

N° d'ordre : 856

50376
1980
162

50376
1980
162

THÈSE

présentée à

L'UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

pour obtenir le titre de

**DOCTEUR EN PHYSIOLOGIE
NERVEUSE ET MUSCULAIRE**

(3ème cycle)

par

Monique BOULANGÉ

**CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA
SIGNIFICATION MECANIQUE DE
L'ELECTROMYOGRAMME DE SURFACE**



Soutenue le 8 décembre 1980 devant la Commission d'Examen

Président	M. ROUSSEAU	Professeur à l'Université de Lille I
Rapporteur	M. PERTUZON	Professeur à l'Université de Lille I
Examineurs	M. FARDEAU	Directeur de Recherches au C.N.R.S.
	Mme JAMI	Maître de Recherches au C.N.R.S.

Travail réalisé au Laboratoire de Physiologie Neuromusculaire de l'Université des Sciences et Techniques de Lille, Laboratoire associé au CNRS n° 308

" Le sublime est corrosif "

J. PREVERT (Favras, 1966).

Je remercie Monsieur J.P. ROUSSEAU d'avoir accepté la présidence de ce jury.

Je remercie vivement Madame L. JAMI et Monsieur M. FARDEAU d'avoir accepté de juger ce travail. Leurs conseils m'ont été très utiles pour élaborer ce mémoire.

Je tiens également à remercier Mademoiselle F. EMONET-DENAND. Ses critiques m'ont été précieuses dans la rédaction de cette thèse.

Je remercie plus spécialement Monsieur E. PERTUZON pour m'avoir permis de réaliser ce travail dans son laboratoire. Qu'il trouve l'expression de ma reconnaissance pour avoir suivi et guidé ce travail.

Je remercie encore tous ceux qui m'ont aidé efficacement pour réaliser ce mémoire.

PLAN GENERAL

SOMMAIRE	1
HISTORIQUE	2
BUT DU TRAVAIL	14
<u>CHAPITRE I</u>	
<i>TECHNIQUES</i>	15
<u>CHAPITRE II</u>	
<i>PROTOCOLES</i>	26
<u>CHAPITRE III</u>	
<i>LA DETECTION DE L'ELECTROMYOGRAMME DE SURFACE</i>	49
<u>CHAPITRE IV</u>	
<i>LA RELATION ELECTROMYOGRAMME-FORCE ET LES MECANISMES DE RECRUTEMENT</i>	93
RESUME ET CONCLUSION	129
ANNEXE	136
BIBLIOGRAPHIE	145

Chaque chapitre est précédé d'un plan détaillé

La relation entre l'activité électrique et l'activité mécanique a souvent été étudiée, chez l'Homme, lors de la contraction volontaire de groupes musculaires, dans le but d'estimer, de façon indirecte, à partir de l'activité électromyographique, la force développée au cours de la contraction isométrique et, plus rarement, au cours de la contraction anisométrique.

Toutefois, la mesure directe de la force développée par un muscle au cours d'une contraction naturelle, se heurte à l'impossibilité, en dehors de toute technique invasive, de déterminer l'activité mécanique d'un muscle au sein d'un groupe musculaire.

C'est pourquoi nous avons tenté l'approche de ce problème sur une préparation animale, chez le Rat. La stimulation indirecte du muscle gastrocnémien, par l'intermédiaire de son nerf moteur, permet la réalisation de secousses et de contractions tétaniques, d'amplitude et de fréquence variables. Les activités électrique et mécanique sont recueillies sur le muscle isolé des muscles adjacents.

L'analyse de la relation entre l'électromyogramme et la force est confrontée à une étude histologique du muscle. Après avoir examiné les relations électromyogramme-force obtenues chez l'Homme, nous étudierons le recrutement des différentes fibres et l'influence de leur résistance relative à la fatigue. La classification des fibres varie selon les caractères retenus. Nous nous baserons sur l'activité ATPasique pour classer les fibres. La résistance à la fatigue et la mise en jeu des fibres seront testées par la détermination de leur stock glycogénique et par l'approche de la cinétique de ce stock au cours de l'activité musculaire.

