50376
1980
152

N° d'ordre : 852

50376
1980
152

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

THÈSE

de DOCTORAT 3ème CYCLE

en

PHYSIOLOGIE NERVEUSE ET MUSCULAIRE

L'INTERACTION ELASTICITE-CONTRACTILITE DU MUSCLE HUMAIN IN SITU

BIBLIOTHÈQUE UNIVERSITAIRE
Section de SCIENCES
LILLE

Bernard VIGREUX

Soutenue le 17 novembre 1980

Jury :	MM. P. GUILBAULT	Président
	E. PERTUZON	Rapporteur
	F. GOUBEL	Examinateur
	S. METRAL	Examinateur

Travail réalisé au Laboratoire de Physiologie Neuromusculaire (L.A. C.N.R.S. N° 308)

Je tiens à remercier Monsieur le Professeur PERTUZON qui, après m'avoir accueilli dans son Laboratoire, m'a guidé et aidé à réaliser cette thèse.

Je remercie également Messieurs les Professeurs F. GOUBEL, P. GUILBAULT et S. METRAL d'avoir accepté de juger ce mémoire.

Enfin, je remercie tous ceux qui m'ont permis, à l'aide de leur musculature ou par leur apport technique ou scientifique, de mener à bien ce travail : F. BERNET, M. BOULANGE, B. et R. COISNE, J.C. CNOCKAERT, J. DENIMAL, Y. DODEY, M. LE BEC, G. LENSEL et M. VIGREUX.

SOMMAIRE

INTRODUCTION 1

A - LES PROPRIETES DU MUSCLE STRIE SQUELETTIQUE 2

1 - La relation force longueur 2
2 - L'état actif 4
3 - La relation compliance force 5
4 - La relation force vitesse 7

B - THEMES ET OBJECTIFS DE L'ETUDE 9

1 - But du travail 9
2 - Choix de la préparation et du mouvement 12

TECHNIQUES 14

A - LE DISPOSITIF EXPERIMENTAL 14

B - MESURE DES VARIABLES BIOMECANIQUES 16

C - TECHNIQUES ELECTROMYOGRAPHIQUES 17

D - METHODES DE CALCUL 18

1 - Calcul de la longueur du muscle 19
2 - Calcul de la force musculaire 20
3 - Calcul de la vitesse 20

E - MESURES ANTHROPOMETRIQUES 20

LA COMPLIANCE SERIE DU MUSCLE 22

A - PROTOCOLES 22

1 - Quick-release en plateau de force 23
2 - Quick-release en montée de force 23
3 - Quick-release avec fatigue 24

B - ENREGISTREMENTS ET DEPOUILLEMENTS 24

1 - Mesure en plateau de force 24
2 - Mesure en montée de force 26
3 - Mesure avec fatigue 27

C - RESULTATS 27

1 - La relation compliance-force en plateau de force 27
2 - La relation compliance-force en montée de force 29
3 - La relation compliance-force avec fatigue 29
4 - Les relations compliance-force 29

LA COMPOSANTE CONTRACTILE DU MUSCLE 34

A - PROTOCOLES 34

1 - La contraction anisométrique 34
2 - La contraction isométrique 35
3 - La contraction isométrique avec force initiale 35

B - ENREGISTREMENTS ET DEPOUILLEMENTS 36

1 - La contraction anisométrique 36
2 - La contraction isométrique 38
3 - La contraction isométrique avec force initiale 40

C - RESULTATS 41

1 - La force musculaire 41

a) La montée de force en contraction anisométrique 41
b) La montée de force en contraction isométrique 44
c) La montée de force en contraction isométrique avec force initiale 46

2 - La vitesse de raccourcissement de la composante contractile 49

a) La vitesse de raccourcissement en contraction anisométrique 49
b) La vitesse de raccourcissement en contraction isométrique 50
c) La vitesse de raccourcissement en contraction isométrique avec force initiale 50
d) Les vitesses de raccourcissement de la composante contractile 53

3 - Les relations force vitesse 54

a) La contraction anisométrique 54
b) La contraction isométrique 57
c) La contraction isométrique avec force initiale 60
d) Les relations force vitesse 60

DISCUSSION 64

A - LA RELATION FORCE VITESSE 64

B - LE DEVELOPPEMENT DE L'ACTIVITE DU MUSCLE 67

1 - Le recrutement 68
2 - Le développement de l'état actif 70

C - LA COMPOSANTE ELASTIQUE SERIE 71

1 - La relation compliance force 71
2 - Modèle d'équation 73

D - INFLUENCE DE LA LONGUEUR 77

E - INFLUENCE DE LA TENSION INITIALE 78

RESUME CONCLUSION 80

BIBLIOGRAPHIE 81

INTRODUCTION

Le muscle strié squelettique a pour propriété de se contracter. L'étude du mécanisme de sa contraction implique la conception d'un modèle. Ce modèle est proposé à partir des propriétés mécaniques qui seront définies dans ce chapitre.GASSER et HILL (1924), LEVIN et WYMAN (1927) proposent un modèle visco-élastique constitué d'une composante élastique amortie et d'une composante élastique non amortie placées en série. A la suite des travaux de FENN et MARSH (1935), HILL (1938) propose un modèle à deux composantes placées en série, ce sont une composante élastique pure et une composante contractile. HILL (1951) modifie son modèle et y ajoute une composante élastique située en parallèle, ce schéma est repris par AUBERT (1956), et JEWELL et WILKIE (1958). Cette composante élastique parallèle est placée soit parallèlement à l'ensemble constitué de la composante élastique série et de la composante contractile, soit parallèlement à la composante contractile seule (*Figure 1*).

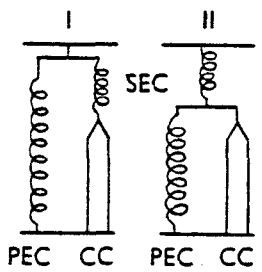


Figure 1

Les trois composantes musculaires :

CC : composante contractile - CC
PEC : composante élastique parallèle = CEP
SEC : composante élastique série = CES

(d'après JEWELL et WILKIE, 1958)

Ces modèles visent à décrire les mécanismes de fonctionnement du muscle, le muscle étant constitué d'un ensemble de fibres dont l'élément unitaire est le sarcomère. Un modèle qui permet de décrire la contraction musculaire à ce niveau a été proposé (HUXLEY, 1957 ; HUXLEY et SIMMONS, 1971 ; PODOLSKY et coll., 1969 ; DIJKSTRA et coll., 1973 ; BRESSLER et CLINCH, 1975). Ce modèle tient compte de la contraction au

niveau des ponts entre les filaments d'actine et de myosine responsables de la force développée, il est basé sur la théorie des filaments glissants (HUXLEY, 1957).

Enfin, le modèle à trois composantes est modifié par AKAZAWA et coll. (1969, 1970) et MASHIMA et KUSHIMA (1971), ils y ajoutent une composante visqueuse.

A - LES PROPRIETES DU MUSCLE STRIE SQUELETTIQUE

Quatre relations fondamentales décrivent les mécanismes de la contraction musculaire (WILKIE, 1956).

Ces relations sont :

- La relation force-longueur
- La courbe de l'état actif
- La relation compliance-force
- La relation force-vitesse

1) LA RELATION FORCE-LONGUEUR

Sur le muscle isolé, on constate que la force développée par un muscle varie avec sa longueur (RAMSEY et STREET, 1940 ; AUBERT et coll., 1951). La relation force longueur est établie au repos et en activité.

Sur l'Homme, la relation force-longueur n'est pas déterminée directement, elle est établie à partir d'une relation couple-angle. Cette dernière est décrite par une courbe à maximum (ELKINS et coll., 1951 ; PROVINS et SALTER, 1955 ; DOSS et KARPOVITCH, 1965 ; PERTUZON, 1972), que la flexion se fasse dans le plan vertical ou horizontal (BANKOV et JØRGENSEN, 1969 ; LIBERSON et coll., 1962). Cette courbe présente un maximum pour un angle de 90° . La relation a d'abord été étudiée sur les muscles d'amputés (UNIVERSITE de CALIFORNIE, 1947) et après les travaux

de WILKIE (1950), PERTUZON (1972) décrit l'allure sigmoïde de la relation force-longueur du biceps brachii pris en tant que muscle équivalent tant en activation maximale (*Figure 2*) que sous maximale (*Le concept du muscle équivalent est défini à la fin de ce chapitre*). PEROT (1979) montre sur le coude que l'allure de la relation est la même quelle que soit la position de la main.

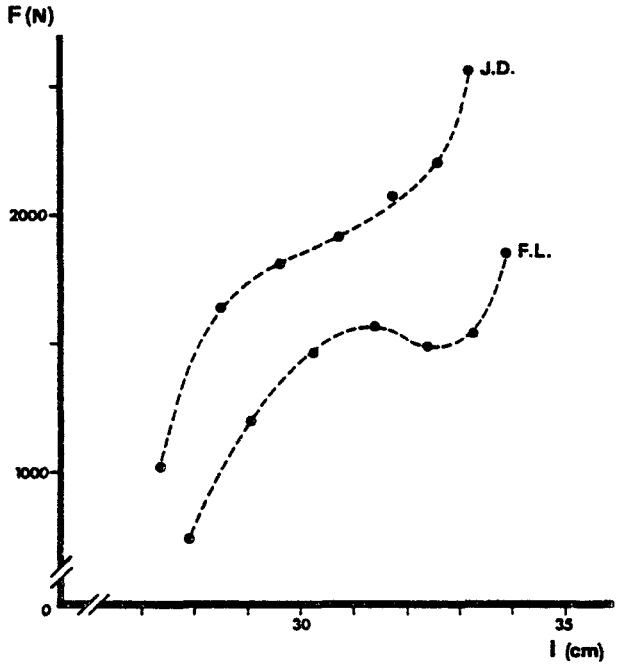


Figure 2

Relation force-longueur.

Relation entre la force isométrique du fléchisseur équivalent et sa longueur mesurées sur deux sujets (J.D. et F.L.).

F : force musculaire
l : longueur musculaire.

(d'après PERTUZON, 1972)

Il ressort que sur le muscle humain in situ ou sur le muscle isolé, la relation force-longueur est généralement d'allure sigmoïde, mais que celle-ci peut varier selon les espèces et selon les muscles

(TARDIEU et coll., 1970 ; PERTUZON, 1972 ; VAN HOECKE, 1980).

La relation force-longueur a été établie au niveau du sarcomère (HUXLEY, 1973) et se présente sous la forme d'une courbe à maximum.

2) *L'ETAT ACTIF*

L'état actif est défini par WILKIE (1956) : "L'intensité de l'état actif à chaque instant est définie comme étant la tension isométrique que la composante contractile peut développer (ou supporter) à cet instant".

Que ce soit dans la secousse (*Figure 3*) ou en contraction tétanique, l'état actif se développe très rapidement (GASSER et HILL, 1924 ; HILL, 1938) et se maintient en plateau tant que dure la stimulation. Le temps de croissance de l'état actif est d'environ 60 ms à 0° sur le muscle isolé de grenouille (JEWELL et WILKIE, 1958 ; HILL, 1970).

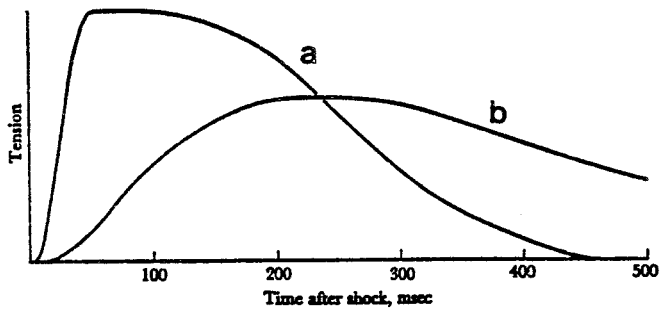


Figure 3

Relation état actif-temps au cours d'une secousse musculaire.

a) Courbe de développement de l'état actif
b) Courbe de développement de la force.

(d'après HILL, 1970)

Dans une contraction tétanique, la décroissance intervient 35 ms après l'arrêt de la stimulation (RITCHIE, 1954 ; RITCHIE et WILKIE, 1955).

3) *LA RELATION COMPLIANCE-FORCE*

La composante élastique du muscle n'est pas un élastique obéissant à la loi de HOOK, les propriétés de cette composante ont été étudiées et on notera plus particulièrement les revues bibliographiques de GOUBEL (1974) et LENSEL (1978 b).

Le coefficient de raideur d'un ressort est exprimé par le rapport d'une variation de force (ΔF) sur une variation de longueur (Δl). En biomécanique musculaire, le rapport inverse est fréquemment utilisé, c'est ainsi qu'est définie la compliance (K) ou extensibilité :

$$K = \frac{\Delta l}{\Delta F}$$

où l est la longueur du muscle et F sa force.

Il existe plusieurs méthodes de mesure de la compliance musculaire et plusieurs façons d'exprimer la relation qui lie la compliance à la force.

Des différents travaux, il ressort que la compliance de la composante élastique parallèle (CEP) est beaucoup plus élevée que celle de la composante élastique série (CES) (HILL, 1938 ; BUCHTHAL et ROSENFALCK, 1957 ; LENSEL, 1976). Durant la contraction, la composante élastique parallèle n'a que des effets négligeables par rapport à la composante élastique série pour les niveaux de force contractiles développées.

La technique de mesure de la compliance série (Cs) se fait à partir de quatre techniques différentes.

1 - La mesure de la compliance de la CES peut être faite par la détente de celle-ci pendant une contraction isométrique :

a) par réduction de la charge imposée (WILKIE, 1956 ; JEWELL et WILKIE, 1958 ; BAHLER, 1967 ; PARMLEY et SONNENBLICK, 1967 ;

GOUBEL et PERTUZON, 1973). C'est la technique de quick-release.

b) par réduction de la longueur (HILL, 1950 ; HUXLEY et SIMMONS, 1970 ; BLANGE et coll., 1972 a). C'est la technique de controlled-release.

c) par des étirements brefs sur le muscle en contraction tétanique (GASSER et HILL, 1924 ; JOYCE et coll., 1969 ; SUGI, 1969, 1972 ; FLITNEY et HIRST, 1974 a et b ; LENSEL, 1978 a et b). C'est la technique de controlled-lengthening.

2 - L'adjonction d'une compliance constante, de valeur connue, placée en série avec le muscle, entraîne un allongement du temps de contraction et de la phase isométrique initiale (GOUBEL, 1974 et 1978), et une baisse de la vitesse de raccourcissement musculaire (MAC PHERSON, 1953). La mesure de ces paramètres permet le calcul de la compliance série du muscle.

3 - Durant la phase de croissance de la force d'une contraction isométrique maximale, l'élasticité musculaire est calculée à partir d'une relation force-vitesse isotonique (HILL, 1949 ; WILKIE, 1950 ; JEWELL et WILKIE, 1958).

4 - Enfin, une autre méthode consiste à mesurer le temps de transmission de la déformation mécanique le long du muscle (TRUONG, 1970 ; TRUONG et coll., 1963 ; SCHOENBERG et coll., 1974 ; BLANGE et coll., 1972 a et b).

Les résultats sont représentés soit sous forme de relations tension-extension, ou stress-strain, qui associent la variation de longueur, due à la détente de la CES, à la force musculaire au moment de la détente, soit de relations compliance-force, qui associent à cette même force la valeur de compliance $\Delta l/\Delta F$. La représentation par des courbes tension-extension utilisée sur le muscle isolé est plus difficilement applicable au muscle humain in situ car, dans ce cas, les variations de force ou de longueur ne sont pas imposées mais mesurées ; de plus, au moment du quick-release, la mesure directe de la force ou de la

longueur musculaire pose un certain nombre de problèmes. Pour ces raisons, la relation compliance-force est la plus utilisée chez l'homme.

Quoi qu'il en soit, si la forme de ces relations est variable (BANUS et ZETLIN, 1938 ; BUCHTHAL et KAISER, 1951 ; CLOSE, 1972), on constate que la compliance diminue alors que la force augmente (*Figure 4*).

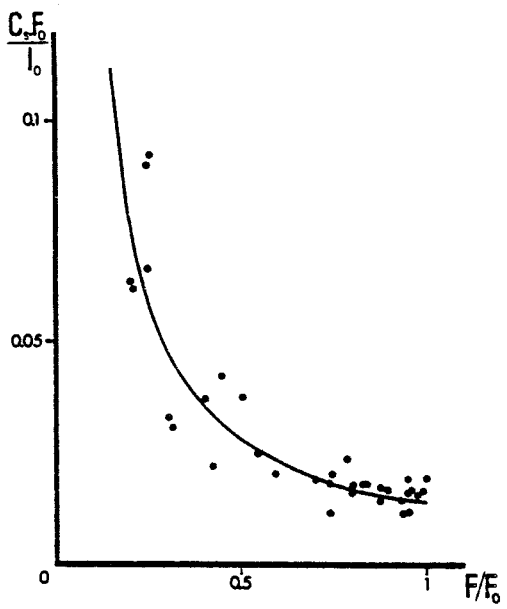


Figure 4

Relation compliance-force établie sur le muscle isolé.

C_s : *compliance série du muscle*

F_0 : *force isométrique maximale du muscle mesurée à* l_0

F : *force musculaire*

l_0 : *longueur de référence.*

(d'après LENSEL, 1978a)

4) LA RELATION FORCE-VITESSE

L'existence d'une relation entre la force et la vitesse de raccourcissement musculaire est mise en évidence tant sur l'Homme (HILL, 1922 ; FENN et coll., 1931) que sur l'animal (GASSER et HILL, 1924 ; LEVIN et WYMAN, 1927). Cette relation montre que la vitesse de raccourcissement s'annule pour les forces contractiles élevées alors que cette vitesse est la plus grande pour les forces les plus faibles.

En 1935, FENN et MARSH proposent une équation exponentielle pour décrire la relation curvilinéaire obtenue qui s'écrit $F = F_0 \times b^V - nV$

où F désigne la force à chaque instant, F_0 la force maximale quand V = o, b un coefficient dont les dimensions sont celles de la vitesse, n un coefficient de viscosité et V la vitesse de raccourcissement de la composante contractile. Ce modèle est vérifié pour la contraction musculaire de l'homme (FENN, 1938).

HILL en 1938 propose une équation hyperbolique pour décrire la relation force-vitesse. C'est à partir de ce modèle et de cette équation caractéristique que la plupart des études sont menées (KATZ, 1939 ; AUBERT, 1956). Cette équation s'écrit $(F + a)(V + b) = (F_0 + a)b$, où F_0 est la force maximale et F la force, V est la vitesse de raccourcissement ou d'allongement musculaire et les coefficients a et b ont respectivement les dimensions d'une force pour a et d'une vitesse pour b, le produit $(F_0 + a)b$ étant constant.

D'autres équations sont proposées (POLISSAR, 1952 ; AUBERT, 1956), mais celle de HILL reste la plus utilisée (BASKIN, 1965) et s'adapte à l'ensemble des muscles, tant en stimulation tétanique (CLOSE, 1972) que dans la secousse (RITCHIE et WILKIE, 1958). Cette équation est vérifiée également sur le sarcomère (HUXLEY, 1957, 1974).

Alors que sur l'animal, la vitesse de raccourcissement de la composante contractile est directement mesurable au cours de contractions isotoniques, dans une contraction volontaire chez l'homme in situ, l'impossibilité de la mesure directe de la force et de la longueur musculaire ne permet pas la mesure directe de la vitesse de raccourcissement du muscle. Dans ces conditions, chez l'homme, la relation force-vitesse associe aux forces musculaires les valeurs maximales de vitesse angulaire (HILL, 1922 ; FENN et coll., 1931 ; FENN, 1938 ; DERN et coll., 1947 ; BIGLAND et LIPPOLD, 1954). Ce n'est que par la suite et d'abord à partir de mesures sur des amputés (RALSTON et coll., 1947 et 1949) que la force est associée à des vitesses de raccourcissement musculaire (WILKIE, 1950 ; PERTUZON, 1972).

En 1972, PERTUZON sur le biceps brachii, montre que la relation force-vitesse est une propriété instantanée du muscle. La relation est aussi établie sur le triceps brachii par CNOCKAERT (1976). Cette relation peut être décrite par l'équation de HILL.

La relation qui lie la force à la vitesse de raccourcissement de la composante contractile est aussi mise en évidence par PERTUZON (1972) et est décrite par l'équation de FENN (*Figure 5*). Cette relation est établie lors d'une contraction volontaire maximale. GOUBEL (1974) étudie cette relation en activation sous maximale. La relation caractéristique n'est pas vérifiée (*Figure 6*), mais ces relations sont tracées pour des valeurs instantanées de l'EMG et non au cours de contractions pour lesquelles le niveau d'excitation est constant, c'est-à-dire que les valeurs de force et de vitesse sont mesurées au cours de plusieurs contractions sous-maximales et ensuite réunies pour une même valeur de l'EMG.

B - THEMES ET OBJECTIFS DE L'ETUDE

1) BUT DU TRAVAIL

Dans l'hypothèse simplificatrice de fonctionnement du muscle selon le modèle à deux composantes de HILL, l'équation caractéristique qui lie la force musculaire à la vitesse de raccourcissement de la composante contractile n'a été vérifiée sur le muscle in situ en contraction volontaire maximale que pour des contractions anisométriques.

