

N° d'ordre : 684

50376
1978
249



50376
1978
249

THESE

présentée à

L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

pour obtenir le titre de

DOCTEUR EN PHYSIOLOGIE ANIMALE

(3e cycle)

par

Ghislaine LENSEL

ETUDE ET ESSAI D'INTERPRETATION DE LA RELATION
ENTRE LA COMPLIANCE ET LA TENSION MUSCULAIRES

Soutenu le 23 mai 1978 devant la commission d'examen

MM.	J.P. ROUSSEAU	Président
	S. BOUISSET	
	G. MILBLED	Examineurs
	E. PERTUZON	

Je tiens à remercier très vivement
Messieurs les Professeurs S. BOUISSET, G.
MILBLED et J.P. ROUSSEAU d'avoir accepté
de juger ce mémoire.

Je remercie plus particulièrement
Monsieur le Professeur E. PERTUZON pour la
direction de mon travail ; ses critiques
et ses conseils m'ont été très précieux
dans l'élaboration de cette thèse.

Mes remerciements vont également à
tous mes collègues de travail pour leur
collaboration amicale et efficace.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
<u>Chapitre I</u>	
TECHNIQUES	10
<u>Chapitre II</u>	
LES RELATIONS "TENSION-LONGUEUR" DU MUSCLE AU REPOS ET EN CONTRACTION	19
<u>Chapitre III</u>	
COMPLIANCE SERIE DU MUSCLE	45
<u>Chapitre IV</u>	
DISCUSSION GENERALE	67
<u>RESUME ET CONCLUSION</u>	91
<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	94

Chaque chapitre est précédé d'un plan détaillé

INTRODUCTION

Le muscle fut assimilé à un modèle formé de deux éléments (LEVIN et WYMAN, 1927) : une composante élastique pure, en série avec une composante élastique amortie. HILL (1938), après l'étude des phénomènes thermiques de la contraction, propose un autre modèle à deux composantes : une composante élastique non amortie, en série avec une composante contractile. Mais depuis ces vingt dernières années, il apparaît que ce modèle à deux composantes ne donne qu'une vue simplifiée de la façon dont le muscle se contracte (JEWELL et WILKIE, 1958 ; RITCHIE et WILKIE, 1958 ; CIVAN et PODOLSKY, 1966 ; ARMSTRONG et coll., 1966 ; SCHADLER et coll., 1971 ; BRESSLER et CLINCH, 1974). Le modèle à deux composantes reste valable, mais on y ajoute une composante élastique parallèle (AUBERT, 1956 ; CARLSON, 1957 ; JEWELL et WILKIE, 1958 ; PRINGLE, 1960 ; BAHLER, 1968 ; CLOSE, 1972) ; ces éléments correspondent au tissu conjonctif intramusculaire et au sarcolemme (RAMSEY et STREET, 1940 ; BENDALL, 1969 ; AKAZAWA et coll., 1969 ; FIELDS et FABER, 1970 ; ASMUSSEN et coll., 1976). Ce modèle rend compte des propriétés mécaniques du muscle étiré passivement. Schématiquement, il peut être représenté de deux manières différentes (*Figure 1*), suivant que l'on considère l'élément élastique en parallèle avec l'élément contractile et l'élément élastique (I) ou en parallèle uniquement avec la structure contractile (II).

La composante contractile, au repos, est librement déformable, mais en activité, elle développe une certaine tension. La force

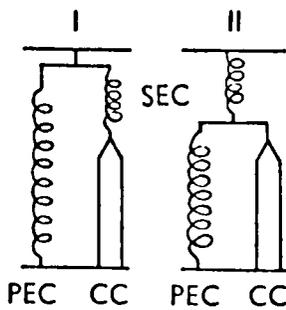


Figure 1

Représentations schématiques du muscle, selon le modèle à trois composantes.

SEC : élément élastique série
 PEC : élément élastique parallèle
 CC : élément contractile

(d'après JEWELL et WILKIE, 1958)

contractile qu'est capable de développer le muscle stimulé dépend de la longueur et de la vitesse auxquelles s'effectue la contraction. C'est ainsi que de nombreux auteurs ont mis en évidence des relations "tension-longueur" et "force-vitesse". Les premières relations "tension-longueur" furent décrites par BLIX (1893). Ces relations sont obtenues en mesurant la tension isométrique maximale développée à chaque longueur. RAMSEY et STREET (1940), BUCHTHAL (1942), HILL (1977) obtiennent des relations semblables sur la fibre isolée du muscle de grenouille, AUBERT et coll. (1951) sur le muscle de grenouille, CLOSE (1964), WELLS (1965), BAHLER et coll. (1967, 1968) sur le muscle de rat, RACK et WESTBURY (1969) sur le muscle de chat. Ces relations ont une allure similaire, quel que soit le muscle considéré (HANSON et LOWY, 1960 ; DELEZE, 1961 ; HARDIE, 1976). On note, en particulier, qu'un maximum de tension contractile est développé pour une longueur donnée du muscle. Cette longueur est appelée, suivant les auteurs, longueur de repos ou longueur de référence, et est désignée le plus souvent par le symbole l_0 (voir définition au chap.II). La première équation caractéristique "force-vitesse", établie sur le muscle isolé et téτανisé de grenouille est donnée par FENN et MARSH (1935). Il s'agit, pour ces auteurs, d'une relation exponentielle. Mais à la suite des travaux de HILL (1938), une autre formulation est apportée et l'équation caractéristique proposée et encore la plus communément utilisée, reliant la tension développée (F) et la vitesse (v), est de la forme :

$$(F + a) (v + b) = (F_0 + a)b$$

où : F_0 est la tension isométrique maximale, le coefficient a a les dimensions d'une force et b celles d'une vitesse. Cette relation est de forme hyperbolique.

Quand la contraction est isométrique, la composante contractile activée se raccourcit, étirant l'élément élastique série ; il se développe alors une tension que l'on peut mesurer. Ainsi, le développement de la tension ne dépend pas seulement de la relation "force-vitesse" de l'élément contractile, mais également de la raideur de l'élément élastique série. Le développement de la tension ($\frac{dF}{dt}$) est le produit de la vitesse de raccourcissement de l'élément contractile ($\frac{dl}{dt}$) et de la raideur de l'élément élastique série ($\frac{dF}{dl}$) (HILL, 1949). On conçoit donc toute l'importance que présente l'étude des propriétés élastiques du muscle, aussi bien au repos, qu'au cours de la contraction.

S'il est admis classiquement que la compliance de la composante élastique parallèle est fonction de la longueur - la compliance est l'inverse de la raideur, soit $\frac{dl}{dF}$ - l'accord n'est pas unanime quant à la forme de la relation (BANUS et ZETLIN, 1938 ; RAMSEY et STREET, 1940 ; BUCHTHAL et KAISER, 1951 ; AUBERT, 1956 ; JEWELL et WILKIE, 1958 ; ERNST, 1963 ; GALEY, 1969). Les données de la littérature traduisent, de plus, une grande variabilité du rapport entre la compliance parallèle et la compliance série. Le seul point sur lequel l'accord semble général est que la compliance série est nettement plus faible que la compliance parallèle (HILL, 1938 ; BAHLER, 1968). Plus récemment, un certain nombre d'auteurs ont montré que la compliance série était liée à la tension musculaire (JOYCE et RACK, 1969 ; HUXLEY et SIMMONS, 1971 a ; BLANGE et coll., 1972 a ; CLINCH et BRESSLER, 1972 ; GOUBEL et PERTUZON, 1973 ; BRESSLER et CLINCH, 1975). Sur cette hypothèse, toute condition susceptible de modifier la tension développée au cours d'une contraction devrait, ipso-facto, modifier la compliance série.

Une analyse de la littérature, présentée par GOUBEL (1974) montre que deux sortes de méthodes sont habituellement utilisées pour étudier les caractéristiques de la composante élastique série. La première consiste à relâcher brusquement le muscle préalablement maintenu dans un état de contraction isométrique. Le relâchement peut être obtenu, soit par réduction de la charge imposée au muscle ("quick-release", *Figure 2-A*), méthode utilisée par WILKIE (1956 a), JEWELL et WILKIE (1958), BAHLER (1967), PARMLEY et SONNENBLICK (1967), MASHIMA et KUSHIMA (1971), soit par le raccourcissement du muscle d'une certaine valeur ("controlled release", *Figure 2-B*) (HILL, 1950, 1953 ; AKAZAWA et coll., 1969 ; HUXLEY et SIMMONS, 1970 ; BLANGE et coll., 1972 a).

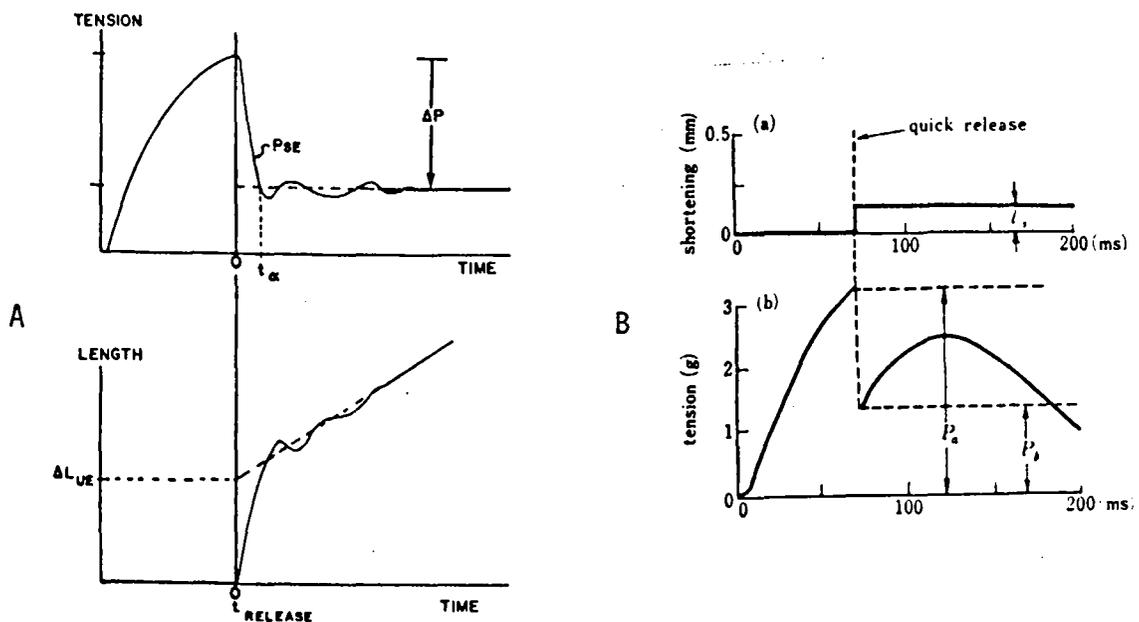


Figure 2

Méthodes de détermination de la compliance de la composante élastique série.

A - Méthode de "quick-release" - Réduction (ΔP) de la charge imposée au muscle. La compliance s'exprime par le rapport $\Delta L_{se}/\Delta P$. (d'après BAHLER, 1967)

B - Méthode de "controlled-release" - Raccourcissement du muscle d'une certaine valeur ($l's$). La compliance s'exprime par le rapport $l's/P_a - P_b$. (d'après AKAZAWA et coll., 1969)

Il est encore possible, durant le plateau d'une contraction tétanique, de porter un étirement rapide sur le muscle ou la fibre musculaire, donc d'étirer la composante élastique série (GASSER et HILL, 1924 ; ALEXANDER, 1959 ; GORDON et coll., 1966 ; JOYCE et coll., 1969 ; SUGI, 1969, 1972 ; FLITNEY et HIRST, 1974 a et b ; HALPERN et MOSS, 1976 ; HILL, 1977). Cette méthode, appelée par certains auteurs "controlled-lengthening" est celle que nous avons retenue dans le cadre de ce travail.

La seconde méthode consiste à enregistrer la variation de la tension musculaire (F) en fonction du temps (t) au cours d'une contraction isométrique maximale. Si l'on admet l'existence d'une relation "force-vitesse" instantanée déterminée dans des conditions isotoniques et valable dans des conditions isométriques, l'élasticité musculaire peut être évaluée selon la formule :

$$\frac{\Delta l}{\Delta F} = \frac{\Delta l}{\Delta t} \cdot \frac{\Delta t}{\Delta F} = V_c \cdot \frac{\Delta t}{\Delta F}$$

V_c : vitesse de raccourcissement de la composante contractile, calculée à partir d'une relation "force-vitesse" isotonique (HILL, 1949 ; WILKIE, 1950 ; JEWELL et WILKIE, 1958 ; MAC CROREY et coll., 1966 ; PARMLEY et coll., 1970). La mesure est effectuée, avec cette méthode, au cours de l'étirement des éléments élastiques, c'est-à-dire au cours de la phase de croissance de la force.

Une troisième méthode est encore utilisée. Elle consiste en la mesure du temps de transmission, c'est-à-dire du temps nécessaire à une impulsion mécanique pour se propager d'une extrémité à l'autre du muscle (TRUONG et coll., 1963 ; TRUONG, 1970 ; SCHOENBERG et coll., 1974) et en la mesure de la vitesse de propagation de l'impulsion (BLANGE et coll., 1972 a et b).

L'objet de ce travail porte sur l'étude de la compliance du muscle strié squelettique, et principalement sur la compliance de l'élément

élastique série. La préparation que nous avons choisie est celle du muscle Sartorius isolé de grenouille (*Rana temporaria*). Les études sont réalisées en se basant sur l'hypothèse que la composante élastique série est non amortie ou présente un amortissement négligeable (WOLEDGE, 1961). L'existence de cette élasticité non amortie est confirmée par la réponse biphasique du muscle (CLOSE, 1972), lorsque celui-ci est relâché brusquement, par réduction de la charge au cours de la contraction. La nature biphasique de la réponse apparaît nettement sur les enregistrements à partir d'un muscle Sartorius de grenouille (HILL, 1938 ; JEWELL et WILKIE, 1958 ; WILKIE, 1956 a et b) et de muscle de rat (WELLS, 1965 ; BAHLER, 1967 (Figure 2-A) ; JOYCE et RACK, 1969).

L'enregistrement présenté figure 3 suggère, par contre, pour HUXLEY et SIMMONS (1970, 1971 a et b) la présence de deux éléments en série : un premier élément auquel on attribue la phase initiale de chute de tension (de T_0 à T_1), consécutive à la variation de longueur (L). Il s'agit d'un élément élastique non amorti. Cette tension atteint une valeur intermédiaire (T_2) en quelques millisecondes et suggère l'existence d'un deuxième élément. Il s'agit alors d'un élément élastique amorti, c'est-à-dire qui présente des propriétés visqueuses.

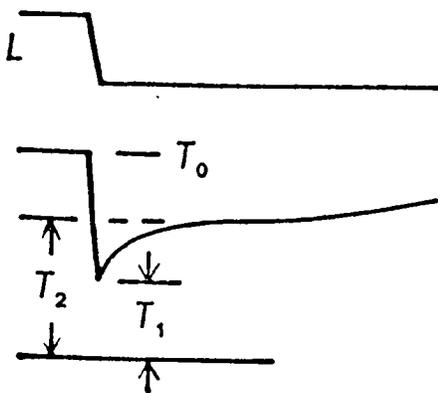


Figure 3

Enregistrement de la variation de tension tétanique, consécutive à un relâchement rapide - fibre isolée de muscle semi-tendineux de grenouille.

(d'après HUXLEY et SIMMONS, 1971 b)

(explications dans le texte)

Le concept de la visco-élasticité fut introduit à la suite des travaux de HILL (1922), GASSER et HILL (1924) et LEVIN et WYMAN (1927). En 1935, FENN et MARSH, lorsqu'ils définissent une relation "force-

vitesse" font intervenir un générateur de force et un amortissement de type visqueux. Pour AKAZAWA et coll. (1969, 1970) le modèle visco-élastique consiste en deux éléments élastiques (élément élastique série et élément élastique parallèle), un élément visqueux et un élément contractile (Figure 4).

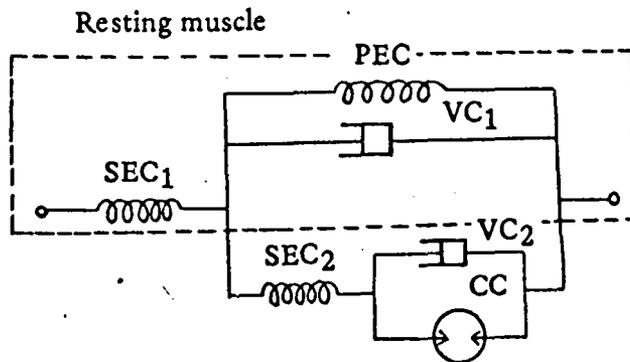


Figure 4

Modèle visco-élastique du muscle.

SEC : éléments élastiques série

PEC : élément élastique parallèle

VC : éléments visqueux

CC : élément contractile.

(d'après AKAZAWA et coll., 1969)

L'étude présentée ici porte principalement sur la compliance de l'élément élastique série. La technique développée à cet effet repose sur l'hypothèse que la composante élastique série n'est pas amortie. Il s'agit là évidemment d'une approximation qui, sur l'examen de certains résultats expérimentaux, nous conduira, au cours de la discussion, à suggérer une autre méthodologie susceptible de poser le problème en termes de visco-élasticité et non plus simplement en termes d'élasticité pure.

Il s'agit de distinguer dans le muscle strié squelettique, la compliance de la composante élastique parallèle et la compliance du muscle

en contraction. Les mesures sont effectuées pour des longueurs du muscle comprises entre la longueur de référence l_0 et $1.3 l_0$. La compliance de l'élément élastique série du muscle (C_s) est calculée à partir de la compliance du muscle en contraction (C_c) et de la compliance de la composante élastique parallèle (C_p), déterminée sur le muscle au repos (BRESSLER et CLINCH, 1974). Pour l'étude des valeurs de compliance série ou des relations "tension-extension", la compliance de la composante élastique parallèle est souvent négligée, les expérimentations étant réalisées à des longueurs du muscle proches de la longueur de référence (HILL, 1949 ; SUGI, 1972 ; BLANGE et coll., 1972 a et b ; MASHIMA et coll., 1972 ; JULIAN et SOLLINS, 1975 ; GOUBEL, 1976).

Après un exposé des techniques utilisées, nous examinerons la relation entre la compliance parallèle et, d'une part la longueur du muscle, d'autre part la tension du muscle au repos. Dans le même temps, nous préciserons la forme de la relation "tension-longueur" isométrique du muscle en contraction tétanique.

Nous décrirons ensuite la relation entre la compliance série du muscle et sa tension contractile. Plusieurs méthodes permettent de faire varier la tension contractile. Parmi elles, nous examinerons les effets des facteurs suivants :

- variation de la longueur du muscle.

On fait intervenir, de cette façon, la relation "tension-longueur" isométrique du muscle en contraction.

- variation du niveau de stimulation.

Toutes les fibres musculaires sont recrutées dans le cas de la stimulation maximale. Lorsqu'on diminue le niveau de stimulation, il s'en suit une diminution du nombre de fibres recrutées et de ce fait une diminution de la tension contractile.

- fatigue musculaire à long terme.

Il s'agit d'une fatigue apparaissant au cours de tétanos isométriques brefs et répétés.

- variation de la température.
- contraction en milieu hypertonique.
La solution physiologique sera enrichie en saccharose.
- contraction en milieu enrichi en ions manganèse.

Nous comparerons les relations établies dans chacune de ces conditions expérimentales et nous tenterons d'en déduire le comportement de la composante contractile au cours de la contraction isométrique.

CHAPITRE I

TECHNIQUES

1 - ANIMAUX D'EXPERIENCE - SOLUTION PHYSIOLOGIQUE	10
2 - DISPOSITIF EXPERIMENTAL	11
2.1 - Description du myographe	11
2.2 - Le capteur de force	12
2.2.1 - Choix des lames	13
2.2.2 - Choix des jauges de contrainte	14
2.2.3 - Fabrication du capteur	14
2.2.4 - Pont de mesure	15
2.2.5 - Etalonnage et détermination des caractéristiques du capteur	15
2.3 - Dispositif d'étirements rapides	16
3 - STIMULATION	17
4 - TECHNIQUES D'ENREGISTREMENT ET DE VISUALISATION	18

1 - ANIMAUX D'EXPERIENCE - SOLUTION PHYSIOLOGIQUE

Les expériences sont réalisées sur le Sartorius de grenouille (*Rana temporaria*). Le Sartorius est un muscle de la patte postérieure (*Figure 5*), situé sur la face interne de la cuisse. Celui-ci s'étend des symphyses iliaques ventrales à l'articulation du genou.

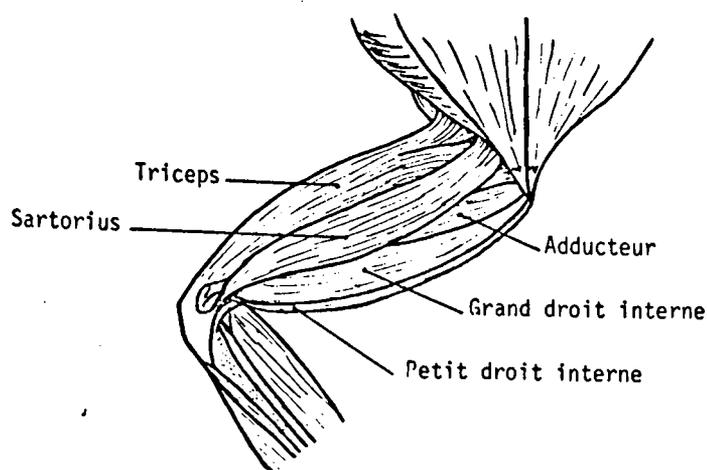


Figure 5

Musculature de la cuisse de la grenouille (face ventrale).

Le Sartorius est disséqué en le laissant inséré sur l'articulation pelvienne. La dissection se fait à la température ambiante. Le muscle est placé dans une cuve où circule une solution physiologique. La composition de cette solution est la suivante : NaCl, 115 mM/l ; KCl, 2 mM/l ; CaCl₂, 1.8 mM/l ; le pH est ajusté à 7.2 par un tampon de NaHCO₃. L'oxygène pur est employé avec cette solution. Le muscle disséqué est déposé dans la cuve pendant une heure afin d'atteindre l'équilibre thermique. Puis il est mis en place dans la cuve (*Figure 6, M*) : l'articulation pelvienne est reliée au capteur de force ; le tendon tibial est relié à

l'aide d'un fil d'acier tressé au dispositif d'étirement. Une demi-heure d'attente est alors ménagée avant de commencer les mesures.

2 - DISPOSITIF EXPERIMENTAL

2.1 - Description du myographe (Figure 6)

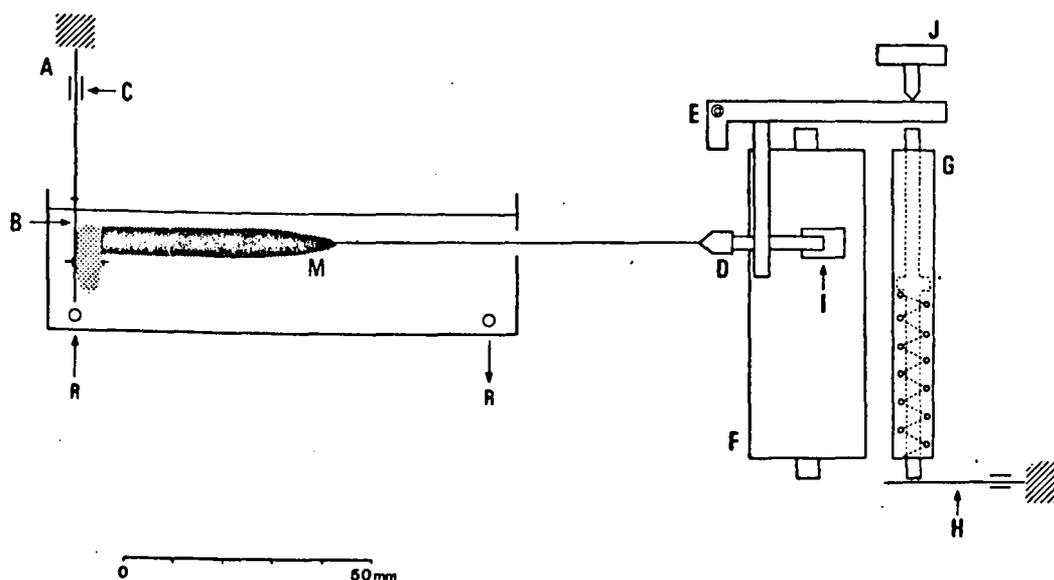


Figure 6

*Schéma du dispositif expérimental.
(explications dans le texte)*

Le myographe est formé d'un bâti sur lequel repose une cuve et d'un support de capteur.

Le bâti mesure 14 cm x 7 cm x 1 cm. Il est réalisé en duralumin. Dans l'axe longitudinal du bâti, une rainure est ménagée aux fins de fixation de la cuve et du support du capteur de force. La cuve en plexi-glas mesure 10 cm x 8.5 cm x 3 cm. Elle comporte des tubulures permettant

d'y faire circuler une solution physiologique (R) maintenue à une température de 0°C, au moyen d'un bain thermostaté. Le débit de la solution est régulier dans toute la cuve, grâce à de petites tubulures situées sur toute la longueur de la cuve ; ceci évite des mouvements de liquide trop importants au niveau du capteur de force. Deux thermomètres sont placés à l'entrée et à la sortie de la cuve, afin de contrôler la température du bain. Lorsque des solutions sont ajoutées au liquide physiologique (solutions de saccharose ou de chlorure de manganèse), il faut attendre vingt minutes de façon à rétablir l'équilibre thermique.

Sur le bâti vient se fixer le support du capteur, en duralumin. Le capteur est constitué de quatre jauges de contrainte (C), collées sur une lame d'acier déformable (A). Un bras de plexiglas (B), solidaire de la lame, plonge dans la solution physiologique ; une tige filetée très légère permet de venir fixer l'articulation pelvienne ; celle-ci est maintenue au capteur grâce à un écrou en acier inoxydable.

Des réglages sont possibles du fait que le centre du bâti est évidé. Ainsi, la cuve et le support peuvent coulisser dans la gouttière, suivant les dimensions de la préparation. Ce support peut, de plus, être réglé en hauteur.

2.2 - Le capteur de force (jauges de contrainte)

Le capteur de force est constitué de jauges de contrainte collées sur une lame d'acier trempé déformable. Les jauges de contrainte peuvent servir aussi bien à des mesures statiques que dynamiques. Elles transforment en grandeur électrique la variable mesurée que l'on ramène à une contrainte.

Pour obtenir des résultats satisfaisants, il convient de choisir exactement la lame d'acier et les jauges de contrainte.

2.2.1 - Choix des lames

La lame support doit être choisie afin d'assurer les meilleure sensibilité, rapidité et rigidité (AUBERT, 1956). La lame fonctionnant en poutre encastrée (*Figure 7*), il convient de choisir les dimensions afin d'avoir le meilleur compromis entre la sensibilité et la flèche.

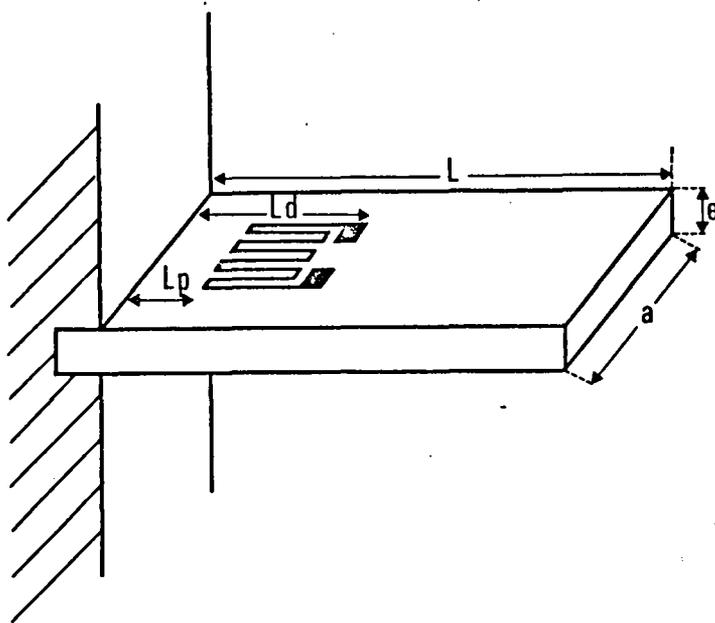


Figure 7

Schéma d'un capteur à jauge de contrainte. Ce capteur est formé d'une jauge fixée sur une lame de torsion fonctionnant en poutre encastrée.

Soit une lame d'acier de longueur L , de largeur a , d'épaisseur e ; L_p et L_d sont les distances des extrémités proximales et distales des fils de jauge au point d'encastrement. A l'aide des équations caractéristiques des jauges, présentées antérieurement (LENSEL, 1973), les dimensions calculées sont les suivantes :
longueur $L = 2.5$ cm, largeur $a = 1.5$ cm, épaisseur $e = 0.055$ cm.