HISTORIQUE

HISTORIQUE

I - FORME DE LA RELATION ENTRE L'ELECTROMYOGRAMME ET LA FORCE	3
II - RECRUTEMENT ET RESISTANCE A LA FATIGUE DES DIFFERENTS TYPES DE FIBRES	6
III - CARACTERISATION DE L'ACTIVITE ATPasique	8
IV - CLASSIFICATION DES FIBRES MUSCULAIRES	9
V - CONTROLE DE L'ACTIVITE MECANIQUE DES FIBRES MUSCULAIRES	13

Depuis *RANVIER* (1874), il est connu que le muscle squelettique n'est pas un ensemble homogène. Cet auteur nota que la couleur rouge ou blanche du muscle ne reflétait pas uniquement un degré variable de vascularisation mais que les fibres musculaires avaient un aspect plus ou moins sombre ou granuleux. La notion d'unité fonctionnelle du système neuromusculaire fut apportée par *SHERRINGTON* (1929) : c'est "l'unité motrice" (U.M.), constituée d'un motoneurone et d'un groupe de fibres musculaires dont la contraction est liée à l'activité de ce motoneurone. Chaque décharge du motoneurone donne lieu à une excitation synchrone des fibres composant l'unité motrice ou "grappe neuromyotique" (*LAPICQUE*, 1923).

Au cours de la contraction, l'activité mécanique du muscle se traduit par le développement d'une force et, le cas échéant, par une variation de longueur. Dans le cas particulier de la contraction isométrique, elle s'exprime par la force (F). La force est maximale lorsque toutes les fibres musculaires sont activées. Chaque fibre active est le siège d'un potentiel d'action (P.A.) et l'ensemble de ces P.A. constitue l'électromyogramme (EMG). Lors de la contraction, l'EMG traduit l'excitation du muscle et l'activation qui s'ensuit s'exprime par la force.

La relation entre l'EMG et la force a été établie à plusieurs reprises chez l'Homme, sur le muscle squelettique, en contraction volontaire. Ces relations ont pour but d'utiliser l'EMG comme indice indirect de la force lors de l'exploration de l'activité d'un muscle appartenant à un groupe musculaire. En effet, dans la plupart des cas, l'EMG recueilli est celui d'un muscle, alors que la force est celle d'un groupe musculaire. Ce muscle, représentatif du groupe, est appelé "muscle équivalent" (*PERTUZON*, 1972 ; *BOUISSET*, 1973).

L'EMG est détecté :

- soit au moyen d'électrodes de surface (*LIPPOLD, 1952*) ou de fils intramusculaires non sélectifs (EMG de surface) ;
- soit au moyen d'électrodes intramusculaires sélectives (EMG unitaire), utilisées par *BUCHTHAL et al. (1957)*. L'EMG est quantifié soit graphiquement par mesure d'amplitude ou de nombre d'ondes, soit après redressement du signal, par simple filtrage ou par intégration.

I - FORME DE LA RELATION EMG-FORCE

La forme de la relation EMG-force est très variable. Entre autres hypothèses, elle peut dépendre des caractéristiques du muscle. Sa composition en un ou plusieurs chefs (*FRANKE, 1920*), la longueur des tendons (*BIGLAND et LIPPOLD, 1954*) et la structure pennée (*BURKE et TSAIRIS, 1973*) peuvent influencer sur la force maximale développée ou l'exactitude de l'isométrie. Des facteurs d'ordre technique tels que le mode de quantification de l'EMG et le choix des électrodes de détection peuvent entraîner une certaine variabilité des résultats.

KNOWLTON et al. (1956) trouvent une relation linéaire entre l'amplitude crête à crête de l'EMG et la force. *BERGSTRÖM (1959)* quantifie l'EMG par le nombre d'ondes, après avoir établi une relation linéaire entre la surface de l'EMG et le nombre d'ondes. Par contre, *MATON (1976)* démontre que la relation entre la surface de l'EMG et le nombre d'ondes est de forme parabolique. Des méthodes de filtrage, donnant une valeur approchée de la surface de l'EMG, sont parfois utilisées pour quantifier l'EMG. C'est le "mean voltage" encore appelé "profil" ou "enveloppe" (*STEPHENS et TAYLOR, 1969 ; ZUNIGA et SIMONS, 1969*) et la méthode du "root mean square" (*ZUNIGA et al., 1970*).