Le but de ce travail étant l'étude de l'interaction entre la composante élastique et la composante contractile du muscle, nous allons étudier la relation force-vitesse de la composante contractile du muscle qui traduit l'expression de cette interaction. Cette relation sera établie en contraction isométrique et anisométrique.

Etant donné l'influence de la longueur du muscle sur la valeur

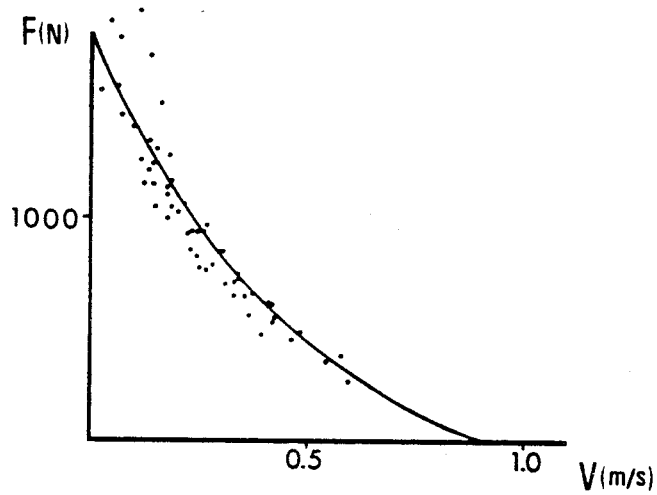


Figure 5

Relation force-vitesse de la composante contractile.

La relation est déterminée au cours de la contraction volontaire anisométrique maximale.
Les points correspondent à six mouvements exécutés contre six inerties différentes. Ces valeurs sont obtenues pour un sujet.

F : force musculaire
V : vitesse de raccourcissement de la composante contractile.

(d'après PERTUZON, 1972)

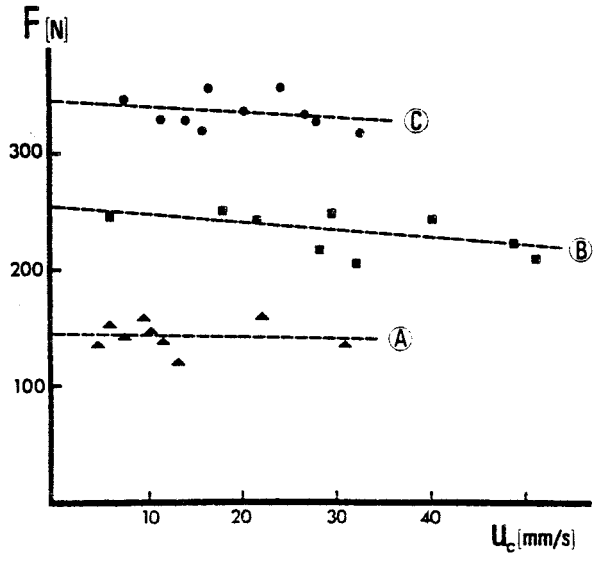


Figure 6

Relation force vitesse pour différentes valeurs instantanées du niveau d'excitation.

F : force musculaire
U_c : vitesse de raccourcissement de la composante contractile.

Le graphique regroupe les résultats obtenus sur un sujet en considérant trois valeurs instantanées de l'EMG intégré du biceps (A<B<C) au cours de contractions isométriques anisotoniques.

(d'après GOUBEL, 1974)

BUS LILLE

de la force maximale isométrique, nous nous proposons d'étudier l'influence de cette longueur sur la vitesse de raccourcissement musculaire.

Le niveau d'activation, en diminuant la force maximale, a une grande influence sur la forme de la relation force-vitesse (BIGLAND et LIPPOLD, 1954 ; GOUBEL, 1974). Afin de comparer les relations entre elles, nous avons décidé de nous situer dans des conditions aussi constantes que possible, c'est pourquoi nous allons étudier une contraction volontaire maximale durant laquelle l'excitation est constante.

Le calcul de la vitesse de raccourcissement de la composante contractile en contraction isométrique et anisométrique nécessite la connaissance de la relation compliance force.

La relation force-vitesse dans ce travail sera établie dans la phase de montée de force, aussi nous nous proposons d'étudier la relation compliance-force durant cette phase. Cette étude sera menée en comparant cette relation compliance-force en montée de force à celle établie en plateau de force telle qu'elle est décrite par GOUBEL et PERTUZON (1973).

Comme la compliance est modifiée par la fatigue (LENSEL, 1978 a ; VIGREUX et coll., 1980), nous comparerons également cette relation compliance-force établie avec fatigue aux deux autres relations.

Enfin, durant la contraction, le raccourcissement de la composante contractile entraîne un étirement de la composante élastique série. Une force est maintenue constante à la suite d'un équilibre entre ces deux composantes. Pour étudier l'influence d'un étirement de la CES et d'un raccourcissement de la CC, préalable à la contraction, sur la forme de la relation force-vitesse, nous allons établir cette relation lors de la montée de force consécutive à un palier de force, c'est-à-dire durant des contractions avec force initiale.

2) *CHOIX DE LA PREPARATION ET DU MOUVEMENT*

WILKIE (1950) définit un certain nombre de critères qui président au choix du mouvement à effectuer. Parmi ces critères, nous en avons retenu plusieurs :

- Le mouvement doit concerner une articulation à géométrie simple ;
- Dans cette articulation, peu de muscles doivent être mis en jeu ;
- Le mouvement ne doit pas modifier la fixation du corps ;
- Le mouvement doit être reproductible ;
- Le mouvement doit être unidirectionnel et se situer sur une articulation telle qu'il n'y ait qu'un degré de liberté.

A partir de ces critères, le mouvement que nous allons étudier est celui de flexion du coude situé dans le plan horizontal afin d'éliminer l'action de la pesanteur.

Dans le mouvement du coude, plusieurs muscles sont mis en jeu dont cinq fléchisseurs. Trois de ces fléchisseurs sont plus importants, le brachial antérieur, le biceps brachii et le brachioradialis. Chaque muscle a une longueur et une vitesse de raccourcissement propre (WILKIE, 1950). Sur l'homme, il est assez difficile de mesurer directement la force, la longueur et la vitesse de chaque muscle, aussi l'étude porte sur l'ensemble du groupe musculaire des fléchisseurs. Ce groupe est réduit aux dimensions d'un muscle que l'on définit comme étant un muscle équivalent (BOUISSET, 1973). Dans le cas de la flexion du coude, le muscle équivalent a les dimensions du biceps brachii.

Dans la contraction volontaire, l'activité électrique du muscle traduit le niveau de la commande nerveuse (PERTUZON, 1972).

La détection de l'activité électrique du muscle peut se faire

par électrodes intramusculaires ou par électrodes de surface. Les électrodes intramusculaires selon leur sélectivité enregistrent une ou plusieurs unités motrices. Si les plus sélectives renseignent sur le recrutement temporel, les non-sélectives permettent l'étude du recrutement spatio-temporel.

Les EMG détectés par les électrodes de surface, qui sont la somme d'EMG unitaires, représentent des activités superficielles qui peuvent être cependant considérées comme représentatives de l'ensemble du mucle sous-jacent (MATON et coll., 1969), ils nous renseignent sur le recrutement spatio-temporel.

Pour ces raisons, nous avons utilisé une détection par électrodes de surface en détection bipolaire.

La distance interélectrode et la position des électrodes à la surface du muscle jouent un rôle très important sur l'amplitude de l'EMG (PERSON, 1963 ; MØLLER, 1966 ; VIGREUX, 1977 ; VIGREUX et coll., 1979 ; MONSTER et CHAN, 1980), aussi les deux électrodes seront placées sur une ligne qui est parallèle aux fibres musculaires.

Les activités de deux muscles fléchisseurs, le biceps brachii et le brachioradialis sont recueillies. En effet, des modifications d'activité sont possibles pour les deux fléchisseurs traduisant ainsi, pour un même couple, des modifications de la posture ou des mouvements de la main (CNOCKAERT et coll., 1975). L'activité du triceps brachii en tant qu'extenseur du coude est également détectée.

En résumé, nous allons étudier dans le mouvement volontaire maximal de flexion du coude, les propriétés de la composante contractile et de la composante élastique série du muscle dans l'hypothèse d'un muscle à deux composantes tel qu'il est proposé par HILL (1938).

TECHNIQUES

Pour réaliser le travail que nous nous sommes fixés, des critères précis se sont imposés en ce qui concerne les conditions expérimentales.

Une fixation stricte des postures est nécessaire pour obtenir une bonne reproductibilité des mouvements, d'où des réglages nombreux du dispositif expérimental permettant d'adapter celui-ci aux différents sujets. Un siège a été conçu dans ce but. De même, tous les appareils mobiles doivent pouvoir reproduire fidèlement les mouvements sans aucun frottement.

Enfin, les mouvements étant maximaux, pour les contractions anisométriques, il faut prévoir un maximum de sécurité. C'est dans cette optique qu'a été conçu le dispositif expérimental.

A - LE DISPOSITIF EXPERIMENTAL

Le dispositif expérimental a été décrit par PERTUZON (1972). Ce dispositif (*Figure 7*) est constitué d'un bâti fixé au sol. A ce bâti est annexé un ensemble mobile permettant la reproduction du mouvement (*Figure 7 n° 1 et figure 8*).

Le sujet est assis sur le siège (*Figure 7 n° 2*). Ce siège est réglable selon la taille du sujet. Une sangle (*Figure 7 n° 3*) plaque le sujet sur le dossier, un appui latéral (*Figure 7 n° 4*) et un appui d'épaule (*Figure 7 n° 5*) maintiennent la position stable.

L'ensemble mobile est constitué d'une attelle (*Figure 8 n° 1*) dans laquelle le bras est fixé. La main est maintenue en semi-pronation. Cette attelle est mobile autour d'un axe de rotation (*Figure 8 n° 2*) qui coïncide avec celui du coude. La flexion du coude se fait dans le plan horizontal.

Solidaires de l'axe de rotation, sont fixées une poulie graduée (*Figure 8 n° 3*) et une barre perpendiculaire à cet axe (*Figure 8 n° 5*).

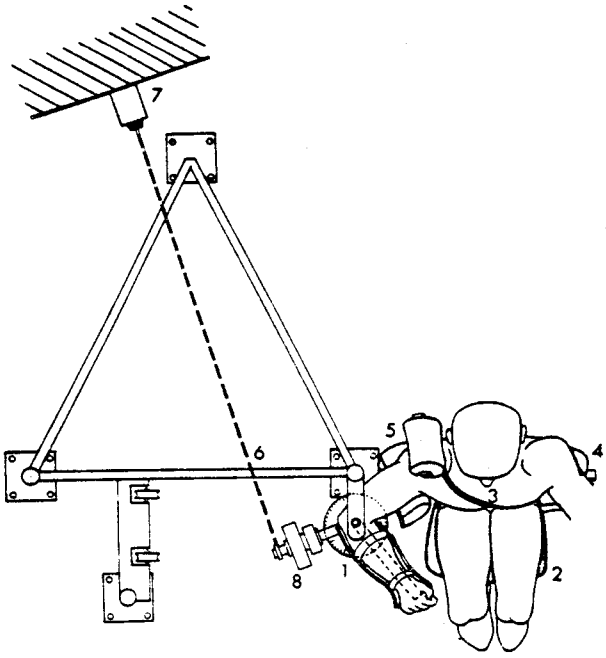


Figure 7

Le dispositif expérimental
Vue de dessus
(Légende dans le texte)

(d'après PERTUZON, 1972)

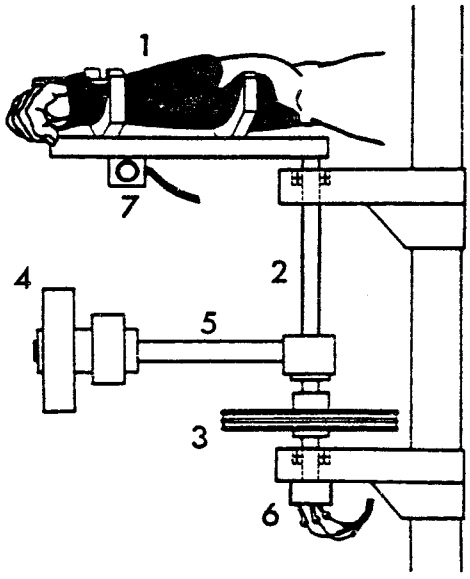


Figure 8

L'équipement mobile
Vue de profil
(Légende dans le texte)

(d'après PERTUZON, 1972)

BHS

Sur cette dernière sont assujettis des éléments qui diffèrent selon l'expérimentation.

- *Pour les contractions anisométriques*, ce sont des inerties (*Figure 8 n° 4*) qui sont fixées à l'extrêmité de cette barre.

- *Pour les mouvements maximaux anisométriques*, une butée constituée d'un amortisseur est placée en fin de course. Cette butée est très importante car pour que le sujet effectue un mouvement maximum sans ralentissement en fin de course, il faut supprimer toute appréhension ; de plus, il faut protéger l'articulation du sujet.

- *Pour les contractions isométriques*, l'extrémité de la barre horizontale (*Figure 8 n° 5*) est reliée à une potence fixée dans le sol par une tige rigide (*Figure 7 n° 6*). La liaison entre cette tige rigide et la barre de l'élément mobile est faite par un électro-aimant dont l'entrefer est fixé sur la barre mobile. Pour alléger la présentation, cet électro-aimant n'est pas représenté (*Figure 7*). L'arrêt brusque de l'alimentation de l'électro-aimant libère l'élément mobile. Cette technique décrite par PERTUZON (1968) est utilisée dans les mouvements de quick-release.

B - MESURE DES VARIABLES BIOMECANIQUES

Différents capteurs sont assujettis à l'ensemble mobile.

Un potentiomètre goniométrique est situé dans le prolongement de l'axe de rotation de cet ensemble mobile (*Figure 8 n° 6*). Ce goniomètre délivre une tension électrique proportionnelle à la valeur de l'angle du coude. Le signal recueilli est dirigé vers l'appareil enregistreur. Cet angle est mesuré à partir de l'extension complète du coude. Le signal goniométrique est d'autre part dérivé, ce qui nous permet d'obtenir un signal représentant la vitesse angulaire de rotation du coude. Ce signal est enregistré.

L'accélération angulaire est directement obtenue à partir d'un capteur (*Figure 8 n° 7*). Ce capteur est conçu selon un principe de variation d'induction mutuelle de deux circuits selfiques. Ce signal est enregistré après amplification.

La mesure du couple est effectuée par un capteur dont le principe de fonctionnement est identique à celui de l'accéléromètre. Ce capteur est placé sur un support rigide en série avec l'électro-aimant (*Figure 7 n° 7*). Ce signal amplifié est, d'une part enregistré, d'autre part dirigé sur un oscilloscope situé face au sujet.

L'appareil enregistreur est un appareil à jet d'encre dont la fréquence maximum est de 700 Hz.

C - TECHNIQUES ELECTROMYOGRAPHIQUES

La détection de l'activité électromyographique est faite par électrodes de surface en détection bipolaire.

Les électrodes sont des coupelles en plastique d'une surface circulaire de 50 mm^2 dont le fond est recouvert d'une plaque d'argent. Le contact avec la peau est assuré par une pâte conductrice déposée dans la coupelle.

Les électrodes sont fixées par des colliers adhésifs sur la peau décapée et dégraissée. La légère abrasion obtenue permet d'abaisser la résistance interélectrodes et d'atteindre des valeurs maximales égales à 20 000 Ω. Une plaque d'argent enduite de pâte conductrice est placée autour du poignet gauche et sert d'électrode de masse. Les électrodes sont placées sur la partie charnue des mucles. Ces muscles sont : la longue portion du triceps brachii (extenseur) pour contrôler son inactivité dans le mouvement de flexion, le biceps brachii et le brachioradialis (fléchisseurs).

Après détection, les signaux électromyographiques sont amplifiés. L'impédance d'entrée des amplificateurs est égale à 20.10^6 Ω. Les signaux sont ensuite enregistrés. L'électromyogramme du biceps brachii (EMGB) est ensuite filtré et redressé de façon à obtenir une enveloppe (QB), cette enveloppe est enregistrée.

D - METHODES DE CALCUL

Les variables mécaniques obtenues lors du mouvement, angle de l'articulation, vitesse angulaire, et accélération sont rapportées aux dimensions du fléchisseur équivalent et sont ainsi transformées à partir de relations trigonométriques simples (*Figure 9 et 10*) en longueur, vitesse de raccourcissement et force musculaire.

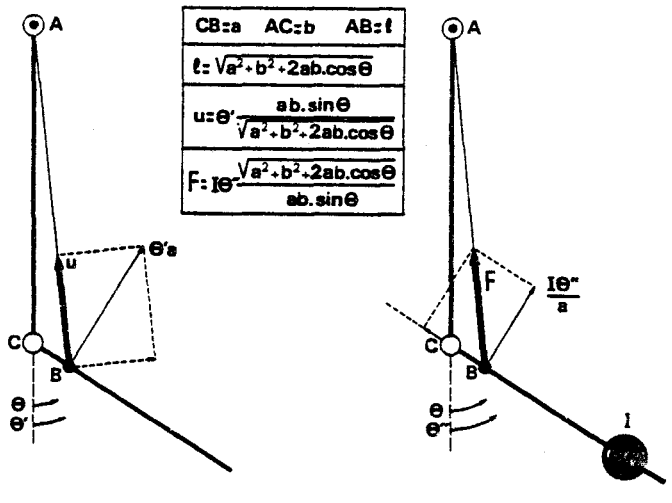


Figure 9

Calcul des dimensions du fléchisseur équivalent dans la contraction anisométrique.

(Légende dans le texte)

(d'après PERTUZON, 1972)

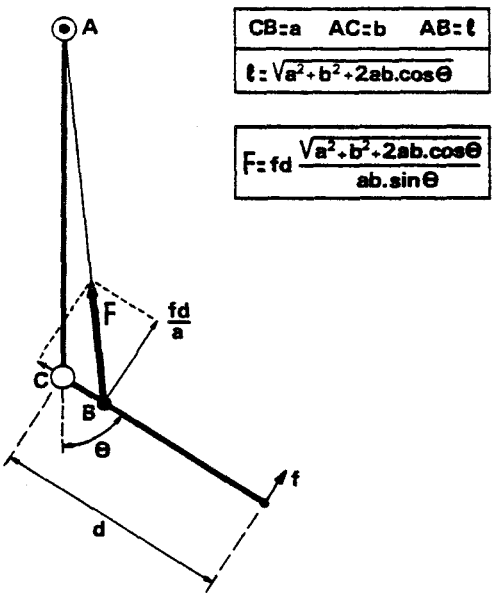


Figure 10

Calcul des dimensions du fléchisseur équivalent dans la contraction isométrique.

(Légende dans le texte)

(d'après PERTUZON, 1972)

1 - CALCUL DE LA LONGUEUR DU MUSCLE

La longueur du mucle s'écrit :

$$l = \sqrt{a^2 + b^2 + 2ab \cos\theta}$$

où a = CB, distance entre l'axe du coude et l'insertion du biceps sur l'avant-bras, b = AC, distance entre l'axe du coude et l'insertion du biceps sur l'épaule.

$$l = AB.$$

θ est l'angle du coude.

BUS LILLE

2 - *CALCUL DE LA FORCE MUSCULAIRE*

En contraction anisométrique (*Figure 9*), la force (F) du fléchisseur équivalent est calculée à partir de l'accélération angulaire (θ'') :

$$F = I\theta'' \frac{1}{ab \sin\theta}$$

où I est l'inertie totale constituée par l'ensemble du segment, du dispositif mobile et des inerties additionnelles.

En contraction isométrique, la force du fléchisseur équivalent est calculée à partir du couple (C) mesuré au poignet (*Figure 10*) :

$$F = fx \frac{1}{ab \sin\theta}$$

où $C = fx$; x est la distance de l'axe du coude au point d'application de la force ; f est la force développée au poignet.

3 - *CALCUL DE LA VITESSE*

En anisométrie, la vitesse de raccourcissement musculaire (u) est calculée à partir de la vitesse angulaire (θ') (*Figure 9*) :

$$u = \theta' \, ab \frac{\sin\theta}{1}$$

E - MESURES ANTHROPOMETRIQUES

Il apparaît qu'il faut connaître les valeurs anthropométriques a et b pour calculer les différents paramètres du muscle.

Il existe plusieurs méthodes pour déterminer ces valeurs, soit à partir de clichés radiographiques (WILKIE, 1950), soit par mesure sur le cadavre (BRAUNE et FISHER, 1889). Cependant il est possible, en connaissant la distance (d) entre l'axe épitrochlée-épicondyle et l'apophyse styloïde radiale, d'individualiser la géométrie du système biceps-

bras-avant-bras (PERTUZON et BOUISSET, 1971). Les valeurs de a et b sont alors exprimées en fonction de d par les relations :

$$a = 0{,}18\ d \text{ et } b = 1{,}17\ d.$$

Si le moment d'inertie de l'ensemble bras-avant-bras et dispositif expérimental peut être déterminé expérimentalement (CONTINI et coll., 1963 ; DRILLIS et coll., 1964 ; PERTUZON, 1972), il est également possible de le calculer. Le moment d'inertie de l'ensemble mobile (I_e) est calculé en lui imposant des mouvements uniformément accélérés. A partir de l'accélération angulaire (θ''), on en déduit le moment d'inertie par l'équation :

$$I_e = \frac{dP\ (g - \Gamma)}{\theta''}$$

où P est la masse accélératrice ; g est l'accélération de la pesanteur ; d est la distance entre l'axe de rotation et le point d'application de la force ; Γ est l'accélération linéaire de la masse P.