Les calculs ne peuvent être faits que d'une manière approximative ; en effet, un bras de plexiglas de 1 cm prolonge la lame d'acier. Ce bras a été adapté pour des problèmes d'isolation du support des jauges par rapport à la stimulation, et également afin d'éviter que la lame support soit au contact de la solution physiologique.

D'après les calculs et en accord avec AUBERT (1956), on voit qu'il est préférable de choisir une lame courte et mince plutôt qu'une lame longue et épaisse.

2.2.2 - Choix des jauges de contrainte

Les jauges ont été choisies en fonction des éléments suivants :

- dimensions de la lame,
- matière de la lame (acier),
- température d'emploi (de 0 à 20°C)
- résistance de la jauge (120 Ω).

Il s'agit de jauges à axe de mesure unidirectionnel, VISHAY micro-mesures, du type EA.06.050.AR.120 (voir LENSEL, 1973). Compte tenu de la puissance dissipable par ce type de jauges, la tension d'alimentation est limitée à 2.5 volts efficaces.

2.2.3 - Fabrication du capteur

La lame support et les jauges ayant été choisies, on procède au collage des jauges sur le support.

Le support est d'abord finement abrasé, dégraissé à l'acétone et "surfacé" par traitement à l'acide phosphorique. Deux jauges sont collées de chaque côté de la lame, aussi près que possible de son encastrement, au moyen d'une colle dont le coefficient de dilatation thermique est égal à celui de la lame. Après séchage à 80°C, un dispositif de connexion est fixé sur le support du capteur afin de relier celui-ci au pont de mesure (*Figure 8*). Les liaisons sont blindées et le blindage,

ainsi que le capteur sont connectés à la masse. Enfin, pour éviter l'oxydation des jauges et des connexions, l'ensemble est recouvert d'une gomme caoutchoutée hydrophobe (protection).

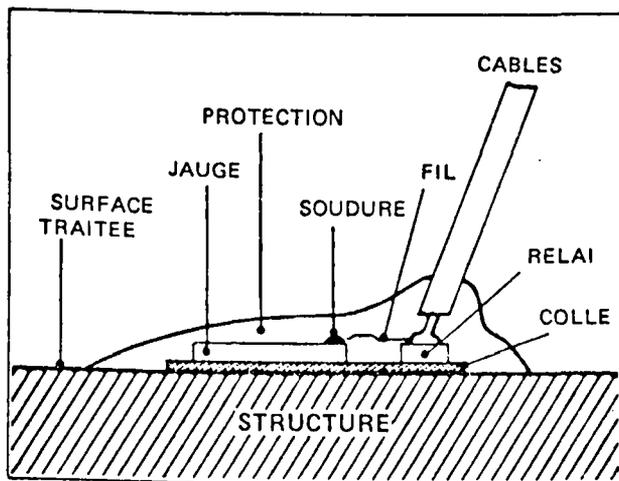


Figure 8

Coupe transversale d'un capteur (support-ou structure-et jauge).

2.2.4 - Pont de mesure

Il s'agit d'un pont de type PEEKEL, B.105. Le pont est alimenté au moyen d'une tension alternative (1000 Hz), de 2.5 volts efficaces. Quatre jauges étant fixées sur le capteur, la mesure est effectuée en pont complet, c'est-à-dire avec un maximum de sensibilité. Le pont est muni d'une sortie pour enregistreur et pour oscilloscope.

2.2.5 - Etalonnage et détermination des caractéristiques du capteur

Le sensibilité du capteur dépend directement de la déformation relative des jauges sous l'effet d'une contrainte. Cette déformation $\frac{\Delta L}{L}$ est en fait exprimée en microstrains (1 microstrain = $\frac{10^6 \Delta L}{L}$ = $1\mu\epsilon$). Les jauges présentent une bonne linéarité jusqu'à $30\mu\epsilon$, ce qui, pour le capteur que nous avons réalisé, correspond à une contrainte maximale à la flèche de 500 grammes. On a testé la linéarité du

capteur jusqu'à 200 grammes (c'est-à-dire le maximum de tension mesurée au cours des enregistrements) en y appliquant des forces croissantes, puis décroissantes. Les relations sont linéaires et confondues ($.99 < r < 1$). Le capteur a donc une réponse linéaire et ne présente pas de phénomène d'hystérésis.

En outre, le capteur présente une fréquence d'oscillation libre de 250 Hz et un défaut d'isométrie de $2.4 \mu\text{m/g}$.

2.3 - Dispositif d'étirements rapides

Le muscle, placé dans la cuve est relié d'une part au capteur de force et d'autre part au dispositif d'étirement (*Figure 6*), à l'aide d'un fil d'acier tressé. La compliance de l'ensemble capteur-fil d'acier est de $4,5 \mu\text{m/g}$. Ce dispositif est formé d'un bras (D) solidaire d'un levier (E) actionné par un électro-aimant (F). Le levier (E) étant muni d'un ressort de rappel (G), il est possible de réaliser des étirements et des raccourcissements du muscle. Ces étirements ou raccourcissements sont mesurés grâce à un capteur de longueur (H) constitué de 4 jauges de contrainte ; celles-ci, comme les précédentes, sont collées sur une lame d'acier. La longueur absolue du muscle peut être fixée grâce à un réglage (I) sur le bras ; une vis micrométrique (J) permet de fixer les différentes valeurs de Δl . De ces valeurs, il n'a pas été déduit la valeur du déplacement du capteur de force ($2.4 \mu\text{m/g}$), celui-ci étant négligeable du fait de sa faible valeur par rapport aux étirements et compte tenu des erreurs de mesure sur les enregistrements.

Les variations de longueur imposées au muscle sont de l'ordre de 0.1 à 1.1 mm, amplitude maximale des étirements que peut imposer le dispositif. Ces variations de longueur sont imposées à une vitesse égale à environ 150 mm/s, ce qui est nettement supérieur à la vitesse maximale de raccourcissement, mesurée par ailleurs sur le muscle Sartorius de grenouille. Cette vitesse est de l'ordre de 20 mm/s pour AUBERT (1956), 50 mm/s pour JEWELL et WILKIE (1958), 30 et 40 mm/s pour HILL, A.V. (1970) et MASHIMA et coll. (1972).

3 - STIMULATION

La stimulation est délivrée par un stimulateur GENELAB, de type 2 VS 100. Entre le stimulateur et les électrodes de stimulation, on intercale un transformateur dont le rapport de transformation est 0.55. Il a pour but d'éliminer la composante continue qui polarise les électrodes.

La stimulation est appliquée au muscle par l'intermédiaire de deux fils d'argent, reliés à la fixation de l'articulation pelvienne d'une part, et au fil d'acier fixé au tendon d'autre part. La durée des chocs a été fixée à 10 ms et la fréquence d'excitation est la fréquence minimum pour assurer la fusion complète des tétanos, soit une fréquence située entre 30 et 40 cycles/s. Ceci est en accord avec les travaux de SANDOW et MAURIELLO (1953), MAC PHERSON et WILKIE (1954), RITCHIE (1954). Pour ces auteurs, la fusion n'est absolument parfaite dans le cas du Sartorius de grenouille, à 0°C, qu'à des fréquences égales ou supérieures à 30 cycles/s. Au début de chaque expérience, on détermine la tension de stimulation maximale, c'est-à-dire la tension pour laquelle le muscle, placé à la longueur de référence l_0 , répond par une contraction d'amplitude maximale.

Afin que la tension tétanique atteinte reste constante, c'est-à-dire que la récupération soit la plus complète possible d'un tétanos à l'autre, HILL (1940) définit un temps d'attente de 30 mn. En pratique, comme le préconise AUBERT (1956), et comme nous avons également pu le vérifier au cours d'une série expérimentale préliminaire, il a été gardé un intervalle de 10 mn entre chaque stimulation ; ce laps de temps suffit à éviter la fatigue du muscle.

4 - TECHNIQUES D'ENREGISTREMENT ET DE VISUALISATION

Quatre signaux sont enregistrés :

- la tension du muscle
- la variation de longueur imposée au muscle
- les chocs de stimulation
- la base de temps.

Ces signaux sont enregistrés sur papier photo-sensible au moyen d'un enregistreur SCHLUMBERGER OM 4501. Chaque phénomène à enregistrer est dirigé vers un galvanomètre à aimant mobile, portant un petit miroir éclairé par une source lumineuse riche en ultra-violets. Le faisceau réfléchi par le miroir est focalisé sur le papier photo-développable qui défile à une vitesse réglable. La base de temps est enregistrée grâce à un dispositif spécial qui permet de marquer le papier toutes les 100 ms. Les galvanomètres utilisés ont une fréquence nominale de 1000 Hz, c'est-à-dire une fréquence supérieure à celle des phénomènes enregistrés.

L'enregistrement sur papier n'étant pas immédiatement visible pendant l'expérimentation, la tension mécanique et les variations de longueur du muscle sont visualisées sur un oscilloscope TEKTRONIX 013 à mémoire, ce qui permet un contrôle permanent du déroulement de l'expérience.

CHAPITRE II

LES RELATIONS "TENSION-LONGUEUR" DU MUSCLE

AU REPOS ET EN CONTRACTION

1 - DESCRIPTION DES ENREGISTREMENTS	20
2 - TECHNIQUES DE DEPOUILLEMENT ET DE CALCUL	23
2.1 - Mesure de la variation de force	23
2.2 - Etalonnage de la force	23
2.3 - Calculs statistiques	23
2.3.1 - Calculs statistiques sur deux variables (équation à deux coefficients)	23
2.3.2 - Calculs statistiques sur deux variables (équation à quatre coefficients)	25
2.3.3 - Test de comparaison des régressions	25
2.4 - Normalisation des résultats	26
3 - CARACTERISTIQUES GENERALES DE LA PREPARATION	26
3.1 - Longueur de référence du muscle	26
3.2 - Relations "tension-longueur" isométriques	27
3.3 - Etude de la compliance du muscle au repos	30
3.3.1 - La compliance parallèle au cours d'allongements et de relâchements	31
3.3.2 - Relation entre la compliance du muscle au repos et la longueur	32
3.3.3 - Relation entre la compliance du muscle au repos et la tension de repos	36
4 - DISCUSSION	36
4.1 - Choix de l'amplitude des étirements	39
4.2 - Stabilité de la tension de repos	40
4.3 - Comparaison des méthodes statique et dynamique de détermination de la compliance parallèle	41
5 - CONCLUSION	44

Etant donné que nous nous proposons d'établir la relation entre la compliance série du muscle et la tension contractile développée, il est nécessaire de connaître la relation entre la tension contractile et la longueur. De plus, la compliance série étant déterminée en portant des étirements sur le muscle, ceux-ci provoquent l'étirement d'autres structures que les structures élastiques série ; de ce fait, il convient d'étudier auparavant la relation "tension-longueur" du muscle au repos.

Après avoir décrit l'allure des tracés expérimentaux, nous exposerons les techniques de dépouillement et de calcul. Puis, nous préciserons les caractéristiques générales de la préparation, c'est-à-dire les relations "tension-longueur" du muscle au repos et en contraction, et les relations entre la compliance parallèle et, d'une part, la longueur du muscle, d'autre part, la tension du muscle au repos.

1 - DESCRIPTION DES ENREGISTREMENTS (*Figure 10*)

Trois variables sont visibles sur l'enregistrement :

- la tension développée par le muscle
- la variation de longueur imposée au muscle
- les chocs de stimulation.

La base de temps, qui a également été enregistrée, ne peut cependant pas apparaître sur la figure présentée en raison des contraintes techniques liées au clichage des enregistrements.

Au début de chaque expérience, le muscle est placé à la longueur de référence (l_0) et on fait défiler le papier afin d'avoir la valeur de référence de la tension de repos. Puis le muscle est stimulé maximalement, afin d'enregistrer la valeur de la tension tétanique maximale (F_0) à la longueur l_0 . On place ensuite le muscle à une longueur comprise entre 1.15 et 1.30 l_0 . On attend 15 à 20 minutes afin que la tension de repos à la longueur considérée se stabilise.

Chaque expérience se déroule dans l'ordre suivant : étirement de 0.1 mm sur le muscle au repos, puis sur le muscle en contraction maximale ; étirement de 0.3 mm également sur le muscle au repos, puis sur le muscle en contraction maximale, et ainsi de suite avec des étirements de 0.5, 0.7, 0.9 et 1.1 mm ; le même protocole expérimental est repris lorsque le muscle est en contraction sous-maximale et lorsque la contraction atteint une valeur supérieure à F_0 du fait de l'augmentation de température. Les étirements, Δl , sont maintenus pendant 200 à 300 ms et sont suivis par des relâchements. Dans ce travail, nous emploierons indifféremment les termes de relâchement et raccourcissement d'une part, d'allongement et d'étirement d'autre part.

La figure 10 présente trois enregistrements effectués respectivement sur le muscle au repos (A), sur le muscle en contraction tétanique pour une stimulation maximale (B) et pour une contraction sous-maximale (C).

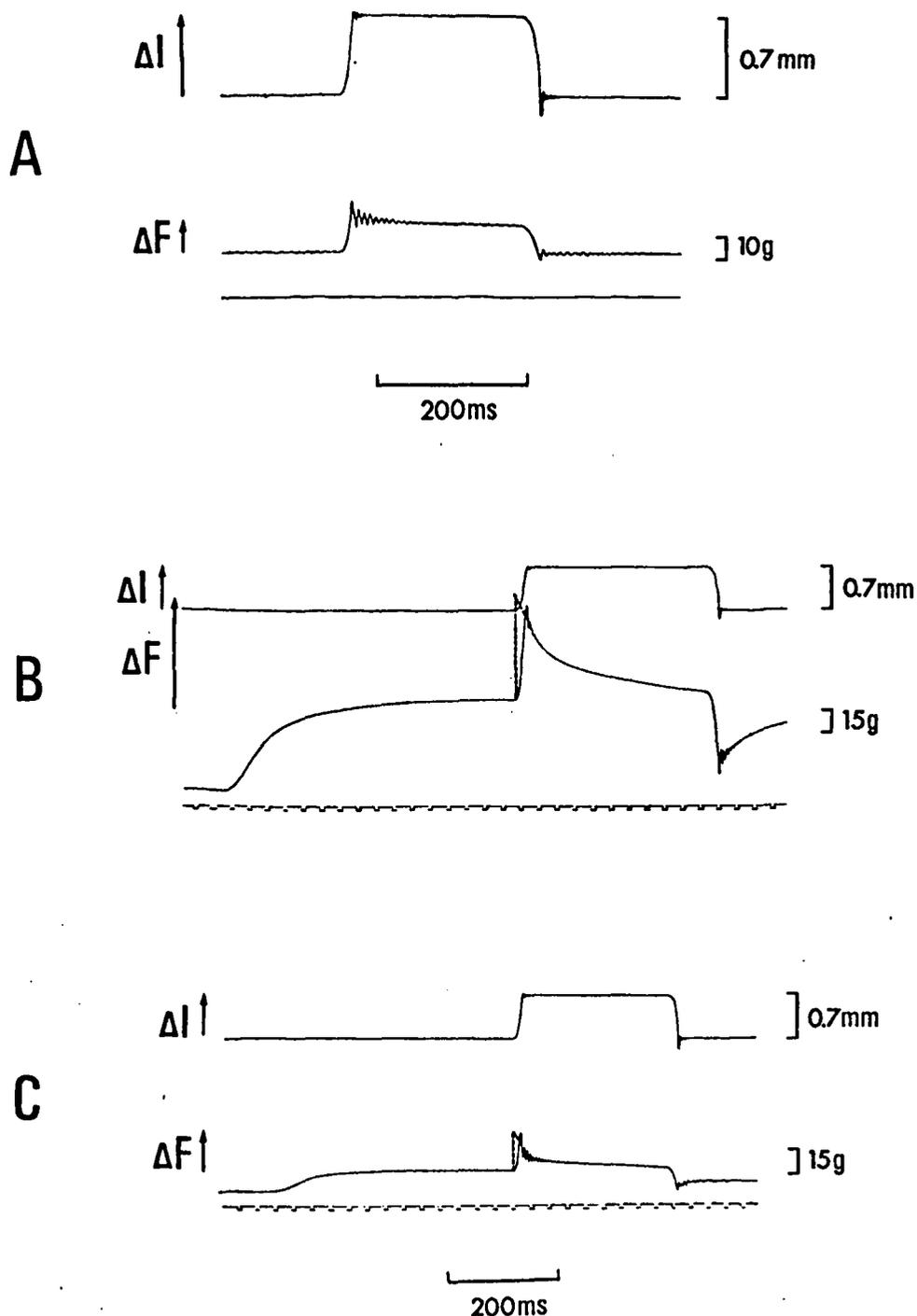


Figure 10

Enregistrements des variations de force (ΔF) consécutives à des étirements et relâchements (Δl), portés sur le muscle au repos (A) et sur le muscle en contractions tétoniques, maximale (B) et sous-maximale (C).

De haut en bas sont représentés : - la longueur du muscle
- la tension du muscle
- la stimulation.

Longueur de référence du muscle : $l_0 = 39$ mm ; longueur du muscle lors de l'enregistrement : $l = 1.15 l_0$.

(Explications dans le texte)

Sur le muscle au repos, les oscillations qui se superposent à la variation de tension résultent d'un artéfact dû à la propagation dans le muscle du choc mécanique provenant de la variation de la longueur. Au cours de l'étirement, la tension croît et ne présente qu'une très faible décroissance durant le maintien de cet étirement (variation inférieure à 1 p.100 de la tension atteinte pour les étirements de 0.7, 0.9, 1.1 mm). Après le relâchement, la tension retrouve sa valeur initiale.

Lorsque le plateau tétanique est atteint, on impose au muscle un étirement suivi d'un relâchement. L'étirement (Δl) au cours de la contraction provoque une rapide augmentation de la tension (ΔF), suivie d'une décroissance progressive vers la tension isométrique correspondant à la nouvelle longueur atteinte. Cette décroissance indique qu'un réarrangement s'effectue entre la composante contractile et la composante élastique série (ABBOTT et AUBERT, 1952 ; SUGI, 1972 ; WALKER, 1976). Après le relâchement, la tension rejoint la valeur du tétanos à la longueur initiale.

Les phénomènes sur le muscle en contraction tétanique maximale (B) et sur le muscle présentant une chute de tension (C), quelle qu'en soit la cause, sont comparables, à la réserve près que la variation de tension ΔF est plus faible.

Après la première série d'étirements sur le muscle au repos et sur le muscle en contraction maximale, on note une diminution de la tension de repos à la longueur considérée, diminution comprise entre 30 et 50 p.100 de la valeur de départ, suivant la longueur à laquelle le muscle est porté ; la tension tétanique maximale présente, concomitamment, une légère augmentation, variant entre 7 et 15 p.100 de la valeur de départ, suivant les muscles. Le problème posé par cette "dérive physiologique" sera discuté plus loin.

2 - TECHNIQUES DE DEPOUILLEMENT ET DE CALCUL

2.1 - Mesure de la variation de force

On mesure sur l'enregistrement la variation de tension musculaire (ΔF), consécutive à un étirement ou à un relâchement rapide (Δl), sur le muscle au repos et sur le muscle en activité. Au cours d'une contraction tétanique (*Figure 10, B et C*), il est nécessaire d'extrapoler le tracé de force (voir JEWELL et WILKIE, 1958 ; BLANGE et coll., 1972 a) ; la méthode d'extrapolation est illustrée par les lignes en pointillés. Connaissant Δl et ΔF , on calcule la compliance du muscle, par le rapport $\Delta l/\Delta F$.

2.2 - Etalonnage de la force

A la fin de chaque série expérimentale, on étalonne l'enregistrement de force. Pour cela, on suspend au capteur de force, des poids de valeurs croissantes de 5 à 200 g et on mesure le déplacement correspondant du spot lumineux sur le papier.

2.3 - Calculs statistiques

Les tests statistiques portent sur des populations à deux variables. La relation entre ces deux variables est testée sur des modèles d'équation comportant deux à quatre coefficients. Les tests portent également sur la comparaison de différentes populations à deux variables.

2.3.1 - Calculs statistiques sur deux variables (équation à deux coefficients)

Dans le cas de relations entre deux variables (équation à deux coefficients), on teste les coefficients de régression et le

coefficient de corrélation r de BRAVAIS-PEARSON. Cette méthode est utilisée à la fois pour des relations linéaires et des relations curvilinéaires.

Dans le cas de relations linéaires, le modèle d'équation est de la forme $y = ax + b$. On effectue sur l'ensemble des couples x , y , le calcul des coefficients de régression \underline{a} et \underline{b} de l'équation, le calcul du coefficient de corrélation r et le nombre de degrés de liberté au moyen d'une méthode des moindres carrés non pondérés.

Dans le cas de relations curvilinéaires, deux méthodes sont utilisées suivant que l'on peut ou non faire une hypothèse sur l'écriture mathématique de l'équation.

Si aucune hypothèse ne peut être faite sur l'équation, on teste trois modèles d'équations :

- l'équation d'une droite $y = ax + b$
- l'équation d'une relation en puissance $y = ax^b$
- l'équation d'une exponentielle $y = ab^x$

Les deux dernières relations sont au préalable linéarisées en écrivant :

- relation en puissance, $\log y = \log a + b \log x$
- relation exponentielle, $\log y = \log a + x \log b$

Ces trois relations sont testées au moyen de la méthode décrite plus haut pour les relations linéaires. On en déduit les coefficients \underline{a} et \underline{b} de chaque équation ainsi que le coefficient de corrélation r correspondant. On choisit l'équation pour laquelle le coefficient de corrélation est le plus élevé.

Lorsqu'une hypothèse peut être faite sur des critères physiologiques, quant à l'écriture de l'équation, on recherche la linéarisation de cette relation et au moyen de la méthode utilisée pour les relations linéaires, on calcule les coefficients de régression et le coefficient de corrélation.

Il s'agit plus précisément, comme on le verra au chapitre IV, de tester l'équation $y = \frac{a}{x} + b$. En posant que $X = \frac{1}{x}$, on linéarise cette équation en écrivant $y = aX + b$.

Ces tests statistiques sont effectués à l'aide de calculatrices programmables HEWLETT-PACKARD, HP 9810 et HP 65.

Dans le cas du calcul de coefficients de régression, on trace, sur les graphiques correspondants, la relation théorique de l'équation qui a été calculée.

2.3.2 - Calculs statistiques sur deux variables (équation à quatre coefficients)

Le calcul des équations a été réalisé sur ordinateur CII, 10070. Ce calcul fait appel également à la méthode des moindres carrés non pondérés. Il s'agit de calculer les coefficients les plus probables de l'équation à partir de couples de points expérimentaux ; l'équation à tester est du type $y = ax^b + cx + d$, comme on le verra à la fin de ce chapitre. L'écart-type qui permet de tester d'adéquation au modèle d'équation proposé est calculé par la relation :

$$E = \sqrt{\frac{\sum r_i^2}{N - 4}}$$

r_i est la valeur du résidu entre les valeurs des ordonnées mesurées et calculées, N le nombre de couples de points expérimentaux et 4 le nombre de coefficients.

2.3.3 - Test de comparaison des régressions

Ce test est directement appliqué dans le cas de régressions linéaires. Si les régressions ne sont pas linéaires, on applique le test sur les équations linéarisées. Le test consiste à comparer les coefficients de régression, a, des relations linéaires ou linéarisées, de la forme $y = ax + b$.

Dans le cas de relations $y = ax + b$, on compare les coefficients a. Dans le cas de relations $y = \frac{a}{x} + b$, on compare les coefficients a des relations $y = aX + b$.

Le test de comparaison est un test dérivé du t de STUDENT-FISCHER (VESSEREAU, 1960). Ce test nécessite le calcul des écarts entre les valeurs des variables x (ou X) et y et leurs moyennes respectives. Il est effectué en même temps que le calcul des coefficients de régression de chacune des deux relations qui sont comparées, et à cet effet, la méthode de calcul a été légèrement modifiée, suivant le principe antérieurement proposé par GOUBEL (1970).

2.4 - Normalisation des résultats

Les valeurs de la longueur du muscle sont normalisées en les rapportant à l_0 ; l_0 est la longueur de référence du muscle.

Les valeurs de tension sont normalisées en les rapportant à F_0 , qui est la tension tétanique maximale développée par le muscle à 0°C , placé à la longueur de référence l_0 .

Afin de pouvoir comparer les valeurs de compliance (parallèle ou série) obtenues à partir de préparations différentes, celles-ci sont également normalisées en les rapportant à l_0/F_0 ; on considère que la force développée par le muscle est proportionnelle à la section.

3 - CARACTERISTIQUES DE LA PREPARATION

3.1 - Longueur de référence du muscle

Quand on étire un muscle, et qu'on le relâche, il se raccourcit jusqu'à une longueur très proche de sa longueur initiale : le muscle présente une propriété mécanique appelée élasticité. Il faut donc se fixer une longueur de muscle qui sera la longueur de référence. Pour le muscle Sartorius de grenouille, cette longueur de référence, l_0 , est

définie selon la convention de HILL (1952). La mesure est effectuée sur le muscle in situ, entre les tendons, les cuisses étant en flexion et en abduction, dans le prolongement l'une de l'autre. Cette longueur est toujours supérieure de 5 à 8 p.100 de celle mesurée sur le muscle isolé. Ceci est en accord avec l'observation de HAINAUT (1971) ; cet auteur observe toujours un raccourcissement lors de la section du tendon d'insertion d'un muscle. Le raccourcissement est chiffré de 10 à 20 p.100 de la longueur déterminée in situ, mais il n'est pas précisé la nature du muscle.

3.2 - Relations "tension-longueur" isométriques

La tension du muscle isolé, au repos ou en contraction, varie avec la longueur. On représente cette influence de la longueur sur la tension développée en traçant des diagrammes "tension-longueur".

La figure 11 présente le diagramme obtenu à partir de quinze préparations. La dispersion des points expérimentaux peut être due à une différence de constitution des muscles, mais également aux erreurs de mesure de la longueur du muscle.

D'après ce diagramme, on voit qu'en absence de stimulation, le muscle exerce une tension qui est appelée "tension de repos" (*Figure 11* (o)). La relation entre la tension du muscle au repos et la longueur s'ajuste à une équation du type $y = ax^b$, soit $\frac{F}{F_0} = 0.0011 \left(\frac{l}{l_0}\right)^{29.6}$ ($r = .84$). Cette tension pourrait être due au sarcolemme (RAMSEY et STREET, 1940 ; FIELDS et FABER, 1970), au sarcolemme et au tissu conjonctif (BENDALL, 1969 ; AKAZAWA et coll., 1969 ; ASMUSSEN et coll., 1976) ; mais pour CASELLA (1950), le sarcolemme ne peut intervenir dans la tension de repos qu'à partir d'une élongation de 20 à 30 p.100 de la longueur de référence, l_0 . HILL (1968) suggère qu'un muscle non stimulé n'est pas entièrement inactif, mais qu'il existe une petite proportion de ponts formés entre les filaments d'actine et de myosine. Ainsi le

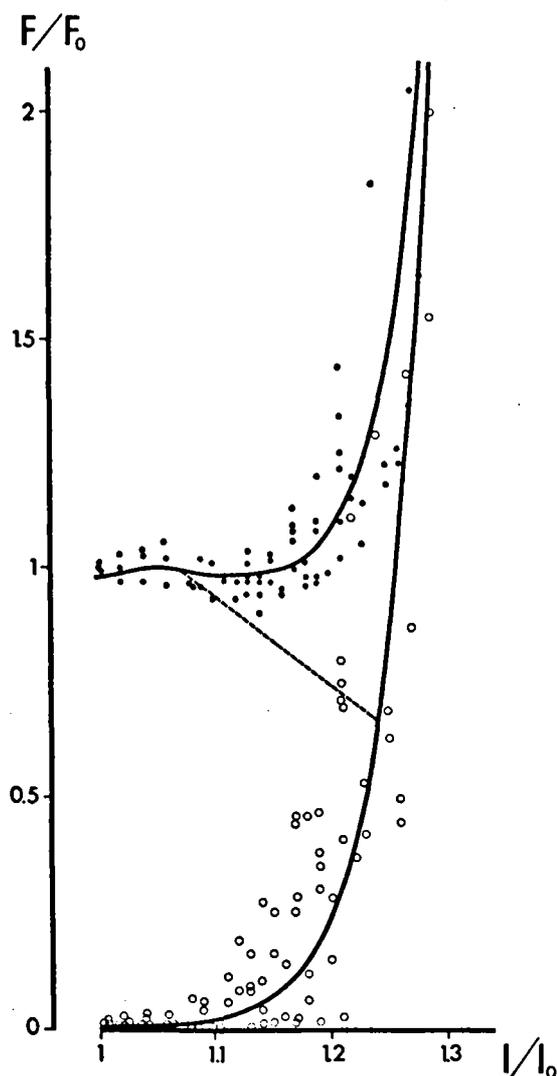


Figure 11

Diagrammes "tension-longueur" isométriques, au repos (○) et en contraction (●).