LIPPOLD (1952) réalise le premier une intégration vraie de

l'EMG par planimétrie, puis par une méthode électronique (*BIGLAND et LIPPOLD, 1954*). Le signal intégré peut être délivré de façon cumulative et continue. L'ordonnée du tracé est proportionnelle à la surface de l'EMG. Sa pente représente la valeur instantanée de l'EMG. A l'aide de cette technique, *VREDENBREGT et KOSTER (1966)* montrent une relation curvilinéaire entre l'EMG et la force, lors de contractions volontaires isométriques et isotoniques chez l'Homme (*Figure 1*). Leurs résultats indiquent que, pour une même force développée par le muscle, l'EMG dépend de la longueur de ce muscle. La relation entre la force et la longueur est à considérer dans l'évaluation de la participation relative d'un muscle, lors d'une contraction réalisée par un groupe musculaire. La relation entre l'EMG intégré ou filtré et la force est :

- curvilinéaire selon *BOTTOMLEY (1964) et VREDENBREGT et al. (1966)* ;
- linéaire pour les faibles niveaux de force et curvilinéaire pour les forces élevées selon *KURODA et al. (1970)* ;
- linéaire selon *GOTTLIEB et AGARWAL (1971) et MILNER-BROWN et STEIN (1975)*.

Les résultats de ces derniers auteurs ne correspondent qu'à des niveaux de force sous-maximaux, ce qui explique la linéarité des relations obtenues.

La relation entre l'EMG et la force dépend également du nombre d'U.M. actives, ce qui correspond au "recrutement spatial" des U.M. lors d'une contraction volontaire (*MILNER-BROWN et al., 1973*).

Enfin, pour une U.M., la force dépend de la fréquence à laquelle est activée l'U.M., ce qui correspond au "recrutement temporel" des U.M., mentionné par *ADRIAN et BRONK (1929)*.

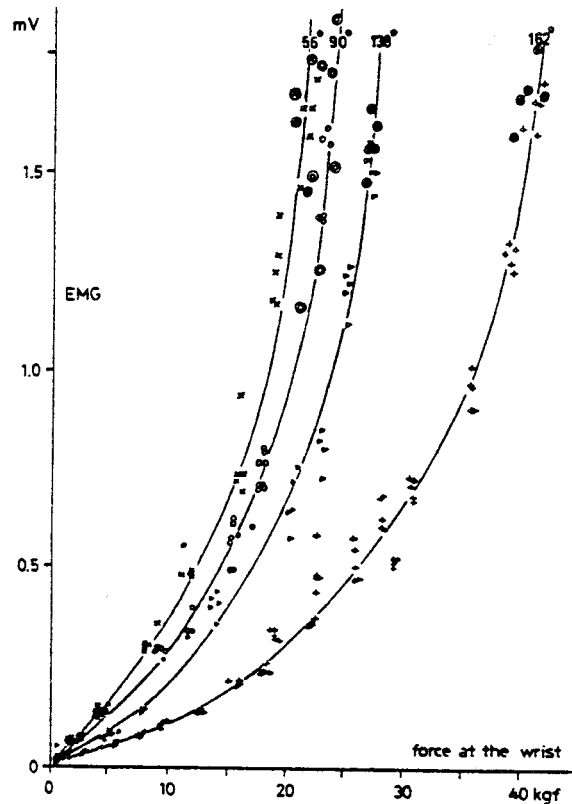


Figure 1

Relation entre l'EMG intégré d'un fléchisseur du coude (biceps brachii) et la force de flexion isométrique développée au niveau du poignet, chez l'Homme, pour différents angles de l'articulation (180° = extension complète).

(d'après VREDENBREGT et KOSTER, 1966)