L'inertie de l'ensemble constitué par l'avant-bras et la main (I_{MAB}) est calculée à partir des données anthropométriques selon la technique décrite par CNOCKAERT (1976). Les valeurs sont alors calculées à partir d'équations établies à partir de ces données anthropométriques (CNOCKAERT et PERTUZON, 1970 a et b). De ces équations, il sort que :

$$I_{MAB} = 44.10^{-4}\ M_c\ l^2_{MAB}$$

où I_{MAB} est exprimé en Kg m^2 ; M_c est la masse corporelle en kg ; l_{MAB} est la distance entre le bord inférieur de l'épicondyle externe de l'humérus et l'extrêmité du médius de la main tendue. Le bras et l'avant-bras doivent être dans le prolongement l'un de l'autre.

Dans ce travail, nous avons calculé séparément le moment d'inertie de l'ensemble mobile et de l'avant-bras plus main selon la technique décrite par CNOCKAERT (1976).

LA COMPLIANCE SERIE DU MUSCLE

Nous nous proposons d'étudier la relation liant la vitesse de raccourcissement de la composante contractile du muscle à la force développée par celui-ci. Pour cela, il faut établir au préalable une relation liant les valeurs de la compliance série du muscle et la force musculaire. Cette relation compliance-force sera établie :

1. en activation sous maximale lors de plateaux de force sans fatigue.

2. en activation maximale lors de plateaux de force durant une épreuve de fatigue.

3. en activation maximale durant des montées de force.

A - PROTOCOLES

La technique utilisée est celle du quick-release décrite par PERTUZON (1968).

Quatre sujets ont été examinés au cours de trois séries expérimentales. Ces séries ont été menées pour les mesures de compliance :

. en plateau de force sans fatigue
. en montée de force
. en plateau de force avec fatigue.

Pour les deux séries expérimentales sans fatigue, trois angles de l'articulation ont été explorés (40°, 70°, 90°) pour étudier l'influence de la longueur du muscle sur la forme de la relation compliance-force.

Pour la série expérimentale avec fatigue, un angle de l'articulation a été exploré. L'angle de 75° a été choisi car il a été défini comme étant la position d'équilibre de l'articulation (PERTUZON et LESTIENNE, 1973).

Les mesures de compliance faites en plateau de force sans fatigue et en montée de force ont été réunies dans une même série expérimentale. Les deux types de mesure sont faites l'une après l'autre pour chaque angle de l'articulation.

1 - QUICK-RELEASE EN PLATEAU DE FORCE

Dans cette étude, le sujet doit maintenir une force isométrique constante alors que l'ensemble mobile est attaché à la barre rigide (*Figure 7 n° 6*) par l'intermédiaire de l'électro-aimant. Le sujet doit maintenir constante cette force prédéterminée en se repérant sur l'oscilloscope placé face à lui. Dès que le sujet maintient un niveau de force constant, l'expérimentateur coupe à l'insu du sujet l'alimentation de l'électro-aimant libérant ainsi l'élément mobile. Le segment décrit alors un mouvement de flexion auquel correspond un raccourcissement musculaire. Une série est faite durant laquelle les forces sont présentées de façon croissante puis une deuxième est faite avec des forces présentées de façon décroissante.

Les mesures sont séparées d'un délai de une minute pour éviter l'apparition de fatigue.

2) QUICK-RELEASE EN MONTEE DE FORCE

Le principe est le même que précédemment. La liaison rigide est rompue à l'insu du sujet alors qu'il effectue une contraction volontaire maximale le plus rapidement possible. La rupture de la liaison est faite pour différents niveaux de force sans ordre préétabli.

Comme précédemment, un délai suffisant est respecté entre chaque contraction pour éviter toute apparition de fatigue.

3) *QUICK-RELEASE AVEC FATIGUE*

Le dispositif est le même que pour le déclenchement en plateau de force.

La rupture de la liaison est faite dès que le plateau de force est maintenu à une valeur maximum après une contraction volontaire maximale la plus rapide possible. Chaque mesure est séparée par des épreuves de fatigue de quarante-cinq secondes. Ces épreuves consistent après avoir remplacé l'électro-aimant par une résistance élastique à effectuer une série de flexions à une cadence donnée. En fin d'épreuve de fatigue, la fixation de l'électro-aimant et la mesure de compliance sont très rapides (10 à 15 s.) et ne permettent pas de récupérer. Deux conditions ont été explorées :

1. une fatigue intense avec un travail de 30 W. Onze mesures de compliance sont faites.

2. une fatigue modérée avec un travail de 15 W. Vingt-et-une mesures de compliance sont alors effectuées.

Dans chaque cas, la première mesure de compliance est faite sans fatigue.

B - ENREGISTREMENT ET DEPOUILLEMENTS

1) *MESURE EN PLATEAU DE FORCE*

La figure 11 *a* est obtenue par un déclenchement durant une contraction isométrique maximale.

L'isométrie de la contraction est attestée par la valeur constante de l'angle. Lors de la rupture de la liaison, le couple décroît brusquement et s'annule alors qu'instantanément l'accélération augmente jusqu'à une valeur maximale puis diminue. La phase de décroissance de

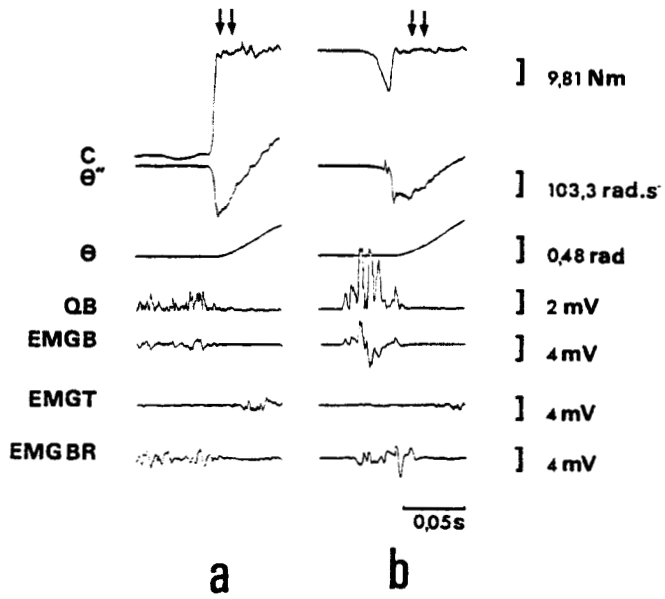


Figure 11

Enregistrement de quick-release (Sujet FB, θ de départ : 70°)

a	:	*déclenchement en plateau de force*
b	:	*déclenchement en montée de force*
C	:	*couple*
θ	:	*angle de l'articulation*
θ''	:	*accélération angulaire*
QB	:	*électromyogramme redressé du biceps brachii*
EMGB	:	*électromyogramme du biceps brachii*
EMGT	:	*électromyogramme du triceps brachii*
EMGBR	:	*électromyogramme du brachioradialis.*

La période de mesure de la compliance est délimitée par les flèches verticales.

l'accélération coïncide avec la phase de croissance de l'angle, donc de raccourcissement musculaire.

Sur les tracés électromyographiques des fléchisseurs, EMGB et EMGBR, on constate un arrêt d'activité lié à un réflexe d'unloading (ANGEL et coll., 1965), suivi d'une bouffée d'activité des extenseurs, EMGT, dû au réflexe d'étirement (MATTHEWS, 1972). La latence du réflexe d'unloading est en moyenne de 50 ms (PERTUZON, 1972 ; GOUBEL, 1974) mais varie avec la force développée au moment du déclenchement (PERTUZON et LESTIENNE, 1971).

La mesure de compliance est faite durant la phase initiale de décroissance de l'accélération, phase de silence électromyographique. Durant cette période, le raccourcissement est dû à la seule composante élastique série du muscle (WILKIE, 1956). La mesure de la compliance peut se faire jusqu'à l'apparition du réflexe d'étirement (GOUBEL et PERTUZON, 1973). La période de mesure est comprise entre les deux flèches verticales (*Figure 11 a*).

2) *MESURE EN MONTEE DE FORCE*

La *figure 11 b* représente un déclenchement durant une montée de force. Les observations sont les mêmes en ce qui concerne le tracé du couple et de l'angle.

Le tracé d'accélération est différent. La montée de l'accélération est toujours aussi brutale, les vibrations initiales sont dues au dispositif expérimental. La phase de décroissance est plus lente que précédemment et débute par un maintien de l'accélération presque constant durant environ 10 ms.

Les mesures de compliance sont faites durant la phase de

décroissance de l'accélération comme indiqué entre les deux flèches verticales (*Figure 11 b*). Cette mesure est faite dans la période de silence électromyographique.

Les EMG des fléchisseurs ont des valeurs très nettement supérieures à celles observées précédemment dans les plateaux de force. Cela s'explique par le fait que la contraction est ici maximale.

3) *MESURE AVEC FATIGUE*

Les enregistrements de quick-release effectués en plateau de force avec fatigue sont identiques à ceux effectués en plateau de force.

A partir de tous ces enregistrements, on calcule la valeur de la compliance du muscle. Cette compliance K est calculée à partir du rapport $\frac{\Delta l}{\Delta F}$ où Δl est la variation de longueur du muscle et ΔF sa variation de force (PERTUZON, 1972).

Dans la période de temps choisie, on mesure deux valeurs d'accélération à partir desquelles on calcule deux valeurs de force auxquelles correspondent deux valeurs de longueur, on obtient ainsi un Δl et un ΔF dont le rapport nous donne la compliance.

C - RESULTATS

A partir de ces valeurs, on peut tracer trois relations compliance-force. Ces relations sont rassemblées sur la même figure afin de les comparer (*Figure 12*). Cette figure rassemble les valeurs obtenues pour un sujet.

1) *LA RELATION COMPLIANCE-FORCE EN PLATEAU DE FORCE*

Cette courbe est identique à celle obtenue par GOUBEL et

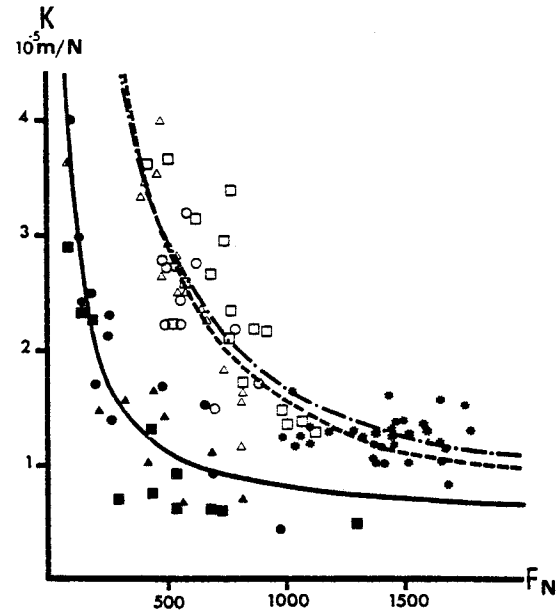


Figure 12

Relations compliance-force (Sujet FB)

K	:	*compliance musculaire*
F	:	*force musculaire*
———	:	*relation compliance série-force en plateau de force*
- - -	:	*relation compliance série-force en montée de force*
— · —	:	*relation compliance série-force en plateau de force avec fatigue*
□	:	*angle de l'articulation = 40°*
△	:	*angle de l'articulation = 70°*
○	:	*angle de l'articulation = 90°*
*	:	*angle de l'articulation = 75° pour les mesures avec fatigue.*

Les symboles évidés rassemblent les valeurs mesurées en montée de force, et les symboles pleins en plateau de force sans fatigue.

BUS ELLE

PERTUZON (1973). L'angle de l'articulation n'a pas d'influence sur la relation. Cette relation est curvilinéaire.

La compliance décroît quand la force augmente. Pour les valeurs de force très faibles, la compliance tend vers l'infini.

2) *LA RELATION COMPLIANCE-FORCE EN MONTEE DE FORCE*

La relation est également curvilinéaire, mais à niveau de force égal, la compliance calculée est plus élevée en montée de force qu'en plateau de force.

Les deux relations tendent à se rejoindre pour des niveaux de force élevés. Elles divergent énormément pour les forces faibles. On n'obtient pas de valeurs de compliance pour des forces inférieures à 400 N.

3) *LA RELATION COMPLIANCE-FORCE AVEC FATIGUE*

Les valeurs obtenues dans cette condition se placent dans le prolongement de celles obtenues en montée de force. La relation apparaît aussi comme étant curvilinéaire.

On n'observe pas de valeurs faibles de force. Cela est dû au fait que, durant la fatigue, la force décroît brusquement mais se maintient ensuite à un niveau de force constant (BOULANGE et coll., 1979 ; VIGREUX et coll., 1980).

4) *LES RELATIONS COMPLIANCE-FORCE*

Pour calculer les vitesses de raccourcissement de la composante contractile (*Chapitre suivant*), il faut connaître l'équation qui décrit la relation compliance-force.

Pour établir cette équation, nous avons retenu les hypothèses

que LENSEL (1978 b) avait établies pour décrire la relation compliance-force mesurée sur le muscle squelettique de grenouille.

LENSEL (1978 b) établit directement la relation entre la compliance série du muscle et la force. Sur l'homme, la compliance mesurée est la compliance totale, somme de la compliance-série des fléchisseurs et de la compliance parallèle des extenseurs. Ainsi la compliance K du muscle équivalent s'écrit :

$$\frac{1}{K} = \frac{1}{Cs} + \frac{1}{Cp}$$

En prenant un modèle de muscle constitué de n fibres parallèles composées chacune de m sarcomères, la compliance série du muscle Cs s'écrit (LENSEL, 1978 b) :

$$Cs = \frac{mc_1 f}{F} + B$$

où :

c_1 est la compliance d'un sarcomère ;
f est la force développée par un sarcomère
F est la force développée par le muscle
B est la compliance série constituée des tendons et tissus conjonctifs et qui par hypothèse ne dépend pas de la force.

Dans cette hypothèse, B et $mc_1 f$ sont constants d'où Cs peut s'écrire :

$$Cs = \frac{A}{F} + B$$

en posant $A = mc_1 f$.

L'équation de la compliance du muscle équivalent in situ

sur l'homme s'écrit :

$$\frac{1}{K} = \frac{1}{\frac{A}{F} + B} + \frac{1}{Cp}$$

Nous avons ajusté cette courbe à l'ensemble des points obtenus pour chaque condition de mesure par une méthode de moindres carrés. Les paramètres sont rassemblés dans le *tableau 1* :

a

Sujets	*A*	*B*	*Cp*
FB	$0,30.10^{-2}$	$0,54.10^{-5}$	$-0,09.10^{-1}$
EP	$0,37.10^{-2}$	1.10^{-5}	$-0,58.10^{-1}$
BV	$0,70.10^{-2}$	$0,26.10^{-5}$	$+0,11.10^{-1}$
JCC	$0,53.10^{-2}$	$0,61.10^{-5}$	$-0,74.10^{-1}$

b

Sujets	*A*	*B*	*Cp*
FB	$0,13.10^{-1}$	$0,30.10^{-5}$	$-0,11.10^{-1}$
EP	$0,16.10^{-1}$	$0,36.10^{-5}$	$-0,07.10^{-1}$
BV	$0,16.10^{-1}$	$0,03.10^{-5}$	$-0,54.10^{-1}$
JCC	$0,17.10^{-1}$	$0,90.10^{-5}$	$-0,50.10^{-1}$

c

Sujets	*A*	*B*	*Cp*
FB	$0,14.10^{-1}$	$0,31.10^{-5}$	$-0,30.10^{-1}$
EP	$0,15.10^{-1}$	$0,29.10^{-5}$	$-0,30.10^{-1}$
BV	$0,15.10^{-1}$	$0,53.10^{-5}$	$-0,30.10^{-1}$
JCC	$0,15.10^{-1}$	$0,44.10^{-5}$	$-0,30.10^{-1}$

d

Sujets	*A*	*B*	*Cp*
FB	$0,13.10^{-1}$	$0,39.10^{-5}$	$-0,30.10^{-1}$
EP	$0,17.10^{-1}$	$0,45.10^{-5}$	$-0,30.10^{-1}$
BV	$0,13.10^{-1}$	$0,63.10^{-5}$	$-0,30.10^{-1}$
JCC	$0,22.10^{-1}$	$0,52.10^{-6}$	$-0,30.10^{-1}$

Tableau 1

Paramètres des équations des relations compliance-force.
a : mesure en plateau de force sans fatigue
b : mesure en montée de force
c : mesure en plateau de force avec fatigue
d : mesure en montée de force et mesure avec fatigue.

BUS UCLF

Le modèle d'équation est tel que le coefficient Cp joue un rôle peu important et ne peut pas être donné avec précision, on ne peut donc tirer aucune conclusion quant à sa valeur. On notera simplement que la compliance parallèle est généralement de signe négatif.

Quelles que soient les conditions de mesure de la compliance, le coefficient B varie peu, entre $0{,}03.10^{-5}$ et 1.10^{-5} m/N.

Les conditions de mesure de la compliance ont une grande influence sur le coefficient A. En plateau de force, il varie entre $0{,}3.10^{-2}$ et $0{,}7.10^{-2}$ m/N ; en montée de force ou avec fatigue, il varie entre $0{,}13.10^{-1}$ et $0{,}17.10^{-1}$ m/N ; par contre, les valeurs changent peu d'un sujet à l'autre pour une même condition de mesure. Les valeurs de A sont trois à quatre fois plus grandes pour des mesures en montée de force qu'en plateau de force sans fatigue.

Les courbes représentées (*Figure 12*) décrivent les relations entre la compliance de la composante élastique série Cs et la force du muscle. L'échelle des abcisses est la même que pour la compliance du muscle K. On constate que les relations établies en montée de force et en plateau de force avec fatigue se confondent et sont très différentes de celles calculées durant les paliers de force.

LENSEL (1978 b) a constaté sur le muscle isolé qu'avec la fatigue, la décroissance de force s'accompagne d'une augmentation de la compliance. La relation compliance-force est alors la même que celle observée sans fatigue. Il sera discuté de ce problème plus loin ; cependant, nous avons rassemblé l'ensemble des valeurs obtenues avec fatigue et en montée de force et nous en avons calculé les paramètres (*Tableau 1 d*). La courbe obtenue passe par l'ensemble des points expérimentaux (*Figure 12*).

Il sera discuté ultérieurement de la validité des relations compliance-force. A partir de ces résultats, il ne nous est pas possible de choisir telle ou telle relation ; aussi, dans le chapitre suivant, pour établir les relations force-vitesse de la composante contractile, nous utiliserons simultanément l'équation établie en plateau de force, c'est-à-dire la compliance série de plateau (Cs_p), et l'équation établie en plateau de force avec fatigue et en montée de force, c'est-à-dire la compliance série de fatigue plus montée (Cs_{F+M}).

LA COMPOSANTE CONTRACTILE DU MUSCLE

Dans ce chapitre, nous allons établir, afin de les comparer, trois relations force-vitesse de la composante contractile du muscle humain in situ.

Ces relations sont :

- la relation force-vitesse en contraction anisométrique
- la relation force-vitesse en contraction isométrique
- la relation force-vitesse en contraction isométrique avec force initiale.

Dans le premier chapitre, nous avons montré l'importance du niveau d'activation sur la forme de la relation force-vitesse (BIGLAND et LIPPOLD, 1954), aussi ces trois relations sont calculées au cours de contractions volontaires maximales.

A - PROTOCOLES

1) *LA CONTRACTION ANISOMETRIQUE*

La technique utilisée est décrite par PERTUZON (1972). Le dispositif expérimental est représenté (*Figure 7*). L'élément mobile (*Figure 7 n° 1*) est libre. L'angle de départ est 30°. Cet angle est choisi car, pour des valeurs inférieures, la géométrie musculo-squelettique est modifiée et ne peut plus être assimilée à un triangle (*Figure 9*), (PERTUZON, 1972). La course de 75° se termine sur une butée de sécurité parfaitement étudiée pour éviter toute appréhension et donc toute activité freinatrice des extenseurs ou tout au moins, de la réduire fortement.

Pour décrire l'ensemble de la relation, il est nécessaire d'effectuer les mouvements contre plusieurs inerties (PERTUZON, 1972). Les inerties utilisées ici sont égales à 0,1030 kg.m^2, 0,6465 kg.m^2 et 1,1095 kg.m^2. Pour chaque inertie, le sujet effectue cinq mouvements. La contraction doit être maximale et la plus rapide possible du début

jusqu'à la butée. Un délai de plusieurs minutes sépare les contractions pour éviter toute fatigue.

2) *LA CONTRACTION ISOMETRIQUE*

Le dispositif expérimental est le même que celui décrit précédemment, mais l'ensemble mobile est relié de façon rigide à une potence. Un capteur de force est placé sur cette liaison.

Les sujets doivent effectuer des contractions isométriques maximales le plus rapidement possible.

Trois conditions d'angle sont explorées (40°, 70°, 90°). Ces valeurs sont choisies pour étudier l'influence de la longueur du muscle sur la relation force-vitesse. Pour chaque condition d'angle, cinq contractions sont effectuées. Un délai suffisamment long sépare chaque contraction pour éviter l'apparition de fatigue.