La droite en tirets représente l'amplitude de la tension tétonique isométrique (c'est-à-dire l'excès de tension au-dessus de la tension de repos).

Valeurs obtenues à partir de quinze préparations.

processus responsable de l'augmentation de tension du muscle stimulé pourrait également intervenir dans les conditions de repos (voir également ALEXANDER et JOHNSON, 1965 ; GRIMM et WHITEHORN, 1966 ; LANNERGREN, 1971 ; HAUGEN et STEN-KNUDSEN, 1976). Cependant, selon HILL (1968), ces ponts se rompent très facilement dès que le muscle est étiré d'une faible valeur Δl , à partir de sa longueur d'équilibre. Il s'agit donc d'une propriété élastique bien particulière, qui ne peut rendre compte de l'augmentation de tension du muscle étiré.

L'amplitude de la tension tétanique isométrique (considérée comme l'excès de tension au delà de la tension de repos) commence à décroître à partir de 1.04 l_0 . Ces observations rejoignent celles de GORDON et coll. (1964) (*Figure 12*), EDMAN (1966, 1976) et EDMAN et coll. (1976). La longueur des sarcomères étant directement liée à la longueur du muscle, on peut en déduire que la tension développée dépend du degré de recouvrement des filaments d'actine et de myosine. Quand la longueur du sarcomère croît, la tension tétanique décroît pour finalement s'annuler. Pour GORDON et coll. (1964) la diminution de la

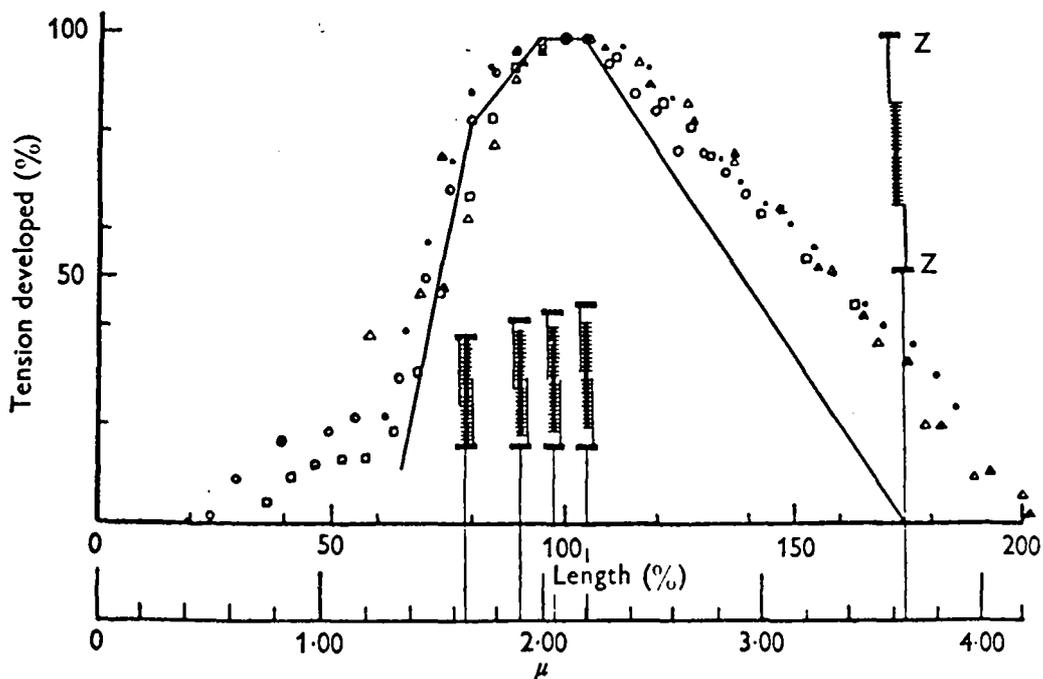


Figure 12

Relation "tension tétanique-longueur du sarcomère" établie sur des fibres isolées de muscle semi-tendineux de grenouille.

La courbe en trait plein représente les résultats de GORDON et coll. (1964) ; les points expérimentaux représentent les résultats de RAMSEY et STREET (1940).

L'échelle des abscisses est double : longueur des fibres en p.100 de la longueur de référence, longueur du sarcomère en μ m.

(d'après GORDON et coll., 1964)

tension tétanique suit une relation linéaire à partir de $1.06 l_0$. Par analogie avec les résultats de ces auteurs, nous allons également considérer la relation entre la tension tétanique isométrique et la longueur du muscle, à partir d'une longueur égale à $1.04 l_0$, comme étant une relation linéaire ($\frac{F}{F_0} = - 2.11 \frac{l}{l_0} + 3.27$; $r = .77$). Cette équation est représentée sur la figure 11 par la droite en tirets.

En extrapolant cette relation linéaire, on note que la tension tétanique s'annule lorsque la longueur se situe aux environs de $1.55 l_0$. Sur une préparation identique, HILL (1953) note une annulation de cette tension tétanique pour des longueurs de l'ordre de $1.5 l_0$. Sur la fibre isolée de semi-tendineux de grenouille, RAMSEY et STREET (1940), GORDON et coll. (1964) obtiennent une annulation de la tension tétanique, respectivement pour des longueurs égales à $2 l_0$ et $1.75 l_0$ (Figure 12).

Globalement, la relation entre la tension du muscle et la longueur est la somme des deux équations précédentes, équations établies entre la tension passive (Figure 11 (o)) et la tension tétanique isométrique (Figure 11, droite en tirets). De ce fait, on a testé un modèle d'équation du type $y = ax^b + cx + d$. L'équation calculée est la suivante :

$$\frac{F}{F_0} = 0.0001 \left(\frac{l}{l_0}\right)^{37.3} + 0.071 \left(\frac{l}{l_0}\right) + 0.91$$

L'écart-type moyen sur les valeurs des ordonnées est égal à .16.

3.3 - Etude de la compliance du muscle au repos

Il est classique de déterminer les valeurs de compliance parallèle à partir des relations "tension-longueur" du muscle au repos (HILL, 1953 ; AUBERT, 1956). La valeur de la compliance est alors égale à l'inverse de la pente des relations, aux longueurs considérées. Il s'agit, en fait, d'une détermination statique de la compliance parallèle pour des états stables du muscle, c'est-à-dire en absence de tout phénomène transitoire. Cela suppose que la compliance parallèle ne varie pas à la longueur considérée, or nous verrons que ceci n'est pas vérifié.

Nous avons, en plus de la détermination statique de la compli-
ance parallèle que nous venons de décrire, mesuré cette compli-
ance au cours d'étirements rapides, c'est-à-dire au cours de phénomènes transi-
toires comparables à ceux au cours desquels nous avons mesuré, par
ailleurs, la compli-ance série du muscle. Dans ces conditions, on déter-
mine la compli-ance parallèle au cours d'allongements et de raccourcis-
sements et on établit les relations entre la compli-ance parallèle, la
longueur du muscle et la tension de repos.

3.3.1 - La compli-ance parallèle au cours d'allongements et de relâchements

Lorsqu'on étire le muscle au repos (*Figure 10, A*), la ten-
sion croît et ne présente qu'une très faible décroissance durant le
maintien de cet étirement. Cette variation, inférieure à 1 p.100 de la
tension atteinte, ne s'observe que lorsque les étirements atteignent
les valeurs de 0,7, 0,9, 1,1 mm. Il en résulte que les variations de
tension (ΔF) mesurées en allongements et en relâchements sont pratique-
ment égales. De ce fait, la compli-ance du muscle au repos est la même
en allongement qu'en relâchement. Ceci concorde avec les résultats de
HILL (1968), LANNERGREN (1971) ; pour ces auteurs, les valeurs de
variation de force mesurées à différentes longueurs initiales, durant
un relâchement, sont exactement égales, mais de signe opposé, à celles
obtenues durant un étirement.

Etant donné que les valeurs de compli-ance du muscle au
repos ne présentent pas de variations notables, qu'elles soient déter-
minées en allongement ou en relâchement, nous retenons les valeurs
calculées à partir des étirements rapides du muscle, ceci étant la tech-
nique également retenue pour la mesure de la compli-ance série du muscle
(voir chap.III).

3.3.2 - Relation entre la compliance du muscle au repos et la longueur

La figure 13 présente, pour une préparation, les relations entre les variations de tension consécutives à des étirements passifs

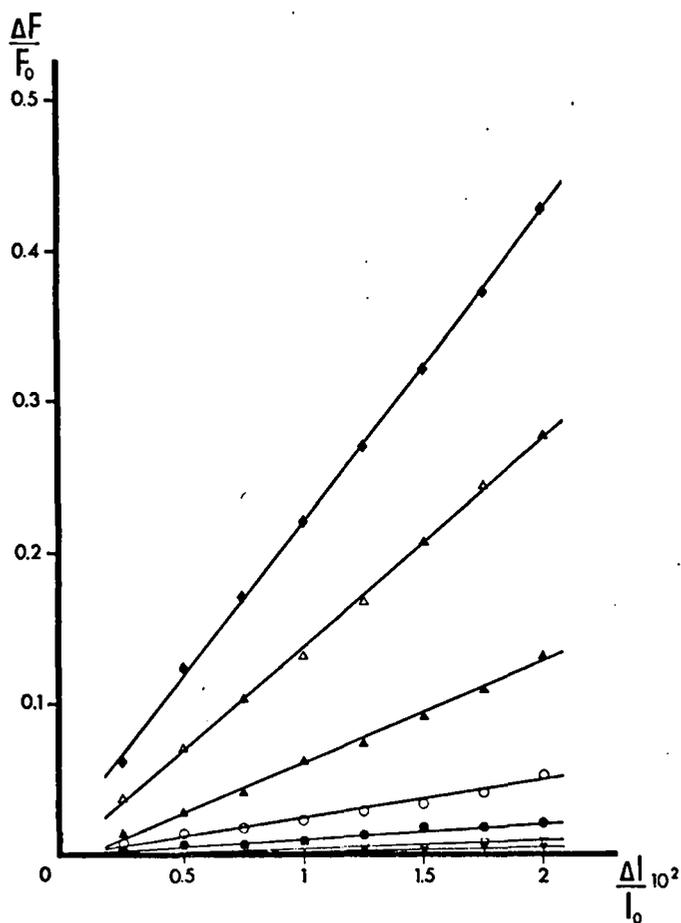


Figure 13

Relation entre la variation de tension ($\frac{\Delta F}{F_0}$) et les variations de longueur ($\frac{\Delta l}{l_0} 10^2$) au cours d'étirements passifs du muscle porté à différentes longueurs.

◆ $1.29 l_0$; Δ $1.26 l_0$; ▲ $1.22 l_0$; ○ $1.18 l_0$;
● $1.14 l_0$; ▽ $1.10 l_0$; ▼ $1.06 l_0$.

Longueur de référence : $l_0 = 39$ mm.

et les variations de longueur imposées, pour différentes longueurs de muscle. La plus faible longueur testée est $1.03 l_0$. A cette longueur, les étirements ne font pas varier le niveau de tension du muscle. En fait, il peut exister une très faible variation qui n'est pas détectée. A $1.06 l_0$, on observe une variation de tension à partir d'étirements de l'ordre de 0.5 mm , soit $1.25 \left(\frac{\Delta l}{l_0} \cdot 10^2\right)$. Ceci signifie qu'aux longueurs proches de la longueur de référence, la compliance est très grande et ne peut être mesurée dans nos conditions expérimentales. Aux longueurs supérieures, les relations entre $\frac{\Delta F}{F_0}$ et $\frac{\Delta l}{l_0}$ sont linéaires, dans les limites des Δl explorés ; le coefficient de corrélation calculé sur chaque série de points est, dans tous les cas, situé entre .99 et 1.

Les inverses des pentes de ces relations expriment les valeurs normalisées de la compliance parallèle du muscle, aux différentes longueurs considérées. Sur cette préparation, la compliance passe de 3.51 (en valeurs normalisées) à $1.06 l_0$, à 0.05 lorsque la longueur atteint une valeur de $1.29 l_0$ (*Figure 14*). La relation entre les valeurs normalisées de la compliance parallèle et de la longueur est ajustable à une équation en puissance et la relation $\log C_p = \frac{F_0}{l_0} = f\left(\log \frac{l}{l_0}\right)$ est approximativement linéaire (*Figure 15*). Sur la figure 16 sont regroupées les valeurs normalisées obtenues sur onze préparations. La relation s'ajuste à l'équation $C_p \frac{F_0}{l_0} = 1.8 \left(\frac{l}{l_0}\right)^{-15.9}$. Le coefficient de corrélation r est égal à .74.

On voit d'après cette relation que la compliance parallèle est liée à la longueur du muscle. Plus la longueur croît, plus la compliance du muscle devient faible. Pour les plus grandes longueurs testées (de 1.35 à $1.39 l_0$), la valeur de la compliance parallèle est de l'ordre de 0.04 à 0.025 .

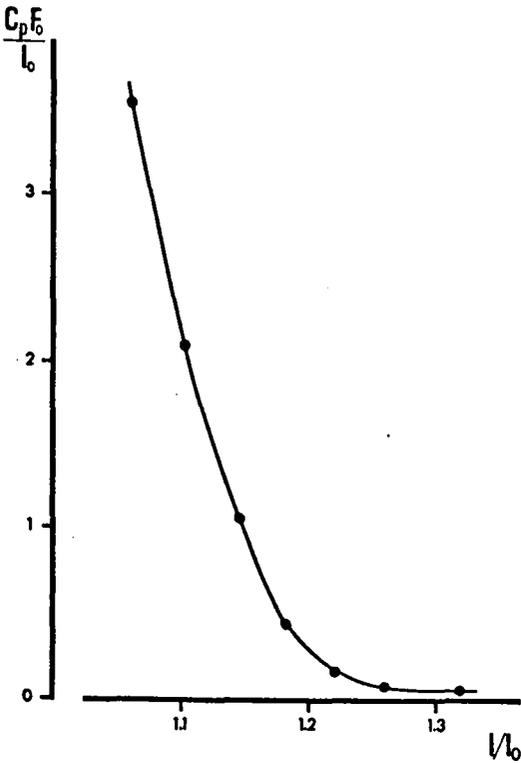


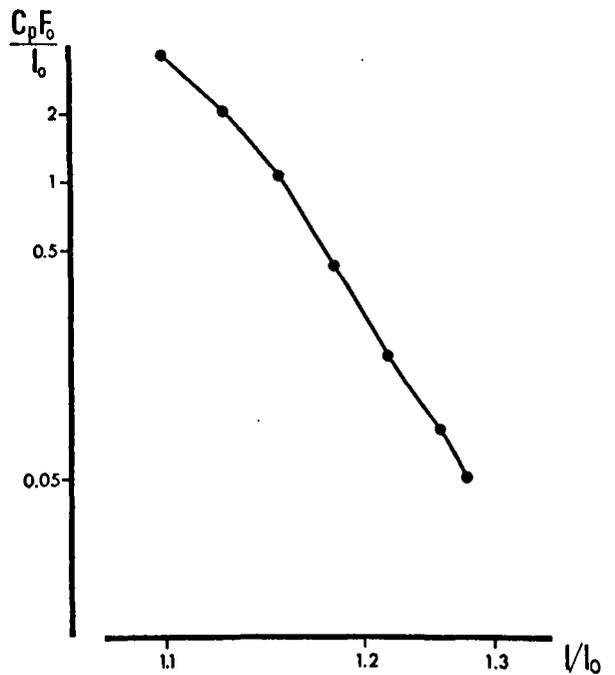
Figure 14

Relation entre la compliance parallèle du muscle ($C_p \frac{F_0}{l_0}$) et la longueur (l), exprimée en fonction de l_0 .

Longueur de référence du muscle $l_0 = 39$ mm.

Figure 15

Relation entre le logarithme de la compliance parallèle du muscle ($C_p \frac{F_0}{l_0}$) et le logarithme de la longueur (l/l_0).



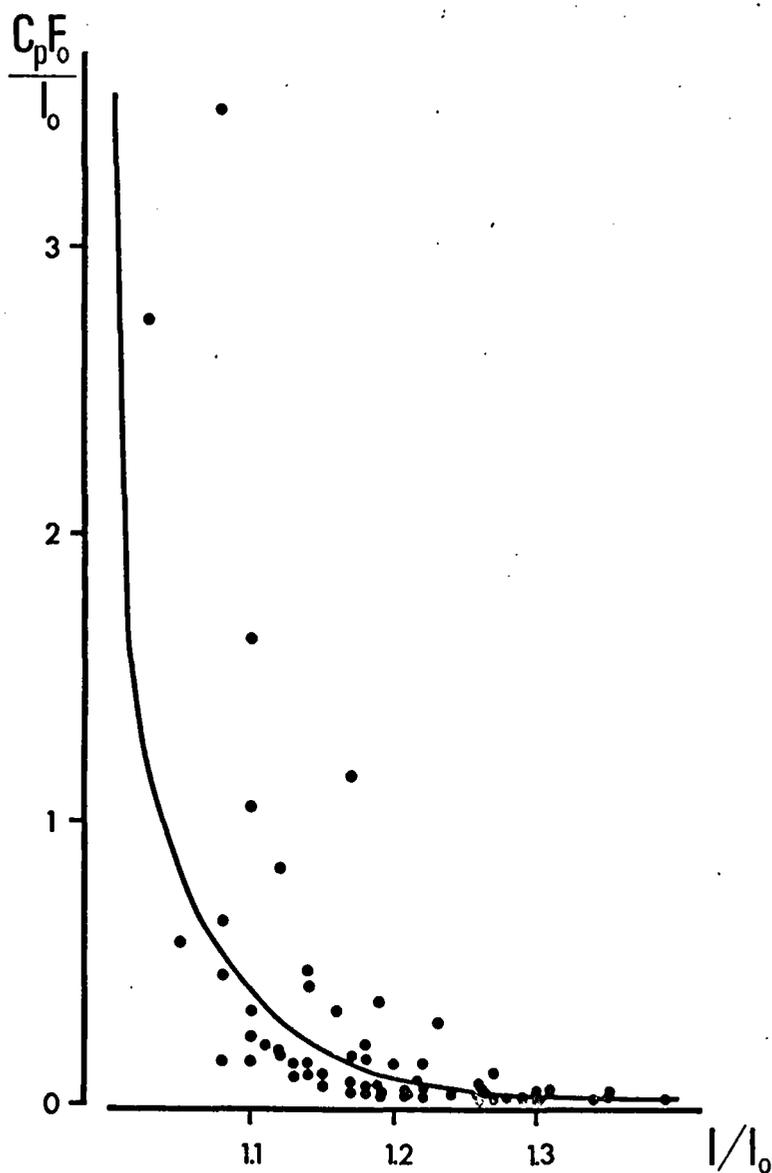


Figure 16

Relation entre les valeurs normalisées de la compliance parallèle ($C_p \frac{F_0}{l_0}$) et la longueur (l), exprimées en fonction de l_0 .

Valeurs obtenues à partir de onze préparations.

3.3.3 - Relation entre la compliance du muscle au repos et la tension de repos

La tension du muscle au repos est fonction de sa longueur (voir figure 11). Il est donc possible de tracer la relation entre la compliance parallèle et la tension de repos, aux différentes longueurs. La figure 17 présente la relation entre les valeurs normalisées de la compliance parallèle et de la tension de repos obtenue pour une préparation. Ici encore, nous avons ajusté les points à une courbe en puissance, et la représentation $\log C_p \frac{F_0}{l_0} = f(\log \frac{F}{F_0})$ est proche d'une droite (Figure 18). Sur la figure 19 sont regroupées les valeurs normalisées obtenues sur onze préparations. La relation s'ajuste à l'équation $C_p \frac{F_0}{l_0} = 0.02 \left(\frac{F}{F_0}\right)^{-0.7}$. Le coefficient de corrélation r est égal à .86.

On remarque que, lorsque la tension de repos est pratiquement nulle (le muscle étant à une longueur proche de l_0), la compliance est très élevée, donc le muscle est très déformable. Puis la tension de repos augmente lorsque la longueur croît au-delà de l_0 ; on note alors une chute progressive de la compliance parallèle : à mesure qu'augmente la tension de repos, le muscle devient de plus en plus raide, donc s'oppose à la déformation.

4 - DISCUSSION

Nous ne discuterons pas de la forme mathématique retenue pour l'expression de la relation entre la compliance parallèle et la longueur (ou la tension) du muscle. En effet, nous avons simplement retenu le modèle d'équation dont l'application faisait apparaître le coefficient de corrélation le plus élevé, sans qu'aucune hypothèse d'ordre

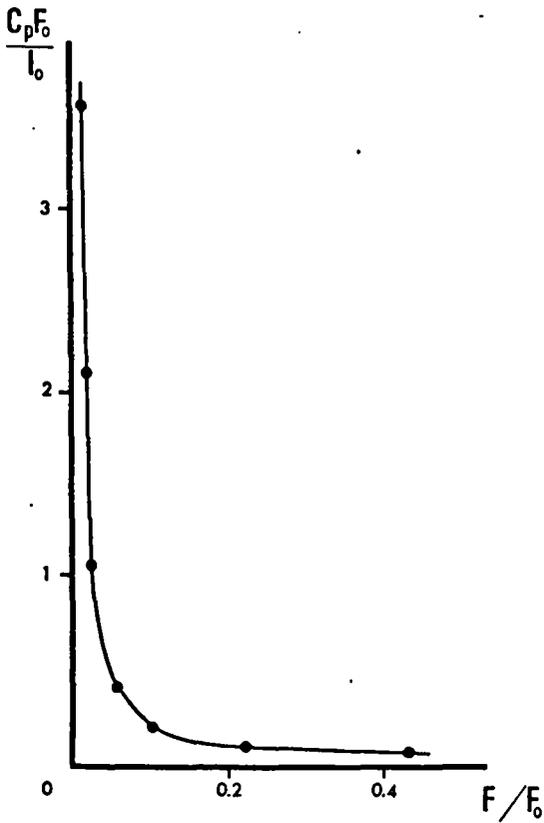


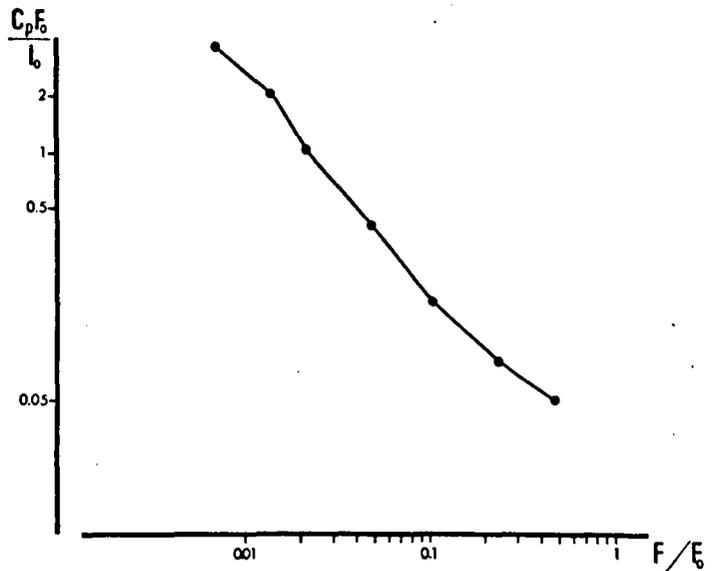
Figure 17

Relation entre la compli-
ance parallèle du muscle ($C_p \frac{F_0}{l_0}$) et
la tension de repos (F/F_0).

Longueur de référence du muscle
 $l_0 = 39$ mm.

Figure 18

Relation entre le logarithme
de la compli-
ance parallèle du
muscle ($C_p \frac{F_0}{l_0}$) et le logarith-
me de la tension de repos
(F/F_0).



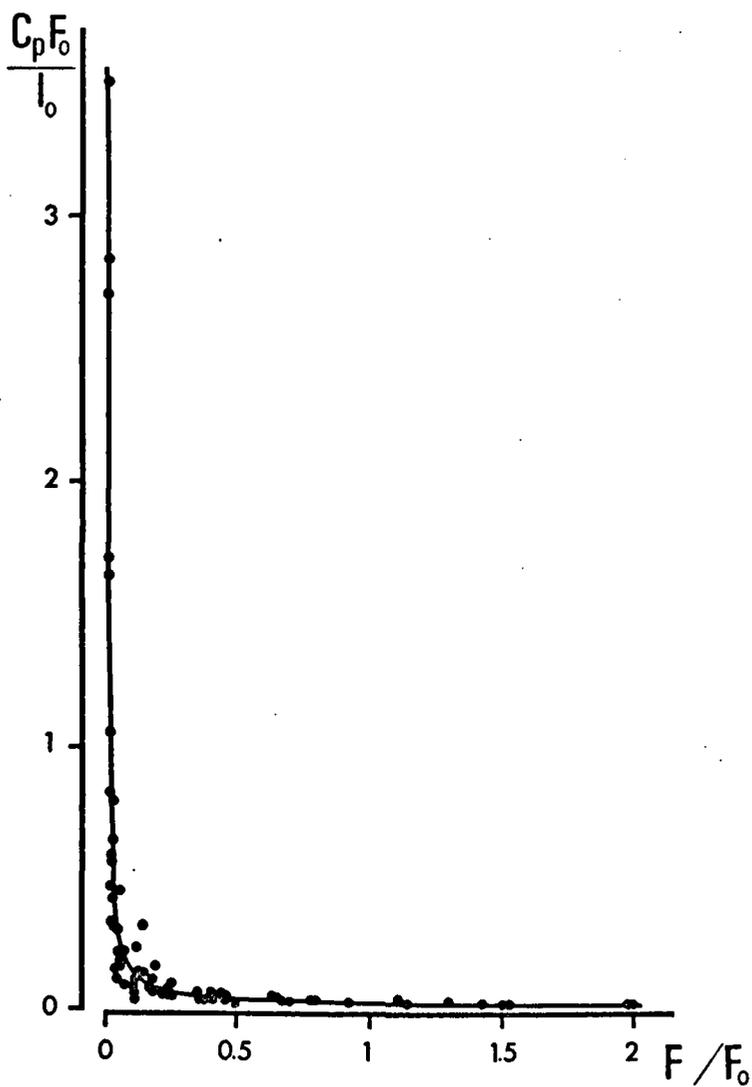


Figure 19

Relation entre les valeurs normalisées de la compliance parallèle ($C_p \frac{F_0}{l_0}$) et la tension de repos du muscle (F/F_0).

Valeurs obtenues à partir de onze préparations.

physiologique vienne étayer cette formulation. Il en est d'ailleurs ainsi lorsqu'on examine la littérature où d'autres équations ont été proposées (GRIMM et WHITEHORN, 1966 ; GLANTZ, 1974 ; TEMPLETON et coll., 1976) sans que les hypothèses sur lesquelles repose ce choix soient clairement exprimées.

Trois problèmes se trouvent cependant posés par la technique de mesure que nous avons choisie. Il s'agit d'une part du choix de la gamme d'étirements (Δl) que nous avons appliquée au muscle, étirements au plus égaux à 3 p.100 de l_0 , aussi bien sur le muscle au repos que sur le muscle en contraction. Il s'agit d'autre part de la stabilité de la tension de repos au cours du déroulement de chaque expérience. Il s'agit enfin de comparer les valeurs de compliance parallèle mesurées dans des conditions statiques et dans des conditions dynamiques.

4.1 - Choix de l'amplitude des étirements

La détermination de la compliance, aussi bien sur le muscle au repos que sur le muscle en contraction, est effectuée à partir de diagrammes "tension-longueur", c'est-à-dire, dans la méthode que nous avons retenue, à partir des relations $\frac{\Delta F}{F_0} = f\left(\frac{\Delta l}{l_0}\right)$. Il est cependant nécessaire de limiter l'amplitude des étirements (Δl). En effet, d'après GASSER et HILL (1924), lorsque l'on porte sur un muscle en contraction des étirements rapides et amples, on constate après deux à trois étirements, que la tension tétanique développée diminue d'une façon importante. Les étirements imposés étaient de l'ordre de 4.5 mm, c'est-à-dire de l'ordre de 20 p.100 de l_0 . Il est vraisemblable que de tels étirements entraînent des lésions irréversibles du muscle et donc expliquent la chute de tension observée. Pour éviter ce type de lésions, SUGI (1972) indique que les étirements doivent être obligatoirement inférieurs à 5 à 6 p.100 de l_0 , ce qui dans nos conditions expérimentales correspond à des étirements de l'ordre de 2 mm. C'est la raison

pour laquelle nous avons volontairement limité les étirements à 1.1 mm (3 p.100 de l_0) aussi bien sur le muscle en contraction que sur le muscle au repos.