II - RECRUTEMENT ET RESISTANCE A LA FATIGUE DES DIFFERENTS TYPES DE FIBRES

Les mécanismes relevant des recrutements spatial et temporel des U.M. posent le problème de la composition du muscle en différents types de fibres. Notre étude est menée sur le muscle gastrocnémien de Rat. C'est un muscle "mixte" c'est-à-dire composé d'U.M. lentes et d'U.M. rapides, mais avec une forte proportion d'U.M. rapides (*STEIN et PADYKULA, 1962 ; HENNEMAN et OLSON, 1965 ; BURKE et TSAIRIS, 1973*). Les secousses obtenues sur des U.M. de type rapide sont plus amples que celles obtenues sur des U.M. de type lent (*BESSOU et al., 1963 ; EMONET-DENAND et al., 1971*). Elles sont plus brèves et fusionnent à des fréquences de stimulation plus élevées que celles obtenues sur des U.M. de type lent (*STEPHENS et STUART, 1975 ; KUGELBERG, 1973 ; CARLSON, 1978*). De même, d'après *BULLER et al. (1960) et TAYLOR et CALVEY (1977)*, les secousses obtenues sur des muscles rapides (tels que le muscle tibial antérieur et le muscle gastrocnémien) fusionnent à des fréquences plus élevées que celles obtenues sur des muscles lents (tels que le muscle soléaire). Or, la force développée par le muscle croît avec la fusion des secousses. Elle dépend donc de la fréquence de stimulation et du type prédominant d'U.M. actives.

Par ailleurs, les potentiels sont suivis d'une période réfractaire pendant laquelle les chocs de stimulation sont inefficaces (*KUNO, 1959*). Les U.M. répondent jusqu'à une fréquence limite à partir de laquelle certains chocs sont imposés pendant la période réfractaire. Au-delà de cette fréquence, les "échecs" de certains chocs de stimulation dépendraient de la durée des périodes réfractaires et se traduiraient par une diminution de l'EMG et de la force, modifiant l'allure de la relation entre ces deux variables. La durée de la période réfractaire varie selon le type d'U.M. ; elle est plus longue pour les U.M. lentes que pour les U.M. rapides (*HAMMABERG et KELLERTH, 1975 ; KERNELL, 1979*).

De plus, l'interprétation de la relation EMG-force doit tenir compte de la résistance relative des U.M. à la fatigue. *SCHERRER et BOURGUIGNON (1959)* constatent une augmentation de l'EMG intégré global et un nombre de potentiels d'U.M. croissant au cours du développement de la fatigue, lors du maintien d'une charge sous-maximale. En d'autres termes, lors d'une contraction volontaire, le développement de la fatigue entraîne une augmentation du nombre d'U.M. actives.

Lors des contractions volontaires, *MERTON (1954)* situe la fatigue au niveau du mécanisme contractile. Dès 1880, *RANVIER* avait noté que, lors de contractions soutenues, la tension des muscles rouges, de vitesse de contraction lente, diminuait plus lentement que celle des muscles blancs, de vitesse de contraction rapide. *EDSTRÖM et KUGELBERG (1968)* étudient la fatigue des différentes U.M. sur le muscle tibial antérieur de Rat et classent ces U.M. en trois types : A, B et C. La tension des U.M. de type A chute à 10 p. 100 ou devient nulle, après environ 1 800 contractions et sont qualifiées de phasiques, alors que les U.M. de type C n'accusent aucune fatigue et sont dites toniques. Les U.M. de type B ont un comportement intermédiaire. Le recrutement des U.M. dans l'ordre C, B, A, inverse de leur fatigabilité, assure le développement d'une activité volontaire tonique maximale.

La classification des U.M. peut se baser sur la composition enzymatique, sur des critères mécaniques et sur des critères d'excitabilité. C'est ainsi qu'elle peut être utilisée dans l'interprétation des relations EMG-force.

BURKE et al. (1971) établissent des tests de fatigue (stimulation à 40 c/s pendant 330 ms, toutes les secondes) et classent les fibres musculaires en deux catégories de fibres rapides selon leur degré de fatigabilité et en fibres lentes non fatigables (muscle gastrocnémien de Chat). Cette même classification est confirmée par *STEPHENS et al. (1973)*. *GOSLOW et al. (1977)* subdivisent les U.M. rapides en

trois catégories selon leur indice de fatigabilité (muscles fléchisseurs de la patte antérieure de Chat). Lors des tests de fatigue menés chez l'Homme sur des muscles superficiels de type rapide et de profil histologique connu, *CLAMAN et BROECKER (1979)* expliquent les variations d'EMG (quantifié par filtrage) lors du développement d'une force isométrique par la fatigue relative des U.M.

