'IRM fonctionnelle indiquent une activité de l'insula lors de mouvements verticaux de la main sans guidage visuel. Le fait que l'action soit réelle ou simulée mentalement, semble également influencer l'activité de l'insula (Rousseau et coll., 2016). Cependant, ces études sont effectuées en laboratoire, donc en présence de la gravité. Des études d'imagerie cérébrale sont actuellement réalisées sur les astronautes avant et après le vol spatial. Les résultats de ces études montrent aussi des changements d'activité et de connectivité dans le cortex vestibulaire (Van Ombergen et coll., 2017). Cependant ces observations sont biaisées par le fait que les participants sont aussi soumis à la gravité pendant ces mesures.





**Figure Focus :** Modifications de l'activité corticale sur terre et en microgravité lors de mouvements virtuels du corps (dans un tunnel - en bas) comparé avec des stimuli visuels neutres (damier en haut). (Chéron et coll., 2014). Lorsque l'on est présenté avec des images visuelles, l'activité dans nos cerveaux donne lieu à des potentiels électriques minuscules qui peuvent être mesurés sur le cuir chevelu (électroencéphalographie ou EEG). La présence ou l'absence de ces potentiels, ou la modulation de leur timing et amplitude, donnent des indices sur la façon dont le cerveau interprète ces images (surprise, attention, etc.). Dans une étude préliminaire d'une telle activité neuronale pendant le vol spatial, il a été constaté que les potentiels évoqués par un simple damier clignotant (un stimulus qui est a priori neutre par rapport à la gravité) sont inchangés en apesanteur, tandis que les potentiels évoqués par des images liées au mouvement directionnel (un tunnel en courbe vers le haut, vers le bas, vers la gauche ou vers la droite) sont fortement modulés par le contexte gravitationnel lors de la visualisation (sur terre ou en orbite). Grâce à de telles études, nous pouvons commencer à comprendre comment le cerveau réagit et s'adapte aux conditions uniques du vol spatial orbital dans lesquelles les termes «haut» et «bas» n'ont pas de sens.

La compréhension des bases neurales de l'adaptation sensorimotrice aux changements de la gravité, nécessite de développer des techniques pour mesurer l'activité cérébrale en temps réel lors des changements de gravité. L'expérience NeuroCOG effectuée avec l'appareil MEEM à bord de l'ISS représente un premier pas dans cette direction.

**Cette étude a fourni les premières vues sur la plasticité neuronale au niveau cortical, car les enregistrements des activités neuronales par électroencéphalographie (Chéron et coll., 2014) montrent une suppression des potentiels évoqués visuels, tels que le P100 et N200, lorsque les sujets évoluaient en 3 dimensions dans une scène visuelle en réalité virtuelle (tunnels avec virage), mais aucune modification d'activité quand on leur présentait une image fixe (damier) (Figure Focus).**

# Le système nerveux central utilise un modèle interne de la gravité

L'exposition à la microgravité lors du vol spatial ou du vol parabolique se caractérise par une désorientation spatiale, des modifications du schéma corporel et une altération des mouvements du bras et des gestes de précision.

Ces altérations sont dues à l'absence de référentiel gravitationnel fourni par les otolithes du système vestibulaire, une modification des signaux proprioceptifs, et une préférence donnée aux informations visuelles.

Ces modifications suggèrent que le système nerveux central utilise un modèle de la gravité pour la construction de la représentation mentale de l'environnement et pour optimiser les commandes motrices du mouvement.

## OUVRAGES

Clément G, Reschke MF. *Neuroscience in Space*. Springer, New York, 2008, 322 p.

Clément G. *Fundamentals of Space Medicine – Second Edition*. Springer, New York, 2011, 381p.

PaillardJ. *Knowing where and knowing how to get there*. In: *Brain and Space*. Paillard JJ (ed) Oxford University Press, Oxford, 1991, pp. 461-481.

Young LR. Perception of the body in space: Mechanisms. In: *Handbook of Physiology*. Section 1, The Nervous System, Volume III, Sensory Processes, Part 2. Darian-Smith I (ed) American Physiological Society, Bethesda, 1984, pp. 1023-1066.

## ARTICLES ORIGINAUX

Angelaki DE, Dickman JD. (2000) Spatiotemporal processing of linear acceleration: primary afferent and central vestibular neuron responses. *J. Neurophysiol.*, 84:2113-2132.

Angelaki DE, Shaikh AG, Green AM, Dickman JD. (2004) Neurons compute internal models of the physical laws of motion. *Nature*, 430:560-564.