3) *LA CONTRACTION ISOMETRIQUE AVEC FORCE INITIALE*

La technique et le dispositif sont les mêmes que ceux décrits précédemment.

Dans ce travail, le signal du capteur de force est dirigé sur un oscilloscope situé face au sujet. Le sujet doit développer une force constante par rapport à un niveau indiqué sur l'oscilloscope et maintenir cette force en palier. Au signal de l'expérimentateur, le sujet doit effectuer une contraction maximale la plus rapide possible à partir de ce niveau de force et sans décroissance initiale de celle-ci. Le maintien du palier de force intermédiaire est le plus court possible pour éviter l'apparition de fatigue. Trois niveaux de force initiale sont étudiés (25 %, 50 % et 75 % de la force maximale). Pour chaque valeur de force initiale, trois angles de l'articulation sont explorés (40°, 70°, 90°). Toutes les contractions isométriques, avec ou sans force initiale, sont effectuées durant une même série expérimentale.

B - ENREGISTREMENTS ET DEPOUILLEMENTS

1) LA CONTRACTION ANISOMETRIQUE

Sur l'enregistrement (*Figure 13*), on constate que la vitesse angulaire est toujours croissante. L'accélération passe par un maximum après une phase de croissance, puis décroît ; simultanément, le muscle se raccourcit comme l'indique le tracé de l'angle.

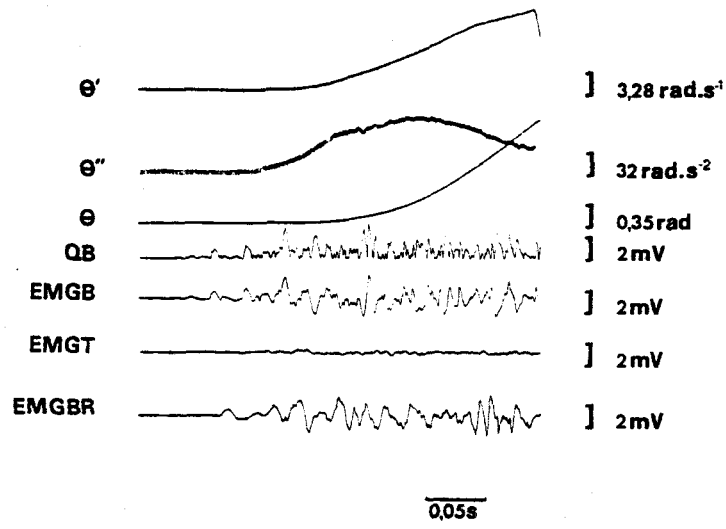


Figure 13

Une contraction anisométrique (Sujet BV, I = 0,1030 kg.m²)

θ : *angle de l'articulation*
θ' : *vitesse angulaire*
θ'' : *accélération*
QB : *électromyogramme redressé du biceps brachii*
EMGB : *électromyogramme du biceps brachii*
EMGT : *électromyogramme du triceps brachii*
EMGBR : *électromyogramme du brachioradialis.*

Durant cette contraction, après une augmentation rapide des EMG des fléchisseurs, on constate qu'ils se maintiennent à un niveau

BUS LILLE

constant durant tout le mouvement.

L'augmentation d'amplitude des EMG est antérieure à la détection du phénomène mécanique. Lorsque l'accélération commence à croître, les EMG ont pratiquement leur amplitude maximum. Durant la flexion, l'EMG du triceps est presque nul.

Parmi les cinq enregistrements obtenus pour chaque condition expérimentale, ne sont retenus que ceux pour lesquels :

1. Les EMG des fléchisseurs sont maximaux et constants tout au long du mouvement ;

2. L'EMG du triceps n'indique pas d'activité freinatrice des extenseurs ;

3. La vitesse angulaire est croissante jusqu'à la butée.

A partir de ces enregistrements, toutes les 4 ms, on mesure la vitesse et on lui associe les mesures d'angle et d'accélération correspondantes. A partir de ces paramètres et des équations décrites (*Figure 9*), sont calculées la force musculaire et la vitesse de raccourcissement de la composante contractile V.

La vitesse V s'écrit :

$$V = U + V_{ces}$$

où U est la vitesse de raccourcissement musculaire et V_{ces} la vitesse d'allongement ou de raccourcissement de la composante élastique série.

U est calculée à partir de l'équation représentée *figure 9*. V_{ces} obéit à l'équation :

$$V_{ces} = \frac{dl_{ces}}{dt}$$

où l_{ces} est la longueur de la composante élastique série, soit :

$$V_{ces} = \frac{dl_{ces}}{dF} \times \frac{dF}{dt} = Cs \frac{dF}{dt}$$

d'où :

$$V = U + Cs \frac{dF}{dt}$$

avec $Cs = \frac{A}{F} + B$.

Pour chaque condition d'inertie et à temps de contraction égal, les valeurs de F et V sont moyennées pour chaque sujet.

2) LA CONTRACTION ISOMETRIQUE

On observe (*Figure 14*) que le couple augmente alors que l'angle est constant. Le couple augmente rapidement avant de se stabiliser en plateau.

Durant la contraction, les EMG des fléchisseurs débutent avant l'apparition d'activité mécanique. Lorsque le couple commence à croître, les EMG des fléchisseurs sont à leur valeur maximale, ils restent constants durant toute la contraction. Pendant la contraction, l'EMG du triceps reste presque silencieux. Ne sont retenus pour les mesures que les enregistrements pour lesquels :

1. les EMG sont maximaux et constants ;
2. le couple atteint est maximum ;
3. la vitesse de contraction est maximale.

La mesure du couple est faite toutes les 4 ms. A partir de cette mesure sont calculées la force (*Figure 10*) et la vitesse de contraction de la composante contractile. Dans une contraction isométrique, la vitesse

est calculée à partir de l'équation :

$$V = U + V_{ces}$$

Lors d'une contraction isométrique U = 0 d'où $V = V_{ces}$ et il sort que :

$$V = Cs \frac{dF}{dt}$$

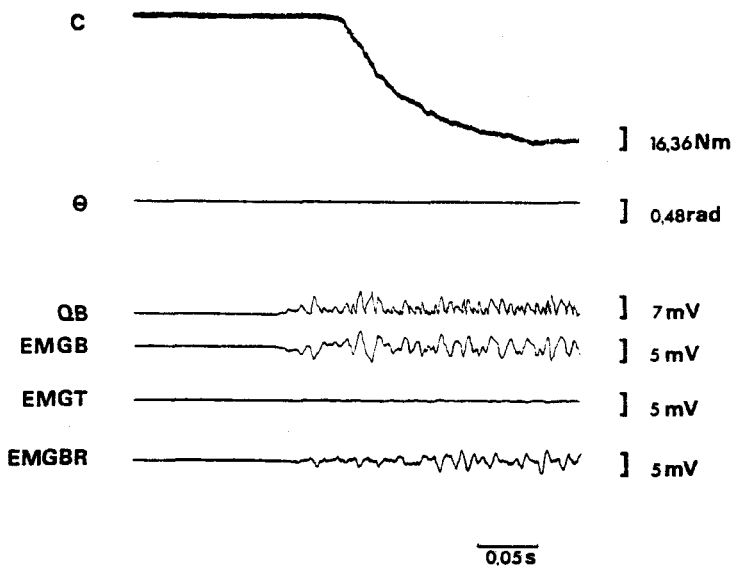


Figure 14

Une contraction isométrique (Sujet EP, θ = 70°)

C : couple
θ : angle de l'articulation
QB : électromyogramme redressé du biceps brachii
EMGB : électromyogramme du biceps brachii
EMGT : électromyogramme du triceps brachii
EMGBR : électromyogramme du brachioradialis.

Pour chaque condition d'angle et pour un temps de contraction égal, les valeurs de F et V sont moyennées pour chaque sujet.

3 - LA CONTRACTION ISOMETRIQUE AVEC FORCE INITIALE

La *figure 15* montre un enregistrement d'un mouvement effectué dans ces conditions.

On voit sur le tracé du couple que, dans une première phase, la force croît pour atteindre un premier palier. Lorsque ce palier est atteint, la contraction isométrique maximale commence. La contraction est isométrique comme l'indique le tracé d'angle.

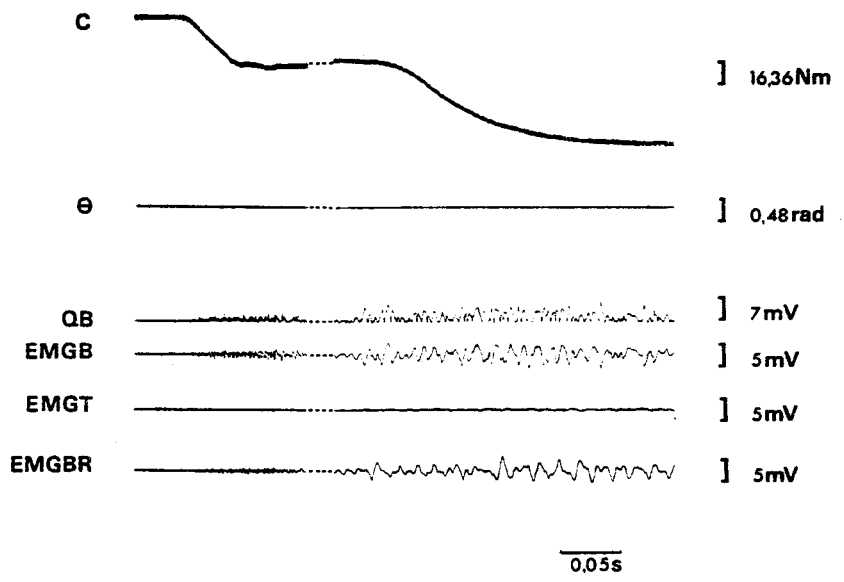


Figure 15

Une contraction isométrique avec tension initiale
(Sujet EP, θ = 70°, F ≈ 25 % F_0)

F : *force du biceps brachii*

F_0 : *force maximale du biceps brachii*

C : *couple*

θ : *angle de l'articulation*

QB : *électromyogramme redressé du biceps brachii*

EMGB : *électromyogramme du biceps brachii*

EMGT : *électromyogramme du triceps brachii*

EMGBR : *électromyogramme du brachioradialis.*

La base de temps n'est valable que durant la deuxième partie de la figure.

Les EMG des fléchisseurs augmentent très rapidement avant la deuxième partie de la contraction. Seuls les fléchisseurs sont actifs.

Pour des raisons pratiques, la vitesse de déroulement du papier de l'enregistreur est plus lente durant le plateau de force intermédiaire comme on peut le constater sur la première partie de la figure.

Les enregistrements retenus sont ceux pour lesquels :

1. la contraction est maximale et la plus rapide ;
2. on n'observe pas de baisse de force avant la deuxième contraction ;
3. les EMG des fléchisseurs sont maximaux et constants.

Le calcul de F et V est fait à partir des mêmes équations que dans le précédent paragraphe. Pour chaque condition d'angle, de force initiale et pour un temps de contraction égal, les valeurs de F et V sont moyennées pour chaque sujet.

C - RESULTATS

1) *LA FORCE MUSCULAIRE*

a) La montée de force en contraction anisométrique

Quelle que soit l'inertie, la force musculaire augmente très rapidement (*Figure 16*). La courbe de montée de force a une allure sigmoïde. La vitesse de contraction est légèrement modifiée par l'inertie, la vitesse de contraction est plus élevée pour les inerties les plus faibles. Le temps de contraction est allongé avec les valeurs croissantes de l'inertie (*Tableau 2*). Ces valeurs sont les mêmes que celles obtenues par PERTUZON (1972) qui, selon l'inertie, varient entre 68 et 137 ms.

La force maximale est aussi modifiée par l'inertie (*Tableau 3*). La force maximale la plus faible est atteinte pour l'inertie la plus faible. On observe cependant peu de différences pour les forces maximales obtenues avec les deux inerties les plus élevées.

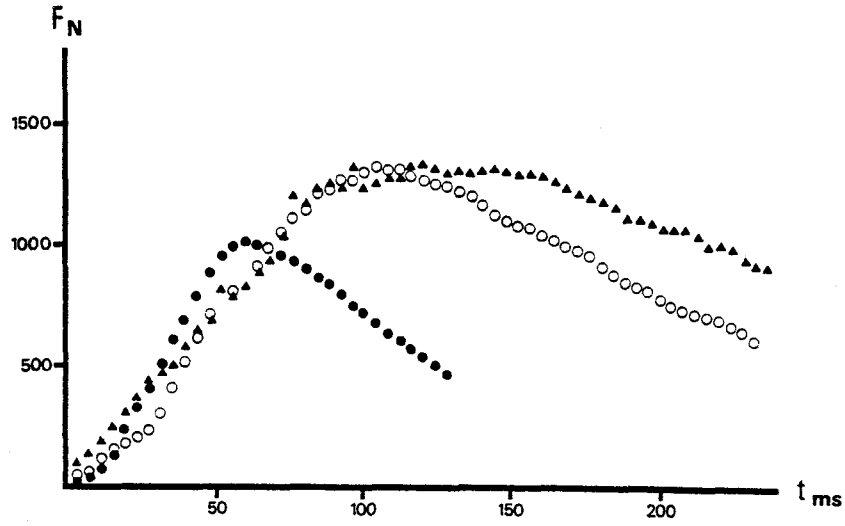


Figure 16

Relation force-temps en contraction anisométrique (Sujet JCC)

F = force musculaire

t = temps de contraction

Inerties additionnelles :

● $I_0 = 0,1030\ kg.m^2$

○ $I_5 = 0,6465\ kg.m^2$

▲ $I_{10} = 1,1095\ kg.m^2$

Comme pour toutes les figures qui suivent dans ce chapitre, les valeurs de force sont des moyennes à temps de contraction égal.

Inertie / Sujets	I_0	I_5	I_{10}
FB	70	90	130
EP	85	118	138
BV	90	124	156
JCC	65	110	133

Tableau 2

Temps de contraction en fonction de l'inertie :

$I_0 = 0,1030\ kg.m^2$

$I_5 = 0,6465\ kg.m^2$

$I_{10} = 1,1095\ kg.m^2$

Les temps indiqués, exprimés en ms, sont des moyennes calculées pour chaque inertie. L'écart type n'est pas mis car le nombre des valeurs n'a pas toujours permis de le calculer.

Inertie / Sujets	I_0	I_5	I_{10}
FB	1 349,2	2 176,1	2 174,6
EP	811,7	1 265,9	1 298,1
BV	885,2	1 054,8	937,2
JCC	1 010,4	1 332,8	1 373,7

Tableau 3

Force maximale atteinte en fontion de l'inertie :

$I_0 = 0,1030\ kg.m^2$

$I_5 = 0,6465\ kg.m^2$

$I_{10} = 1,1095\ kg.m^2$

Les forces exprimées en newton sont des moyennes calculées pour chaque inertie.
Comme pour le tableau 2 et pour les mêmes raisons, l'écart type n'est pas représenté.

b) La montée de force en contraction isométrique

Pendant une contraction isométrique, la courbe de croissance de force a une allure sigmoïde (*Figure 17*). La force croît peu au début, puis passe par une phase de croissance rapide avant d'atteindre un plateau. Sur cette figure, le plateau de maintien de force n'est pas représenté car nous n'avons utilisé que la montée de force. Néanmoins, le

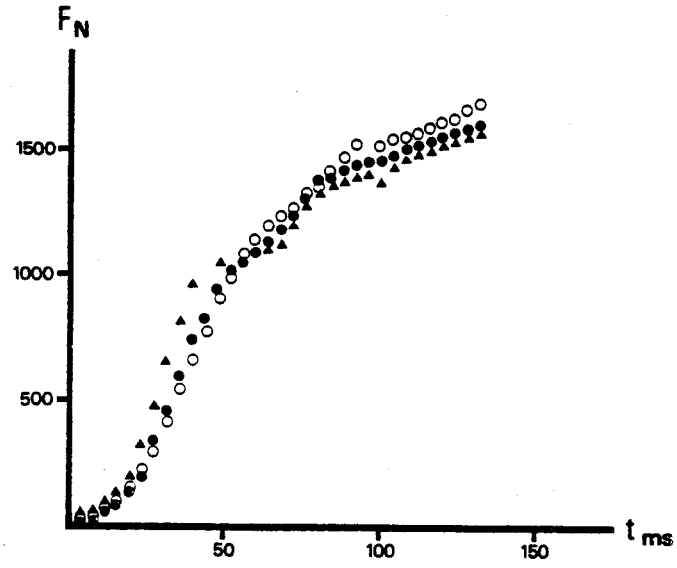


Figure 17

Relation force-temps en contraction isométrique

(Sujet JCC)

F = force musculaire

t = temps de contraction

○ *angle de l'articulation = 40°*

● *angle de l'articulation = 70°*

▲ *angle de l'articulation = 90°*

temps de montée de force est calculé pour chaque sujet entre le début de la contraction et le début du plateau de force (*Tableau 4*). On constate que le temps de contraction varie peu avec l'angle de l'articulation, et

les valeurs moyennes de tous les angles réunis sont proches de celles obtenues en contraction anisométrique avec les inerties les plus élevées (*Tableau 2*), mais restent inférieures aux 250 ms ou 260 ms mesurées respectivement par WILKIE (1950) et CLARKE (1967). Il faut cependant noter la difficulté de mesure de ce temps de contraction, car en contraction isométrique, le début de la montée de force mesuré par la variation du couple est moins rapide que celui de la montée de force

θ / *Sujets*	*90*	*70*	*40*	*m*	*s*
FB	*102*	*135*	*139*	*125*	*26*
EP	*175*	*198*	*156*	*160*	*35*
BV	*150*	*124*	*135*	*142*	*22*
JCC	*153*	*142*	*143*	*149*	*9*

Tableau 4

Temps de contraction en fonction de l'angle de l'articulation en contraction isométrique

θ : *angle en degrés*

m : temps de contraction moyen pour les trois angles réunis

s : écart type.

Les temps exprimés en ms sont les moyennes calculées pour chaque angle.
Comme pour les tableaux 2 et 3 et pour les mêmes raisons, les écarts types ne sont pas représentés pour les valeurs par angle.

mesuré à partir du tracé d'accélération en contraction anisométrique. Enfin, en contraction anisométrique, la force passe par un maximum qu'il est facile de déterminer alors que l'appréciation du temps mis à l'établissement du palier de force est délicate en contraction isométrique. Ces éléments sont probablement à l'origine de différences plus ou moins importantes dans la mesure, selon les auteurs et les critères qu'ils

établissent. Par la suite, il serait utile de définir des critères communs pour cette mesure, et afin de comparer les valeurs entre elles ; on pourrait, par exemple, mesurer le temps nécessaire pour atteindre 90 % de F_0.

c) La montée de force en contraction isométrique avec force initiale

La *figure 18* montre les montées de la force musculaire dans différentes conditions d'angle et pour différents niveaux de force initiale. Pour toutes les forces initiales et quel que soit l'angle de l'articulation, la montée de force décrit une courbe d'allure sigmoïde qui débute par une période presque isotonique. La force maximale atteinte n'est pas représentée car, comme pour le précédent paragraphe, nous ne nous sommes intéressés qu'à la phase de montée de force. Pour les forces initiales de 0 %, 25 % et 50 % de la force maximale, les courbes ont tendance à se rejoindre ; cependant, les forces maximales atteintes sont plus élevées lorsque la force initiale est égale à 75 % de la force maximale.

La *figure 18 c* montre un tracé de courbe de montée de force sans force initiale assez irrégulier. Cette incurvation de la courbe apparaît systématiquement pour ce sujet, dans ces conditions.

Quel que soit l'angle de l'articulation et la valeur de la force initiale, le temps de contraction ne varie sensiblement pas (*Tableau 5*), de plus, les temps de contraction sont proches de ceux obtenus sans force initiale (*Tableau 4*).

Enfin, la vitesse de contraction, représentée par la pente maximale de la montée de force, varie avec la force initiale. La vitesse de raccourcissement musculaire la plus élevée est obtenue par une contraction isométrique sans force initiale.