III - CARACTERISATION DE L'ACTIVITE ATPasique

Les premières méthodes de détection des ATPases furent mises au point par *GOMORI en 1939 (in GABE, 1968)* et *TAKAMATSU en 1939 (in GABE, 1968)*. Une incubation à 37°C dans le véronal sodique est destinée à maintenir le pH à une valeur proche de 9,4. Au milieu d'incubation est ajouté un activateur de l'enzyme, composé de glycérphosphate de sodium, de nitrate de calcium et de sulfate ou de chlorure de magnésium. Les ions phosphate, libérés lors de la réaction primaire, se combinent aux ions calcium. Le dépôt de phosphate de calcium, insoluble en milieu alcalin, marque le lieu de l'activité enzymatique. Le phosphate de calcium est ensuite transformé en phosphate de cobalt, puis en sulfure de cobalt, précipité noir. *En 1945, GLICK et FISHER (in GABE, 1968)* appliquent ce principe dans leurs premiers essais d'étude de l'activité ATPasique. *En 1952, GOMORI* élimine les inclusions calciques préexistantes en traitant les coupes avant incubation dans un tampon citrique à pH 4,5 - 5 pendant dix minutes (*in GABE, 1968*). D'autres auteurs tels que *PADYKULA et HERMAN (1955 a et b)* et *WACHSTEIN et MEISEL en 1957 (in GABE, 1968)* contrôlent l'activité ATPasique par des activateurs ou des inhibiteurs spécifiques. L'activité ATPasique est localisée grâce au dépôt de phosphate de calcium (*PADYKULA et HERMAN*) ou de phosphate de plomb (*WACHSTEIN et MEISEL*).

IV - CLASSIFICATION DES FIBRES MUSCULAIRES

Les classifications des fibres sont basées sur l'activité enzymatique, sachant que celle-ci est uniforme sur toute la longueur d'une fibre (*FARDEAU, 1973*). Les premières classifications furent établies d'après les différentes teneurs en succinodéshydrogénase (SDH) des fibres.

OGATA (1958) observe des fibres "rouges" (petites), des fibres "blanches" (grandes) et des fibres "intermédiaires" (de taille moyenne). *STEIN et PADYKULA (1962)* distinguent, sur le muscle gastrocnémien de Rat, des fibres A pauvres en SDH, des fibres B riches en SDH et des fibres C riches en SDH mais où la répartition des grains est plus dense à la périphérie qu'au centre des fibres.

ENGEL (1962) étudie l'activité ATPasique à son pH optimal sur le muscle humain (pH 9,4) et établit une classification en deux types, le type I ayant une teneur enzymatique plus faible que le type II. En 1966, *DREWS et ENGEL* contrastent la caractérisation des deux types de fibres. Ils inversent la réaction ATPasique par une préincubation en milieu acide (pH 4,35) avec addition d'un chélateur calcique. Dans ces conditions l'activité enzymatique des fibres II est inhibée. En 1969, *GUTH et SAMAHA* montrent que le chélateur calcique ne joue aucun rôle et que seul le pH est inhibiteur. Ils distinguent deux types de fibres selon leur sensibilité au pH :

- les fibres α "acide-sensibles" et "alcali-résistantes" (pH 4,35) ;
- les fibres β "alcali-sensibles" et "acide-résistantes" (pH 10,4).

Après préincubation à pH 10,4, les fibres β apparaissent claires et les fibres α foncées. Après préincubation à pH 4,35, la

réaction est inversée. De plus, *BROOKE et KAISER (1969)* utilisent une gamme de pH acides pour les milieux de préincubation. Ils mettent ainsi en évidence, chez l'Homme, trois sous-groupes de fibres II (selon la classification de *ENGEL*). Il s'agit de fibres II_A, II_B et II_C, correspondant aux fibres "acide-sensibles" selon la classification de *GUTH et SAMAHA*. L'activité ATPasique est inhibée dans les fibres II_A par une préincubation à pH inférieur ou égal à 4,9 et dans les fibres II_B par une préincubation à pH inférieur ou égal à 4,3. A pH 4,3, l'activité ATPasique est incomplètement inhibée dans les fibres II_C. Ces fibres seraient des fibres immatures, pouvant se différencier en fibres II_A ou II_B (*BROOKE et al., 1971*). En 1970, *BROOKE et KAISER* proposent une classification des fibres musculaires chez plusieurs espèces (muscle biceps chez l'Homme, muscle gastrocnémien chez le Rat et le Lapin). L'activité des ATPases et leur labilité selon le pH sont utilisées pour caractériser les fibres I, II_A, II_B et II_C (*Figure 2*).