Augurelle AS, Penta M, White O, Thonnard J. (2003) The effects of a change in gravity on the dynamics of prehension. *Exp. Brain Res.*, 148: 533-540.

Atkeson CG, Hollerbach JM. (1985) Kinematic features of unrestrained vertical arm movements. *J. Neurosci.*, 5: 2318-2330.

Barbiero M, Rousseau C, Papaxanthis C, White O. (2017) Coherent multimodal sensory information allows switching between gravitoinertial contexts. *Front. Physiol.*, 8: 290.

Bourrelly A, McIntyre J, Luyat M. (2015) Perception of affordances during long-term exposure to weightlessness in the International Space station. *Cognitive Processing*, 16(Suppl 1):171-174.

Bringoux L, Blouin J, Coyle T, Ruget H, Mouchinno L. (2012) Effect of gravity-like torque on goal-directed arm movements in microgravity. *J. Neurophysiol.*, 107(9):2541-2548.

Bringoux L, Nougier V, Barraud PA, Marin L, Raphel C. (2003) Contribution of somesthetic information to the perception of body orientation in the pitch dimension. *Q J. Exp. Psychol.*, 56:909-923.

Bringoux L, Scotto Di Cesare C, Borel L, Macaluso T, Sarlegna FR. (2016) Do visual and vestibular inputs compensate for somatosensory loss in the perception of spatial orientation? Insights from a deaf-ferented patient. *Front. Hum. Neurosci.*, 10:181.

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. *Aviat. Space Environ. Med.*, 75:795-799.

Casellato C, Tagliabue M, Pedrocchi A, Papaxanthis C, Ferrigno G, Pozzo T. (2011) Reaching while standing in microgravity: a new postural solution to oversimplify movement control. *Exp. Brain Res.*, 216:203-215.

Cheron G, Leroy A, Palmero-Soler E, De Saedeleer C, Bengoetxea A, Cebolla AM, Vidal M, Dan B, Berthoz A, McIntyre J. (2014) Gravity influences top-down signals in visual processing. *PLoS One*, 9(1):e8237.

Clément G, Pozzo T, Berthoz A. (1988) Contribution of eye positioning to control of the upside-down standing posture. *Exp. Brain. Res.*, 73:569-576.

Clément G, Moore S, Raphan T, Cohen B. (2001) Perception of tilt (somatogravic illusion) in response to sustained linear acceleration during space flight. *Exp. Brain Res.*, 138:410-418.

Clément G, Skinner A, Richard G, Lathan C. (2012) Geometric illusions in astronauts during long-duration spaceflight. *Neuro. Report.*, 23: 894-899.

Clément G, Skinner A, Lathan C. (2013) Distance and size perception in astronauts during long-duration spaceflight. *Life*, 3:524-537.

Clément G, Allaway HCM, Demel M, Golemis A, Kindrat AN, Melinshyn AN, Merail T, Thirsk R. (2015) Long-duration spaceflight increases depth ambiguity of reversible perspective figures. *PLoS One*, 10(7):e0132317.

Crevecoeur F, Thonnard JL, Lefèvre P. (2009) Optimal integration of gravity in trajectory planning of vertical pointing movements. *J. Neurophysiol.*, 102:786-796.

De Saedeleer C, Vidal M, Lipshits M, Bengoetxea A, Cebolla AM, Berthoz A, Cheron G, McIntyre J. (2013) Weightlessness alters up/down asymmetries in the perception of self-motion. *Exp. Brain. Res.*, 226:95-106.

De Winkel KN, Clément G, Groen EL, Werkhoven PJ. (2012) The perception of verticality in lunar and Martian gravity conditions. *Neurosci. Lett.*, 529:7-11.

Dyde RT, Jenkin MR, Jenkin HL, Zacher JE, Harris LR. (2009) The effect of altered gravity states on the perception of orientation. *Exp. Brain Res.*, 194:647-660.

Einstein A. (1907) Über das Relativitätsprinzip und die aus demselben gezogene Folgerungen. *Jahrbuch der Radioaktivität und Elektronik*, 4:411-462.

Flanagan JR, Wing AM. (1995) The stability of precision grip forces during cyclic arm movements with a hand-held load. *Exp. Brain Res.*, 105:455-464.

Gaveau J, Berret B, Angelaki DE, Papaxanthis C. (2016) Direction-dependent arm kinematics reveal optimal integration of gravity cues. *Elife*, 5:e16394.