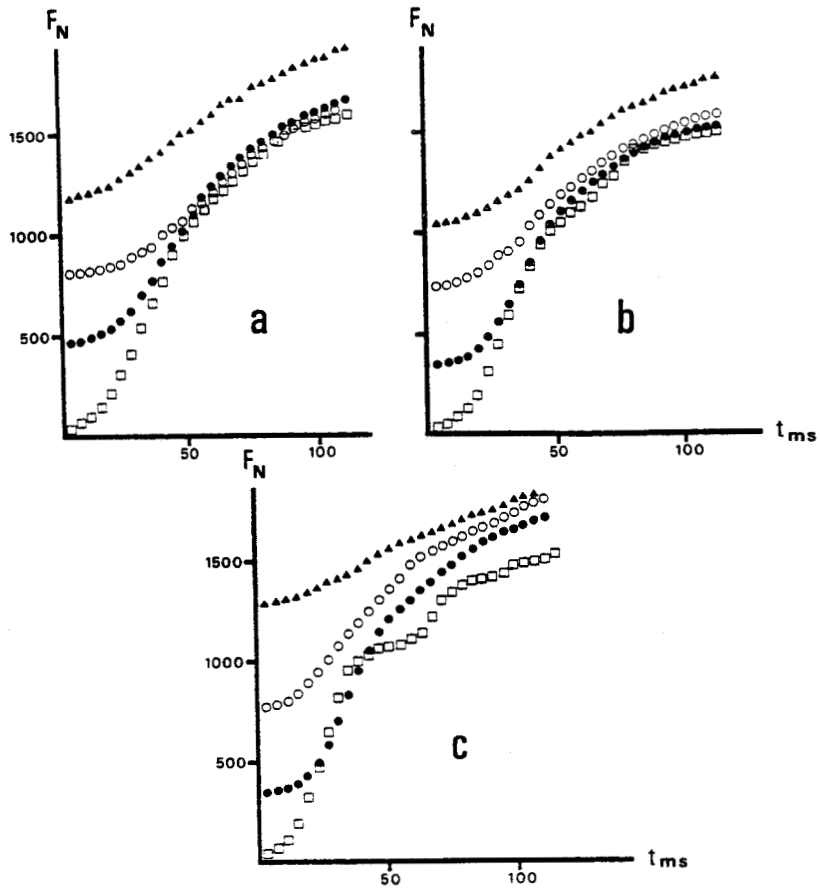


Figure 18

Relation force-temps en contraction isométrique avec force initiale

(Sujet JCC)

a : angle de l'articulation = 40°

b : angle de l'articulation = 70°

c : angle de l'articulation = 90°

□ *force initiale = 0 % de F_0 (force maximale)*

● *force initiale = 25 % de F_0*

○ *force initiale = 50 % de F_0*

▲ *force initiale = 75 % de F_0*

BUS LILLE

θ	Fi \ sujets	FB	EP	BV	JCC
90°	25 %	120	157	119	137
	50 %	109	163	100	130
	75 %	115	113	103	137
	m	116	144	112	136
	s	13	27	13	11
70°	25 %	113	167	118	135
	50 %	114	162	125	134
	75 %	114	125	112	140
	m	114	147	119	135
	s	4	27	16	11
40°	25 %	197	140	131	143
	50 %	138	150	124	157
	75 %	117	134	148	153
	m	120	141	132	151
	s	12	10	22	10
	M	117	144	122	140
	s	10	23	19	13

Tableau 5

Temps de contraction en fonction de l'angle et de la force initiale en contraction isométrique.

θ : *angle de l'articulation*
Fi : *force initiale en pour cent de la force maximale*
m : *moyenne toutes forces initiales confondues pour un angle*
M : *moyenne toutes forces initiales et angles confondus*
s : *écart type.*

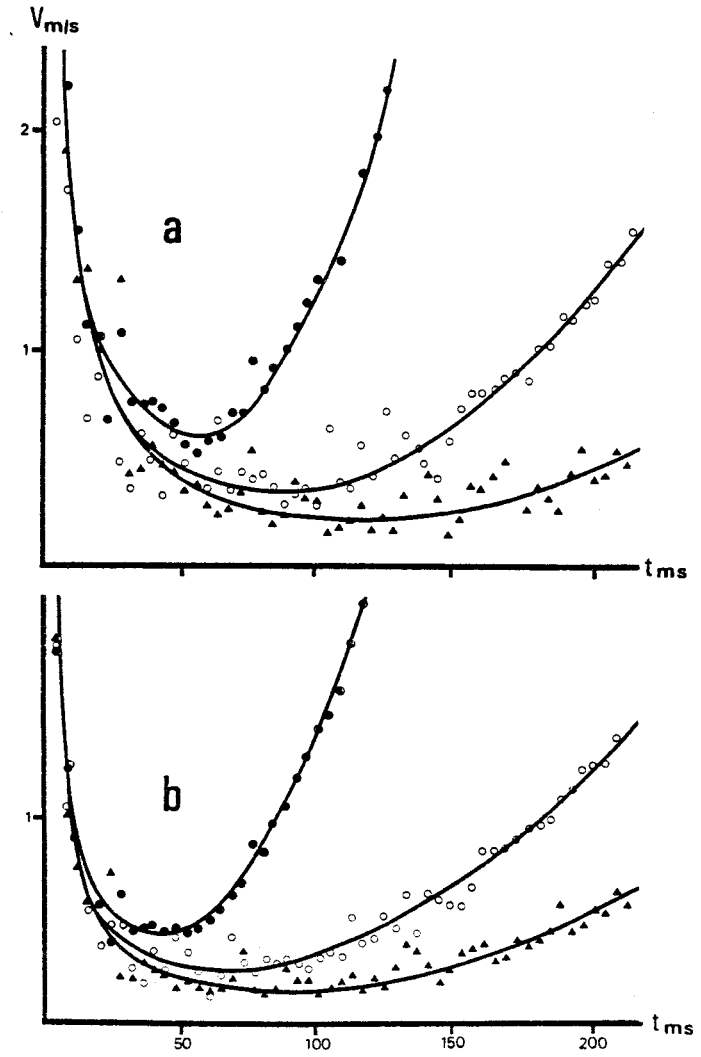
Les temps exprimés en millisecondes sont des moyennes calculées pour chaque force initiale. L'écart type de ces moyennes n'est pas représenté pour les mêmes raisons que les tableaux 2, 3 et 4.

BUS LILLE

2) LA VITESSE DE RACCOURCISSEMENT DE LA COMPOSANTE CONTRACTILE

a) La vitesse de raccourcissement en contraction anisométrique

Durant le mouvement, on constate (*Figure 19*) qu'après une croissance très rapide de la vitesse de raccourcissement de la composante contractile, la vitesse décroît, passe par un minimum d'autant



BUS LILLE

Figure 19

Relation vitesse-temps en contraction anisométrique

(Sujet BV)

a : vitesse calculée à partir de Cs_{F+M}

b : vitesse calculée à partir de Cs_p

V : vitesse de raccourcissement de la composante contractile

t : temps de contraction.

Les symboles sont les mêmes que figure 16.

plus faible que l'inertie est élevée puis réaugmente. La deuxième augmentation de vitesse diffère selon l'inertie. Elle est d'autant plus rapide que l'inertie est faible. Le temps mis pour atteindre la valeur minimale de vitesse est le même que celui mis pour atteindre la valeur maximale de la force et cela, pour chaque inertie (*Figure 16, tableau 2*).

Les observations sont les mêmes que le calcul de la vitesse soit fait à partir des valeurs de compliance Csp ou Cs_{F+M}. Dans l'étude des relations force-vitesse, nous retiendrons uniquement les valeurs obtenues lors de la phase de montée de force.

b) La vitesse de raccourcissement en contraction isométrique

La vitesse de raccourcissement dans cette condition expérimentale (*Figure 20*) croît dans une première phase très rapide durant 20 à 30 ms puis la courbe s'incurve avant de s'annuler après environ 120 ms. La courbe de variation de la vitesse au cours de la contraction est à rapprocher de celle du développement de force (*Figure 17*). La phase de croissance rapide de la vitesse est synchrone de la phase de croissance lente de la force, lorsque la force augmente rapidement, on observe une décroissance rapide de la vitesse suivie d'une décroissance plus lente de vitesse contemporaine d'une croissance lente en force qui se stabilise en palier.

La forme de la relation est la même si la vitesse est calculée à partir de Cs_p ou Cs_{F+M}. On n'observe pas d'influence de la longueur du muscle sur le décours de la vitesse de raccourcissement de la composante contractile.

c) La vitesse de raccourcissement en contraction isométrique avec force initiale

La force initiale a une grande influence sur la vitesse de raccourcissement de la composante contractile (*Figure 21*). Quelle que soit la force initiale et l'angle de l'articulation, la vitesse augmente, passe par un maximum puis diminue. La phase de croissance de vitesse dure environ 40 ms. La vitesse s'annule après 120 ms.

Alors que la phase de croissance de la vitesse de contraction

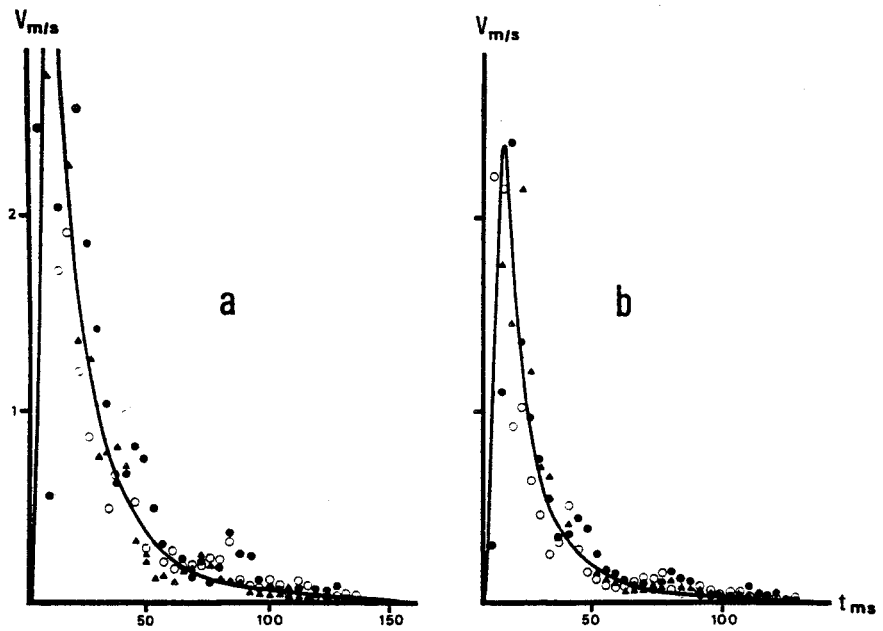


Figure 20

Relation vitesse-temps en contraction isométrique
(Sujet BV)

a : vitesse calculée à partir de Cs_{F+M}

b : vitesse calculée à partir de Csp

V : vitesse de raccourcissement de la composante contractile

t : temps de contraction.

Les symboles sont les mêmes que sur la figure 17.

BUS LILLE

est très rapide lorsqu'il n'y a pas de force initiale, cette croissance est plus lente quand il y a une tension initiale, elle est d'autant plus lente que la force initiale est élevée.

Quelles que soient les forces développées au départ, les courbes se rejoignent durant la décroissance de la vitesse. La vitesse maximale obtenue est la plus faible lorsque la force initiale est la plus élevée.

La *figure 21* représente des vitesses de raccourcissement calculées à partir de l'équation Cs_{F+M} car les courbes présentent le même aspect quel que soit le mode de calcul de cette vitesse.

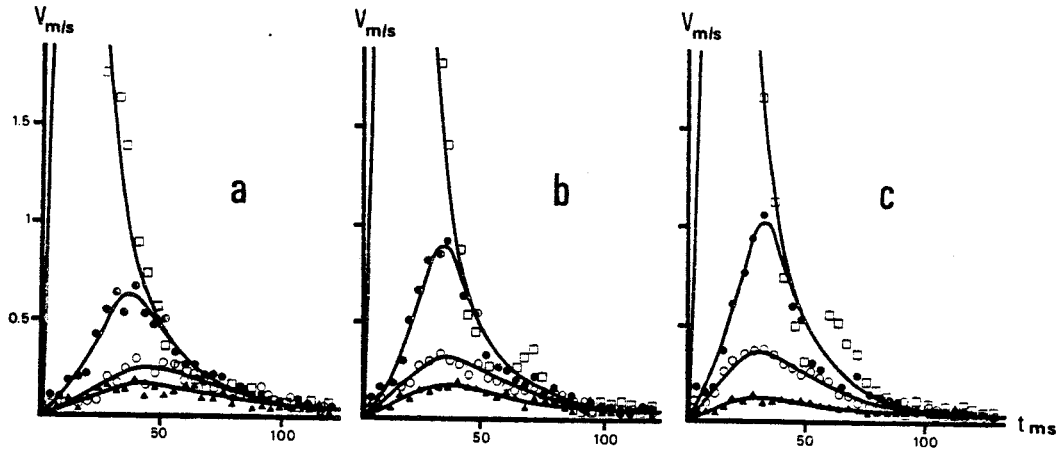


Figure 21

La relation vitesse-temps en contraction isométrique avec force initiale

(Sujet BV)

a : angle de l'articulation = 40°

b : angle de l'articulation = 70°

c : angle de l'articulation = 90°

V : vitesse de raccourcissement de la composante contractile

t : temps de contraction.

Les symboles sont les mêmes que sur la figure 18.

d) Les vitesses de raccourcissement de la composante contractile

On a noté l'influence de la force initiale sur la vitesse de raccourcissement de la composante contractile en contraction isométrique et de l'inertie sur la vitesse de raccourcissement durant la contraction anisométrique. La *figure 22* rassemble les courbes vitesse-temps en contraction isométrique et anisométrique.

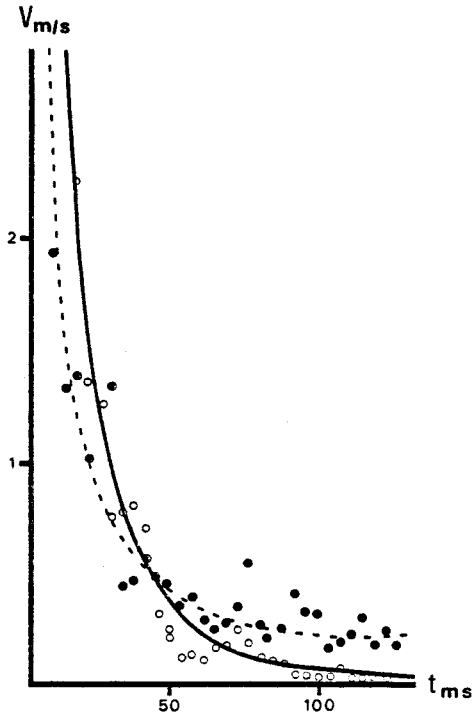


Figure 22

Les relations vitesse-temps en contraction isométrique et anisométrique (Sujet BV)

● *relation en contraction anisométrique avec I = 1,1095 kg.m²*

○ *relation en contraction isométrique sans force initiale.*

La décroissance de vitesse est parallèle en contraction isométrique avec une force initiale nulle et en anisométrie avec l'inertie la plus basse. La chute de vitesse est la même dans les deux conditions

mais présente un léger décalage dans le temps. Pour les vitesses les plus faibles, les deux relations se croisent car en isométrie, la vitesse s'annule alors qu'elle réaugmente en anisométrie.

Etant donné la similitude des courbes obtenues à partir de la compliance Cs_{F+M} et Cs_p, seule la relation établie à partir de la compliance Cs_{F+M} est représentée ici.

3) *LES RELATIONS FORCE-VITESSE*

a) La contraction anisométrique

A partir des valeurs de force et de vitesse, on peut tracer la relation qui lie la force à la vitesse de raccourcissement de la composante contractile (*Figure 23*).

L'ensemble des points obtenus pour les trois inerties se regroupent suivant une relation curvilinéaire, les forces les plus élevées sont obtenues pour les vitesses les plus faibles. Cette relation est de forme identique à celle mise en évidence par PERTUZON (1972). Par une méthode de moindre carré, on a ajusté l'ensemble des points expérimentaux pour les trois inerties à l'équation proposée par HILL (1938) qui s'écrit :

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

où $c = (F_0 + a)b$ est constante.

Dans le *tableau 6* sont réunies les valeurs des différents paramètres de l'équation.

Nous avons établi (*Figure 23*) les relations obtenues à partir des deux relations compliance-force. Les variations interindividuelles sont faibles en ce qui concerne la valeur des coefficients (*Tableau 6*) pour un calcul à partir d'une même relation compliance-force.

Seul le sujet FB a des coefficients différents, cela peut s'expliquer par la technique de calcul qui, à partir de quelques points entachés

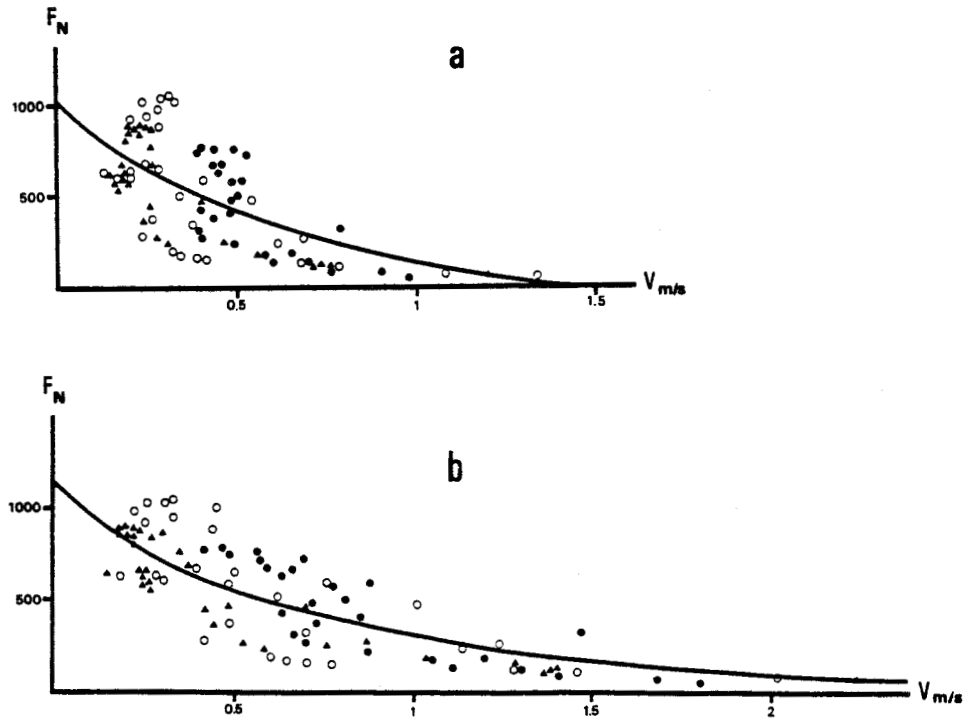


Figure 23

Relation force-vitesse en contraction anisométrique
(Sujet BV)

a : calcul de la vitesse à partir de Cs_p

b : calcul de la vitesse à partir de Cs_{F+M}

F : force musculaire

V : vitesse de raccourcissement de la composante contractile

● *inertie additionnelle I_0 = 0,1030 kg.m²*

○ *inertie additionnelle I_5 = 0,6465 kg.m²*

▲ *inertie additionnelle I_{10} = 1,1095 kg.m²*

d'erreur peut donner des coefficients très différents dans une équation polymorphe telle qu'est l'hyperbole.

Les valeurs de F_0 varient selon les sujets entre 1 120 et 1 320 N pour les calculs effectués à partir de Cs_{F+M} et entre 800 et 1 600 N pour les calculs faits à partir de Cs_p. Ces valeurs obtenues par extrapolation des courbes force-vitesse, sont inférieures aux forces

	V_{F+M}			V_p		
Sujets	*a*	*b*	*c*	*a*	*b*	*c*
FB	*932,24*	*2,91*	*6 531,23*	*1 288,85*	*1*	*2 900,22*
EP	*263,72*	*0,73*	*1 048,28*	*772,44*	*0,84*	*1 490,89*
BV	*291,78*	*0,74*	*1 050,91*	*550,29*	*0,79*	*1 247,62*
JCC	*360,29*	*1,24*	*1 945,61*	*1 053,31*	*1,05*	*2 302,06*

	F_0	V_0	a/F_0	b/l_0	F_0	V_0	a/F_0	b/l_0
FB	*1 312,17*	*4,10*	*0,71*	*9,42*	*1 611,37*	*1,25*	*0,80*	*3,24*
EP	*1 172,28*	*3,24*	*0,22*	*2,36*	*1 002,43*	*1,09*	*0,77*	*2,72*
BV	*1 128,37*	*2,86*	*0,26*	*2,25*	*822,06*	*1,51*	*0,98*	*2,40*
JCC	*1 208,75*	*4,16*	*0,30*	*3,39*	*1 153,31*	*1,14*	*0,92*	*3,29*

Tableau 6

Paramètres de la relation force-vitesse anisométrique

V_{F+M} : *vitesse de raccourcissement de la composante contractile calculée à partir de* Cs_{F+M}

V_p : *vitesse de raccourcissement de la composante contractile calculée à partir de* Cs_p

F_0 : *force maximale en Newton*

V_0 : *vitesse maximale en mètre par seconde*

l_0 : *longueur de référence du muscle en mètre.*

maximales obtenues par mesure directe pour l'inertie la plus élevée *(Tableau 3)*.

Les valeurs de vitesse maximales varient entre 2,80 et 4,20 m/s pour $V_{0_{F+M}}$ et entre 1 et 1,50 m/s pour V_{0_p}. La vitesse maximale varie de 1 à 3 selon le mode de calcul de V.

Le rapport a/F_0 varie entre 0,22 et 0,30 pour les calculs de V_{F+M} et entre 0,77 et 0,98 pour les calculs de V_p. La valeur du rapport a/F_0 du sujet FB dans la mesure de V_{F+M} est différente des autres sujets et reflète la différence observée pour les coefficients a, b et c examinée précédemment.

Le rapport b/l_0 a été également déterminé. La longueur l_0 est la longueur de référence du muscle définie comme étant la longueur d'équilibre du muscle pour un angle de l'articulation égal à 75° (PERTUZON et LESTIENNE, 1973). Ce rapport donne des valeurs qui varient peu selon le mode de calcul de la vitesse.

b) La contraction isométrique

La relation force vitesse établie en contraction isométrique (*Figure 24*) est, comme celle décrite précédemment, curvilinéaire.