4.2 - Stabilité de la tension de repos

Toutes les mesures de tension, et plus particulièrement les variations de tension (ΔF) sont mesurées par rapport à la tension initiale du muscle au repos. Or on note une diminution de cette tension de repos, principalement après la première série d'étirements (sur le muscle au repos et en contraction tétonique maximale). La tension de repos diminue encore, mais plus faiblement au cours des séries suivantes. Elle se stabilise après la quatrième ou la cinquième série, suivant le muscle considéré. De plus, au cours de la première série, la tension tétonique maximale présente une légère augmentation. Ce phénomène avait déjà été observé par ALEXANDER (1959) et WALKER (1960, 1976). La diminution de la tension de repos a été qualifiée par ALEXANDER (1959) de "stress-relaxation". Celle-ci peut être due, soit aux étirements successifs imposés au muscle, soit aux contractions tétoniques imposées.

Plusieurs explications peuvent être apportées à ce phénomène. Sur des observations assez anciennes de GASSER et HILL (1924), confirmées par BUCHTHAL et KAISER (1951), il pourrait s'agir d'une modification des propriétés visco-élastiques des structures disposées en série avec la composante contractile. Cette hypothèse explicative repose évidemment sur la conception que l'on avait initialement des rapports entre structures élastiques et structures contractiles, alors considérées comme distinctes d'un point de vue physiologique. Par contre, POLISSAR (1952) attribue cette diminution de la tension de repos à la structure contractile elle-même, celle-ci présentant à la fois des propriétés contractiles et élastiques. Ce point de vue est

amplement confirmé dès 1957 par HUXLEY lorsqu'il propose sa théorie de la contraction, où la double propriété élastique et contractile est attribuée aux ponts se formant entre l'actine et la myosine. C'est sur ces bases qu'ALEXANDER (1959) propose les mécanismes qui expliquent le phénomène de "stress-relaxation". Pour cet auteur, les étirements et les contractions imposés au muscle modifient la longueur d'équilibre élastique des ponts. Plus exactement, ceux-ci passeraient d'un état d'équilibre "court" à un état d'équilibre "long", ce qui entraînerait à la fois une augmentation de la compliance passive (c'est-à-dire pour une longueur donnée, une diminution de la tension de repos) et une augmentation de la tension contractile.

Bien que, comme nous l'avons indiqué au début de ce chapitre, la "stress-relaxation" entraîne une diminution de la tension de repos pouvant atteindre 50 p.100 de sa valeur initiale, cette variation reste négligeable au regard des valeurs de tension tétanique auxquelles la compliance série est, par la suite, mesurée.

4.3 - Comparaison des méthodes statique et dynamique de détermination de la compliance parallèle

La valeur de la compliance parallèle est calculée à partir de l'inverse des pentes des relations $\frac{\Delta F}{F_0} = f\left(\frac{\Delta l}{l_0}\right)$, obtenues à partir d'étirements rapides du muscle. Il est plus courant de calculer la compliance parallèle à partir de l'inverse de la pente de la relation "tension-longueur" du muscle au repos, à chaque longueur considérée. Bien que nous ayons déjà justifié du choix de la méthode retenue, nous avons tenté de comparer les valeurs de compliance, déterminées au moyen des deux méthodes.

• *comparaison graphique :*

La figure 20 représente la relation "tension-longueur" du muscle au repos, établie sur une préparation. Sur cette courbe, on reporte des

valeurs d'étirements rapides imposés au muscle ($\frac{\Delta l}{l_0}$) et les valeurs de $\frac{\Delta F}{F_0}$ qui en résultent. On remarque que le point ainsi obtenu ne se situe pas sur la courbe, ce qui indique une différence dans les valeurs calculées par les deux méthodes.

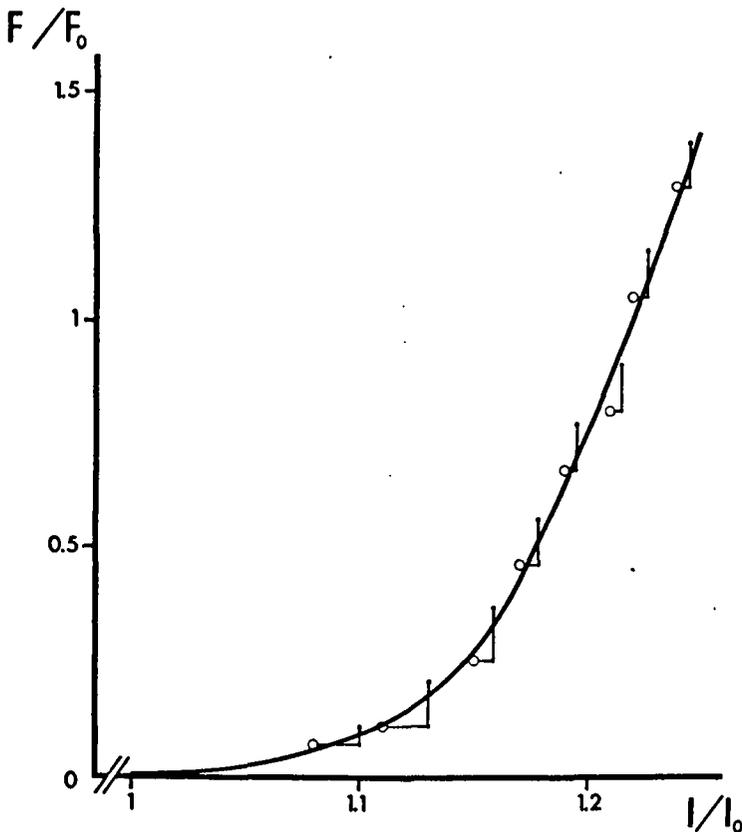


Figure 20

Relations entre la tension ($\frac{F}{F_0}$) et la longueur du muscle au repos ($\frac{l}{l_0}$), établies au moyen d'une méthode statique (cercles évidés et courbe en trait continu) et au moyen d'une méthode dynamique (couples Δl , ΔF).

Longueur de référence du muscle : $l_0 = 39$ mm,

(Explications dans le texte)

- comparaison par le calcul :

La différence apparaît de la même façon lorsque l'on compare les valeurs de compliance parallèle calculées :

- par l'inverse de la pente des relations $\frac{\Delta F}{F_0} = f\left(\frac{\Delta l}{l_0}\right)$
(méthode dynamique)

- par l'inverse de la pente de la relation "tension-longueur" du muscle au repos, en chaque point considéré
(méthode statique)

$\frac{l}{l_0}$ <i>Longueur du muscle</i>	$\frac{F}{F_0}$ <i>Tension de repos</i>	$C_p \frac{F_0}{l_0}$ <i>Méthode dynamique</i>	$C_p \frac{F_0}{l_0}$ <i>Méthode statique</i>
1.08	0.065	0.457	0.58
1.11	0.104	0.147	0.42
1.15	0.25	0.060	0.16
1.17	0.46	0.041	0.11
1.19	0.67	0.038	0.09
1.21	0.80	0.035	0.1
1.22	1.11	0.031	0.08
1.24	1.29	0.031	0.08

Le rapport entre les valeurs calculées par les deux méthodes est de l'ordre de 40 p.100 de la valeur de la compliance parallèle déterminée par la méthode dynamique. Cette différence importante entre les deux séries de valeurs vient justifier le choix que nous avons fait quant à la méthode de mesure de cette compliance. En effet, si la composante contractile peut être considérée comme librement déformable, au cours d'étirements lents (méthode statique), on ne peut exclure que, contrairement à l'hypothèse très simple que nous avons formulée au départ, un étirement rapide, appliqué sur le muscle au

repos, porte non seulement sur les structures élastiques en parallèle, mais également, à un degré plus ou moins important suivant la vitesse de l'étirement, sur toute ou partie des structures élastiques série. Celles-ci viennent en quelque sorte "contaminer" les structures élastiques parallèles. Enfin, même si l'on fait l'hypothèse que les structures élastiques parallèles ne peuvent pas être "contaminées" au cours des étirements rapides, par les structures élastiques série, on ne peut exclure que, si ces structures élastiques parallèles présentent par ailleurs une viscosité, même faible, celle-ci ne vienne augmenter la tension développée par les structures élastiques parallèles au cours des étirements rapides. Quelle que soit l'hypothèse retenue, il était donc justifié pour les corrections de la compliance série que nous serons conduit à effectuer par la suite, de considérer les valeurs de compliance parallèle déterminées au cours d'étirements rapides.

5 - CONCLUSION

Les relations compliance du muscle au repos et longueur d'une part et compliance du muscle au repos et tension de repos d'autre part, sont toutes deux ajustables à une courbe en puissance. On remarque qu'au fur et à mesure que la longueur croît au-delà de l_0 , la tension de repos augmente et la compliance parallèle diminue ; ceci signifie que le muscle s'oppose de plus en plus à la déformation, donc devient plus raide.

Les valeurs de compliance parallèle utilisées pour l'étude de ces relations ont été déterminées au cours de phénomènes mécaniques transitoires, lors d'étirements rapides du muscle. Il est donc maintenant possible d'aborder l'étude de l'élasticité série du muscle.

CHAPITRE III

COMPLIANCE SERIE DU MUSCLE

1 - EFFET DE LA LONGUEUR SUR LA COMPLIANCE SERIE DU MUSCLE	46
2 - EFFET DU NIVEAU DE STIMULATION SUR LA COMPLIANCE SERIE DU MUSCLE	49
3 - EFFET DE LA FATIGUE SUR LA COMPLIANCE SERIE DU MUSCLE	52
3.1 - Tension tétanique et fatigue	52
3.2 - Compliance série et fatigue	55
4 - EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LA COMPLIANCE SERIE DU MUSCLE	58
4.1 - Tension tétanique et température	58
4.2 - Compliance série et température	60
5 - DISCUSSION	63

De nombreux auteurs cités précédemment ont montré que la compliance série était liée à la tension du muscle. A partir de cette hypothèse, on se pose le problème de savoir si toute variation de tension contractile, quelle que soit la cause de la variation, entraîne, ipso-facto, une modification de la compliance série. On se propose donc d'étudier la relation entre la compliance série du muscle et le niveau de tension tétanique isométrique que l'on fait varier en intervenant sur quatre facteurs susceptibles de la modifier.

1 - On sait que la tension contractile développée par un muscle dépend de la longueur à laquelle il se trouve. On a donc testé en stimulation maximale les effets sur la compliance série de la longueur, l , du muscle ($l > l_0$).

2 - La tension dépend également du niveau de stimulation. Soit l le niveau de stimulation maximum ; on teste pour une longueur donnée du muscle les effets sur la compliance série de niveaux de stimulation compris entre 0.2 et 1.

3 - La tension contractile du muscle diminue avec la fatigue. On a donc testé les effets sur la compliance série de la fatigue à long terme.

4 - Dans les trois conditions expérimentales précédentes, la tension tétanique est toujours inférieure ou égale à F_0 , F_0 étant défini à une température de 0°C . Or, pour des températures supérieures à 0°C , la tension tétanique augmente. On teste donc les effets sur la compliance série de températures comprises entre 0 et 17°C .

La compliance série, comme on l'a vu précédemment, est calculée à partir de la compliance du muscle en contraction et de la compliance parallèle du muscle. Les variations de tension consécutives aux variations de longueur sont mesurées en relâchement et en allongement. Comme on le verra en discussion générale, les valeurs de compliance série, mesurées en allongement et en relâchement, sont légèrement différentes. Nous nous limiterons dans ce chapitre à présenter et discuter les résultats obtenus à partir d'étirements rapides.

1 - EFFET DE LA LONGUEUR SUR LA COMPLIANCE SERIE DU MUSCLE

Les différentes longueurs auxquelles la compliance série est mesurée sont présentées en ordre croissant. Dans tous les cas, le niveau de stimulation est maximal.

La figure 21 montre les relations entre les variations de tension, au repos et en contraction, et les variations de longueur imposées au muscle (étirements), pour quatre longueurs différentes. Dans tous les cas, ces relations s'ajustent à des relations linéaires ($.99 < r < 1$). Il apparaît que la compliance du muscle au repos, déterminée par l'inverse de la pente de la relation, croît comme précédemment, avec la longueur du muscle. Par contre, dans les limites de longueurs explorées, la compliance du muscle en contraction est indépendante de la longueur. Il en résulte que le rapport entre la compliance du muscle en contraction et la compliance du muscle au repos est de l'ordre de 75 quand $l = 1.06 l_0$ et de 17 quand $l = 1.18 l_0$. A partir des valeurs de compliance du muscle en contraction et au repos, on détermine la valeur de la compliance série du muscle, ainsi qu'il l'a été expliqué antérieurement.

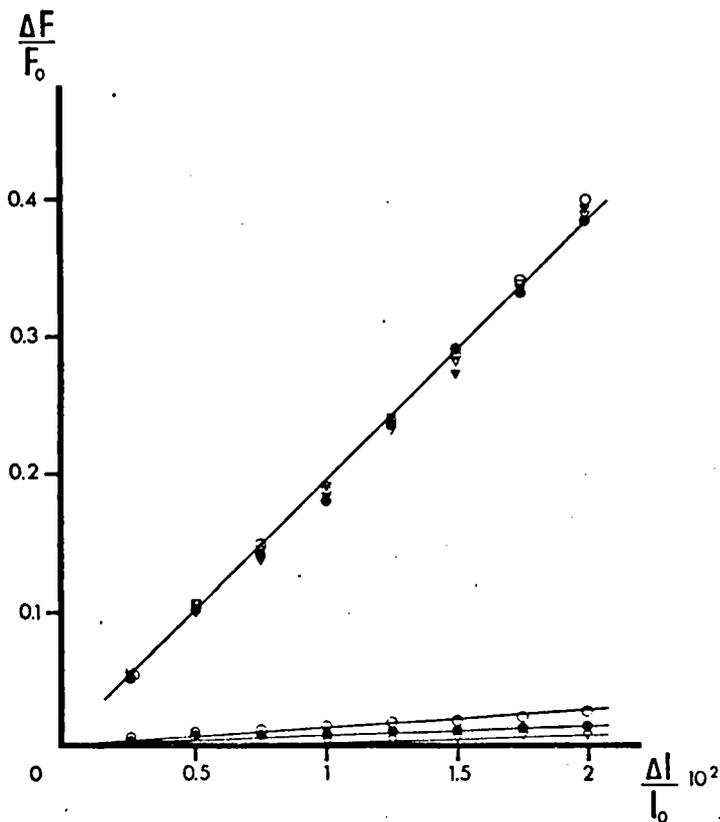


Figure 21

Relation entre la variation de tension ($\frac{\Delta F}{F_0}$) du muscle et la variation de longueur imposée ($\frac{\Delta l}{l_0} 10^2$), lors d'étirements passifs (3 droites inférieures) et lors d'étirements en contraction (droite supérieure) du muscle porté à différentes longueurs : ▽ $1.06 l_0$; ▽ $1.10 l_0$; ● $1.14 l_0$; ○ $1.18 l_0$.

Longueur de référence du muscle : $l_0 = 40 \text{ mm}$.

Sur la figure 22 (partie supérieure), on a tracé la relation entre la tension contractile et la longueur du muscle. Cette relation montre que la tension décroît lorsque la longueur croît. Les valeurs reportées sur ce graphique correspondent à celles qu'avait reporté HILL (1953). Sur la partie inférieure, on a tracé la relation entre les valeurs normalisées de la complaisance série et la tension tétanique

développée aux différentes longueurs. Cette relation s'ajuste à l'équation $Cs \frac{F_0}{l_0} = 0.011 \frac{F_0}{F} + 0.004$ ($r = .75$). Il apparaît que la compliance série est liée, par l'intermédiaire de la tension développée, à la longueur du muscle ; les variations sont faibles pour des valeurs de tension comprises entre $0.5 F_0$ et F_0 (variations comprises entre 0.024 et 0.016), mais sont ensuite plus importantes de $0.5 F_0$ à $0.25 F_0$: la compliance série croît de 0.024 à 0.048.

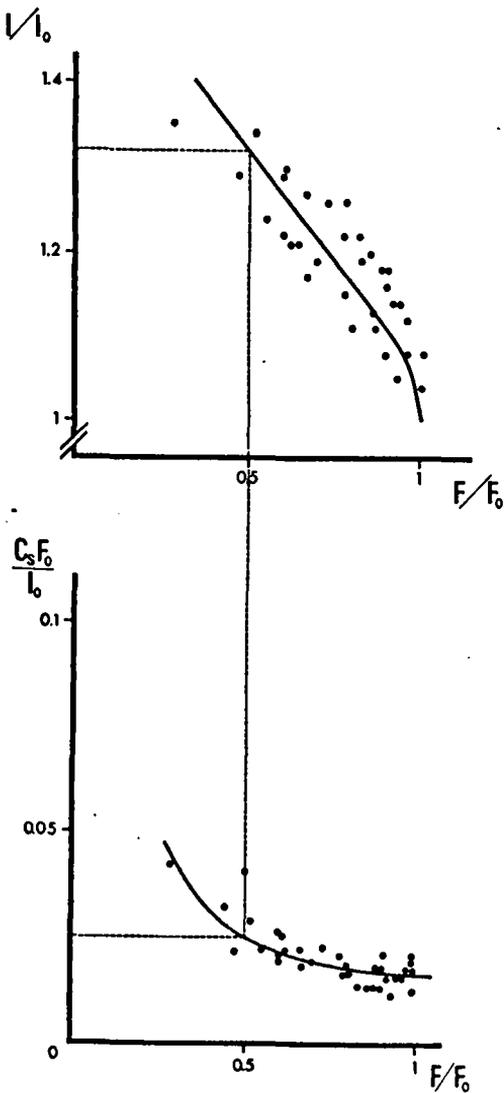


Figure 22

Relations entre la tension tétanique (F/F_0) et :

- la longueur du muscle (l), exprimée en fonction de l_0
- les valeurs de compliance série, en valeurs normalisées ($Cs \frac{F_0}{l_0}$)

Valeurs obtenues à partir de cinq préparations.

C'est pourquoi, pour l'étude de l'influence des autres facteurs sur l'étude de la compliance série, la longueur sera fixée entre 1.1 et 1.2 l_0 , de façon que la compliance du muscle en contraction soit, aussi peu que possible, dépendante de la longueur.

2 - EFFET DU NIVEAU DE STIMULATION SUR LA COMPLIANCE SERIE DU MUSCLE

On modifie la tension tétanique développée en faisant varier le nombre de fibres musculaires recrutées. A cet effet, on porte sur le muscle des stimulations sous-maximales. La fréquence est constante et maximale (de l'ordre de 35 c/s) ; il s'agit donc toujours d'un tétanos parfait. Les différents niveaux de stimulation ont été présentés soit par ordre croissant, soit par ordre décroissant. L'ordre de présentation des différents niveaux de stimulation n'entraîne pas de modifications des résultats.

La figure 23 montre les relations existant entre les variations de tension, au repos et en contraction, et les variations de longueur imposées, pour différents niveaux de stimulation. Ces relations s'ajustent à des droites (r compris entre .99 et 1). Quand le niveau de stimulation est sous maximal, la compliance du muscle en contraction augmente (la pente des relations est plus faible). Dans le même temps, la tension tétanique décroît ; elle atteint des valeurs égales à 0.6 F_0 quand le niveau de stimulation est égal au 1/3 de la stimulation maximale. Pour des valeurs de stimulation inférieures au 1/3 de la stimulation maximale, la tension décroît plus rapidement. On remarque, sur la figure 24, que la compliance série est liée, par l'intermédiaire de la tension tétanique, au niveau de stimulation donc au nombre de fibres musculaires en contraction. La relation entre la compliance série

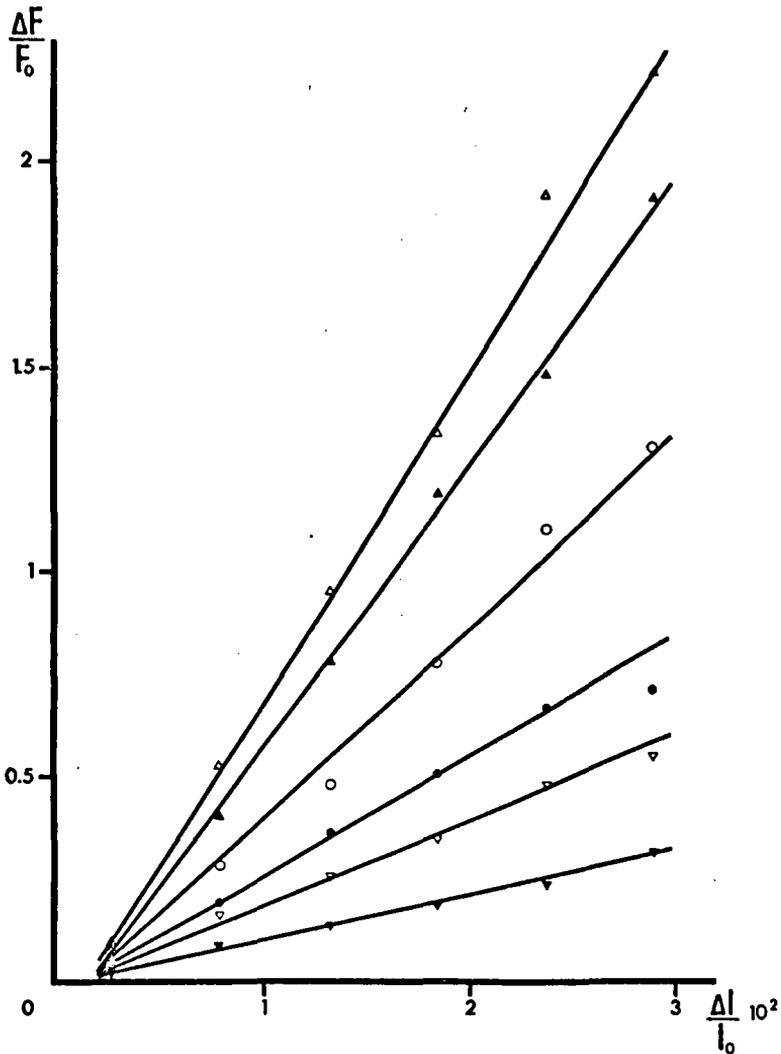


Figure 23

Relation entre la variation de tension ($\frac{\Delta F}{F_0}$) du muscle et la variation de longueur imposée ($\frac{\Delta l}{l_0} 10^2$), lors d'étirements passifs (∇) et lors d'étirements en contraction, à différents niveaux de stimulation (Δ , st. max ; \blacktriangle , 0.33 st. max ; \circ , 0.32 st. max ; \bullet , 0.28 st. max ; ∇ , 0.25 st. max).

Longueur de référence du muscle : $l_0 = 38$ mm ; longueur du muscle au cours de l'expérience : $l = 1.20 l_0$.

du muscle et la tension tétanique s'ajuste à l'équation

$$C_s \frac{F_0}{l_0} = 0.015 \frac{F_0}{F} - 0.006 \quad (r = .95).$$

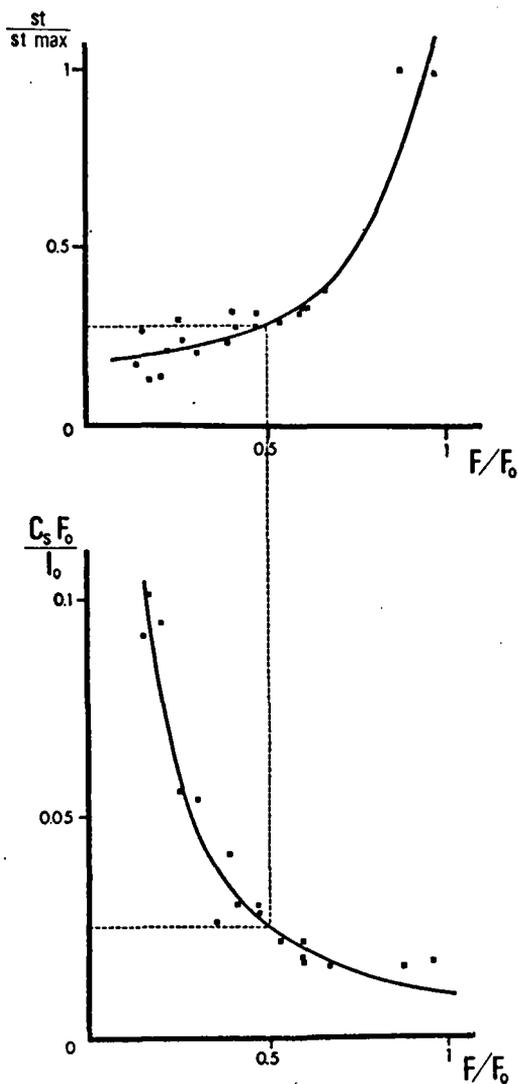


Figure 24

Relations entre la tension tétanique (F/F_0) et :

- le niveau de stimulation (st), exprimés en fonction de la valeur de stimulation maximale ($st \max$)
- les valeurs de compliance série, en valeurs normalisées ($C_s \frac{F_0}{l_0}$)

Valeurs⁰ obtenues à partir de quatre préparations.

3 - EFFETS DE LA FATIGUE SUR LA COMPLIANCE SERIE DU MUSCLE

D'après AUBERT (1956), FITTS et HOLLOSZY (1976), la fatigue est la réduction de la performance du muscle sous l'effet de l'activité antérieure. MARECHAL et AUBERT (1958) définissent deux types de fatigue : la fatigue à court terme, qui survient pendant une contraction tétanique prolongée et la fatigue à long terme, apparaissant progressivement au cours d'une série de tétanos successifs (AUBERT, 1956 ; ALJURE et BORRERO, 1968 ; VERGARA et RAPOPORT, 1971).

Pour étudier les effets de la fatigue à long terme, nous avons imposé au muscle, en stimulation maximale, des tétanos successifs d'une seconde, séparés par des périodes de repos de même durée. Dès que la tension développée atteint une valeur préalablement choisie, on détermine au moyen de la technique exposée plus haut la valeur de la compliance série. On reprend ensuite le même protocole jusqu'à atteindre une autre valeur de la tension tétanique. Ainsi la compliance série est mesurée pour des valeurs de tension tétanique présentées de façon décroissante.

Nous examinerons successivement les effets de la fatigue sur la tension tétanique développée puis la relation entre la compliance série et la tension contractile.

3.1 - Tension tétanique et fatigue

Quelle que soit la cause invoquée pour expliquer les phénomènes de fatigue, il apparaît que la fatigue se traduit toujours par une diminution de la tension tétanique. Celle-ci ne paraît pas être due à une diminution de l'amplitude des potentiels d'action (MASHIMA et coll., 1962 ; EBERSTEIN et SANDOW, 1963). Pour GRABOWSKI et coll. (1972), la fatigue est attribuée à une réduction de la concentration d'un "activateur de la contraction" (calcium libéré ou "précurseur"), mais le

problème peut se poser également au niveau des réserves énergétiques (voir par exemple SPANDLE et SCHOTTELIUS, 1970 ; NASSAR-GENTINA et coll., 1976). Cette diminution des réserves énergétiques affecte en retour la libération de calcium ; ceci implique une diminution des liaisons actine-myosine, et de ce fait, une diminution de la tension contractile (FITTS et HOLLOSZY, 1976).

Au cours des épreuves de fatigue où nous avons imposé au muscle des tétanos brefs et successifs, nous avons observé cette diminution de la tension tétanique développée ; celle-ci diminue progressivement et atteint des valeurs de l'ordre de $0.2 F_0$. Cela ne signifie pas nécessairement qu'au cours de la fatigue, la diminution de la tension soit régulière. Au contraire, cette décroissance se déroule en trois phases (MARECHAL et AUBERT, 1959 ; ALJURE et BORRERO, 1968) (Figure 25).

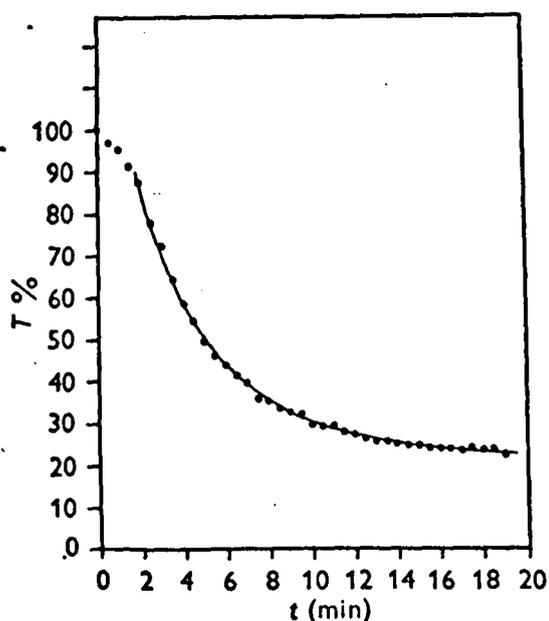


Figure 25

Evolution de la tension tétanique (T %) en fonction du temps (t), au cours de la fatigue.

Expérience réalisée sur un muscle Sartorius de crapaud, stimulé pendant 4 secondes, toutes les demi-minutes.