Gentili R, Cahouet V, Papaxanthis C. (2007) Motor planning of arm movements is direction-dependent in the gravity field. *Neuroscience*, 145:20-32.

Indovina I, Maffei V, Bosco G, Zago M, Macaluso E, Lacquaniti F. (2005) Representation of visual gravitational motion in the human vestibular cortex. *Science*, 308:416-419.

Lackner JR, DiZio P. (1994) Rapid adaptation to Coriolis force perturbations of arm trajectory. *J. Neurophysiol.*, 72:299-313.

Lackner JR, DiZio P. (2009) Angular displacement perception modulated by force background. *Exp. Brain Res.*, 195:335-343.

Lathan CE, Wang Z, Clément G. (2000) Changes in the vertical size of a three-dimensional object drawn in weightlessness by astronauts. *Neurosci. Lett.*, 295:37-40.

Luyat M, Gentaz E. (2002) Body tilt effect on the reproduction of orientations: studies on the visual oblique effect and subjective orientations. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.*, 28:1002-1011.

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

McIntyre J, Berthoz A, Lacquaniti F. (1998) Reference frames and internal models for visuo-manual coordination: what can we learn from microgravity experiments? *Brain Res. Rev.*, 28:143-154.

McIntyre J, Zago M, Berthoz A, Lacquaniti F. (2001) Does the brain model Newton's laws? *Nature*, 4:693-694.

Mittelstaedt H. (1983) A new solution to the problem of the subjective vertical. *Naturwissenschaften*, 70:27-281.

Moore S, Clément G, Raphan T, Cohen B. (2001) Ocular counterrolling induced by centrifugation during orbital space flight. *Exp. Brain Res.*, 137:323-335.

Papaxanthis C, Pozzo T, Popov KE, McIntyre J. (1998) Hand trajectories of vertical arm movements in one-G and zero-G environments. Evidence for a central representation of gravitational force. *Exp. Brain Res.*, 120:496-502.

Parker DE, Reschke MF, Arrott AP, et al. (1985) Otolith tilt translation reinterpretation following prolonged weightlessness: Implications for preflight training. *Aviat. Environ. Space Med.*, 56:601-609.

Pletzer V, Winter J, Ducloux F, Bret-Dibat T, Friedrich U, Clervoy JF, Gharib T, Gai F, Minster O, Sundblad P. (2012) The first joint european partial-G parabolic flight campaign at moon and mars gravity levels for science and exploration. *Microgravity Sci. Technol.*, 24:383-395.

Reschke MF, Wood SJ, Clément G. (2018) Ocular counter rolling in astronauts after short- and long-duration spaceflight. *Sci. Rep.*, 8:7747.

Roll JP, Popov KE, Gurfinkel VS, et al. (1993) Sensorimotor and perceptual functions of muscle proprioception in microgravity. *J. Vestib. Res.*, 3:259-273.

Rousseau C, Fautrelle L, Papaxanthis C, Fadiga L, Pozzo T, White O. (2016) Direction-dependent activation of the insular cortex during vertical and horizontal hand movements. *Neuroscience*, 325: 10-19.

Scotto Di Cesare C, Sarlegna FR, Bourdin C, Mestre DR, Bringoux L. (2014) Combined influence of visual scene and body tilt on arm pointing movements: gravity matters! *PLoS One*, 9(6): e99866.

Shadmehr R, Smith MA, Krakauer JW. (2010) Error correction, sensory prediction, and adaptation in motor control. *Ann. Rev. Neurosci.*, 33:89-108.

Tagliabue M, McIntyre J. (2014) A modular theory of multisensory integration for motor control. *Front. Comput. Neurosci.*, 8:1.

Van Ombergen A, Demertzi A, Tomilovskaya E, Jeurissen B et al. (2017) The effect of spaceflight and microgravity on the human brain. *NeuroL*, 264 (Suppl 1):18-22.

White O, McIntyre J, Augurelle AS, Thonnard JL. (2005) Do novel gravitational environments alter the grip-force/load-force coupling at the fingertips? *Exp. Brain Res.*, 163:324-334.

White O, Thonnard JL, Lefèvre P, Hermsdörfer J. (2018) Grip force adjustments reflect prediction of dynamic consequences in varying gravitoinertial fields. *Front. Physiol.*, 9:131.

Young, L, Oman, CM, Watt, DGD. (1984) Spatial orientation in weightlessness and readaptation to Earth's gravity. *Science*, 225:205-208.