On observe une légère influence de la longueur du muscle dans les valeurs élevées de la force. Pour des vitesses inférieures à 0,15 m/s on constate que la courbe s'incurve davantage vers les forces élevées pour un angle de l'articulation égal à 40°.

Selon que pour mesurer la vitesse on utilise l'équation de la compliance Cs_p ou Cs_{F+M}, on constate que comme en anisométrie, les forces maximales sont proches mais que la vitesse maximale $V_{0_{F+M}}$ est plus élevée que V_{0_p} (*Tableau 7*). Les courbes étant très proches l'une de l'autre selon l'angle de l'articulation, nous avons calculé les coefficients de l'équation en réunissant l'ensemble des valeurs moyennes pour les trois angles.

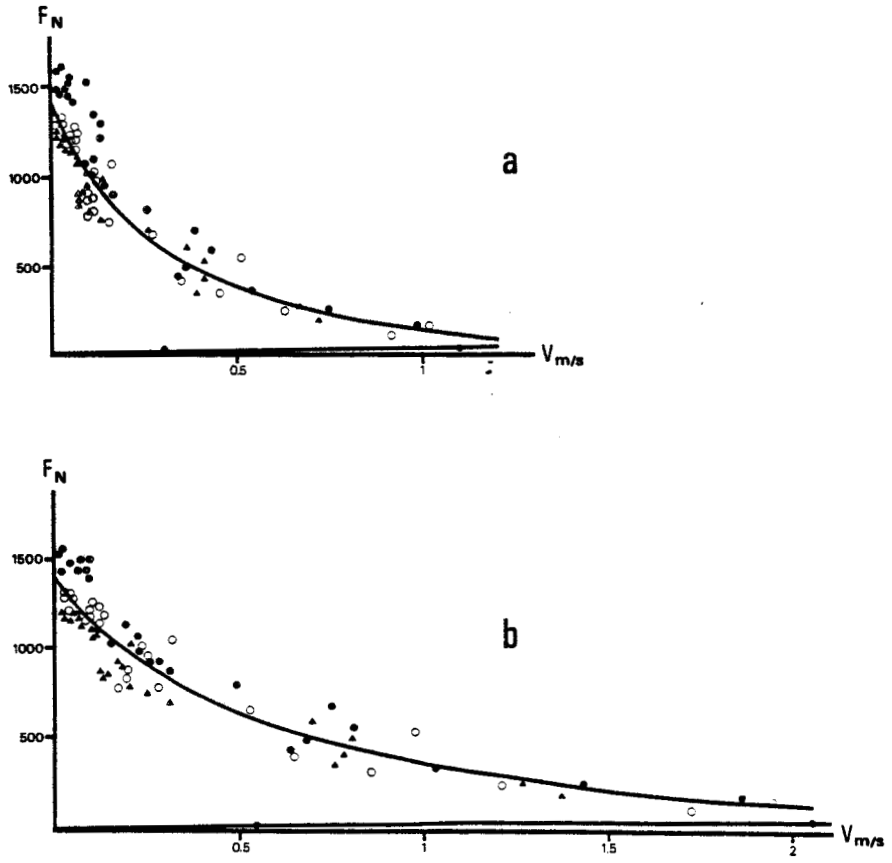


Figure 24

Relation force-vitesse isométrique (Sujet BV)

a : vitesse mesurée à partir de Cs_p

b : vitesse mesurée à partir de Cs_{F+M}

F : force musculaire

V : vitesse de raccourcissement de la composante contractile

● *angle de l'articulation = 40°*

○ *angle de l'articulation = 70°*

▲ *angle de l'articulation = 90°*

BUS LILLE

	V_{F+M}			V_p		
Sujets	*a*	*b*	*c*	*a*	*b*	*c*
FB	219,49	0,71	1 157,83	579,77	0,37	757,83
EP	474,22	1,01	1 866,20	1 300,00	0,80	2 222,00
BV	266,18	0,61	1 017,59	232,25	0,30	489,26
JCC	384,05	1,23	2 419,89	1 089,26	0,80	2 177,65

	F_0	V_0	a/F_0	b/l_0	F_0	V_0	a/F_0	b/l_0
FB	1 411,26	4,57	0,16	2,30	1 468,42	0,94	0,39	1,20
EP	1 373,50	2,93	0,34	3,27	1 477,50	0,91	0,88	2,59
BV	1 402,00	3,21	0,19	1,84	1 398,62	1,81	0,17	0,91
JCC	1 583,34	3,42	0,24	3,86	1 632,80	1,20	0,67	2,51

Tableau 7

Paramètres de la relation force-vitesse isométrique

(Même légende que le tableau 6)

Les observations sont les mêmes que celles qui ont été faites pour la contraction anisométrique. Les valeurs des coefficients, dans chaque condition, sont du même ordre que celles obtenues en anisométrie (*Tableau 6*). Les valeurs maximales de force varient selon les sujets entre 1 370 et 1 590 N pour les mesures de V_{F+M} et entre 1 390 et 1 640 N pour les mesures de V_p. N'ayant pas mesuré directement les forces maximales développées en isométrie, il n'est pas possible de les comparer à ces valeurs calculées, cependant on constate que ces dernières sont inférieures à celles obtenues par PERTUZON (1972). Sur le même muscle, dans des conditions proches des nôtres, il mesure, selon les sujets, des valeurs de force atteignant 2 500 N. Néanmoins, nos valeurs sont supérieures à celles calculées en anisométrie (*Tableau 6*) et sont proches de celles mesurées dans les mêmes conditions (*Tableau 2*).

De même qu'en anisométrie, les vitesses maximales sont multipliées par trois pour $V_{0_{F+M}}$ par rapport à V_{0_p}. Le rapport a/F_0 est différent selon le mode de calcul de la vitesse. a/F_0 varie entre 0,16 et 0,34 pour le calcul de V_{F+M} et entre 0,17 et 0,88 pour V_p. Les observations quant au rapport b/l_0 sont identiques à celles faites en anisométrie.

c) La contraction isométrique avec force initiale

Dans ce paragraphe, étant donné la similitude des courbes obtenues dans les deux conditions de vitesse, nous ne représentons que la relation entre V_{F+M} et F.

Quel que soit l'angle de l'articulation et la force initiale, la courbe (*Figure 25*) se décompose en deux parties, une phase durant laquelle la force croît très faiblement et où la vitesse augmente très vite suivie d'une phase de croissance rapide de la force qui est contemporaine d'une décroissance de la vitesse. Cette seconde phase est curvilinéaire.

Les courbes sont différentes selon la force initiale. Pour des niveaux de force initiale élevés, la pente de la première phase de la relation est plus grande. Cette première phase voit la vitesse croître jusqu'à ce que la courbe ait rejoint la relation force vitesse établie sans force initiale. La décroissance de vitesse de la deuxième partie de la courbe, quel que soit le niveau de la force initiale, suit la relation force-vitesse établie sans force initiale jusqu'à des niveaux de force élevée à partir desquels les courbes s'incurvent vers des forces d'autant plus grandes que la force initiale est importante.

d) Les relations force-vitesse

La *figure 26* compare les relations force-vitesse établies en contraction isométrique et anisométrique. On constate que l'ensemble des

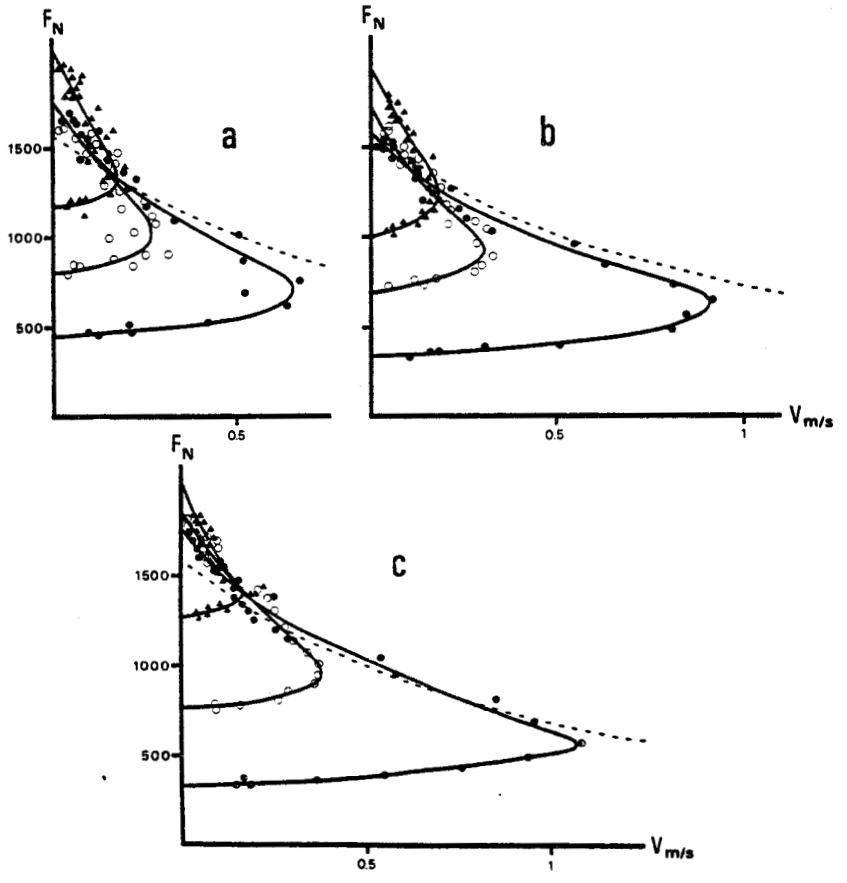


Figure 25

Relation force-vitesse en contraction isométrique avec force initiale

(Sujet BV)

a : angle de l'articulation = 40°

b : angle de l'articulation = 70°

c : angle de l'articulation = 90°

Les symboles sont les mêmes que pour la figure 18.

La ligne en pointillé est la relation force-vitesse isométrique sans force initiale de la figure 23b.

BUS LILLE

valeurs obtenues dans les deux conditions se recouvrent comme on pouvait s'y attendre au vu des coefficients des équations (*Tableaux 6 et 7*).

De l'ensemble de ces résultats, il apparaît qu'il existerait

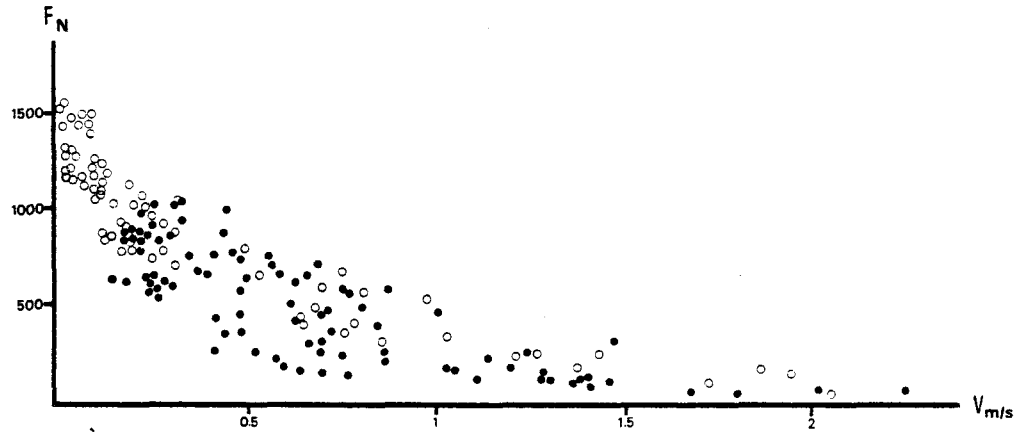


Figure 26

Les relations force-vitesse isométriques et anisométriques (Sujet BV)

F : force musculaire

V : vitesse de raccourcissement de la composante contractile

○ *contraction isométrique tous angles confondus*

● *contraction anisométrique toutes inerties confondues.*

Cette figure rassemble les points des figures 23b et 24b.

une seule relation force vitesse établie en contraction isométrique et anisométrique quelle que soit la longueur du muscle. Cette relation force-vitesse est proche de celle décrite par PERTUZON (1972), du moins pour la relation entre F et V_p.

En raison du temps de recrutement des unités motrices et du développement de l'état actif, la relation force-vitesse ne peut être

établie que pour des forces supérieurs à 300 N (PERTUZON, 1972 ; GOUBEL, 1974 ; CNOCKAERT, 1976). Cet aspect sera discuté dans le chapitre suivant, néanmoins il nous est apparu aussi peu satisfaisant d'extrapoler une courbe que d'en tracer une à partir de valeurs pour lesquelles on n'est pas sûr que les conditions expérimentales correspondent aux critères que l'on s'est imposé quant au niveau d'activité du muscle. Nous avons, malgré tout, représenté les valeurs expérimentales obtenues pour les valeurs les plus basses de la force car ces points représentent la relation force-vitesse dans les conditions de contraction volontaire.

De plus, chez l'homme, la comparaison avec les valeurs obtenues par PERTUZON (1972) montre que pour cette partie de la courbe, les valeurs que nous avons mesurées pour V_p sont proches de celles obtenues par ce dernier par extrapolation de sa relation force-vitesse.

Ces remarques quant à la validité des courbes pour des forces inférieures à 300 N peuvent être également faites pour les relations force-temps et vitesse-temps.

DISCUSSION

Le but de ce travail étant l'étude de l'intéraction entre l'élasticité et la contractilité du muscle humain in situ par l'intermédiaire de la relation force-vitesse établie en contraction isométrique et anisométrique, il sera d'abord discuté de cette relation. La validité de cette relation sera ensuite étudiée par rapport au développement de l'activité musculaire, puis en fonction de la validité de la relation compliance-force, de l'influence de la longueur musculaire et enfin du rôle joué par une tension initiale.

A - LA RELATION FORCE-VITESSE

Les relations qui lient la force à la vitesse de raccourcissement musculaire sont curvilinéaires. La relation décrite (*Figure 26*) est identique à celle observée tant sur l'animal (HILL, 1938, 1970 ; KATZ, 1939 ; RITCHIE, 1954 ; AUBERT, 1956 ; LENSEL, 1978b) que sur l'homme (WILKIE, 1950 ; ASMUSSEN et coll., 1965 ; PINI, 1966 ; PERTUZON, 1972 ; KOMI, 1973 ; CNOCKAERT, 1976). Cette relation a été décrite par plusieurs modèles d'équation (FENN et MARSH, 1935 ; POLISSAR, 1952 ; AUBERT, 1956). La formulation la plus utilisée reste cependant celle de HILL (1938). Cette équation s'écrit :

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

en posant que $(F_0 + a)b = c$ est constante

où F est la force, V la vitesse, la facteur a a les dimensions d'une force et b celles d'une vitesse.

Certes, l'hyperbole a un caractère très polymorphe qui permet de décrire de nombreuses courbes ; cependant, les facteurs a et b permettent la comparaison des relations dans différentes conditions. Ainsi, le facteur a est exprimé par le rapport a/F_0. Ce rapport est sensiblement constant quel que soit le muscle. D'après HILL (1938, 1970) et RALSTON et coll. (1949), ce rapport est égal à 0,25 mais cette constance n'est pas vérifiée (KATZ, 1939 ; WOLEDGE, 1968) et il apparaît que le coefficient

varie avec les conditions de températures (KATZ, 1939 ; CECCHI et coll., 1978), ce qui conduit à la mise en évidence d'un coefficient multiplicateur du rapport pour une élévation de température de 10°C (Q_{10}). Ce Q_{10} est égal à 1,18 (CECCHI et coll., 1978). Cette valeur proche de un explique les faibles variations observées par les auteurs qui situent ce rapport aux environs de 0,25.

Le facteur b pour sa part, sous la dépendance de la température, varie beaucoup selon les muscles et les animaux ; aussi, afin de comparer ce facteur dans différentes conditions de mesure, b est rapporté à l_0, longueur de référence du muscle ou de la fibre (HILL, 1970). Les variations de rapport b/l_0 ont toujours été observées par les mêmes auteurs qui ont étudié le rapport a/F_0. C'est CECCHI et coll. (1978) qui mesurent l'influence de la température sur ce coefficient, le Q_{10} est égal à 2,73. Le Q_{10} élevé de b/l_0 est lié à la forte influence de cette température sur la vitesse de raccourcissement maximale du muscle.

En effet, la vitesse de raccourcissement maximale est aussi sous la dépendance d'un Q_{10} égal à 1,7 pour CLOSE (1965), 2,9 selon BAHLER (1968) et 2,25 pour CECCHI et coll. (1978). Cependant, il est difficile de comparer les valeurs de V_0 entre elles car elles sont exprimées, soit en valeur brute (HILL, 1938, 1970 ; KATZ, 1939 ; RALSTON et coll., 1949 ; WILKIE, 1950 ; PERTUZON, 1972 ; GOUBEL, 1974 ; CNOCKAERT, 1976), soit en vitesse angulaire (BIGLAND et LIPPOLD, 1954) ou en fonction de la longueur du muscle (BAHLER et coll., 1967 et 1968 ; HILL, 1970 ; PARMLEY et coll., 1970 ; LÄNNERGREN, 1978).

Les valeurs de V_0 obtenues dans nos mesures (*Tableaux 6 et 7*) sont des extrapolations des relations force-vitesse. Néanmoins, si l'on compare ces résultats à ceux de la littérature, on remarque que les valeurs de V_{F+M} sont proches de celles obtenues dans des conditions de température similaire en tenant compte du Q_{10} (KATZ, 1939 ; HILL, 1970 ; CECCHI et coll., 1978). V_0 atteint une valeur de 7 m/s (WILKIE, 1950).

De la même façon, le rapport b/l_0 (*Tableaux 6 et 7*) est proche de celui trouvé dans la littérature (MAC CROREY et coll., 1966 ; CECCHI et coll., 1978). Enfin, le rapport a/F_0 varie peu étant donné son Q_{10} proche de un.

Les valeurs de V_{0_p} sont proches de celles de PERTUZON (1972), GOUBEL (1974) et CNOCKAERT (1976). Les relations établies par ces auteurs sont calculées dans des conditions identiques aux nôtres. En ce qui concerne la relation force-vitesse calculée à partir de Cs_{F+M}, il se pose donc la question de la validité des conditions de mesure de la compliance. Ce point sera discuté dans un paragraphe suivant.

Les valeurs de V_0 sont prises par extrapolation de la relation force-vitesse pour des valeurs inférieures à 200 N. La validité de la forme de la courbe pour ces valeurs se pose sur le plan du niveau de l'état actif. Ce point est discuté dans le prochain paragraphe, mais si les points expérimentaux utilisés présentent une grande dispersion lorsque la force initiale est nulle (*Figure 24*), cette dispersion est très faible quand, en contraction isométrique, la contraction débute à partir d'une force initiale non nulle (*Figure 25*).

La forme de la relation est identique à celle observée en anisométrie par PERTUZON (1972) (*Figure 27*). Il apparaît donc comme fort probable que la relation (*Figure 24*) décrive correctement la relation force-vitesse pour des niveaux de force très faibles. Cette constatation vérifie l'hypothèse selon laquelle on ne retrouve pas la relation force-vitesse classique pour des valeurs faibles de la force (HILL, 1970 ; GOUBEL, 1974). Cette montée de force très faible dans la phase initiale de la contraction, très visible dans les contractions isométriques avec force initiale (*Figure 25*), peut trouver son origine dans le recrutement des unités motrices (PERTUZON, 1972).

De toutes ces observations, il ressort qu'il existe une seule relation force-vitesse de la composante contractile, et que la courbe qui semble la plus proche de celle obtenue par les différents auteurs dans

des conditions expérimentales voisines des nôtres, soit celle calculée à partir d'une relation compliance-force établie en montée de force.

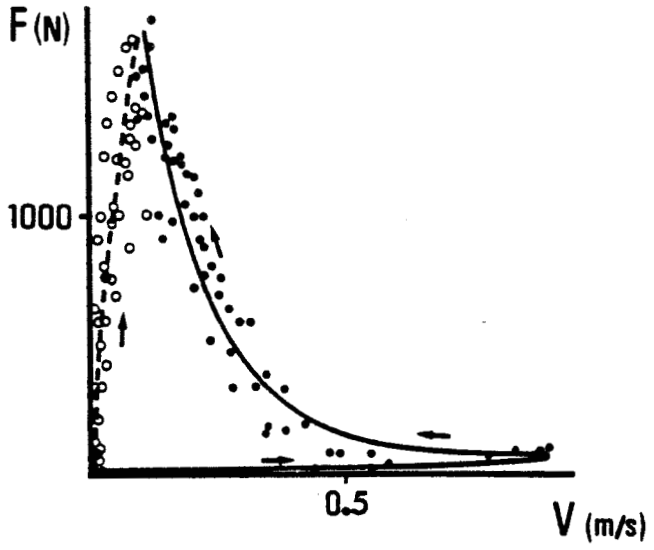


Figure 27

Relations force-vitesse dans la phase initiale de la contraction volontaire anisométrique

F : force musculaire

V : vitesse de raccourcissement

○ vitesse de raccourcissement du muscle

● vitesse de raccourcissement de la composante contractile.

Les valeurs sont obtenues pour un sujet.

(d'après PERTUZON, 1972)

B - LE DEVELOPPEMENT DE L'ACTIVITE DU MUSCLE

Comme on vient de le décrire, dans la phase initiale de la contraction, se posent les questions du recrutement des unités motrices et du développement de l'état actif. Ces points apparaissent tant au sujet de

la validité de la phase initiale de la relation force-vitesse que pour les relations compliance-force.