Certaines classifications plus ou moins complexes se basent uniquement sur l'activité enzymatique des fibres musculaires. En 1971, *BARNARD et al.*, lors de travaux sur les muscles de Cobaye, proposent une classification en trois types : des fibres rapides, rouges ou blanches, à forte activité ATPasique et des fibres lentes, de couleur intermédiaire, à faible activité ATPasique. *ENGEL et WARMOLTS (1973)* dressent un tableau de 21 réactions caractérisant les fibres I et II.

D'autres auteurs proposent de classer les fibres sur des critères histochimiques, mécaniques et d'excitabilité. *BURKE et al. (1973)* classent les fibres en trois types : FF (fast twitch, fast fatigue), FR (fast twitch, fatigue résistant) et SR (slow twitch, fatigue résistant). C'est sur cette classification que nous nous baserons (*Figure 3*). On considèrera la correspondance respective des fibres SR, FR, FF (selon *BURKE et al.*) et des fibres I, II_A, II_B (selon *BROOKE et KAISER*).

L'activité mécanique des fibres musculaires et leur

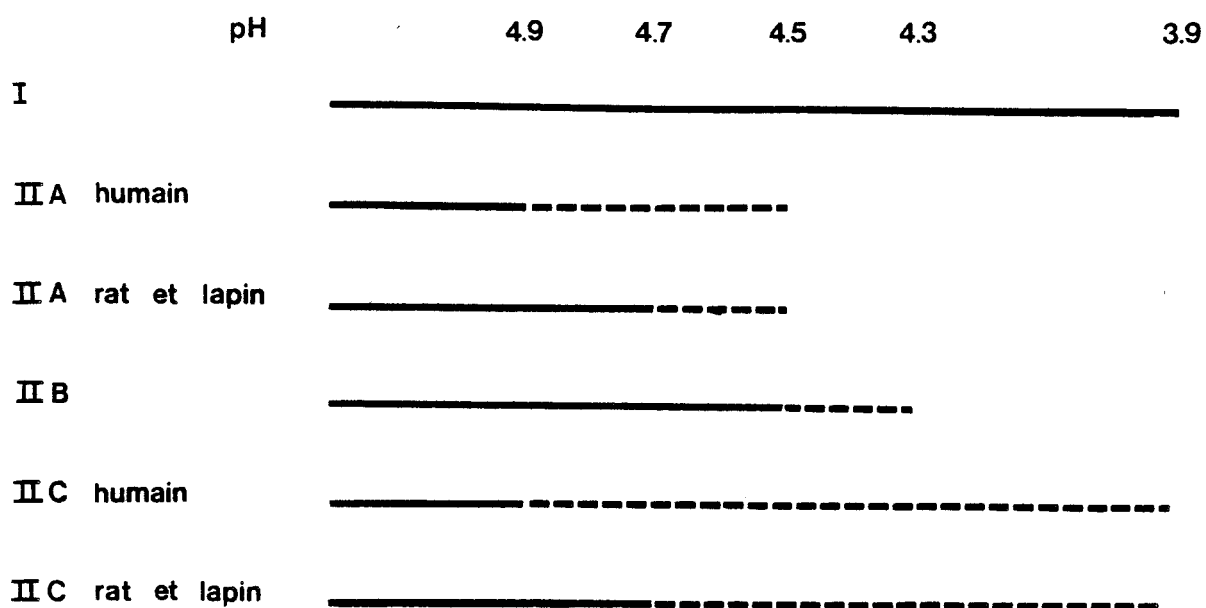


Figure 2

Inhibition de la réaction APTasique par préincubation à différents pH. Les lignes continues indiquent l'absence d'inhibition ; les lignes discontinues indiquent une inhibition partielle. Les lignes se terminent aux valeurs de pH pour lesquelles l'inhibition est complète.

(d'après BROOKE et KAISER, 1970)















	I = SR	II _B = FF	II _A = FR
- A.T.P.ase myofibrillaire			
pH 9.4			
pH 4.53			
pH 4.35			
- Glycogène			
P. A. S			

Figure 3

Classification des fibres musculaires, selon l'activité ATPasique.