(d'après ALJURE et BORRERO, 1968)

- dans la première phase, la tension maximale décroît faiblement et la courbe de fatigue présente un plateau incliné.
- durant la seconde phase, la chute de tension (P) augmente brutalement. MARECHAL et AUBERT (1959) représentent cette phase par une équation exponentielle en P qui s'écrit :

$$N_p = C \exp\left(\frac{P_0 - P}{\pi P_0}\right)$$
 où P_0 est la tension maximale initiale, C et π des constantes, et N_p le numéro d'ordre des tétanos successifs.
- la tension tend ensuite à se stabiliser.

Ces trois phases sont décrites par ALJURE et BORRERO (1968) par une équation du type $T = ae^{-kt} + b$, où T est la tension, t le temps, a, b et k des constantes.

L'allure de cette décroissance de la tension tétanique justifie le choix du protocole expérimental. Il est évident que si les tests de mesure de la compliance série avaient été effectués après s'être fixé un nombre déterminé de tétanos, nous aurions disposé de nombreuses mesures de la compliance série se situant en deux zones, les mesures auraient été nombreuses pour des valeurs de tension proches de la tension tétanique maximale, et pour des valeurs de l'ordre de $0.25 F_0$, laissant peu de données dans la zone intermédiaire. Il était donc préférable, non pas de préfixer un nombre de tétanos entre chaque test, mais de choisir un niveau de tension tétanique et d'effectuer le nombre de tétanos nécessaire pour atteindre cette tension.

Il est à noter que, s'il est possible d'obtenir une diminution de la tension tétanique due à la fatigue, au cours de tétanos brefs et successifs, il n'en est pas de même en ce qui concerne une succession de secousses (voir par exemple MASHIMA et coll., 1962 ; FITTS et HOLLOSZY, 1976). Plutôt qu'une diminution, on observe une augmentation initiale de l'amplitude ; il s'agit donc d'une situation expérimentale qui ne se prêtait pas à l'étude.

On aurait toutefois pu envisager de tester la compliance série pour des valeurs de tension sous maximales, pendant un tétanos prolongé (fatigue à court terme). En fait, au cours d'études préliminaires, nous avons tenté de tester cette compliance au cours d'une fatigue à court terme. Mais il se pose deux problèmes. D'une part, la diminution de la tension au cours d'un tétanos prolongé se déroule en deux phases (MARECHAL et AUBERT, 1958 ; SERAYDARIAN et coll., 1961) : une première phase où la diminution est faible, suivie d'une deuxième phase où cette diminution intervient plus rapidement. D'autre part, il n'était malheureusement pas possible, au cours d'une même contraction tétanique d'appliquer au muscle un nombre d'étirements suffisant à une bonne détermination de la compliance série. Enfin, la récupération d'une fatigue à court terme (tétanos prolongé) s'effectue beaucoup plus lentement que celle d'une fatigue à long terme, ce qui vient également limiter le nombre possible des mesures.

3.2 - Compliance série et fatigue

Les mesures ont été effectuées à des longueurs comprises entre 1.1 et 1.2 l_0 afin de se garantir d'une bonne linéarité entre les étirements et les variations de tension (*voir paragraphe 1*). La figure 26 présente les relations $\frac{\Delta F}{F_0} = f\left(\frac{\Delta l}{l_0}\right)$ établies sur le muscle au repos et sur le muscle en contraction. Ces relations s'ajustent à un ensemble de droites, avec un coefficient de corrélation r compris entre .98 et 1. Le calcul de l'inverse de la pente donne les valeurs de compliance du muscle au repos et en contraction, valeurs à partir desquelles la compliance série est calculée.

La fatigue n'entraîne pas de variations de la compliance du muscle au repos supérieures à celles dues au phénomène de stress-relaxation, décrit au chapitre II. On ne peut donc pas dire que cette légère variation de la compliance du muscle au repos soit caractéristique de la fatigue. Par contre, la fatigue entraîne une augmentation

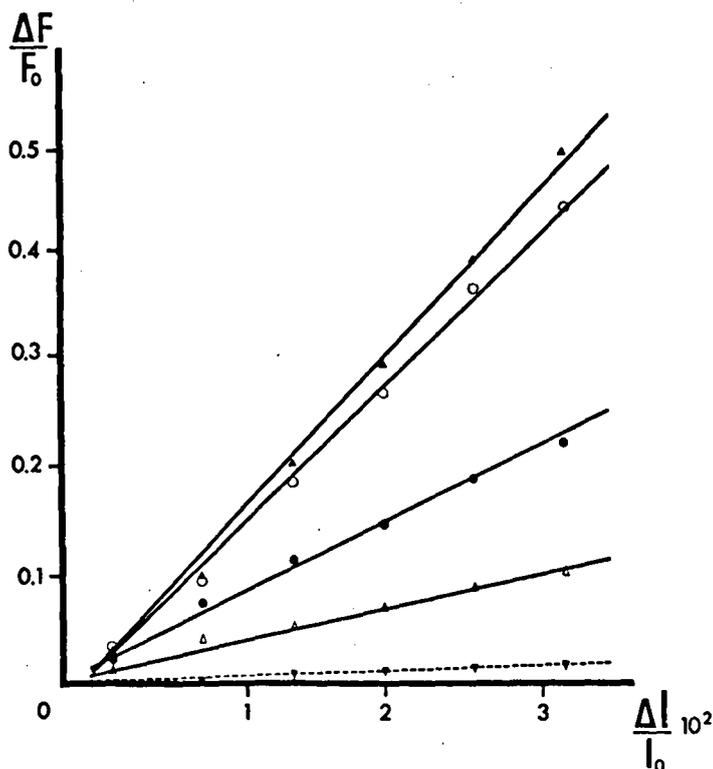


Figure 26

Relation entre la variation de tension ($\frac{\Delta F}{F_0}$) du muscle et la variation de longueur imposée ($\frac{\Delta l}{l_0} 10^2$), lors d'étirements passifs (▼) et lors d'étirements en contraction, au cours de la fatigue.

Muscle non fatigué (▲) ; muscle dont la tension tétanique est égale à $0.86 F_0$ (○), $0.53 F_0$ (●) et $0.27 F_0$ (Δ).

Longueur de référence du muscle : $l_0 = 35 \text{ mm}$; longueur du muscle au cours de l'expérience : $l = 1.10 l_0$; $F_0 = 33.5 \text{ g}$

de la compliance du muscle en contraction. Il en résulte que la compliance série augmente dans un rapport de 5 lorsque la tension tétanique passe de F_0 (muscle non fatigué) à $0.2 F_0$ (muscle fatigué). Sur la figure 27 sont regroupées les valeurs normalisées de la compliance série en fonction de la tension tétanique développée par le muscle. La relation entre la compliance série et la tension tétanique s'ajuste à l'équation

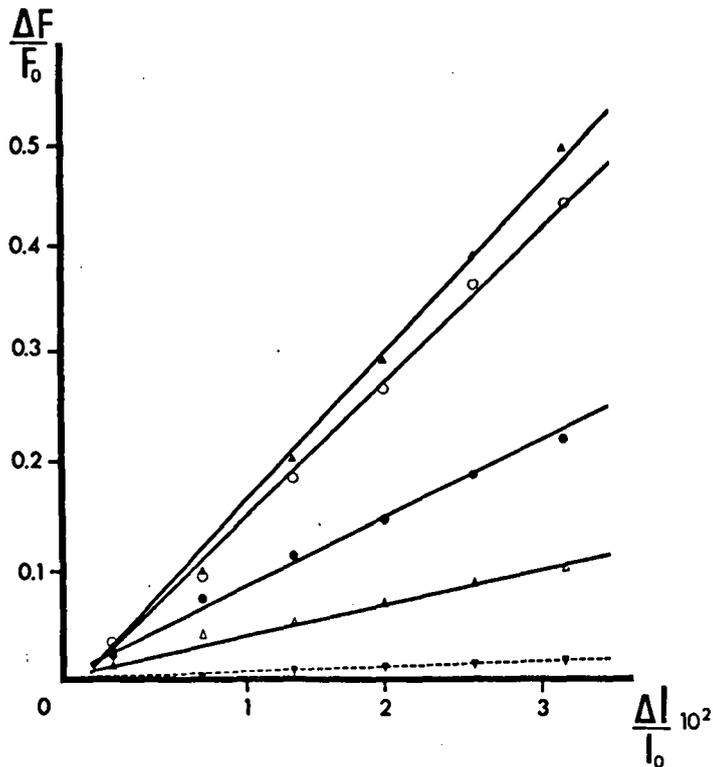


Figure 26

Relation entre la variation de tension ($\frac{\Delta F}{F_0}$) du muscle et la variation de longueur imposée ($\frac{\Delta l}{l_0} 10^2$), lors d'étirements passifs (▼) et lors d'étirements en contraction, au cours de la fatigue.

Muscle non fatigué (▲) ; muscle dont la tension tétanique est égale à $0.86 F_0$ (○), $0.53 F_0$ (●) et $0.27 F_0$ (Δ).

Longueur de référence du muscle : $l_0 = 35 \text{ mm}$; longueur du muscle au cours de l'expérience : $l = 1.10 l_0$; $F_0 = 33.5 \text{ g}$

de la compliance du muscle en contraction. Il en résulte que la compliance série augmente dans un rapport de 5 lorsque la tension tétanique passe de F_0 (muscle non fatigué) à $0.2 F_0$ (muscle fatigué). Sur la figure 27 sont regroupées les valeurs normalisées de la compliance série en fonction de la tension tétanique développée par le muscle. La relation entre la compliance série et la tension tétanique s'ajuste à l'équation

$C_s \frac{F_0}{l_0} = 0.013 \frac{F_0}{F} + 0.0005$ ($r = .87$). Il apparaît que la compliance série est d'autant plus élevée que la tension tétanique est plus faible et que, comme on l'a déjà observé précédemment dans d'autres conditions, la diminution de la tension tétanique s'accompagne dans un premier temps d'une augmentation lente de la compliance série. Au fur et à mesure que la tension décroît, cette élévation devient de plus en plus rapide.

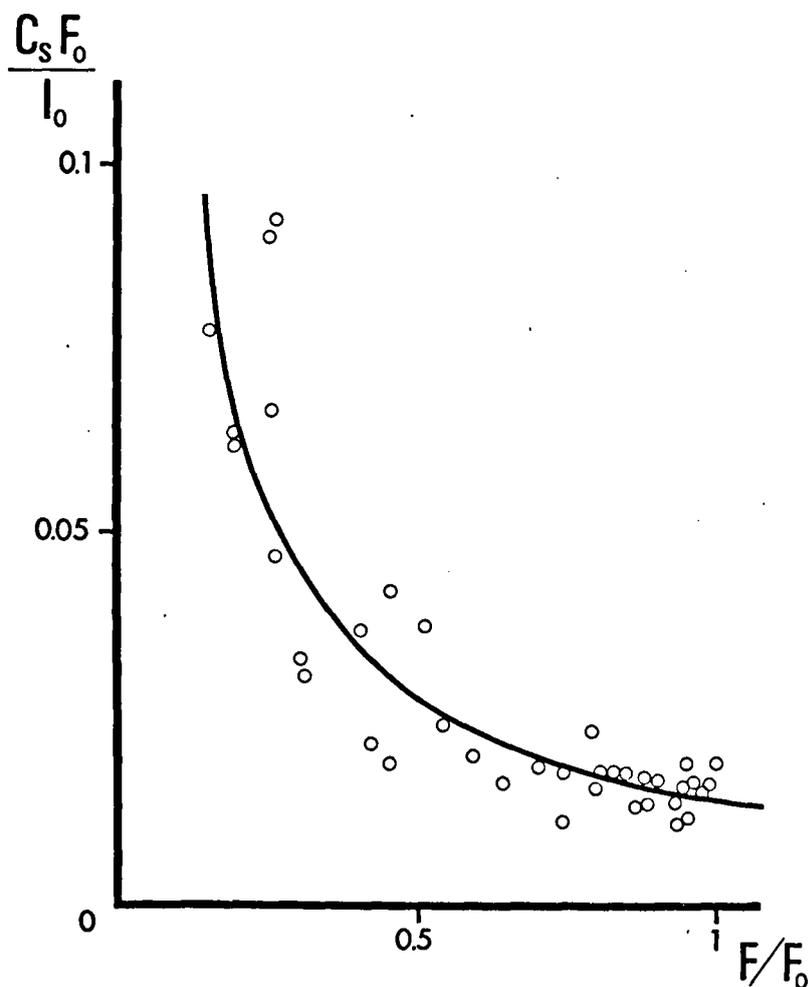


Figure 27

Relation entre les valeurs normalisées de la compliance série ($C_s \frac{F_0}{l_0}$) et la tension tétanique développée au cours de la fatigue (F/F_0).

Valeurs obtenues à partir de huit préparations.

4 - EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LA COMPLIANCE SERIE DU MUSCLE

Les mesures de compliance série ont été effectuées pour des températures supérieures à 0°C , température à laquelle on définit la tension tétanique F_0 ; ceci permet d'étudier la relation entre la compliance série du muscle et la tension tétanique développée pour des tensions supérieures à F_0 .

Quelle que soit la température, la stimulation est maximale et la longueur du muscle est fixée entre 1.1 et 1.2 l_0 comme il en a déjà été justifié plus haut. Il se posait toutefois le choix de la fréquence de stimulation. En effet, il a été observé, sur le muscle de mammifère, que la fréquence critique de fusion tétanique augmente avec la température (CULLINGHAM et coll., 1960 ; TRUONG et coll., 1964 ; CLOSE et HOH, 1968). Nous observons le même phénomène sur le muscle Sartorius de grenouille. C'est pourquoi, à chaque palier de température, nous avons préalablement recherché cette fréquence de fusion. La fréquence est de l'ordre de 35 c/s à 0°C ; lorsque la température passe à 10°C , la fréquence critique de fusion est de l'ordre de 45 c/s, pour atteindre une valeur de 50 c/s aux températures comprises entre 18 et 20°C .

Dans ces conditions, on mesure la compliance du muscle au repos et en contraction, pour les différentes températures du bain où est placé le muscle. La température, fixée initialement à 0°C est ensuite augmentée par paliers pour atteindre une température de 20°C . Un contrôle est effectué dans quelques expériences, après avoir ramené la température de 0°C . A chaque palier de température, une fois la stabilisation thermique atteinte, on ménage un temps d'attente de 15 mn avant de commencer les mesures.

4.1 - Tension tétanique et température

Il apparaît que l'augmentation de température agit toujours en provoquant une augmentation de la tension tétanique (voir par exemple,

CASELLA, 1950 ; HADJU, 1951 a et b ; HADJU et O'SULLIVAN, 1951 ; WASHINGTON et coll., 1955). Les mécanismes invoqués pour expliquer ce phénomène sont nombreux. On peut citer, par exemple, l'augmentation des vitesses des réactions chimiques (WALKER, 1960 ; TRUONG et coll., 1964) ou l'augmentation de la libération d'un "activateur de la contraction" (CLOSE et HOH, 1968). Au cours des épreuves où nous avons imposé des augmentations de température par paliers successifs de 0 à 20°C, nous avons observé cette augmentation de tension tétanique (*Figure 30, partie supérieure*). Pour une augmentation de 0 à 10°C, la tension tétanique passe de F_0 à environ $1.5 F_0$; elle atteint des valeurs de l'ordre de $2 F_0$ lorsque la température est comprise entre 18 et 20°C.

Il faut toutefois noter que cette action de la température est différente si l'on observe l'amplitude de la secousse (voir par exemple, WALKER, 1949, 1951 ; KELLEY et FRY, 1958 ; DOUDOUMOPOULOS et CHATFIELD, 1959). Dans ce cas, plutôt qu'une augmentation, on note une diminution de l'amplitude, il s'agit donc encore ici, d'une situation expérimentale qui ne se prêtait pas à l'étude.

On a tenté de tester la compliance série du muscle en imposant à ce dernier un réchauffement initial de 0° à 20°C, puis une diminution progressive de température par paliers, de 20°C à 0°C. Ce protocole n'a pas permis d'effectuer des mesures très cohérentes de la compliance. En effet, s'il est possible d'obtenir assez rapidement la température du bain de 20 à 0°C, comme précédemment, il n'est pas possible de faire croître la température rapidement de 0 à 20°C ; le réchauffement demande au minimum quatre vingt dix minutes auxquelles il faut encore ajouter les quinze minutes ménagées après la stabilisation thermique. De ce fait, la durée totale de l'expérimentation devient très longue et la validité des mesures peut être mise en doute.

4.2 - Compliance série et température

La figure 28 présente les relations $\frac{\Delta F}{F_0} = f\left(\frac{\Delta l}{l_0}\right)$ établies sur le muscle au repos et sur le muscle en contraction, à différentes températures. Ces relations s'ajustent à un ensemble de droites ($.98 < r < 1$). La compliance série est, comme on l'a déjà indiqué plus haut, calculée à partir des valeurs de compliance du muscle au repos et en contraction, valeurs égales à l'inverse des pentes des relations.

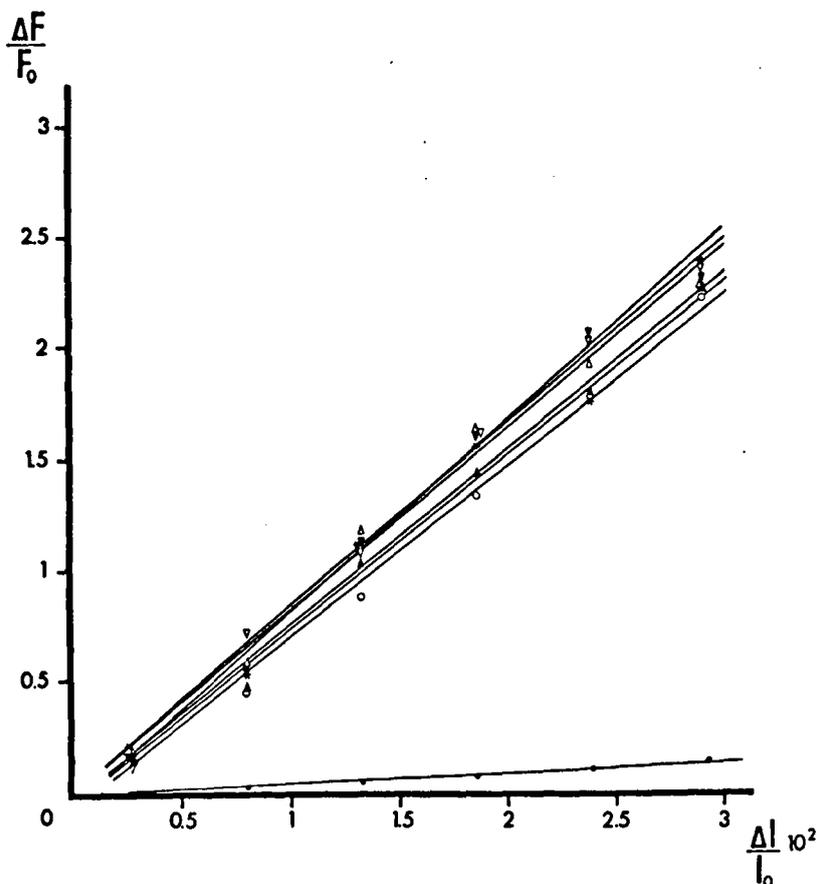


Figure 28

Relation entre la variation de tension ($\frac{\Delta F}{F_0}$) du muscle et la variation de longueur imposée ($\frac{\Delta l}{l_0} 10^2$), lors d'étirements passifs à 0°C (●) et lors d'étirements en contraction, à différentes températures (○, 0°C ; ▽, 3°C ; △, 5°C ; ▽, 8°C ; ▲, 17°C ; *, 0°C).

Longueur de référence du muscle : $l_0 = 37.5 \text{ mm}$; longueur du muscle au cours de l'expérience : $l = 1.20 l_0$.

Il faut noter que l'augmentation de température n'entraîne pas, comme dans le cas de la fatigue, de variations de compliance du muscle au repos supérieures à celles dues au phénomène de stress-relaxation (voir chap. II). Pourtant, les variations de température ont une influence sur la tension de repos (HILL, D.K., 1970, 1972 ; voir figure 29), et le rapport :

$$\frac{\Delta F \text{ (variation de tension de repos)}}{\Delta T \text{ (variation de température)}}$$

$$\text{est constant dans une gamme de température comprise entre } 0 \text{ et } 24^{\circ}\text{C.}$$

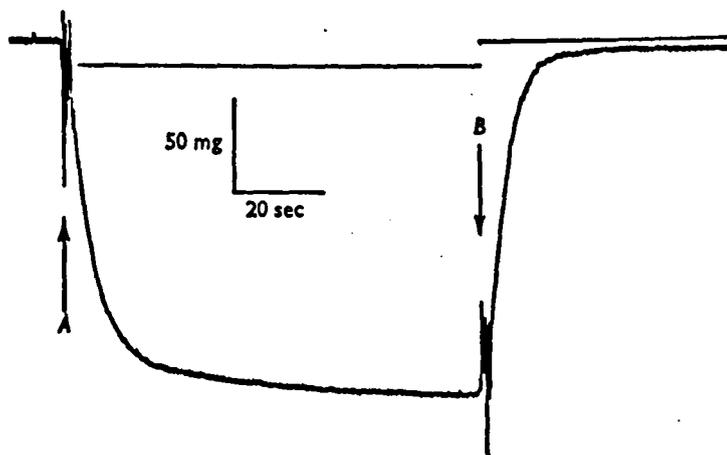


Figure 29

Enregistrement de la variation de la tension de repos au cours de variations de température.

En A, la température passe de 24.5°C à 0°C ; en B, la température passe de 0°C à 24.5°C ; la tension revient à son niveau initial.

*Expérience réalisée sur un muscle Sartorius de grenouille.
Longueur de référence : $l_0 = 31 \text{ mm}$; longueur du muscle
durant l'expérience : $l = 1.06 l_0$.*

(d'après HILL, D.K., 1970)

Ce comportement du muscle indique que la tension dont il est question serait plutôt de nature "active" que "passive" (HILL, 1968). Lors de nos séries expérimentales, nous n'avons pas observé ces variations de

tension de repos. Elles sont, en effet, de l'ordre de 200 mg ; or, l'amplification nécessaire à la visualisation des différents phénomènes (1 mm correspond à des valeurs de tension comprises entre 0.9 et 1.25 g) ne nous permet pas cette observation. En conséquence, une éventuelle variation de la tension de repos peut, au regard des tensions tétaniques, être considérée comme négligeable.

En ce qui concerne la compliance série, l'augmentation de température entraîne peu de variations. Ces résultats apparaissent sur la figure 30 ; lorsque la température passe de 0 à 20°C, la tension tétanique double de valeur, alors que la compliance série ne diminue que

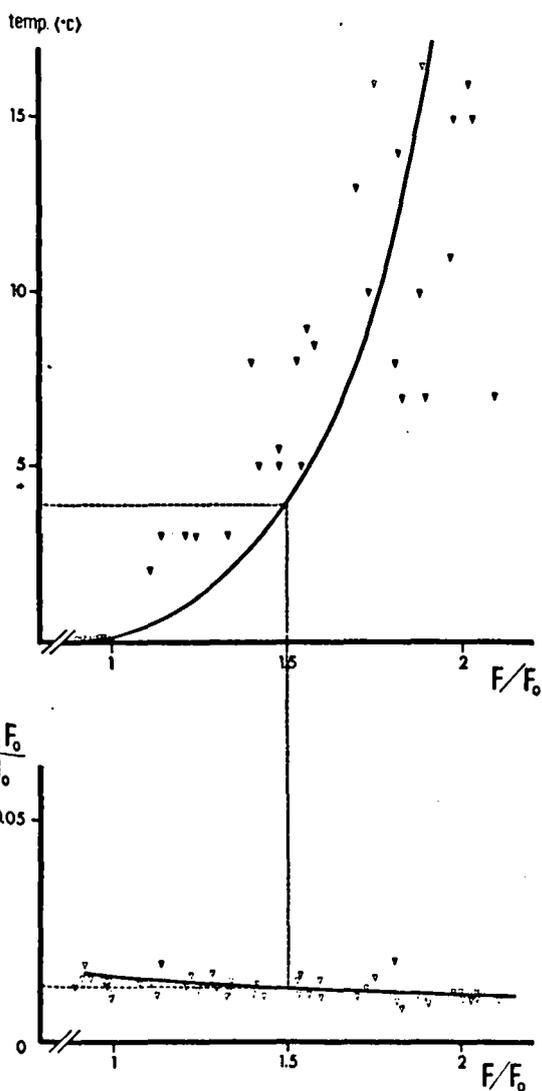


Figure 30

Relations entre la tension tétanique (F/F_0) et :

- la température, en degrés centigrades
- les valeurs de compliance série, en valeurs normalisées ($C_s \frac{F_0}{l_0}$)

Valeurs obtenues à partir de dix préparations.

dans un rapport de l'ordre de 1.4. Ces résultats sont en accord avec ceux de HILL (1951); et les faibles variations de compliance série avec la température expliquent sans doute la non-concordance des résultats relevés dans la littérature. Pour HILL (1951), la compliance série du muscle diminue légèrement lors d'une élévation de température ; dans les mêmes conditions, ABBOTT et MOMMAERTS (1959) et WALKER (1960) n'observent pas de variations de la compliance série, alors que JEWELL et WILKIE (1958), FOWLER et CROWE (1976) notent une augmentation.

5 - DISCUSSION

De l'examen des résultats, il apparaît nettement que la compliance du muscle au repos est toujours supérieure à celle du muscle en contraction ; le rapport maximal entre les valeurs mesurées au cours des expériences présentées est de 75, lorsque le muscle est à une longueur égale à $1.06 l_0$. Pour les longueurs inférieures, la compliance parallèle n'a pas pu être mesurée (*voir chap.II*). Du fait de cette grande différence, on pourrait négliger, lorsque l'on mesure la compliance série, la compliance de l'élément élastique parallèle pour des longueurs inférieures à $1.2 l_0$ (AUBERT, 1956 ; BAHLER, 1968 ; BENDALL, 1969) quel que soit le modèle de muscle (*voir figure 1*). Il faut toutefois noter que BUCHTHAL et ROSENFALCK (1957) ont mesuré un rapport, entre les valeurs de compliance parallèle et de compliance série, qui est de l'ordre de trois, ce qui est nettement inférieur aux mesures que nous avons réalisées et qui, en général, ne correspond à aucune autre donnée de la littérature.

D'une analyse de la littérature faite par AUBERT (1956), il apparaît que la nature des structures responsables des propriétés élastiques du muscle au repos a été largement discutée. BANUS et ZETLIN (1938) attribuent ces propriétés aux enveloppes conjonctives des muscles ;

RAMSEY et STREET (1940) les attribuent au sarcolemme des différentes fibres du muscle. CASELLA (1950) montre que le sarcolemme de la fibre musculaire isolée ne contribue à la tension de repos qu'à des longueurs comprises entre 20 et 30 p.100 de la longueur de référence l_0 . Plus récemment, HILL (1968) a montré qu'une partie de la tension de repos est due à une interaction entre les filaments d'actine et de myosine, interaction très différente de celle existant dans un muscle stimulé (HILL, D.K., 1970).

Si on fait l'hypothèse que, sur le muscle au repos, la composante contractile se déforme librement au cours des étirements, il n'intervient alors, dans le développement de la tension de repos, que la compliance élastique parallèle.

Au cours de la contraction, la compliance est modifiée par l'intervention d'une élasticité série, située soit dans les structures passives, soit dans les structures actives. D'après WILKIE (1950), il ne semble pas possible que toute l'élasticité série puisse être attribuée aux tendons, ceux-ci étant en fait relativement peu extensibles. Selon JEWELL et WILKIE (1958), les tendons ne représenteraient pas 50 p.100 de l'élasticité série. Cependant, les stries Z (PHILPOTT et SZENT-GYORGYI, 1953), ou les liaisons actine-myosine formées pendant la contraction (HUXLEY et SIMMONS, 1972 ; RÜEGG, 1971 ; RACK et WESTBURY, 1974 ; HUXLEY, 1974) pourraient également contribuer à l'élasticité série. Il faut noter, d'après SCHOENBERG et coll. (1974), qu'il n'est pas possible de savoir si la compliance mesurée se situe entièrement dans les ponts ou si une partie se situe en série avec les ponts.

On a constaté (*Figures 22, 24, 27, 30*) que la compliance série du muscle n'est pas constante, mais qu'elle est fonction de la tension contractile développée par le muscle. Au regard des différents facteurs qui font varier la tension tétanique, on peut postuler qu'il existe une

relation entre la compliance série et le nombre de ponts entre l'actine et la myosine.

- Lorsque l'on augmente la longueur du muscle au-delà de la longueur de référence l_0 , la compliance série diminue ; ceci est en accord avec les résultats de CLINCH et BRESSLER (1972). Lorsque l est supérieur à l_0 , ceci se traduit, d'après les observations de HANSON et HUXLEY (1955) et HUXLEY (1957), par une diminution du recouvrement des filaments d'actine et de myosine. D'après la théorie développée par ces auteurs, il s'en suit une diminution du nombre de ponts possibles entre ces filaments, diminution proportionnelle à la longueur (*Figures 11, 12, 22*).