Dans ce chapitre, on distinguera séparément les deux aspects de cette question, d'une part le recrutement spatio-temporel des unités motrices et, d'autre part, le développement de l'état actif.

1) *LE RECRUTEMENT*

La vitesse de recrutement décrit le temps mis pour que les fibres musculaires soient actives.

L'activité musculaire est appréciée par l'EMG. Dans notre travail, l'EMG est un EMG de surface en détection bipolaire. Ce mode de détection reflète l'activité globale du muscle (MATON et coll., 1969) et cela quel que soit l'emplacement des électrodes (VIGREUX et coll., 1979).

Le recrutement des unités motrices se fait progressivement dans l'espace en nombre d'unités motrices et en fréquence. Ce recrutement spatio-temporel dépend de la commande nerveuse.

Au cours d'une contraction volontaire, le groupe des fibres rapides est activé en premier, ce sont les fibres phasiques, puis sont activées les fibres lentes ou toniques, responsables du maintien en plateau (CLOSE, 1964 ; MILNER-BROWN et coll., 1973 ; MATON, 1976). Lors de l'apparition de fatigue, les fibres phasiques sont rapidement fatiguées et seules les fibres lentes restent actives (BURKE et coll., 1971 ; CLOSE, 1972 ; STEPHENS et TAYLOR, 1972 ; STEPHENS et USHERWOOD, 1975). Ce schéma doit cependant être nuancé tant en ce qui concerne les effets de la fatigue (GOSLOW et coll., 1977 a et b) qu'en ce qui concerne le recrutement des fibres dans la contraction. Durant une contraction maximale et soudaine, le recrutement serait en effet différent et l'ensemble des fibres serait alors recruté simultanément (GRIMBY et HANNERZ, 1968, 1977 ; HANNERZ, 1974 ; YEMM, 1977 ; DESMEDT et GODAUX, 1977).

Dans nos conditions expérimentales, la contraction est brutale et soudaine, l'EMG croît très rapidement tant en ce qui concerne la mesure de compliance en montée de force (*Figure 11*) que les mesures de vitesse (*Figures 13, 14, 15*), ce qui démontre que l'activation se développe très rapidement dans la phase de croissance de la force jusque la phase initiale du plateau de force (MARSDEN et coll., 1971 ; HANNERZ, 1974 ; MATON, 1977 ; DIETZ, 1978).

A partir de ces observations, il ressort que durant les mesures de compliance en montée de force, l'ensemble des fibres lentes et rapides serait actif. Pour les mesures faites en palier de force, tant avec que sans fatigue, ce serait en majeure partie les fibres lentes qui seraient actives.

Les résultats et l'analyse de la littérature nous montrent qu'il n'est pas possible d'invoquer des propriétés particulières des fibres pour expliquer les deux types de relation compliance-force obtenues bien qu'il ne soit pas exclu que cela intervienne pour partie (LÄNNERGREN, 1978).

La différence essentielle entre les conditions expérimentales est que la mesure de compliance en montée de force et avec fatigue se déroule durant des contractions en excitation maximale, alors que la mesure de compliance en plateau de force se fait en contraction sous-maximale. Le nombre de fibres actives est certainement différent dans les deux cas.

Un autre aspect à considérer est également les modifications de fréquence de décharge des unités motrices au cours de la contraction (MATON, 1977). Il ne nous est pas possible au sein de ce travail d'apporter des éléments sur ce point, mais il pourrait jouer un rôle non négligeable pour expliquer les différences entre les deux courbes.

2) *LE DEVELOPPEMENT DE L'ETAT ACTIF*

Lorsque les fibres sont activées, elles n'ont pas d'emblée un état actif totalement développé. Cet état actif est défini comme étant la tension isométrique que la composante contractile peut développer ou supporter à un instant donné (RITCHIE et WILKIE, 1955 ; WILKIE, 1956).

Dans la contraction volontaire, in situ, il ne nous est pas possible de mesurer le développement de l'état actif mais il ressort de la littérature que celui-ci, très rapide, n'est pas instantané (HILL, 1949 ; RITCHIE et WILKIE, 1958 ; BAHLER et coll., 1967 ; PARMLEY et coll., 1970 ; CHAPMAN et HARROWER, 1977). Sur le muscle isolé de grenouille, le développement de l'état actif dure environ 60 ms (JEWELL et WILKIE, 1958 ; MASHIMA et coll., 1973) mais le niveau d'activation augmente avec la fréquence de stimulation (MAC PHERSON et WILKIE, 1954 ; JEWELL et WILKIE, 1958 ; CECCHI et coll., 1978).

Dans nos mesures, compte tenu de l'antéposition de l'EMG par rapport à l'activité mécanique variant entre 40 ms (NORMAN et KOMI, 1979) et 56 ms (PERTUZON, 1972) et du temps mis pour un recrutement maximum des fibres musculaires, l'état actif est totalement développé lorsque la force atteinte est égale à environ 500 Newtons. Ainsi, on peut estimer que les mesures de compliance en montée de force se font dans des conditions à peu près satisfaisantes si l'on excepte quelques mesures pour les valeurs les plus basses de la force.

En ce qui concerne les relations force-vitesse, le problème est plus délicat et l'on ne peut pas assurer que pour les niveaux de force faibles, l'état actif soit totalement développé. Mais comme il a été décrit précédemment, pour ces niveaux de force, l'équation de HILL n'est pas vérifiée (CAVAGNA et CITTERIO, 1974).

En résumé, on peut dire que le phénomène le plus important, en ce qui concerne le début de la contraction maximale volontaire chez

l'homme, est le recrutement spatio-temporel des unités motrices (MATON et BOUISSET, 1971) plus que le développement de l'état actif. Cet aspect est le point de différence essentiel qui existe entre les études menées sur le muscle isolé et le muscle humain in situ.

C - LA COMPOSANTE ELASTIQUE SERIE

1) LA RELATION COMPLIANCE-FORCE

Les relations compliance-force (*Figure 12*) présentent l'aspect curvilinéaire décrit tant sur l'animal (LENSEL, 1978b) que sur l'homme (GOUBEL et PERTUZON, 1973 ; CNOCKAERT, 1976). Trois relations sont établies et la question est posée de connaître la validité des différentes relations.

Sur le plan méthodologique, on notera des différences dans les conditions d'excitation au moment du déclenchement du quick-release. Ces conditions sont :

- en excitation sous-maximale en plateau de force sans fatigue ;
- en excitation maximale en plateau de force durant une épreuve de fatigue ;
- en excitation maximale durant la montée de force sans fatigue.

Pour les quick-release en montée de force, on a vu que dans nos conditions de mesure, l'état actif est pratiquement totalement développé. Cet état actif est totalement développé pour les mesures en plateau de force avec ou sans fatigue (GOUBEL et PERTUZON, 1973).

Les tracés obtenus lors des déclenchements en plateau (*Figure 11*) montrent que l'accélération décroît très rapidement ; lorsque les quick-release sont déclenchés en montée de force, cette décroissance

intervient après un léger maintien de force. Ce maintien en palier peut être dû à un réaménagement entre la composante élastique série et la composante contractile ; cependant, il est possible qu'en fait le tracé observé pour des déclenchements en plateau de force soit dû à des phénomènes mécaniques liés au dispositif expérimental. Cette différence dans les tracés entraîne un décalage dans le temps pour la mesure de la compliance en montée de force mais on observe que la relation ainsi obtenue est identique à celle établie durant le développement de la fatigue.

Ainsi, l'existence de deux relations compliance-force ne peut pas être justifiée à partir de ce point ; de la même façon, nous avons vu que la composition en fibres des muscles ne pouvait pas être invoquée non plus.

Pour analyser les raisons de l'existence de ces courbes, nous allons considérer les différences observées quant au recrutement selon les conditions expérimentales. Tant en montée de force qu'en plateau de force avec fatigue, la contraction est volontaire et maximale. L'ensemble ou tout au moins un nombre plus grand d'unités motrices est recruté que lors de contractions en excitation sous-maximales. Ces observations confirment les hypothèses de GOUBEL et PERTUZON (1973) pour qui la relation compliance-force du muscle serait définie par le niveau d'activité de la composante contractile.

Il existe en fait peu d'études sur ce point. D'après LENSEL (1978 b), il n'existe qu'une seule relation compliance-force, quelles que soient les conditions de stimulation. Cependant, son étude sur le muscle isolé ne permet pas de modifier le recrutement spatial des unités motrices. MAC PHERSON,(1953), GOUBEL (1978) montrent aussi sur le muscle de grenouille qu'il n'existe qu'une seule relation compliance-force en montée et en plateau ; là également, on constate que le mode de recrutement est le même.

De ces observations, il ressort que le niveau d'activation est responsable pour la plus grande part de la forme des relations compliance-force.

2) *MODELE D'EQUATION*

GOUBEL et PERTUZON (1973), CNOCKAERT (1976) représentent la relation compliance-force à partir d'une équation exponentielle. Cette représentation, d'un usage aisé, présente cependant l'inconvénient de ne pas être établie à partir d'hypothèses physiologiques. LENSEL (1978b) propose pour le muscle isolé un modèle d'équation que nous avons tenté d'appliquer à la représentation de la relation compliance-force du muscle humain in situ.

Chez l'homme, il n'est pas possible de mesurer directement la force d'un muscle et à plus forte raison sa compliance, c'est pourquoi nous utilisons le concept de muscle équivalent (BOUISSET, 1973). Ce muscle équivalent a la dimension du biceps brachii.

Durant un mouvement de flexion, l'élasticité parallèle des muscles extenseurs du coude a une action freinatrice, cette action freinatrice de la compliance parallèle est démontrée par son signe négatif pour la plupart des sujets (*Tableau 1*), bien que les techniques de calcul ne nous permettent pas de retenir les valeurs qui ont été trouvées.

En ce qui concerne la mise en équation de la compliance série du muscle, le raisonnement est celui décrit par LENSEL (1978b). A partir de ce raisonnement, nous avons établi l'équation de la Cs du muscle en partant du niveau élémentaire et en suivant le modèle de muscle proposé par HUXLEY (1957, 1974). En effet, il apparaît que la compliance du muscle dépend en partie de la compliance des ponts (PODOLSKY et coll., 1969 ; HUXLEY et SIMMONS, 1971 ; BLANGE et coll., 1972a ; BRESSLER et CLINCH, 1975).

A partir d'une hypothèse simplificatrice selon laquelle tous les sarcomères sont constitués de p ponts situés en parallèle, la compliance c_1 du sarcomère s'écrit :

$$c_1 = \frac{k}{p}$$

où k est la compliance d'un pont.

La fibre étant constituée de m sarcomères en série, la compliance c_2 de la fibre devient :

$$c_2 = m\ c_1 \text{ d'où } c_2 = \frac{mk}{p}$$

En reprenant la même hypothèse simplificatrice que LENSEL (1978b), le muscle est composé de n fibres identiques situées en parallèle. La compliance c_3 est telle que :

$$c_3 = \frac{c_2}{n}$$

$$\text{soit} \quad c_3 = \frac{mk}{np} \qquad (1)$$

De la même façon, la force f_1 du sarcomère est fonction du nombre de ponts placés en parallèle, d'où :

$$f_1 = pt$$

La force de la fibre est aussi égale à f_1 car les sarcomères sont en série. La force F du muscle constitué de n fibres en parallèle est telle que

$$F = nf_1$$

$$\text{d'où} \quad F = pnt \qquad (2)$$

Des équations (1) et (2) il sort que :

$$pn = \frac{F}{t}$$

$$\text{et} \quad pn = m\,\frac{k}{c_3}$$

La compliance s'écrit donc :

$$c_3 = \frac{mkt}{F}$$

A cette équation, il convient au niveau du muscle d'ajouter une constante B qui correspond aux éléments élastiques série dont la compliance, dans la même hypothèse (LENSEL, 1978b), est indépendante de la force et se situe en grande partie dans les tendons, tissus conjonctifs...

La compliance Cs du muscle s'écrit :

$$Cs = \frac{mkt}{F} + B$$

Pour le muscle fléchisseur équivalent in situ, la compliance K devient :

$$\frac{1}{K} = \frac{1}{Cs} + \frac{1}{Cp}$$

où Cp est la compliance parallèle des muscles antagonistes.

D'après LENSEL (1978b), dans l'expression de Cs, le produit mkt est une constante, d'où Cs s'écrit :

$$Cs = \frac{A}{F} + B$$

où A = mkt.

Nos résultats (*Tableau 1*) montrent que si le facteur B est constant, le facteur A ne l'est pas.

D'après les hypothèses émises précédemment au sujet de l'influence du niveau d'excitation sur la valeur de la compliance, on peut supposer que ce niveau d'excitation modifie le facteur A, ce qui permet de proposer une équation de la compliance série de la forme :

$$Cs = \frac{\alpha A}{F} + B$$

où α serait un facteur tenant compte du niveau d'excitation, pour les mesures en excitation maximale, $\alpha = 1$. Cette hypothèse implique qu'il existe

une famille de relations compliance-force parallèles traduisant les différents niveaux d'excitation du muscle. La relation décrite à partir des quick-release effectués en plateau de force sans fatigue recouperait donc chacune des relations pour chaque niveau d'excitation. Cela explique pourquoi les deux relations mises en évidence se rejoignent (*Figure 12*). Cette hypothèse n'a pas pu être vérifiée, pas plus que l'équation proposée ci-dessus n'a été testée. En effet, la vérification est délicate car elle implique de pouvoir contrôler le recrutement.

Si l'existence de cette famille de relations compliance-force est vérifiée, il s'ensuit pour conséquence, au niveau de la relation force-vitesse également, une série de courbes parallèles en fonction du niveau d'excitation. BIGLAND et LIPPOLD (1954), MASHIMA et coll. (1972) et PERTUZON (1972) montrent que si le niveau d'activation a une influence sur la valeur de F_0, il n'en a pas sur la valeur V_0. Cependant, cette valeur V_0 est calculée soit en début de contraction, moment où il n'y a pas de stabilité de l'activation (GOUBEL, 1974), soit par extrapolation pendant la phase de décroissance de la force.

Néanmoins, LENSEL et PERTUZON (1980) mettent en évidence sur le muscle isolé de grenouille, dans la phase de montée de force avant le plateau tétanique, une famille de relations force-vitesse parallèles, pour des valeurs de force inférieures à F_0. Les courbes présentent l'allure hyperbolique telle qu'elle est décrite par HILL (1938), ces courbes ne se rejoignant pas en V_0. Ces derniers résultats discutés en fonction du développement de l'état actif, le recrutement étant toujours le même, montrent que chez l'homme, il vaudrait mieux discuter l'hypothèse développée plus haut en terme d'activation que d'excitation seulement, l'activation englobant les notions d'excitation et de développement de l'état actif.

Enfin, il faut reprendre les remarques de LENSEL (1978b) sur la validité de son modèle d'équation. Nous nous sommes situés dans un modèle à deux composantes dans lequel la composante élastique n'est pas

amortie. Dans nos résultats, il existe un léger décalage entre la courbe calculée et les points expérimentaux (*Figure 12*). LENSEL (communication personnelle) constate, sur le muscle isolé de grenouille, que les relations compliance-force ne sont pas confondues selon que la mesure est faite par un étirement ou un raccourcissement du muscle, le léger décalage d'une courbe par rapport à l'autre pouvant traduire l'existence d'un élément visqueux.

Il apparaît donc qu'il serait justifié, par la suite, de considérer le problème en terme de visco-élasticité (AKAZAWA et coll., 1969, 1970 ; MASHIMA et KUSHIMA, 1971).

D - INFLUENCE DE LA LONGUEUR

La longueur ne modifie ni la relation compliance-force ni la relation force-vitesse isométrique. Une telle influence a été mise en évidence par BLIX (1893), RALSTON et coll. (1947) en ce qui concerne la forme de la relation compliance-force, et par RALSTON et coll. (1949) et BAHLER et coll. (1967, 1968) pour la relation force-vitesse ; cependant, sur le muscle in situ, il est difficile de déterminer les effets de la longueur sur la compliance (PERTUZON, 1972 ; GOUBEL et PERTUZON, 1973). Pour leur part, JEWELL et WILKIE (1958) ont montré que la longueur du muscle n'a pas d'influence sur la valeur de la compliance pour des longueurs initiales ne dépassant pas 25 % de la longueur de repos, ce qui est vérifié car l'étirement maximum du biceps serait de 10 % (LESTIENNE et PERTUZON, 1974).

En ce qui concerne la relation force-vitesse, l'existence d'une relation force-longueur (RAMSEY et STREET, 1940 ; HILL, 1950 ; AUBERT et coll., 1951 ; PERTUZON, 1972) montre que pour les longueurs étudiées, la force maximale doit être modifiée ; elle l'est très légèrement pour les niveaux de force les plus élevés, par contre la relation force-vitesse n'est pas modifiée.

Il faut rappeler ici que les mesures de force, vitesse et longueur sont celles du groupe musculaire réduit aux dimensions du biceps

brachii pris en tant que fléchisseur équivalent ; néanmoins chaque muscle fléchisseur a sa propre relation force-vitesse et c'est la somme de ces relations qui est mesurée (WILKIE, 1950). On peut donc penser que la relation force-vitesse de chaque muscle est modifiée par la longueur de ce

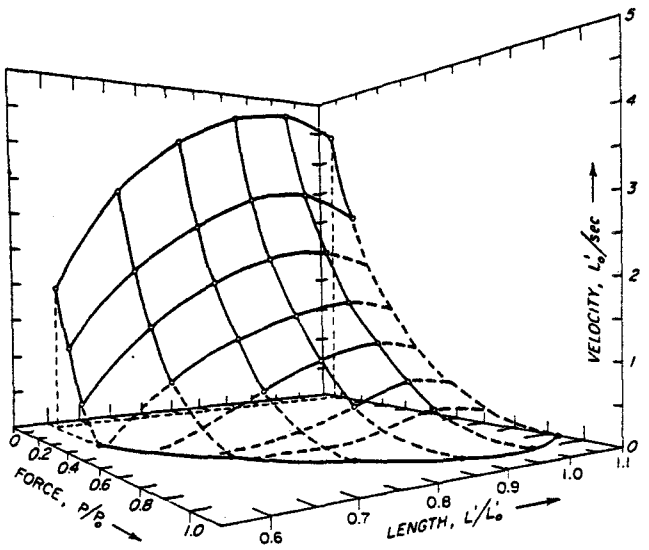


Figure 28

Relation tridimensionnelle entre la force, la longueur et la vitesse de la composante contractile.

(d'après BAHLER et coll., 1968)

muscle comme le décrivent sur le muscle isolé BAHLER (1968) et BAHLER et coll. (1967, 1968) (*Figure 28*) mais que cette influence n'apparaît pas lorsque l'on fait la somme de ces relations.

E - INFLUENCE DE LA TENSION INITIALE

On a vu (*Figure 25*) que la relation force-vitesse établie dans des contractions avec force initiale rejoint celle établie sans force initiale. Dans ces conditions, on constate que pour les faibles valeurs de

vitesse, la force maximale atteinte augmente légèrement avec la tension initiale. Cette constatation n'est pas vérifiée pour tous les sujets.

CLARKE (1967) établit des relations force-temps dans des conditions proches des nôtres. Nos relations force-temps (*Figure 18*) sont semblables aux siennes, mais il constate que la valeur maximale de force varie avec la tension de départ de telle sorte que la force maximale atteinte soit toujours obtenue par une contraction sans force initiale.

Enfin, en ce qui concerne la phase initiale de la contraction, on a vu que la forme de la relation est liée au recrutement progressif des unités motrices. Il faut cependant noter que dans la phase initiale de la relation force-vitesse (*Figure 25*) et dans la première partie de la relation vitesse-temps (*Figure 21*), les valeurs de vitesse représentées ne sont pas les valeurs réelles. En effet, avant d'effectuer la contraction maximale, le sujet maintient la force initiale en plateau, ainsi les premières valeurs de vitesse devraient être calculées à partir de la compliance établie en plateau de force. De toutes façons, cette incertitude sur ces premières valeurs ne modifie pas la forme de ces relations.

RESUME - CONCLUSION

A partir du modèle de muscle à deux composantes de HILL (1938), nous avons établi les relations force-vitesse en contraction isométrique et anisométrique. Les résultats montrent qu'il n'existe qu'une seule relation force-vitesse, quelles que soient les conditions de la contraction.

Il a été montré que lorsque la contraction est faite avec une force initiale, la relation force-vitesse rejoint celle établie sans force initiale.

Pour mettre en évidence cette relation force-vitesse, la compliance du muscle a été mesurée. Trois conditions de mesure ont été étudiées :

- en excitation maximale en montée de force
- en excitation maximale en plateau de force avec fatigue
- en excitation sous-maximale en plateau de force sans fatigue.

Deux relations compliance force ont alors été trouvées : une relation pour les contractions en excitation sous-maximale et une deuxième en excitation maximale. Un modèle d'équation est proposé à partir de l'équation de LENSEL (1978b), tenant compte d'hypothèses physiologiques pour décrire ces relations compliance-force. Cette équation est valable au niveau du muscle équivalent chez l'homme in situ, elle tient compte de la compliance parallèle des muscles antagonistes.

A partir de ces résultats est proposé un modèle d'équation qui tient compte du rôle de l'activation dans le développement de la contraction. Ce recrutement serait responsable de l'existence des deux relations compliance force.

A l'issue de ce travail, il restera à tester l'équation proposée pour la relation compliance-force. Il faudra également établir la relation force-vitesse en contraction isotonique afin de vérifier si la relation force-vitesse mise en évidence ici est valable dans ces conditions.

BIBLIOGRAPHIE

AKASAWA, K., FUJII, K. et KASAI, T. (1969) - Analysis of muscular contraction mechanism by visco-elastic model.
Technology reports of the Osaka University, 19, 577-595.

AKASAWA, K., FUJII, K., KASAI, T. et MASHIMA, H. (1970) - Dynamic properties of viscous and contractile components of muscular contraction mechanism.
Jap. J. Med. Electron. Biol. Eng., 8, 212-219.

ANGEL, R.W., EPPLER, W. et IANNONE, A. (1965) - Silent period produced by unloading of muscle during voluntary contraction.
J. Physiol., London, 180, 864-870.

ASMUSSEN, E., HANSEN, O. et LAMMERT, O.(1965) - The relation between isometric and dynamic muscle strength in man.
Dan. Nat. Assoc. Inf. Paralysis, 20, 3-11.

AUBERT, X. (1956) - Le couplage energétique de la contraction musculaire.
Arscia Ed., Bruxelles, 1 vol., 320 p.

AUBERT, X., ROQUET, M.L. et VAN DER ELST, J. (1951) - The tension length diagram of the frog's sartorius muscle.
Arch. internat. 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. et ZIERLER, K.L. (1967) - The active state of mammalian skeletal muscle.
J. Gen. Physiol., 50, 2239-2253.

BAHLER, A.S., FALES, J.T. et ZIERLER, K.L. (1968) - The dynamic properties of mammalian skeletal muscle.
J. Gen. Physiol., 51, 369-384.

BANKOV, S. et JØRGENSEN, K. (1969) - Maximum strength of elbow flexors with pronated and supinated forearm.
Dan. Nat. Assoc. Inf. Paralysis, 29, 3-11.

BANUS, H.G. et ZETLIN, A. (1938) - The relation of isometric tension to lenghts in skeletal muscle.
J. Cell. Comp. Physiol., 12, 403-420.

BASKIN, R.J. (1965) - The variation of muscle oxygen consumption with velocity of shortening.
J. Gen. Physiol., 49, 9-15.

BIGLAND et LIPPOLD, O.C.J. (1954) - The relation between force, velocity and integrated electrical activity in human muscles.
J. Physiol. Scand., 47, 179-190.

BLANGE, T., KAREMAKER, J.M. et 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. et KRAMER, A.E. (1972 b) - Tension transcients 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.

BOUISSET, S. (1973) - EMG and muscle force in normal motor activities. In J.E. DESMEDT "New developments in EMG and clinical neurophysiology"
Karger Ed., Basel, vol. 1, 547-583.

BOULANGE, M., CNOCKAERT, J.C., LENSEL, G., PERTUZON, E. et VIGREUX, B. (1979) - Muscular fatigue and rate of tension development.
Eur. J. Appl. Physiol., 41, 17-25.

BRESSLER, B.H. et CLINCH, N.F. (1975) - Cross-bridges as the major source of compliance in contracting skeletal muscle.
Nature, 256, 221-222.

BRAUNE, W. et FISHER, O. (1889) - Die Rotations momente der Bengemuskel am Ellbogenglenk des Menschen.
Abhandl., D.K.S. Ges. d. Wiss., 26, 245-310.

BUCHTHAL, F. et KAISER, E. (1951) - The rheology of the cross striated muscle fibre.
Dan. Biol. Med., 21, 1-318.

BUCHTHAL, F. et ROSENFALCK, P. (1957) - Elastic properties of striated muscle.
In : "Tissue elasticity", J.W. REWINGTON Ed., 1 vol., 55-72.

BURKE, R.E., LEVINE, D.N., ZAJA, F.E., TSAIRIS, P., ENGEL, W.K. (1971) - Mammalian motor units : physiological-histochemical correlation in three types in cat gastrocnemius.
Science, 174, 709-712.

CAVAGNA, G.A. et CITTERIO, G. (1974) - Effect of stretching on the elastic characterics and the contractile component of frog striated muscle.
J. Physiol., London, 239, 1-14.

CECCHI, G., COLOMO, F., LOMBARDI, V. (1978) - Force velocity relation in normal and nitrate-treated frog single muscle fibres during rise of tension in an isometric tetanus.
J. Physiol., London, 285, 257-274.

CHAPMAN, A.E. et HARROWER, P.T. (1977) - Linear approximations of muscle mechanics in isometric contraction.
Biol. Cybern., 27, 1-8.

CLARKE, D.H. (1967) - Force-time curves of voluntary muscular contraction at varying tensions.
Res. Quartely., 39, 900-906.

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. (1965) - The relation between intrinsec speed of shortening and the duration of the active state of muscle.
J. Physiol., London, 180, 542-559.

CLOSE, R.I. (1972) - Dynamic properties of mammalian skeletal muscles.
Physiol., Rev., 52, 129-197.

CNOCKAERT, J.C. (1976) - Recherche des conditions optimales d'exécution de mouvements simples à partir de critères biomécaniques et électromyographiques.
Thèse Doctorat d'Etat, Univ. LILLE I, 1 vol., 278 p.

CNOCKAERT, J.C. et PERTUZON, E. (1970 a) - Détermination des constantes biomécaniques d'un segment corporel (avant-bras plus main). I. Mesure du volume et estimation de la masse.
Trav. Hum., 33, 37-46.

CNOCKAERT, J.C. et PERTUZON, E. (1970 b) - Détermination des constantes biomécaniques d'un segment corporel (avant-bras plus main). II. Mesure de la position du centre de gravité.
Trav. Hum., 33, 335-340.

CNOCKAERT, J.C., LENSEL, G. et PERTUZON, E. (1975) - Relative contribution of individual muscles to the isometric contraction of a muscular group.
J. Biomechanics, 8, 191-197.

CONTINI, R., DRILLIS, R.J. et BLUESTEIN, M. (1963) - Détermination of body segment parameters.
Human factors, 5, 493-504.

DERN, R.J., LEVENE, J.M. et BLAIR, H.A. (1947) - Force exerted at different velocities in human arm movements.
Amer. J. Physiol., 151, 415-437.

DESMEDT, J.E. et GODAUX, E. (1977) - Ballistic contractions in man : charactéristic récruitment patterns of single motor units of the tibialis anterior muscle.
J. Physiol., London, 264, 673-693.

DIETZ, V. (1978) - Analysis of the electrical muscle activity during maximal contraction and the influence of ischemia.
J. Neurol. Sci., 37, 187-197.

DIJKSTRA, Sj., DENIER VAN DER GON, J.J., BLANGE, T., KAREMAKER, J.M. et KRAMER, A.E. J.L. (1973) - A simplified sleding-filament muscle model for simulation purposes.
Kybernetik, 12, 94-101.

DOSS, W.S. et KARPOVICH, P.V. (1965) - A comparison of concentric, eccentric and isometric strength of elbow flexors.
J. Appl. Physiol., 20, 351-353.

DRILLIS, R., CONTINI, R. et BLUESTEIN, M. (1964) - Body segment parameters : a survey of measurement techniques.
Artificials limbs, 8, 44-66.

ELKINS, E.C., LEDEN, U.M. et WAKIM, K.G. (1951) - Objective recording of the strength of normal muscles.
Arch. Phys. Med., 32, 639-647.

FENN, W.O. (1938) - The mechanics of muscular contraction in man.
J. Appl. Physics, 9, 165-177.

FENN, W.O., BRODY, H. et PETRILLI, A. (1931) - The tension developed by human muscles at different velocities of shortening.
Amer. J. Physiol., 97, 1-24.

FENN, W.O. et MARSH, B.S. (1935) - Muscular force at different speeds of shortening.
J. Physiol., London, 85, 277-297.

FLITNEY, F.W. et HIRST, D.G. (1974 a) - Short-range elastic properties of contracting frog's muscle.
J. Physiol., London, 239, 119P - 121P.

FLITNEY, F.W. et HIRST, D.G. (1974 b) - Rapid "give" os sarcomeres and tension changes during servo-controlled stretches applied to contracting frog's muscle.
J. Physiol., London, 246, 68P - 69P.

GASSER, H. et HILL, A.V. (1924) - The dynamics of muscular contraction.
Proc. Roy. Soc. B, 96, 398-437.

GOSLOW, G.E., Jr., CAMERON, W.E., STUART, D.G. (1977 a) - The fast twitch motor units of cat ankle flexors. I. Tripartite classification on basis of fatigability.
Brain Res., 134, 35-46.

GOSLOW, G.E., Jr., CAMERON, W.E., STUART, D.G. (1977 b) - The fast twitch motor units of cat ankle flexors. II. Speed-force relations and recruitment order.
Brain Res., 134, 47-57.

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. (1978) - Muscular compliance during isometric contraction.
J. Physiol., Paris, 74, 609-614.

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.

GRIMBY, L. et HANNERZ, J. (1968) - Recruitment order of motor units on voluntary contraction changes induces by proprioceptive afferent activity.
J. Neurol. Neurosurg. Psychiat., 31, 565-573.

GRIMBY, L. et HANNERZ, J. (1977) - Firing rate and recruitment order of two extensor motor units in different modes of voluntary contraction.
J. Physiol., 264, 865-879.

HANNERZ, J. (1974) - Discharge properties of motor units in relation to recruitment order in voluntary contraction.
Acta Physiol. Scand., 91, 374-384.

HILL, A.V. (1922) - The maximum work and mechanical efficiency of human muscles and their most economical speed.
J. Physiol., London, 56, 19-41.

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, 399-420.

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. (1970) - First and last experiments in muscle mechanics.
1st. Ed. Cambridge University Press, 1 vol., 141 p.

HUXLEY, A.F. (1957) - Muscle structure and theories of contraction.
Prog. Biophys. Chem., 7, 255-318.

HUXLEY, A.F. (1973) - A note suggesting that the cross-bridge attachement during muscle contraction may take place in two stages.
Proc. Roy. Soc. D, 183, 83-86.

HUXLEY, A.F. (1974) - Review lecture - Muscular contraction.
J. Physiol., London, 243, 1-43.

HUXLEY, A.F. et 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. et SIMMONS, R.M. (1971) - Mechanical properties of the cross-bridges of frog striated muscle.
J. Physiol., London, 218, 59P - 60P.

JEWELL, B.R. et WILKIE, D.R. (1958) - An analysis of the mechanical components in frog's striated muscle.
J. Physiol., London, 143, 515-540.

JOYCE, G.C., RACK, P.M.H. et WESTBURY, D.R. (1969) - The mechanical properties of cat soleus muscle during controlled lengthening and shortening movements.
J. Physiol., London, 204, 475-491.

KATZ, B. (1939) - The relation between force and speed in muscular contraction.
J. Physiol., London, 96, 45-64.

KOMI, P.V. (1973) - Relationship between muscle tension, EMG and velocity of contraction under concentric and eccentric work. In J.E. DESMEDT "New developments in electromyography and clinical neurophysiology".
Karger Ed., Basel, vol. 1, 596-606.

LÄNNERGREN, J. (1978) - The force-velocity relation of isolated twitch and slow muscle fibres of xenopus laevis.
J. Physiol., London, 283, 501-522.

LENSEL, G. (1976) - Comparaison de la compliance du muscle au repos et en contraction.
Arch. Int. Physiol. Biochim., 84, 699-711.

LENSEL, G. (1978 a) - Evolution de la compliance série du muscle isolé en fonction de la fatigue.
C.R. Soc. Biol., 172, 485-494.

LENSEL, G. (1978 b) - Etude et essai d'interprétation de la relation entre la compliance et la tension musculaire.
Thèse 3e cycle, Univ. LILLE I, 1 vol., 102 p.

LENSEL, G. et PERTUZON, E. (1980) - Calcul des relations force-vitesse pendant les phases transitoires de la contraction isométrique du muscle.
5ème Congrès de Biomécanique, Univ. BORDEAUX II.

LESTIENNE, F. et PERTUZON, E. (1974) - Détermination, in situ, de la visco-élasticité du muscle humain inactivé.
Eur. J. Appl. Physiol., 32, 159-170.

LEVIN, A. et WYMAN, J. (1927) - The viscous elastic properties of muscle.
Proc. Roy. Soc. B, 101, 218-243.

LIBERSON, W.T., DONDEY, M. et ASA, M.M. (1962) - Brief repeated isometric maximal exercises.
Amer. J. Phys. Med., U.S.A., 41, 3-14.

MAC CROREY, H.L., GALE, H.H. et ALPERT, N.R. (1966) - Mechanical properties of cat tennuissimus muscle.
Amer. J. Physiol., 210, 114-120.

MAC PHERSON, L. (1953) - A method of determining the force-velocity relation of muscle from two isometric contractions.
J. Physiol., London, 122, 172-177.

MAC PHERSON, L. et WILKIE, D.R. (1954) - The duration of the active state in a muscle twitch.
J. Physiol., London, 124, 292-299.

MARSDEN, C.D., MEADOWS, J.C. et MERTON, P.A. (1971) - Isolated single motor unit in human muscle and their rate of discharge during maximal voluntary effort.
J. Physiol., London, 217, 12P.

MASHIMA, H. et KUSHIMA, H. (1971) - Determination of the active state by the graphical experimental and instantaneous methods in the frog ventricle.
Jap. Heart J., 12, 545-561.

MASHIMA, H., AKAZAWA, K., KUSHIMA, M. et FUJII, K. (1972) - The force load velocity relation and the viscous-like force in the frog skeletal muscle.
Jap. J. Physiol., 22, 103-120.

MASHIMA, H., AKAZAWA, K., KUSHIMA, H. et FUJII, K. (1973) - Graphical analysis and experimental determination of the active state in frog skeletal muscle.
Jap. J. Physiol., 23, 217-240.

MATON, B. (1976) - Motor unit differentiation and integrated surface EMG in voluntary isometric contraction.
Eur. J. Appl. Physiol., 35, 149-157.

MATON, B. (1977) - Frequence et recrutement des unités motrices du muscle biceps brachial au cours du travail statique chez l'homme normal.
J. Physiol., Paris, 73, 177-199.

MATON, B., BOUISSET, S. (1971) - Motor unit recruitment during movement in normal man.
From International Congress Series n° 253. Neurophysiology studied in man.
Proceedings of a Symposium held in Paris at the Faculté des Sciences, 20 july 1971.
Excerpta Medica, Amsterdam.

MATON, B., BOUISSET, S. et METRAL, S. (1969) - Comparaison des activités électromyographiques globales et élémentaires au cours de la contraction statique volontaire.
Electromyography, 9, 311-323.

MATTHEWS, P.B.C. (1972) - Mammalian muscle receptors and their central actions.
E. ARNOLD, ed., London, 1 vol., 630 p.

MILNER-BROWN, H.S., STEIN, R.B. et YEMM, R. (1973) - The contractile properties of human motor units during voluntary isometric contraction.
J. Physiol., London, 228, 285-306.

MONSTER, A.W. et CHAN, H. (1980) - Surface electromyogram potentials of motor units ; relationship between potential size and unit location in large human skeletal muscle.
Exp. Neurol., 67, 280-297.

MØLLER, E. (1966) - The chewing apparatus.
Acta Physiol. Scand., 69, suppl. 280.

NORMAN, R.W. et KOMI, P.V. (1979) - Electromechanical delay in skeletal muscle under normal movement conditions.
Acta Physiol. Scand., 106, 241-248.

PARMLEY, W.W. et 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. et SONNENBLICK, E.H. (1970) - Differences between isotonic and isometric force-velocity relations in cardiac and skeletal muscle.
Amer. J. Physiol., 219, 546-550.

PEROT, C. (1979) - Approche biomécanique de la difonctionnalité musculaire.
Thèse Doctorat 3e Cycle, Univ. COMPIEGNE, 1 vol., 129 p.

PERSON, R.S. (1963) - Problems in the interpretation of electromyograms. I. Comparison of electromyograms on recording with skin and needle electrodes.
Biofizika, 8, 82-89.
Biophysics, 8, 89-97.

PERTUZON, E. (1968) - Un dispositif pour les expériences de "quick-release".
Trav. Hum., 31, 303-308.

PERTUZON, E. (1972) - La contraction musculaire dans le mouvement volontaire maximal.
Thèse Doctorat d'Etat, Univ. LILLE I, 1 vol., 208 p.

PERTUZON, E. et BOUISSET, S. (1971) - Maximum velocity of movement and maximum velocity of muscle shortening.
Medecine and Sport, 6, Biomechanics II, 170-173.

PERTUZON, E. et LESTIENNE, F. (1971) - Influence des valeurs initiales de la position de l'articulation et de la force sur les modalités des réflexes évoqués par "quick-release".
J. Physiol., Paris, 63, 264-265.

PERTUZON, E. et LESTIENNE, F. (1973) - Determination dynamique de la position d'équilibre d'une articulation.
Int. Z. angew. Physiol., 31, 315-325.

PINI, A. (1966) - Relazione forza-velocita nel muscolo umano in vivo nel lavaro motore e resistente.
Boll. Soc. Ital. Biol. Sper., 41, 1548-1550.

PODOLSKY, R.J., NOLAN, A.C. et ZAVELER, S.A. (1969) - Cross-bridge properties derived from isotonic velocity transients.
Proc. Nat. Acad. Sci., 64, 504-511.

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.

PROVINS, K.A. et SALTER, N. (1955) - Maximal torque exerted about the elbow joint.
J. Appl. Physiol., 7, 393-398.

RALSTON, H.J., INMAN, V.T., STRAIT, L.A. et SHAFFRATH, M.D. (1947) - Mechanics of human isolated voluntary muscle.
Amer. J. Physiol., 151, 612-620.

RALSTON, H.J., POLISSAR, M.J. , INMAN, V.T., CLOSE, J.R. et FEINSTEIN, B. (1949) - Dynamic features of human isolated voluntary muscle in isometric and free contractions.
J. Appl. Physiol., 1, 526-533.

RAMSEY, R.W. et STREET, S.F. (1940) - The isometric length-tension diagram of isolated skelelal muscle fibres of the frog.
J. Cell. Comp. Physiol., 15, 11-34.

RITCHIE, J.M. (1954) - The duration of the plateau of full activity in frog muscle.
J. Physiol., London, 124, 605-612.

RITCHIE, J.M. et WILKIE, D.R. (1955) - The effect of previous stimulation on the active state of muscle.
J. Physiol., London, 130, 488-496.

RITCHIE, J.M. et WILKIE, D.R. (1958) - The dynamics of muscular contraction.
J. Physiol., London, 143, 104-113.

SCHOENBERG, M., WELLS, J.B. et PODOLSKY, R.J. (1974) - Muscle compliance and the longitudinal transmission of mechanical impulses.
J. Gen. Physiol., 64, 623-642.

STEPHENS, J.A. et TAYLOR, A. (1972) - Fatigue of maintained voluntary muscle contraction in man.
J. Physiol., London, 220, 1-18.

STEPHENS, J.A. et USHERWOOD, T.P. (1975) - The fatigability of human motor units.
J. Physiol., London, 250, 37P-38P..

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 fibres.
J. Physiol., London, 225, 237-253.

TARDIEU, C., TARDIEU, L., GAGNARD, C., TABARY, C. et PFEIFFER, J. (1970) - Le muscle strié est-il générateur de force ou de raideur ? I. Diagramme force-longueur du tibial anterieur et du soléaire chez le chat. Etirement forcé.
J. Physiol., Paris, 62, 327-344.

TRUONG, X.T. (1970) - Visco-elastic relaxation spectrum and wave propagation in skeletal muscle.
Physiologist, 13, 325.

TRUONG, X.T., WALKER, S.M. et WALL, B.J. (1963) - The use of velocity of elastic waves in the determination of elastic constants in frog muscle.
Physiologist, 6, 289.

UNIVERSITE DE CALIFORNIE (1947) - Fundamental studies of human locomotion and other information relating to design of artificial limbs, 2 vol.

VAN HOECKE, J. (1980) - Géométrie musculo-squelettique et propriétés mécaniques du muscle.
Thèse Doctorat 3e Cycle, Univ. COMPIEGNE, 1 vol., 101 p.

VIGREUX, B. (1977) - A propos de la détection de l'activité électromyographique de surface.
Diplôme d'Etude Approfondie, Univ. LILLE I, 1 vol., 41 p.

VIGREUX, B., CNOCKAERT, J.C. et PERTUZON, E. (1979) - Factors influencing quantified surface EMGs.
Eur. J. Appl. Physiol., 41, 119-129.

VIGREUX, B., CNOCKAERT, J.C. et PERTUZON, E. (1980) - Effects of fatigue on the series elastic component of human muscle.
Eur. J. Appl. Physiol. (sous presse).

WILKIE, D.R. (1950) - The relation between force and velocity in human muscle.
J. Physiol., London, 110, 249-280.

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

WOLEDGE, R.C. (1968) - The energetics of tortoise muscle.
J. Physiol., London, 197, 685-707.

YEMM, R. (1977) - The orderly recruitment of motor units of the masseter and temporal muscles during voluntary isometric contraction in man.
J. Physiol., London, 265, 163-174.

BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE
Section de SCIENCES
LILLE