- Quand le niveau de stimulation diminue, le muscle est en contraction sous maximale. Les fibres n'étant pas excitées en totalité, ceci se traduit également par une diminution du nombre de ponts entre l'actine et la myosine. Toutefois (*Figure 24*), on a pu noter que la relation entre le niveau de stimulation et la tension tétanique développée n'est pas linéaire.

- La chute de tension est également due à la fatigue. Quel que soit le mécanisme que l'on puisse invoquer pour expliquer la fatigue, défaillance au niveau du couplage excitation-contraction (EBERSTEIN et SANDOW, 1961, 1963), réduction de la concentration d'un activateur de la contraction (GRABOWSKI et coll., 1972 ; VERGARA et RAPOPORT, 1974), il en résulte, selon DAVIES (1963), que la fatigue correspond à la diminution du nombre de ponts entre l'actine et la myosine. On pourrait cependant formuler également l'hypothèse que, même si la fatigue n'entraînait pas une diminution du nombre de ponts, la tension de chaque pont se trouverait diminuée. Il ne nous est pas possible, à ce stade de la discussion, d'argumenter en faveur de l'une ou l'autre de ces hypothèses.

Les trois facteurs que nous venons de rappeler ont permis de mesurer la compliance série du muscle pour des tensions inférieures à F_0 , F_0 étant déterminé à 0°C . Par contre, l'élévation de température au-delà de 0°C permet de mesurer la compliance série pour des tensions tétaniques supérieures à F_0 . Dans ce cas, nous avons observé une légère diminution de la compliance série, résultats en accord avec ceux de HILL (1951).

Il pourrait paraître surprenant que, pour des tensions contractiles inférieures à F_0 , la compliance varie fortement alors qu'elle ne varie que faiblement pour des tensions contractiles supérieures à F_0 . Comme on le verra en discussion générale, le modèle mathématique proposé pour la relation entre la compliance série et la tension développée permet d'expliquer qu'au-delà d'une certaine valeur de tension, la compliance série varie peu. Quoiqu'il en soit, les relations entre la compliance série du muscle et la tension tétanique développée suivent la même évolution que celles présentées par JOYCE et RACK (1969), BLANGE et coll. (1972 a), CLINCH et BRESSLER (1972), GOUBEL et PERTUZON (1973), BRESSLER et CLINCH (1975)

En résumé, il apparaît donc que la compliance série d'un muscle en état d'activité est toujours nettement plus faible que la compliance d'un muscle au repos. De plus, la compliance série est liée au niveau d'activité du muscle ; cette compliance est d'autant plus élevée que la tension tétanique est plus faible, la variation étant plus forte aux faibles valeurs de la tension et tendant vers une valeur stable aux environs de la tension isométrique maximale.

CHAPITRE IV

DISCUSSION GENERALE

1 - COMPARAISON DES COMPLIANCES SERIE MESUREES EN RELACHEMENT ET EN ETIREMENT	68
2 - PROBLEMES TECHNIQUES ET METHODOLOGIQUES DE LA MESURE DE LA COMPLIANCE SERIE	69
3 - GENERALISATION DE LA RELATION ENTRE LA COMPLIANCE SERIE ET LA TENSION TETANIQUE	71
3.1 - Effet des solutions hypertoniques	74
3.2 - Effet des ions manganèse	77
3.3 - Essai de justification théorique de la forme de la relation	79
4 - RELATION ENTRE LA TENSION ET LA VITESSE DE LA COMPOSANTE CONTRACTILE	84
4.1 - Evolution de la vitesse de la composante contractile	85
4.2 - Relation force-vitesse de la composante contractile	87

Comme on l'a déjà signalé au début du chapitre III, il s'était posé, pour la détermination de la compliance série, le problème du choix entre une technique de "controlled-release" (relâchements) et une technique de "controlled-lengthening" (étirements). Nous commencerons cette discussion par une comparaison des valeurs mesurées au moyen de ces deux méthodes. Les problèmes techniques et méthodologiques liés au mode d'expression des résultats seront ensuite examinés.

Etant donné la grande similitude des relations entre la compliance série du muscle et la tension tétanique développée, présentées au Chapitre III, on examinera le caractère de généralité de cette relation, d'une part en faisant varier les caractéristiques physico-chimiques du milieu dans lequel le muscle est placé, d'autre part en présentant un essai de justification théorique de la forme de la relation.

Enfin, on discutera de l'interaction entre la composante élastique série et la composante contractile au cours de la phase initiale de la contraction tétanique isométrique et pendant les "réarrangements" qui suivent un étirement ou un relâchement pendant le palier tétanique.

1 - COMPARAISON DES COMPLIANCES SERIE MESUREES EN RELACHEMENT ET EN ETIREMENT

Les valeurs de compliance série que nous avons calculées sont mesurées en imposant des étirements sur le muscle, à partir du plateau tétanique. Par contre, la plupart des valeurs présentées dans la littérature sont mesurées en imposant des relâchements au muscle. Les valeurs de compliance série normalisées mesurées au cours d'allongement sont légèrement plus faibles (de 0.017 à 0.019 pour des tensions tétaniques comprises entre 0,99 et $1 F_0$) que celles mesurées par HILL (1950) : 0.023, WILKIE (1956 a) : 0.024, GOUBEL (1976) : 0.023. Les valeurs de compliance que nous mesurons au cours du relâchement imposé qui suit l'étirement (*voir figure 10*) sont également de l'ordre de 0.023 à 0.024 pour des tensions tétaniques maximales. Au cours de l'étirement, l'augmentation de tension est suivie d'une décroissance progressive vers la tension isométrique correspondant à la nouvelle longueur atteinte. Celle-ci n'est peut être pas stabilisée totalement, mais le relâchement étant très rapide, on peut faire l'hypothèse qu'au cours de ce relâchement rapide, la composante contractile ne varie pas de longueur. Ainsi, même si la tension, au moment du relâchement, n'est pas encore totalement stabilisée à la nouvelle longueur du palier tétanique, la variation de tension consécutive au relâchement peut être attribuée exclusivement à la détente de la composante élastique, et permet en conséquence, la détermination de son élasticité.

Dans ces conditions, il apparaît que la composante élastique série serait plus compliant au cours du relâchement qu'au cours d'un étirement. Il faut noter que notre hypothèse, comme celle des auteurs cités, est de considérer la composante élastique série comme une composante élastique pure non amortie ou présentant un amortissement négligeable. Or, si l'on considère le muscle comme un système visco-élastique, il est certain que des forces visqueuses doivent s'ajouter à la variation de tension consécutive à un étirement rapide. Ces forces

visqueuses font tendre à diminuer la valeur de la compliance, ce qui pourrait expliquer la valeur de compliance, plus faible en étirement qu'en relâchement. Bien que les différences de la compliance série en relâchement et en étirement soient relativement faibles, il serait néanmoins justifié, dans une étude ultérieure, de reposer le problème en termes de visco-élasticité, c'est-à-dire en testant les effets sur la valeur de la compliance série, de la vitesse d'étirement ou de relâchement.

2 - PROBLEMES TECHNIQUES ET METHODOLOGIQUES DE LA MESURE DE LA COMPLIANCE SERIE

Il est classique de représenter les variations de tension, lors de relâchements à partir du plateau tétanique, en fonction des variations de longueur. Les relations traduisant les variations du coefficient d'élasticité se présentent sous la forme de courbes "tension-extension". Il peut apparaître une grande variation des pentes de ces relations, selon le muscle considéré ou la méthode utilisée (CAVAGNA, 1970, *Figure 31* ; CLOSE, 1972 ; BRESSLER et CLINCH, 1974 ; BLANGE et coll., 1972 a ; GOUBEL, 1978). Mais il apparaît que la majorité des auteurs décrivent des relations compliance-force non linéaires, la compliance diminuant lorsque la force augmente.

Lorsque les valeurs de compliance sont calculées à partir des pentes des relations "tension-extension", les auteurs cités ci-dessus montrent que la compliance série est constante de $0.4 F_0$ à F_0 , puis augmente quand F est inférieur à $0.4 F_0$. CAVAGNA (1970) montre que cette courbe peut être prolongée au-delà de F_0 , la pente de la relation "tension-extension" ne variant pas.

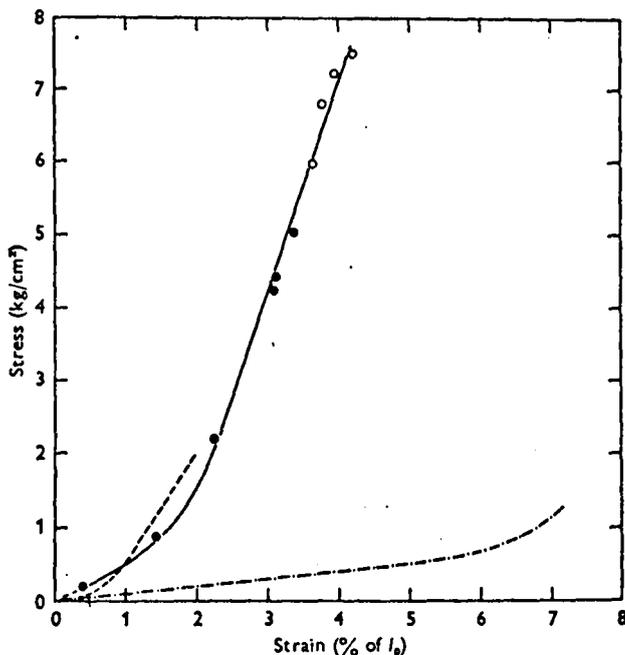


Figure 31

Courbes "tension-extension" de la composante élastique série pour différents muscles : trait plein, gastrocnémien de grenouille ; tirets : sartorius de grenouille ; tirets-pointillés : gracilis anticus de rat.

La tension est exprimée en kg par cm² de section du muscle et l'extension en p.100 de la longueur de référence, l_0 .

(d'après CAVAGNA, 1970)

Or les résultats présentés sur les figures 22, 24, 27 et 30 mettent en évidence une légère diminution de la compliance série lorsque la tension tétanique passe de $0.5 F_0$ à $2 F_0$. Ces variations sont évidemment minimes (de 0.026 à 0.014) par rapport aux variations lorsque la tension décroît de $0.5 F_0$ à $0.075 F_0$; la compliance, de 0.026 atteint une valeur égale à 0.14.

Il nous est néanmoins apparu intéressant de reporter nos résultats sur une courbe "tension-extension", telle que celle présentée par

GOUBEL (1978). Cette courbe, obtenue sur un muscle Sartorius de grenouille, est tracée en imposant au muscle des relâchements à partir du plateau tétanique et extrapolée au-delà de F_0 suivant l'hypothèse de CAVAGNA (1970) (*Figure 32*). Pour chaque valeur de tension tétanique atteinte avant chaque étirement, on reporte suivant l'axe des abscisses, à partir de la courbe, les variations de longueur imposées ($\frac{\Delta l}{l_0} 10^2$). Puis on reporte suivant l'axe des ordonnées les variations de tension correspondantes. On peut ainsi comparer nos résultats avec ceux des auteurs pré-cités. Théoriquement, les points ainsi reportés devraient être situés exactement sur la courbe "tension-extension". Or, on constate que, pour des valeurs de tension supérieures à $0.8 F_0$, les points sont situés légèrement au-dessus de la courbe. Cela signifie que, pour les niveaux de tension les plus élevés, les valeurs de compliance série que nous avons mesurées sont légèrement sous estimées. Cette constatation plaide également en faveur d'une étude ultérieure de la composante élastique série, non plus en termes d'élasticité pure, mais en termes de visco-élasticité.

3 - GENERALISATION DE LA RELATION ENTRE LA COMPLIANCE SERIE ET LA TENSION TETANIQUE

Lorsque l'on compare les relations entre la compliance série du muscle et la tension tétanique développée, obtenues en faisant varier la tension tétanique, soit par l'augmentation de la longueur du muscle, soit par une variation du niveau de stimulation, soit encore au cours d'épreuves de fatigue, on s'aperçoit que ces relations sont relativement identiques. Une analyse statistique (test dérivé du t de Student-Fisher, voir chap. II), a été effectuée en comparant deux à deux les relations entre la compliance série et la tension, établies dans ces trois

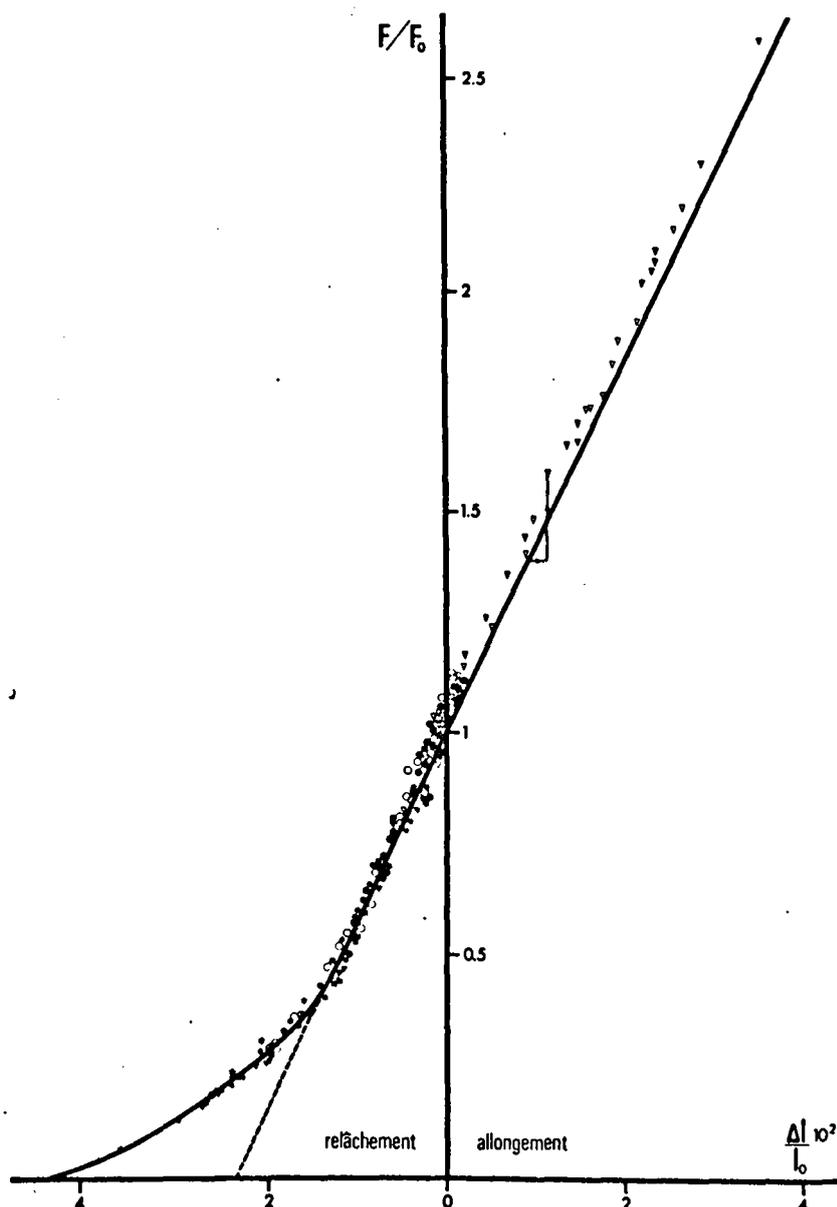


Figure 32

Comparaison des résultats obtenus au cours de six séries expérimentales, à partir d'une courbe "tension-extension" (GOUBEL, 1978), tracée en imposant au muscle des relâchements à partir du plateau tétanique.

Les variations de tension tétanique au cours des six séries expérimentales sont obtenues par : ●, variation de longueur du muscle ; ■, modification du niveau de stimulation ; ○, épreuves de fatigue ; ▼, augmentation de la température ; *, présence de solutions hypertoniques ; ▲, présence d'ions manganèse (voir plus loin).

conditions. Cette comparaison teste l'hypothèse d'une différence nulle entre les coefficients a de la relation $C_s \frac{F_0}{l_0} = a \frac{F_0}{F} + b$. Le tableau ci-dessous regroupe l'ensemble de ces tests statistiques.

Facteurs modifiant la tension tétanique	Equation	r	t	Seuil de probabilité
Variation de longueur	$C_s \frac{F_0}{l_0} = 0.011 \frac{F_0}{F} + 0.004$.75	1.58	.2
Variation du niveau de stimulation	$C_s \frac{F_0}{l_0} = 0.015 \frac{F_0}{F} - 0.006$.95		
Variation de longueur	$C_s \frac{F_0}{l_0} = 0.011 \frac{F_0}{F} + 0.004$.75	0.59	.5
Fatigue	$C_s \frac{F_0}{l_0} = 0.013 \frac{F_0}{F} + 0.0005$.87		
Variation du niveau de stimulation	$C_s \frac{F_0}{l_0} = 0.015 \frac{F_0}{F} - 0.006$.95	1.06	.3
Fatigue	$C_s \frac{F_0}{l_0} = 0.013 \frac{F_0}{F} + 0.0005$.87		

On notera que dans le tableau comparatif ci-dessus, on n'a pas fait figurer les tests entre les relations compliance série - tension tétanique obtenues par augmentation de la température et les autres relations établies lors de variations de longueur, de niveau de stimulation et au cours des épreuves de fatigue. Nous avons, en effet, estimé qu'il n'était pas justifié d'effectuer, à ce stade de l'exposé, une telle comparaison compte tenu du fait que la relation entre la compliance série et la tension tétanique, établie par augmentation de la température, couvre une gamme de tension différente de celle des autres relations. Nous nous limiterons à examiner plus loin, l'allure de la relation obtenue sur l'ensemble des séries expérimentales, y compris celle effectuée par variation de température.

De l'examen du tableau regroupant l'ensemble des tests statistiques il n'apparaît que, dans aucun des cas, les coefficients a des équations reliant la compliance série et la tension tétanique soient significativement différents, ce qui semblerait conférer à cette relation un certain

caractère de généralité. Dans ces conditions, on a recherché si la relation entre la compliance série et la tension tétanique, déterminée au cours d'expériences où l'on fait varier les caractéristiques physico-chimiques du milieu, était comparable à celle que nous venons de décrire. C'est pourquoi nous avons choisi de tester :

- l'effet des solutions hypertoniques
- l'effet des ions manganèse.

Enfin, sur l'hypothèse que l'élasticité série est une propriété à la fois des liaisons actine-myosine et de structures passives en série avec elles, nous tenterons de justifier le choix de l'équation par laquelle nous décrivons la relation entre la compliance série et la tension tétanique.

3.1 - Effet des solutions hypertoniques

Quels que soient les mécanismes retenus pour expliquer l'effet des solutions hypertoniques sur le muscle, il apparaît que la tension contractile diminue toujours quand l'hypertonie du milieu augmente (HOWARTH, 1958 ; APRIL et coll., 1968 ; ADRIAN et coll., 1970 ; GORDON et GODT, 1970 ; LANNERGREN et NOTH, 1973). Même lorsque la réponse mécanique du muscle, sous l'effet de ces solutions, est annulée, le potentiel d'action est inchangé (HODGKIN et HOROWICZ, 1957 ; TIGYI et SHIH-FANG, 1962 ; VARGA-MÁNYI et TIGYI, 1962). L'effet de ces solutions a été décrit par SANDOW (1965) comme une dissociation du couplage excitation-contraction, bien que pour d'autres auteurs (HOWARTH, 1958 ; HILL, 1968) ce couplage ne soit pas affecté.

Au cours de nos expériences, l'augmentation d'hypertonie a été obtenue en ajoutant du saccharose au milieu dans lequel baigne le muscle. La pression osmotique de la solution physiologique est équivalente à celle d'un milieu contenant 254.2 milliosmoles/l. Cette pression osmotique a été augmentée progressivement, par palier, de 30

ou 60 milliosmoles/l, c'est-à-dire 30 ou 60 mM/l. Nous observons une décroissance de la tension tétanique en fonction de l'hypertonie (*Figure 33, partie supérieure*). Cette évolution est comparable à celle présentée par GORDON et GODT (1970). Lorsque la pression osmotique du milieu a doublé, la tension tétanique atteint des valeurs de l'ordre de $0.09 F_0$.

Comme précédemment, nous avons tracé les relations $\frac{\Delta F}{F_0} = f\left(\frac{\Delta l}{l_0}\right)$, établies sur le muscle au repos et sur le muscle en contraction, pour chaque valeur d'osmolarité du milieu, c'est-à-dire pour chaque valeur de tension tétanique développée. (La longueur du muscle est, comme il l'a été indiqué précédemment, comprise entre 1.1 et 1.2 l_0). Ces relations s'ajustent à des droites ($.97 < r < 1$). A partir de l'inverse des pentes des relations, nous calculons les valeurs de compliance du muscle au repos et en contraction, puis la compliance série du muscle comme il l'a déjà été indiqué plus haut.

De la même façon que nous l'avons observé dans le cas de l'augmentation de température, il faut noter que l'hypertonie n'entraîne pas de variations de la compliance du muscle au repos supérieures à celles dues au phénomène de "stress-relaxation" (*voir chap.II*).

Pourtant, la tension de repos varie en fonction de l'hypertonie (HILL, 1968 ; ISAACSON, 1969 ; LANNERGREN, 1971 ; HOMSHER et coll., 1974). Ces variations sont de l'ordre de 150 mg lorsque la pression osmotique est multipliée par trois (HILL, D.K., 1970). Au cours de nos expériences, nous n'avons pas observé ces faibles variations, du fait de l'amplification trop faible pour visualiser ces phénomènes ; ce point a déjà été explicité lors de l'étude des effets de la température sur la tension de repos. Comme dans ce cas, les variations de tension de repos sont négligeables au regard des tensions tétaniques développées.

En ce qui concerne la compliance série, celle-ci augmente en fonction de l'hypertonie du milieu. Sur la figure 33, sont regroupées les valeurs normalisées de la compliance série en fonction de la tension tétanique développée par le muscle. La relation entre la

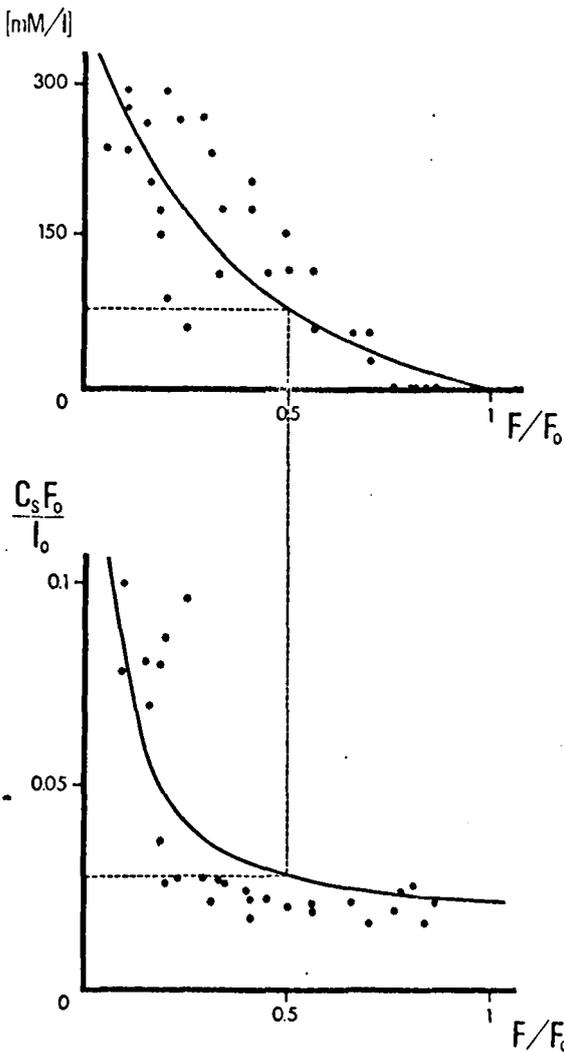


Figure 33

Relations entre la tension tétanique (F/F₀) et :

- la concentration en saccharose, en mM/l
- les valeurs de compliance série, en valeurs normalisées (C_s $\frac{F_0}{l_0}$)

Valeurs obtenues à partir de cinq préparations.

compliance série et la tension tétanique s'ajuste à l'équation $C_s \frac{F_0}{l_0} = 0.0066 \frac{F_0}{F} + 0.014$ ($r = .84$). L'augmentation de la compliance

série du muscle est comparable à celle décrite dans les cas précédents (Figures 22, 24, 27 et 30). La variation est d'abord faible de F_0 à $0.4 F_0$: la compliance série, de 0.019 devient égale à 0.025, alors que de $0.4 F_0$ à $0.09 F_0$, l'élévation est plus rapide ; cette compliance croît de 0.025 à 0.1.

Si les solutions hypertoniques agissent au niveau du couplage excitation-contraction, soit par l'augmentation du taux de séquestration du calcium, soit par la libération insuffisante de calcium lors de la dépolarisation (GORDON et GODT, 1970), il s'en suit, selon les hypothèses de DAVIES (1963) une diminution du nombre de ponts formés entre l'actine et la myosine. Mais on ne peut pas exclure l'hypothèse que, si le nombre de ponts est inchangé, il peut néanmoins se produire, en fonction de l'hypertonie, une diminution de la tension développée par chaque pont (EDMAN et ANDERSON, 1968).

3.2 - Effet des ions manganèse

La présence d'ions manganèse dans le milieu dans lequel baigne le muscle fait également chuter la tension tétanique (CHIARANDINI et STEFANI, 1973). Ces ions agissent, d'après ces auteurs, au niveau du couplage excitation-contraction, en modifiant le seuil mécanique d'excitation des fibres musculaires de grenouille. Cette modification du seuil mécanique a, comme conséquence, pour une même stimulation, une diminution du nombre de fibres recrutées.

Au cours de nos séries expérimentales, nous avons ajouté les ions manganèse sous forme de chlorure de manganèse, $MnCl_2$. Il convient de ne pas utiliser le sulfate de manganèse, $MnSO_4$, l'ion SO_4^{--} se révélant toxique pour le muscle. Le chlorure de manganèse est ajouté par quantités successives et la tension chute progressivement ; elle atteint une valeur de $0.1 F_0$ lorsque nous avons ajouté 60 mM/l (Figure 34, partie supérieure).

Le calcul de la compliance série se fait comme dans les cinq autres cas précédents. Cette compliance augmente à mesure que l'on ajoute des ions manganèse, et que la tension tétanique chute (Figure 34). La relation entre la compliance série et la tension tétanique s'ajuste à l'équation $C_s \frac{F_0}{l_0} = 0.017 \frac{F_0}{F} - 0.0024$ ($r = .97$).

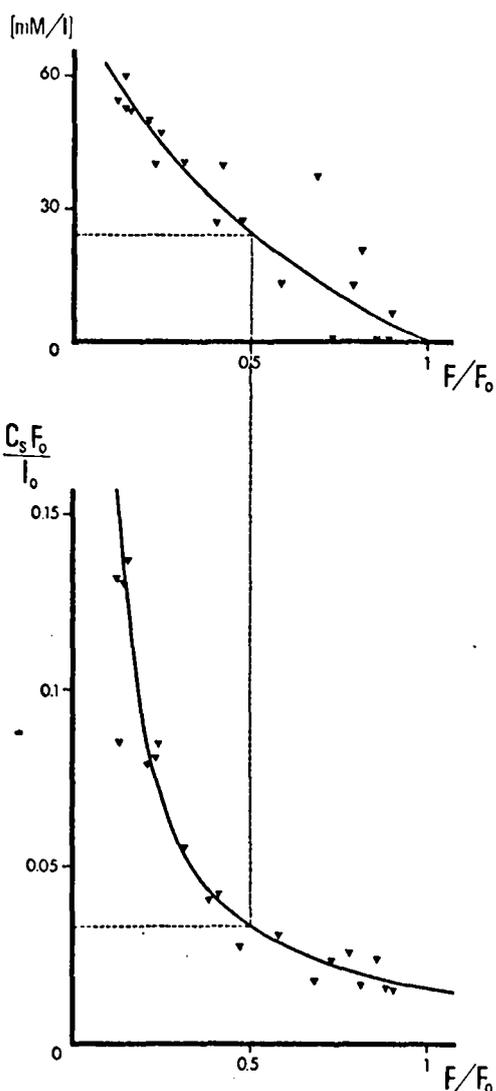


Figure 34

Relations entre la tension tétanique (F/F_0) et :

- la concentration en chlorure de manganèse, en mM/l
- les valeurs de compliance série, en valeurs normalisées ($C_s \frac{F_0}{l_0}$)

Valeurs obtenues à partir de quatre préparations.

La variation, faible au début (de 0.019 à 0.025 lorsque la tension décroît de F_0 à $0.4 F_0$) devient de plus en plus rapide. Quand la tension

décroit de $0.4 F_0$ à $0.1 F_0$, la compliance série augmente de 0.025 à des valeurs de l'ordre de 0.13 .

On a vu, d'après CHIARANDINI et STEFANI (1973), que les ions manganèse agissent en modifiant le seuil mécanique d'excitation des fibres musculaires ; ceci entraîne une diminution du nombre de fibres recrutées, ce qui globalement se traduit par une diminution du nombre de ponts entre l'actine et la myosine.

3.3 - Essai de justification théorique de la forme de la relation

Dans chaque condition expérimentale, nous avons établi la relation entre la compliance série et la tension tétanique développée ; au début du paragraphe 3, sur les résultats de l'étude statistique effectuée afin de comparer les coefficients a des relations entre la compliance série et la tension, il est apparu que l'on pouvait retenir une relation générale dans les trois cas suivants : variation de tension du fait d'une augmentation de la longueur du muscle, d'une variation du niveau de stimulation et variation de tension au cours des épreuves de fatigue. Nous complétons cette étude en l'élargissant aux deux conditions expérimentales que nous venons de décrire. Le tableau ci-dessous regroupe l'ensemble des tests statistiques pour cinq conditions expérimentales.

Bien que dans certaines conditions, les différences entre les coefficients a des différentes relations tendent à être significatives, il faut néanmoins noter que, dans deux cas, les différences n'apparaissent pas comme significatives. Il s'agit des relations entre la compliance série et la tension tétanique établies lorsque cette tension décroît du fait de la présence d'ions manganèse et de la variation du niveau de stimulation d'une part, et du fait de la présence de saccharose et d'une augmentation de la longueur du muscle d'autre part.

Facteurs modifiant la tension tétanique	Equation	r	t	Seuil de probabilité
Variation de longueur	$C_s \frac{F_0}{L_0} = 0.011 \frac{F_0}{F} + 0.004$.75	1.14	.3
Saccharose	$C_s \frac{F_0}{L_0} = 0.0066 \frac{F_0}{F} + 0.014$.84		
Variation du niveau de stimulation	$C_s \frac{F_0}{L_0} = 0.015 \frac{F_0}{F} - 0.006$.95	3.77	.001
Saccharose	$C_s \frac{F_0}{L_0} = 0.0066 \frac{F_0}{F} + 0.014$.94		
Fatigue	$C_s \frac{F_0}{L_0} = 0.013 \frac{F_0}{F} + 0.0005$.87	3.98	.001
Saccharose	$C_s \frac{F_0}{L_0} = 0.0066 \frac{F_0}{F} + 0.014$.84		
Ions manganèse	$C_s \frac{F_0}{L_0} = 0.017 \frac{F_0}{F} - 0.0024$.97	6.55	.001
Saccharose	$C_s \frac{F_0}{L_0} = 0.0066 \frac{F_0}{F} + 0.014$.84		
Variation de longueur	$C_s \frac{F_0}{L_0} = 0.011 \frac{F_0}{F} + 0.004$.75	2.31	.02
Ions manganèse	$C_s \frac{F_0}{L_0} = 0.017 \frac{F_0}{F} - 0.0024$.97		
Variation du niveau de stimulation	$C_s \frac{F_0}{L_0} = 0.015 \frac{F_0}{F} - 0.006$.95	1.11	.3
Ions manganèse	$C_s \frac{F_0}{L_0} = 0.017 \frac{F_0}{F} - 0.0024$.97		
Fatigue	$C_s \frac{F_0}{L_0} = 0.0066 \frac{F_0}{F} + 0.014$.84	2.49	.02
Ions manganèse	$C_s \frac{F_0}{L_0} = 0.017 \frac{F_0}{F} - 0.0024$.97		

Au regard de l'ensemble des tests statistiques, on peut considérer comme justifié de regrouper la totalité des valeurs afin de calculer une équation générale ; pour le calcul de cette équation, nous ferons figurer les valeurs de compliance série mesurées pour des tensions tétaniques supérieures à F_0 , valeurs obtenues par augmentation de la température.

Plutôt que de proposer une équation empirique, simplement en testant plusieurs types d'équations et en choisissant celle pour laquelle le coefficient de corrélation est le plus élevé, on a recherché une

équation basée sur des hypothèses simples : toutes les fibres sont de même longueur, c'est-à-dire sont formées du même nombre de sarcomères ; toutes les fibres sont parallèles à l'axe longitudinal du muscle ; on assimile les différents types de fibres qui pourraient composer le muscle à un seul et même type de fibres ; on considère que tous les sarcomères ont la même longueur le long de la fibre (HUXLEY, 1957).

Soit c la compliance d'un sarcomère et f la tension développée par un sarcomère. Une fibre est formée de m sarcomères et on appelle n le nombre de fibres. Les sarcomères étant en série dans une même fibre, la tension développée par la fibre est la même que celle développée par un sarcomère, c'est-à-dire f ; la compliance de la fibre est égale à m fois la compliance élémentaire d'un sarcomère, c'est-à-dire $c' = mc$. L'élément contractile du muscle est formé de n fibres en parallèle. La tension développée par le muscle est donc égale à n fois la tension développée par une fibre soit $F = nf$ et la compliance c'' du muscle peut être calculée à partir de la compliance d'une fibre : $c'' = \frac{c'}{n} = \frac{mc}{n}$. Puisque $n = \frac{F}{f}$, on peut écrire $c'' = \frac{mcf}{F}$. A cet élément variable de la composante élastique liée à la composante contractile, il convient d'ajouter une composante invariable k , correspondant aux tendons, aux tissus conjonctifs, etc., c'est-à-dire à toutes les structures élastiques dont la compliance est indépendante de la tension développée.

On peut donc proposer, au niveau global du muscle, l'équation :

$$C_s = c'' + k \quad \text{c'est-à-dire} \quad C_s = \frac{mcf}{F} + k$$

La quantité mcf est une constante. On peut donc écrire la relation $C_s = \frac{\alpha}{F} + k$. Afin de pouvoir comparer les équations établies sur des préparations différentes, on normalise les compliances en les rapportant à $\frac{l_0}{F_0}$ et les tensions en les rapportant à F_0 (voir chap. II).

La relation générale s'écrit alors $C_s \frac{F_0}{l_0} = a \frac{F_0}{F} + b$ dans laquelle $a = \frac{\alpha}{F_0}$ soit $\frac{mcf}{F_0}$ et $b = k \frac{F_0}{l_0}$. Le coefficient a dépend donc

de la compliance d'un sarcomère et de la force développée par celui-ci, et également de la longueur de la fibre.

Si l'on ajuste l'ensemble des points expérimentaux, y compris ceux pour laquelle la tension développée est supérieure à F_0 , l'équation s'écrit :

$$C_s \frac{F_0}{l_0} = 0.0098 \frac{F_0}{F} + 0.0083$$

Le coefficient de corrélation est égal à .84. Le nombre de degrés de liberté est égal à 177. La probabilité pour que les deux variables soient indépendantes l'une de l'autre est inférieure à .001.

La figure 35 regroupe l'ensemble de ces points expérimentaux et la courbe en trait plein est la courbe théorique calculée à partir de l'équation ci-dessus. On remarque que les points obtenus lors de l'augmentation de température, c'est-à-dire les points d'abscisse $\frac{F}{F_0} > 1$ sont cohérents avec les autres points obtenus dans les cinq autres conditions expérimentales et d'abscisse $\frac{F}{F_0} < 1$. Lorsque la tension tétanique développée est de l'ordre de F_0 , la compliance liée à l'élément contractile et celle liée aux structures tendineuses sont du même ordre, bien que l'élément constant de cette équation soit environ 15 p.100 inférieur à l'élément variable. Quand F croît au-delà de F_0 , la compliance de l'élément variable est supérieure à celle de l'élément constant. Lorsque F est inférieur à F_0 , la compliance de l'élément invariable devient faible devant celle liée à l'élément contractile. Pour des tensions tétaniques de l'ordre de $0.1 F_0$, ce qui correspond aux tensions les plus faibles que nous ayons testées, la compliance liée aux structures contractiles est environ dix fois supérieure à celle liée aux structures tendineuses.

Si les structures contractiles peuvent être caractérisées d'une part, par la tension contractile qu'elle développe et d'autre part, par leurs propriétés élastiques, peut-on pour autant affirmer qu'il

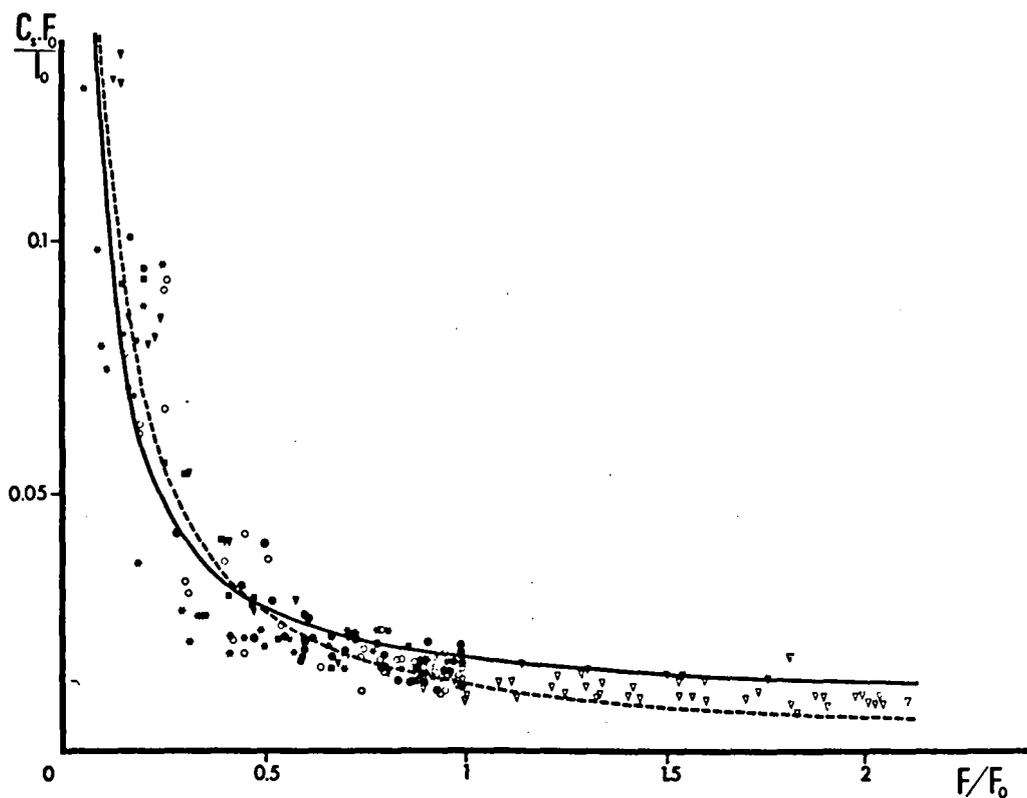


Figure 35

Relations générales entre la compliance série du muscle et la tension tétonique développée.

En trait plein, relation $C_s \frac{F_0}{L_0} = f\left(\frac{F}{F_0}\right)$

En tirets, relation $\frac{F}{F_0} = f\left(C_s \frac{F_0}{L_0}\right)$

*Les relations sont obtenues à partir de six conditions expérimentales testées : ●, variation de longueur du muscle ; ■, modification du niveau de stimulation ; ○, épreuves de fatigue ; ▽, augmentation de la température ; *, muscle en solutions hypertoniques ; ▼, muscle en présence d'ions manganèse.*

s'agit là, d'un point de vue anatomique, de deux structures matériellement distinctes ? Il pourrait tout aussi bien s'agir d'une seule et même structure (les liaisons actine-myosine), possédant à la fois des

propriétés contractiles et élastiques. Cette dernière hypothèse n'est pas en contradiction avec celle de JEWELL et WILKIE (1958), mais serait cependant plus proche de celles de HANSON et HUXLEY (1955), RÜEGG (1971), BLANGE et coll. (1972 a), HUXLEY (1974) et RACK et WESTBURY (1974). Cela n'exclut pas la possibilité de conserver la terminologie de HILL (1938) où l'auteur parle de composante contractile et de composante élastique en série avec la composante contractile, à condition de considérer que ces termes recouvrent, non pas deux éléments totalement distincts dans le muscle d'un point de vue anatomique, mais au moins en partie des propriétés différentes d'une même structure musculaire.

Quoiqu'il en soit, comme les composantes élastique et contractile sont fonctionnellement en série, il s'en suit nécessairement qu'au cours de la contraction, et lorsque la tension varie (contraction anisotonique), il existe des interactions entre ces deux composantes. C'est particulièrement le cas des phases de réarrangements consécutives à un étirement ou à un relâchement rapides pendant le plateau tétanique. Connaissant pendant ces réarrangements, l'évolution de la tension et par conséquent l'évolution de la compliance de l'élément élastique série, il doit être possible de tracer les relations entre la tension de la composante contractile, que celle-ci s'allonge ou se raccourcisse.

4 - RELATION ENTRE LA TENSION ET LA VITESSE DE LA COMPOSANTE CONTRACTILE

Au cours d'une contraction anisotonique, c'est-à-dire lorsque la tension varie, la longueur de la composante élastique série varie. Par conséquent, si l'on désigne par V_C la vitesse de la composante contractile, par V_e la vitesse de la composante élastique, par V_m la vitesse du muscle (par vitesse, on entend aussi bien une vitesse de raccourcissement qu'une vitesse d'allongement), on peut écrire $V_C = V_e + V_m$. Dans le cas particulier de la contraction isométrique anisotonique, la vitesse du muscle est nulle. Il s'en suit que $V_C = V_e$. Or, la vitesse de la composante élastique série peut être calculée par l'équation

$$V_e = \frac{dl}{dt} = \frac{dl}{dF} \cdot \frac{dF}{dt} = C_s \frac{dF}{dt}$$

(dl est la variation de la longueur de la composante élastique série). Par conséquent, $V_c = C_s \frac{dF}{dt}$. Comme la compliance série est fonction de la tension, ainsi que nous venons de le démontrer, on peut à chaque instant, calculer la vitesse de la composante contractile au moyen de la relation $V_c = \left(\frac{\alpha}{F} + k\right) \frac{dF}{dt}$. Dans cette équation, α et k désignent les coefficients de la relation entre la compliance série et la tension en valeurs absolues et non pas en valeurs normalisées. Sur la figure 10, on voit qu'un étirement rapide, aussi bien qu'un relâchement rapide sont suivis par des réarrangements qui se traduisent par une stabilisation progressive de la tension. Durant ces phases de réarrangement, la composante contractile s'allonge ou se raccourcit, bien que la longueur du muscle soit stable. Au cours de ces deux phases, on mesure toutes les 7 ms, les valeurs instantanées de la tension F et on calcule les valeurs instantanées de $\frac{dF}{dt}$. En appliquant l'équation que nous venons d'établir, on calcule les valeurs instantanées de la vitesse de la composante contractile. Ces valeurs sont examinées en fonction du temps. Puis, à partir des couples de valeurs force-vitesse dont on dispose, on trace les relations force-vitesse.

4.1 - Evolution de la vitesse de la composante contractile

Sur la figure 36 est représenté le décours de la vitesse de la composante contractile, consécutivement à une variation de longueur de 0.7 mm, sur une préparation. Au cours d'un étirement rapide du muscle, la vitesse évolue en deux phases : une phase de croissance très rapide, la vitesse d'allongement de la composante contractile atteint une valeur de 5.3 mm/s. Cette première phase est suivie par une phase de décroissance de la vitesse, d'abord rapide, puis plus lente : 300 ms après le début de l'étirement, la vitesse est de l'ordre de 0.5 mm/s ; elle est égale à 0.35 mm/s après 320 ms. On retrouve ces deux phases, croissance rapide puis décroissance, lors d'un relâchement rapide. Néanmoins, la vitesse de raccourcissement de la composante contractile atteint dans ce cas, une valeur supérieure à celle atteinte au cours

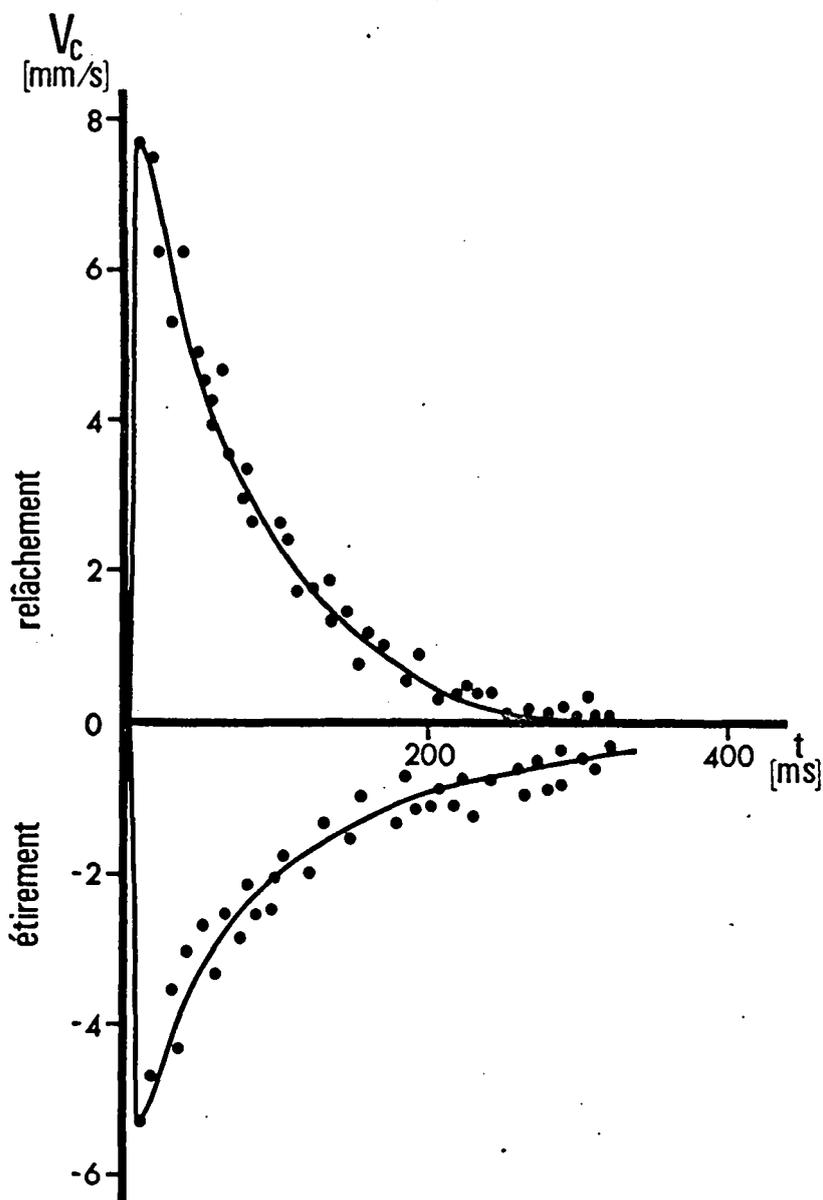


Figure 36

Evolution de la vitesse d'allongement et de raccourcissement de la composante contractile (V_c) au cours du temps (t), après étirement et relâchement rapides du muscle.

Longueur de référence du muscle : $l_0 = 36.5$ mm ; longueur du muscle au cours de l'expérience : $l = 1.15 l_0$.

d'un étirement ; à la fin de la première phase, cette vitesse est de l'ordre de 7.8 mm/s. De plus, au cours de la phase de décroissance de la vitesse, celle-ci s'annule plus rapidement que la vitesse d'allongement ; après 300 ms, la vitesse de raccourcissement s'est annulée. Cette constatation fait supposer que les réarrangements après un étirement rapide du muscle sont plus lents que lors d'un relâchement rapide.

4.2 - Relation force-vitesse de la composante contractile

Pour chaque valeur de vitesse de la composante contractile, au cours des réarrangements, on dispose de valeurs de tension musculaire. A partir de ces couples de valeurs, on trace les relations force-vitesse, d'allongement et de raccourcissement de la composante contractile (*Figure 37*). Ces relations force-vitesse instantanées sont à rapprocher

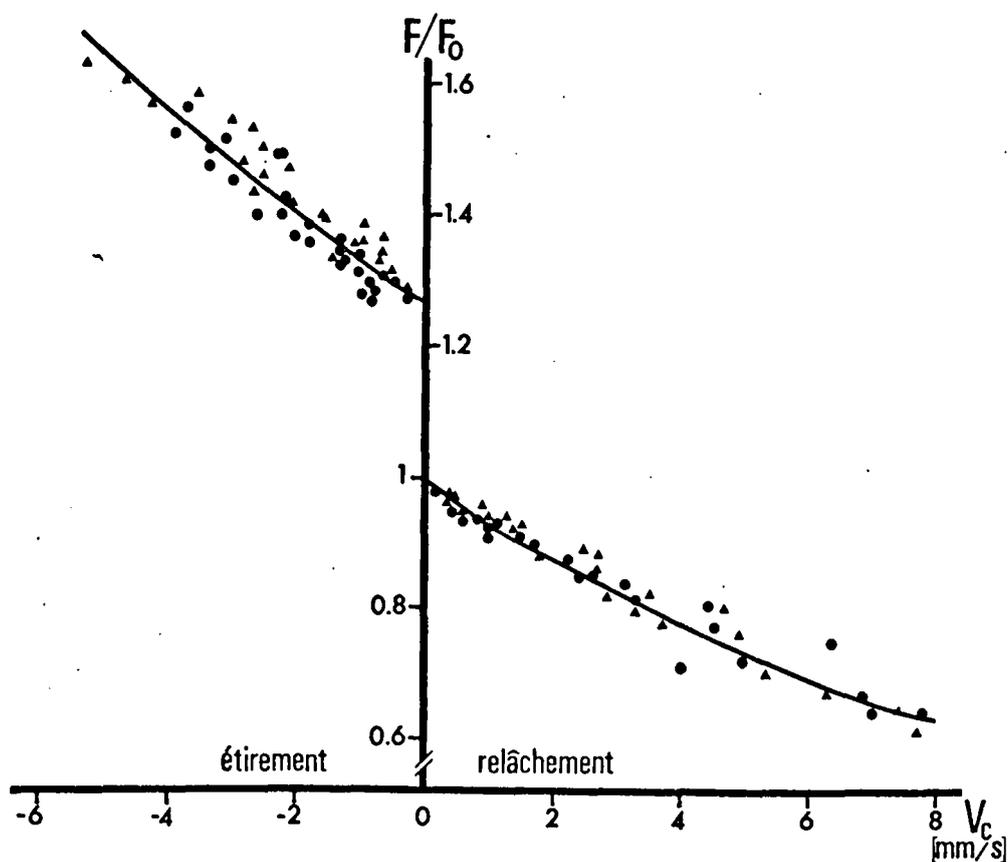


Figure 37

Relation force-vitesse instantanée de la composante contractile.

*Variations de longueur imposées au muscle : $\Delta l = 0.7$ mm (●)
 $\Delta l = 0.8$ mm (▲).*

Longueur de référence du muscle : $l_0 = 36.5$ mm ; longueur du muscle au cours de l'expérience : $l = 1.15 l_0$.

de celles obtenues par HILL, A.V. (1970) (*Figure 38, cercles noirs*) sur le muscle isolé et PERTUZON (1972) sur le muscle humain in situ. Dans ces deux cas, le calcul de la vitesse de la composante contractile a été effectué durant les réarrangements, pendant la phase de croissance de la tension, au début de la contraction isométrique. On remarque sur la figure 38 que la relation entre les valeurs instantanées de la tension et de la vitesse de raccourcissement de la composante contractile, au début de la contraction isométrique, ne se superpose pas à la relation

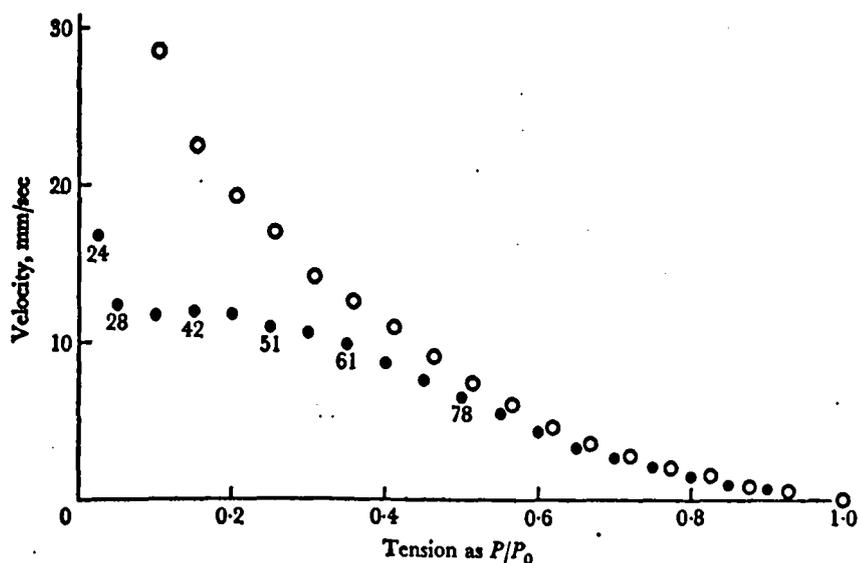


Figure 38

Relation entre les valeurs instantanées de la tension (P) exprimée en fonction de P_0 et de la vitesse de raccourcissement de la composante contractile (mm/sec) au début de la contraction isométrique du muscle isolé (●) et relation force-vitesse de ce muscle (○).

(d'après HILL, A.V., 1970)

force-vitesse obtenue dans des conditions isotoniques, pour des faibles niveaux de tension. Cependant, pour des tensions supérieures à $0.6 F_0$, les deux relations sont très proches et confondues. Dans ces conditions,

il paraît justifié de tracer les relations force-vitesse instantanées au cours des réarrangements consécutifs à des étirements et relâchements rapides du muscle, à condition de se limiter à des tensions supérieures à $0.6 F_0$.

Au cours du relâchement du muscle, la relation entre la vitesse de raccourcissement de la composante contractile et la tension est une relation curvilinéaire. On peut dire, bien que l'on ne couvre qu'une partie de la relation, que celle-ci présente une allure comparable à celles des relations force-vitesse classiques.

Lors d'un étirement du muscle où les tensions sont supérieures à F_0 , on peut noter que lorsque la vitesse augmente, les tensions augmentent également.

Ces relations, tracées au cours d'étirements et de relâchements du muscle à partir du plateau tétanique sont comparables à celles obtenues par AUBERT (1956) sur une même préparation, mais dans des conditions isotoniques. Cet auteur décrit ces relations force-vitesse par l'équation $P = P_0 e^{-v/B} + F$ où P_0 est la tension tétanique maximale, V la vitesse, B une constante et F une force de frottement constante. Nous observons le même décalage des courbes sur l'axe des ordonnées, en un point qu'AUBERT (1956) nomme le point de transition isométrique. Ce décalage avait déjà été signalé par KATZ (1939). Il est de l'ordre de $0.125 P_0$ pour AUBERT (1956) et correspond à une valeur égale à $2 F$ (F étant la force de frottement constante) ; dans les relations que nous avons tracées, les deux courbes sont décalées d'environ $0.25 P_0$, ce qui correspond à l'excès de tension isométrique correspondant à l'étirement imposé au muscle.

Le fait que l'on retrouve des relations force-vitesse instantanées, calculées à partir des valeurs de compliance-série, comparables à celles relevées dans la littérature, semblerait montrer que la relation entre

la compliance série et la tension que nous avons déterminée présente un caractère de généralité suffisant pour permettre la description du comportement de la composante contractile. Par conséquent, cela semblerait montrer également que la relation entre la compliance série et la tension, déterminée sur un ensemble de contractions en régime stable, soit en fait une propriété instantanée de la composante élastique série.

RESUME - CONCLUSION

L'objet de ce présent travail était d'étudier la relation entre la compliance du muscle et la tension développée. On a considéré le muscle comme formé de trois éléments : un élément contractile en série avec un élément élastique, éléments auxquels s'ajoute un élément élastique disposé en parallèle. De plus, on s'est basé sur l'hypothèse que la composante élastique série est non amortie ou présente un amortissement négligeable. Nous nous sommes donc limité à une étude des propriétés élastiques du muscle, et la compliance a été calculée par le rapport entre la variation de longueur imposée au muscle et la variation de tension qui en résulte ($C = \frac{\Delta l}{\Delta F}$).

On distingue dans le muscle strié squelettique la compliance de la composante élastique parallèle et la compliance du muscle en contraction. La compliance de l'élément élastique série du muscle (C_s) est calculée à partir de la compliance du muscle en contraction (C_c) et de la compliance de la composante élastique parallèle (C_p) déterminée sur le muscle au repos : $\frac{1}{C_s} = \frac{1}{C_c} - \frac{1}{C_p}$.

La compliance de la composante élastique parallèle varie avec la longueur du muscle et donc avec la tension de repos. Plus la tension de repos augmente, plus la compliance du muscle au repos diminue ; ceci signifie que le muscle au repos s'oppose de plus en plus à la déformation passive, donc devient plus raide.

Il apparaît, de plus, que la compliance du muscle au repos est toujours supérieure à celle du muscle en contraction. Au cours de la contraction, la compliance est modifiée par l'intervention d'une élasticité série.

De l'analyse des résultats, il apparaît que la compliance série du muscle n'est pas constante, mais qu'elle est fonction de la tension contractile développée par le muscle. En étudiant différents facteurs ayant une influence sur cette tension, quelles que soient les conditions de la contraction, il apparaît qu'une même équation décrit la relation entre la compliance série du muscle et la tension tétanique isométrique développée. La compliance est d'autant plus élevée que la tension tétanique est plus faible, la variation étant plus forte aux faibles valeurs de la tension ; elle tend vers une valeur stable lorsque la tension tend vers la tension isométrique maximale à 0°C. Au regard des différents facteurs qui font varier cette tension, on peut postuler qu'il existe une relation entre la compliance série et le nombre de ponts entre l'actine et la myosine.

L'hypothèse de départ était de considérer la composante élastique série comme une composante élastique non amortie ou présentant un amortissement négligeable. Or, les comparaisons entre les valeurs de compliance série mesurées en étirement et en relâchement montrent qu'il serait justifié de reposer, au cours d'études ultérieures, le problème en termes de visco-élasticité.

Enfin, connaissant les caractéristiques de la composante élastique série, on en déduit le comportement de la composante contractile, ce qui permet de tracer les relations force-vitesse d'allongement et de raccourcissement de la composante contractile, en valeurs instantanées. Du fait que ces relations présentent des caractéristiques identiques aux relations force-vitesse classiques, il en résulte que l'on peut supposer que la relation établie entre la compliance série du muscle et la tension tétanique isométrique est applicable au muscle même dans des conditions de régime transitoire, tout au moins quand les niveaux de tension sont suffisamment élevés (au-delà de $0.6 F_0$). Ceci amène à dégager deux points particuliers qu'il conviendra d'étudier.

Dans un premier temps, on examinera si la relation entre la compliance série et la tension est applicable en valeurs instantanées, pour de faibles niveaux de tension, c'est-à-dire en appliquant des relâchements d'amplitude plus importante au cours des paliers tétaniques. Puis, dans un second temps, il s'agira de réaliser une étude détaillée des propriétés de la composante contractile.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBOTT, B.C. and AUBERT, X. (1952) - The force exerted by active striated muscle during and after change of length.
J. Physiol., London, 117, 77-86.
- ABBOTT, B.C. and MOMMAERTS, W.H. (1959) - A study of inotropic mechanisms in the papillary muscle preparation.
J. Gen. Physiol., 42, 533-550.
- ADRIAN, R.H., CHANDLER, W.K. and HODGKIN, A.L. (1970) - Voltage clamp experiments in striated muscle fibers.
J. Physiol., London, 208, 607- 664.
- AKAZAWA, K., FUJII, K. and KASAI, T. (1969) - Analysis of muscular contraction mechanism by visco-elastic model.
Technology reports of the Osaka University, 19, 902, 577-595.
- AKAZAWA, K., FUJII, K., KASAI, T. and MASHIMA, H. (1970) - Dynamic properties of viscous and contractile components of muscular contraction mechanism.
Jap. J. Med. Election. Biol. Eng., 8, 3, 212-219.
- ALEXANDER, R.S. (1959) - Immediate effects of stretch on muscle contractility.
Am. J. Physiol., 196, 807-810.
- ALEXANDER, R.S. and JOHNSON, P.D. (1965) - Muscle stretch and theories of contraction.
Am. J. Physiol., 208, 412-416.
- ALJURE, E.F. and BORRERO, L.M. (1968) - The influence of muscle length on the development of fatigue in toad sartorius.
J. Physiol., London, 199, 241-252.
- APRIL, E., BRANDT, P., REUBEN, J. and GRUNDFEST, H. (1968) - Effect of ionic strength on muscle contraction.
Nature, 220, 182.
- ARMSTRONG, C.M., HUXLEY, A.F. and JULIAN, F.J. (1966) - Oscillatory responses in frog skeletal muscle fibres.
J. Physiol., London, 186, 26-27P.
- ASMUSSEN, E., BONDE-PETERSEN, F. and JØRGENSEN, K. (1976) - Mechano-elastic properties of human muscles at different temperatures.
Acta physiol. Scand., 96, 83-93.
- AUBERT, X. (1956) - Le couplage énergétique de la contraction musculaire.
Arscia Ed., Brussels, 1 vol., 320 p.
- AUBERT, X., ROQUET, M.L. and Van Der ELST, S. (1951) - The tension-length diagram of the frog's sartorius muscle.
Arch. int. Physiol., 59, 239-241.
- BAHLER, A.S. (1967) - Series elastic component of mammalian skeletal muscle.
Amer. J. Physiol., 213, 1560-1564.
- BAHLER, A.S. (1968) - Modeling of mammalian skeletal muscle.
IEEE Trans. Bio-Med. Eng., 15, 249-257.
- BAHLER, A.S., FALES, J.T. and ZIERLER, K.L. (1967) - The active state of mammalian skeletal muscle.
J. Gen. Physiol., 50, 2239-2253.

- BAHLER, A.S., FALES, J.T. and ZIERLER, K.L. (1968) - The dynamic properties of mammalian skeletal muscle.
J. Gen. Physiol., 51, 369-384.
- BANUS, H.G. and ZETLIN, A. (1938) - The relation of isometric tension to lengths in skeletal muscle.
J. Cell. Comp. Physiol., 12, 403-420.
- BENDALL, J.R. (1969) - Muscles, molecules and movement.
Heinemann Educational Books, London, 1 vol., 219 p.
- BLANGE, T., KAREMAKER, J.M. and KRAMER, A.E. (1972 a) - Elasticity as an expression of cross-bridge activity in rat muscle.
Pflügers Arch., 336, 277-288.
- BLANGE, T., KAREMAKER, J.M. and KRAMER, A.E. (1972 b) - Tension transients after quick-release in rat and frog skeletal muscles.
Nature, 237, 281-282.
- BLIX, M. (1893) - Die Länge und die Spannung des Muskels.
Skand. Arch. Physiol., 4, 399-409.
- BRESSLER, B.H. and CLINCH, N.F. (1974) - The compliance of contracting skeletal muscle.
J. Physiol., London, 237, 477-493.
- BRESSLER, B.H. and CLINCH, N.F. (1975) - Cross-bridges as the major source of compliance in contracting skeletal muscle.
Nature, 256, 221-222.
- BUCHTHAL, F. (1942) - The mechanical properties of the single striated muscle fibre at rest and during contraction, and their structural interpretation.
Dan. Biol. Med., 17, 1-140.
- BUCHTHAL, F. and KAISER, E. (1951) - The rheology of the cross striated muscle fibre.
Dan. Biol. Med., 21, 1-318.
- BUCHTHAL, F. and ROSENFALCK, P. (1957) - Elastic properties of striated muscle.
In: "Tissue elasticity", J.W. REWINGTON Ed., 1 vol., 73-97.
- CARLSON, F.D. (1957) - Kinematic studies on mechanical properties of muscle.
In: "Tissue elasticity", J.W. REWINGTON Ed., 1 vol., 55-72.
- CASELLA, C. (1950) - Tensile force in total striated muscle, isolated fibre and sarcolemma.
Acta physiol. Scand., 21, 380-401.
- CAVAGNA, G.A. (1970) - The series elastic component of frog gastrocnemius.
J. Physiol., London, 206, 257-262.
- CHIARANDINI, D.J. and STEFANI, E. (1973) - Effects of manganese on the electrical and mechanical properties of frog skeletal muscle fibres.
J. Physiol., London, 232, 129-147.
- CIVAN, M.M. and PODOLSKY, R.J. (1966) - Contraction kinetics of striated muscle fibres following quick changes in load.
J. Physiol., London, 184, 511-534.
- CLINCH, N.F. and BRESSLER, B.H. (1972) - An investigation of the two components model for skeletal muscle contraction.
Biophysical Soc. Abstr., 12, 76 a.
- CLOSE, R.I. (1964) - Dynamic properties of fast and slow skeletal muscles of the rat during development.
J. Physiol., London, 173, 74-95.
- CLOSE, R.I. (1972) - Dynamic properties of mammalian skeletal muscles.
Physiol. Rev., 52, 129-197.
- CLOSE, R.I. and HOH, J.F.Y. (1968) - Influence of temperature on isometric contraction of rat skeletal muscle.
Nature, 217, 1179-1180.

- CULLINGHAM, P.J., LIND, A.R. and MORTON, R.J. (1960) - The maximal isometric tetanic tension developed by mammalian muscle in situ, at different temperatures.
Quart. J. Exptl. Physiol., 45, 142-157.
- DAVIES, R.E. (1963) - A molecular theory of muscle contraction : calcium dependant contractions with hydrogen-bond formation plus ATP-dependant extensions of part of the myosin-actin cross-bridges.
Nature, 199, 1068-1074.
- DELEZE, J.B. (1961) - The mechanical properties of the semitendinosus muscle at lengths greater than its length in the body.
J. Physiol., London, 158, 154-164.
- DOUDOUPOULOS, A.N. and CHATFIELD, P.O. (1959) - Effects of temperature on function of mammalian (rat) muscle.
Am. J. Physiol., 196, 1197-1199.
- EBERSTEIN, A. and SANDOW, A. (1961) - Fatigue in phasic and tonic fibres of frog muscles.
Science, 134, 383-384.
- EBERSTEIN, A. and SANDOW, A. (1963) - Fatigue mechanisms in muscle fibres.
In : "The effect of use and disuse on neuromuscular functions", E. GUTMAN Ed., Publ. House Czechoslovak Acad. Sci., Prague, 515-526.
- EDMAN, K.A.P. (1966) - The relation between sarcomere length and active tension in isolated semi-tendinous fibres of the frog.
J. Physiol., London, 183, 407-417.
- EDMAN, K.A.P. (1976) - Depression of mechanical activity induced by active shortening in frog skeletal muscle fibres.
Acta Phys. Scand., 98, 384-386.
- EDMAN, K.A.P. and ANDERSON, K.E. (1968) - The variation in active tension with sarcomere length in vertebrate skeletal muscle and its relation to fibre width.
Experientia, 24, 134-136.
- EDMAN, K.A.P., ELZINGA, G. and NOBLE, M.I. (1976) - Force enhancement induced by stretch of contracting single isolated muscle fibres of the frog.
J. Physiol., London, 258, 95-96P.
- ERNST, E. (1963) - Biophysics of the striated muscle.
Hungarian Acad. Sci. Ed., Budapest, 1 vol., 398 p.
- FENN, W.O. and MARSH, B.S. (1935) - Muscular force at different speeds of shortening.
J. Physiol., London, 85, 277-297.
- FIELDS, A.W. and FABER, J.J. (1970) - Biophysical analysis of the mechanical properties of the sarcolemma.
Can. J. Physiol. Pharmacol., 48; 394.
- FITTS, R.H. and HOLLOSZY, J.O. (1976) - Lactate and contractile force in frog muscle during development of fatigue and recovery.
Am. J. Physiol., 231, 430-433.
- FLITNEY, F.W. and HIRST, D.G. (1974 a) - Short-range elastic properties of contracting frog's muscle.
J. Physiol., London, 239, 119-121P.
- FLITNEY, F.W. and HIRST, D.G. (1974 b) - Rapid "give" of sarcomeres and tension changes during servo-controlled stretches applied to contracting frog's muscle.
J. Physiol., London, 246, 68-69P.
- FOWLER, W.S. and CROWE, A. (1976) - Effect of temperature on resistance to stretch of tortoise muscle.
Am. J. Physiol., 231, 1349-1356.
- GALEY, F.R. (1969) - Elastic properties of fixed and fresh muscle.
J. Ultrastructure Res., 26, 424-441.

- GASSER, H. and HILL, A.V. (1924) - The dynamics of muscular contraction.
Proc. Roy. Soc. B, 96, 398-437.
- GLANTZ, S.A. (1974) - A constitutive equation for the passive properties of muscle.
J. Biomechanics, 7, 137-145.
- GORDON, A.H. and GODT, R.E. (1970) - Some effects of hypertonic solutions on contraction and excitation contraction coupling in frog skeletal muscle.
J. Gen. Physiol., 55, 254-275.
- GORDON, A.H., HUXLEY, A.F. and JULIAN, F.J. (1964) - The length-tension diagram of single vertebrate striated muscle fibre.
J. Physiol., London, 171, 28P.
- GORDON, A.H., HUXLEY, A.F. and JULIAN, F.J. (1966) - The variation in isometric tension with sarcomere length in vertebrate muscles fibres.
J. Physiol., London, 184, 170-192.
- GOUBEL, F. (1970) - Etude et signification entre l'activité électromyographique intégrée et diverses grandeurs biomécaniques en contraction anisométrique.
Thèse 3e Cycle, Univ. LILLE I, 1 vol., 114 p.
- GOUBEL, F. (1974) - Les propriétés mécaniques du muscle au cours du mouvement sous-maximal.
Thèse Doctorat d'Etat, Univ. LILLE I, 1 vol., 217 p.
- GOUBEL, F. (1976) - Evaluation de la compliance du sartorius de grenouille au cours de la contraction isométrique.
J. Physiol., Paris, 72, 1, 8A.
- GOUBEL, F. (1978) - Muscular compliance during isometric contraction.
J. Physiol., Paris, 74, (à paraître).
- GOUBEL, F. et PERTUZON, E. (1973) - Evaluation de l'élasticité du muscle in situ par une méthode de quick-release.
Arch. int. Physiol. Bioch., 81, 697-707.
- GRABOWSKI, W., LOBSIGER, E.A. and LUTTGAW, H.C. (1972) - The effect of repetitive stimulation at low frequencies upon the electrical and mechanical activity of single muscle fibres.
Pflügers Arch., 334, 222-239.
- GRIMM, A.F. and WHITEHORN, W.V. (1966) - Characteristics of resting tension of myocardium and localization of its elements.
Am. J. Physiol., 210, 1362-1368.
- HAINAUT, K. (1971) - Introduction à la biomécanique.
Presses Universitaires de Bruxelles Ed., 1 vol., 247 p.
- HAJDU, S. (1951 a) - Behaviour of frog and rat muscle at higher temperatures.
Enzymol., 14, 187-193.
- HAJDU, S. (1951 b) - Observations on the temperature dependance of the tension developed by the frog muscle.
Arch. int. Physiol., 59, 58-61.
- HAJDU, S. and O'SULLIVAN, R.B. (1951) - The ΔF slope of frog muscle.
Enzymol., 14, 182-186.
- HALPERN, W. and MOSS, R.L. (1976) - Elastic modulus and stress relationships in stretched and shortened frog sartorii.
Am. J. Physiol., 230, 205-210.
- HANSON, J. and HUXLEY, H.E. (1955) - The structural basis of contraction in striated muscle.
Symp. Soc. Exp. Biol., 9, 228-264.
- HANSON, J. and LOWY, J. (1960) - Structure and function of the contractile apparatus in the muscles of invertebrate animals.
In: "Structure and function of muscle", BOURNE Ed., Vol.I, 265-335.
- HARDIE, J. (1976) - The tension-length relationships of an insect (*Calliphora erythrocephala*) supercontracting muscle.
Experientia, 32, 714-717.

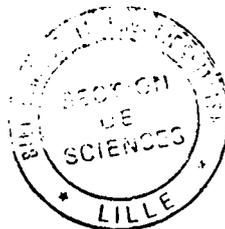
- HAUGEN, P. and STEN-KNUDSEN, O. (1976) - On the attachment of cross-bridges in resting isolated frog striated muscle fibres.
Acta physiol. Scand., 96, 18A.
- HILL, A.V. (1922) - The mechanism of muscular contraction.
Physiol. Rev., 2, 310-341.
- HILL, A.V. (1938) - The heat of shortening and the dynamic constants of muscle.
Proc. Roy. Soc. B, 126, 136-195.
- HILL, A.V. (1949) - The abrupt transition from rest to activity in muscle.
Proc. Roy. Soc. B, 136, 399-419.
- HILL, A.V. (1950) - The series elastic component of muscle.
Proc. Roy. Soc. B, 137, 273-280.
- HILL, A.V. (1951) - The influence of temperature on the tension developed in an isometric twitch.
Proc. Roy. Soc. B, 139, 349-354.
- HILL, A.V. (1952) - A discussion on the thermodynamics of elasticity in biological tissues : the thermodynamics of elasticity in resting striated muscle.
Proc. Roy. Soc. B, 139, 464-497.
- HILL, A.V. (1953) - The mechanism of active muscle.
Proc. Roy. Soc. B, 141, 104-117.
- HILL, A.V. (1970) - First and last experiments in muscle mechanics.
1st Ed., Cambridge University Press, 1 vol., 141 p.
- HILL, D.K. (1940) - The time course of the oxygen consumption of stimulated frog's muscle.
J. Physiol., London, 98, 207-227.
- HILL, D.K. (1968) - Tension due to interaction between the sliding filaments in resting striated muscle. The effect of stimulation.
J. Physiol., London, 192, 637-683.
- HILL, D.K. (1970) - The effect of temperature on the resting tension of frog's muscle in hypertonic solutions.
J. Physiol., London, 208, 741-756.
- HILL, D.K. (1972) - Resting tension and the form of the twitch of rat skeletal muscle at low temperature.
J. Physiol., London, 221, 161-171.
- HILL, L. (1977) - A-band length, striation spacing and tension change on stretch of active muscle.
J. Physiol., London, 266, 677-687.
- HODGKIN, A.L. and HOROWICZ, P. (1957) - The differential action of hypertonic solutions on the twitch and action potential of a muscle fibre.
J. Physiol., London, 136, 17-18P.
- HOMSHER, E., BRIGGS, F.N. and WISE, R.H. (1974) - Effects of hypertonicity on resting and contracting frog skeletal muscles.
Am. J. Physiol., 226, 855-863.
- HOWARTH, J.V. (1958) - The behaviour of frog muscle in hypertonic solutions.
J. Physiol., London, 144, 167-175.
- HUXLEY, A.F. (1957) - Muscle structure and theories of contraction.
Prog. Biophys. Chem., 7, 255-318.
- HUXLEY, A.F. (1974) - Review lecture : muscular contraction.
J. Physiol., London, 243, 1-45.
- HUXLEY, A.F. and SIMMONS, R.M. (1970) - A quick phase in the series elastic component of striated muscle, demonstrated in isolated muscle fibres from the frog.
J. Physiol., London, 208, 52P.

- HUXLEY, A.F. and SIMMONS, R.M. (1971 a) - Proposed mechanism of force generation in striated muscle.
Nature, 233, 533-538.
- HUXLEY, A.F. and SIMMONS, R.M. (1971 b) - Mechanical properties of the cross-bridges of frog striated muscle.
J. Physiol., London, 218, 59-60P.
- HUXLEY, A.F. and SIMMONS, R.M. (1972) - Mechanical transients and the origin of muscular force.
Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 37, 669-680.
- ISAACSON, A. (1969) - Caffeine induced contractures and related calcium movements of muscle in hypertonic media.
Experientia, 25, 1260.
- JEWELL, B.R. and WILKIE, D.R. (1958) - An analysis of the mechanical components in frog's striated muscle.
J. Physiol., London, 143, 515-540.
- JOYCE, G.C. and RACK, P.M.H. (1969) - Isotonic lengthening and shortening movements of cat soleus muscle.
J. Physiol., London, 204, 475-491.
- JOYCE, G.C., RACK, P.M.H. and WESTBURY, D.R. (1969) - The mechanical properties of cat soleus muscle during controlled lengthening and shortening movements.
J. Physiol., London, 204, 461-474.
- JULIAN, F.J. and SOLLINS, M.R. (1975) - Variation of muscle stiffness with force at increasing speeds of shortening.
J. Gen. Physiol., 66, 287-302.
- KATZ, B. (1939) - The relation between force and speed in muscular contraction.
J. Physiol., London, 96, 45-64.
- KELLEY, E. and FRY, W. (1958) - Isometric twitch tension of frog skeletal muscle as a function of temperature.
Science, 128, 200-202.
- LANNERGREN, J. (1971) - The effect of low-level activation on the mechanical properties of isolated frog muscle fibers.
J. Gen. Physiol., 58, 145-162.
- LANNERGREN, J. and NOTH, J. (1973) - Tension in isolated frog muscle fibers induced by hypertonic solutions.
J. Gen. Physiol., 61, 158-175.
- LENSEL, G. (1973) - Etude et réalisation d'un myographe.
Diplôme d'Etudes Approfondies, Univ. LILLE I, 1 vol., 36 p.
- LEVIN, A. and WYMAN, J. (1927) - The viscous elastic properties of muscle.
Proc. Roy. Soc. B, 218-243.
- MAC CROREY, H.L., GALE, H.H. and ALPERT, N.R. (1966) - Mechanical properties of cat tenuissimus muscle.
Am. J. Physiol., 210, 114-120.
- MAC PHERSON, L. and WILKIE, D.R. (1954) - The duration of the active state in a muscle twitch.
J. Physiol., London, 124, 292-299.
- MARECHAL, G. et AUBERT, X. (1958) - Composantes multiples de la fatigue du muscle isolé révélées par l'analyse mécanique et thermique de la contraction.
J. Physiol., Paris, 50, 404-406.
- MARECHAL, G. et AUBERT, X. (1959) - Analyse de la contraction isométrique du muscle isolé strié dans différents types d'épreuves de fatigue.
J. Physiol., Paris, 51, 527.
- MASHIMA, H. and KUSHIMA, H. (1971) - Determination of the active state by the graphical, experimental and instantaneous methods in the frog ventricle.
Jap. Heart J., 12, 5, 545-561.



- MASHIMA, H., MATSUMURA, H. and NAKAYAMA, Y. (1962) - On the coupling relation between action potential and mechanical response during repetitive stimulation in frog sartorius muscle.
Jap. J. Physiol., 12, 324-336.
- MASHIMA, H., AKAZAWA, K., KUSHIMA, M. and FUJII, K. (1972) - The force load velocity relation and the viscous-like force in the frog skeletal muscle.
Jap. J. Physiol., 22, 103-120.
- NASSAR-GENTINA, V., PASSONNEAU, J.V., VERGARA, J.L. and RAPOPORT, S.I. (1976) - Relation of fatigue state in frog single muscle fibers to concentration of glycogen, phosphocreatine (PCr) and ATP.
Biophys. Soc. Abstr., 16, 206 a.
- PARMLEY, W.W. and SONNENBLICK, E.H. (1967) - Series elasticity of heart muscle : its relation to contractile element velocity and proposed muscle models.
Circulat. Res., 20, 112-123.
- PARMLEY, W.W., YEATMAN, L.A. and SONNENBLICK, E.H. (1970) - Differences between isotonic and isometric force-velocity relations in cardiac and skeletal muscle.
Am. J. Physiol., 219, 546-550.
- PERTUZON, E. (1972) - La contraction musculaire dans le mouvement volontaire maximal.
Thèse Doctorat d'Etat, Univ. LILLE I, 1 vol., 208 p.
- PHILPOTT, D.E. and SZENT-GYORGYI, A. (1953) - The series-elastic components in muscle.
Biochim. biophys. Acta, 12, 128-133.
- POLISSAR, H.J. (1952) - Physical chemistry of contractile process in muscle. II - Analysis of other mechano-chemical properties of muscle.
Amer. J. Physiol., 168, 782-792.
- PRINGLE, J.W. (1960) - Models of muscle.
In : "Symposia of the Society for Experimental Biology", BEAMENT, J. Ed., vol.XIV, Academic Press, N.Y., 41-68.
- RACK, P.M. and WESTBURY, D.R. (1969) - The effects of length and stimulus rate on tension in the isometric cat soleus muscle.
J. Physiol., London, 204, 443-460.
- RACK, P.M. and WESTBURY, D.R. (1974) - The short range stiffness of active mammalian muscle and its effect on mechanical properties.
J. Physiol., London, 240, 351-375.
- RAMSEY, R.W. and STREET, S.F. (1940) - The isometric length-tension diagram of isolated skeletal muscle fibers of the frog.
J. Cell. Comp. Physiol., 15, 11-34.
- RITCHIE, J.M. (1954) - The effect of nitrate of the active state of muscle.
J. Physiol., London, 126, 155-168.
- RITCHIE, J.M. and WILKIE, D.R. (1958) - The dynamics of muscular contraction.
J. Physiol., London, 143, 104-113.
- RÜEGG, R.E. (1971) - Mechanochemical energy coupling.
In : "Limiting factors of physical performance", Kevl Ed., Stuttgart, Georg Thieme Verlag.
- SANDOW, A. (1965) - Excitation-contraction coupling in skeletal muscle.
Pharmacol. Rev., 17, 265-320.
- SANDOW, A. and MAURIELLO, G.E. (1953) - Fusion frequency and kinetics of active state, in muscular tetanus.
Amer. Phys. Soc., 12, 123-124.
- SCHADLER, M., STEIGER, G. and RÜEGG, J.C. (1971) - Mechanical activation and isometric oscillation in inset fibrillar muscle.
Pflügers Arch., 330, 217-229.
- SCHOENBERG, M., WELLS, J.B. and PODOLSKY, R.J. (1974) - Muscle compliance and the longitudinal transmission of mechanical impulses.
J. Gen. Physiol., 64, 623-642.

- SERAYDARIAN, M.W., ABBOTT, B.C. and WILLIAMS, E.B. (1961) - Studies on the frog's sartorius at different stages of activity.
Biochem. biophys. Acta, 46, 355-363.
- SPANDLE, J.I. and SCHOTTELIUS, B.A. (1970) - Chemical basis of fatigue in isolated mouse soleus muscle.
Am. J. Physiol., 219, 1490-1495.
- SUGI, H. (1969) - The mode of tension development by stretch in active frog muscle fibres.
Proc. Jap. Acad., 45, 413-416.
- SUGI, H. (1972) - Tension changes during and after stretch in frog muscle fibres.
J. Physiol., London, 225, 237-253.
- TEMPLETON, G., ADCOCK, R., WILLERSON, J., NARDIZZI, L., WILDENTHAL, K. and MITCHELL, J. (1976) - Relationships between resting tension and mechanical properties of papillary muscle.
Am. J. Physiol., 231, 1679-1685.
- TIGYI, J. and SHIH-FANG, F. (1962) - The effect of hypertonic solution on the contraction, resting and action potential of the muscle fibre.
Acta Physiol. Acad. Sci. Hung., 22, 293-295.
- TRUONG, X.T. (1970) - Visco-elastic relaxation spectrum and wave propagation in skeletal muscle.
Physiologist, 13, 325.
- TRUONG, X.T., WALKER, S.M. and WALL, B.J. (1963) - The use of velocity of elastic waves in the determination of elastic constants in frog muscle.
Physiologist, 6, 289.
- TRUONG, X.T., WALL, B.J. and WALKER, S.M. (1964) - Effects of temperature on isometric contraction of rat muscle.
Am. J. Physiol., 207, 393-396.
- VARGA-MÁNYI, P. and TIGYI, J. (1962) - Separation of muscle excitation from contracture.
Acta Physiol. Acad. Sci. Hung., 22, 287-291.
- VERGARA, J.L. and RAPOPORT, S.I. (1974) - Fatigue in frog single muscle fibres.
Nature, 252, 727-728.
- VESSEREAU, A. (1960) - Méthodes statistiques en biologie et en agronomie.
In : BOEUF et VESSEREAU "Recherche et expérimentation en agriculture", 2e Edit., J.B. BAILLIERE et Fils Ed., Paris, 2, 539 p.
- WALKER, S.M. (1949) - Potentiation of twitch tension and prolongation of action potential induced by reduction of temperature in rat and frog muscle.
Am. J. Physiol., 157, 429-435.
- WALKER, S.M. (1951) - Similarity of the double response and of tetanus in frog and rat skeletal muscle at similar temperature.
Fed. Proc., 10, 142.
- WALKER, S.M. (1960) - The relation of stretch and of temperature to contraction of skeletal muscle.
Am. J. Phys. Med., 39, 191-215 (Part I)
234-258 (Part II).
- WALKER, S.M. (1976) - Lengthening contraction and interpretations of active state tension in the isometric twitch response of skeletal muscle.
Am. J. Phys. Med., 55, 192-204.
- WASHINGTON, M.A., ARRIGHI, M.F., STREET, S.F. and RAMSEY, R.W. (1955) - Q_{10} of the maximum tetanic tension developed by isolated muscle fibers of the frog.
Science, 121, 445-446.
- WELLS, J.R. (1965) - Comparison of mechanical properties between slow and fast muscles.
J. Physiol., London, 178, 252-269.
- WILKIE, D.R. (1950) - The relation between force and velocity in human muscle.
J. Physiol., London, 110, 249-280.



WILKIE, D.R. (1956 a) - The mechanical properties of muscle.
Brit. Med. Bull., 12, 3, 177-182.

WILKIE, D.R. (1956 b) - Measurements of the series elastic component at various times during a single muscle twitch.
J. Physiol., London, 134, 527-530.

WOLEGE, R.C. (1961) - The thermo elastic effect of change tension in active muscle.
J. Physiol., London, 155, 187-208.