Pour les abréviations, se reporter au texte.

résistance à la fatigue sont évaluées par la coloration de leur teneur en glycogène. Cette technique permet de suivre la cinétique de la déplétion glycogénique au cours d'une stimulation répétitive.

V - CONTROLE DE L'ACTIVITE MECANIQUE DES FIBRES MUSCULAIRES

Les fibres activées lors d'une stimulation et la résistance relative des différentes catégories de fibres à la fatigue sont mises en évidence par la teneur en glycogène des fibres musculaires.

La détection d'un polysaccharide tel que le glycogène s'effectue en deux temps : l'oxydation du polysaccharide et la mise en évidence des radicaux carbonyles résultant de l'oxydation. L'oxydation périodique utilisée par *MALAPRADE en 1928 et 1934 (in GABE, 1968)*, est la plus employée. Elle est basée sur l'oxydation des groupements α -glycol en aldéhydes, sous l'influence de IO_4H . Les carbonyles sont ensuite détectés par le réactif de Schiff. C'est la technique au PAS (Periodic - Acid Schiff) qu'utilise *Mc MANUS en 1946 (in GABE, 1968)* pour la détection du glycogène.

Une stimulation répétitive des motoneurones permet de repérer sur les coupes traitées au PAS les fibres non colorées, sans glycogène, entourées par les fibres colorées non vidées de leur glycogène (*EDSTRÖM et KUGELBERG, 1968 ; BRANDSTATER et LAMBERT, 1969 ; BURKE et al., 1971 ; KUGELBERG, 1973*).

Les données de la littérature permettent de se baser sur la composition en fibres d'un muscle pour rechercher la signification mécanique de son activité électrique.

BUT DU TRAVAIL

Nous nous proposons d'étudier la relation entre l'EMG et la force isométrique du muscle gastrocnémien de Rat (Albinos Wistar). Des chocs de stimulation de niveau et de fréquence variables sont imposés sur le nerf sciatique, afin de simuler les recrutements "spatial" et "temporel" des U.M. L'EMG est détecté par des électrodes de surface. Il s'agit d'EMG "global", tracé interférentiel de l'activité des U.M. excitées (*BUCHTHAL et al., 1957*). La détection n'est peut-être pas totale mais correspondrait, selon *MATON (1975)*, à un volume considéré comme statistiquement représentatif de l'ensemble du muscle.

L'influence des paramètres de stimulation est évaluée grâce à l'analyse de l'EMG recueilli au cours de secousses. De plus, cette influence est visualisée grâce à la coloration de la teneur et de la déplétion glycolytiques des fibres. En effet, les tests de fatigue indiquent les fibres musculaires activées par la gamme de stimulations employée lors de l'étude de la relation EMG-force.

Par ailleurs, la caractérisation de l'activité ATPasique est utilisée pour "typer" les fibres dont l'activité a été mise en évidence lors des tests de fatigue. En outre, elle permet de dresser le profil histologique du muscle. Enfin, la confrontation de la composition en différentes fibres et de l'analyse de l'activité électrique renseigne sur le volume de détection des électrodes de surface. Elle facilite ainsi l'interprétation de la relation EMG-force.

Après avoir décrit les techniques utilisées, quelques observations préliminaires nous permettront de définir les protocoles expérimentaux. Puis, nous exposerons les résultats relatifs à la détection de l'EMG de surface, à la relation EMG-force et aux mécanismes de recrutement.

CHAPITRE I

TECHNIQUES

TECHNIQUES

I - DETECTION ET TRAITEMENT DE L'EMG ET DE LA FORCE	16
1. Description de la préparation	16
2. Appareil de contention	16
3. Dispositif de stimulation	21
4. Dispositif de détection de l'EMG	21
4.1 - Electrodes de surface	21
4.2 - Electrodes intramusculaires	21
5. Amplification et traitement de l'EMG	22
6. Mesure de la force	22
7. Enregistrement	23
8. Automatisation des séquences expérimentales	23
II - CARACTERISATION DES ACTIVITES ATPasique ET GLYCOGENIQUE	23
1. Prélèvement des muscles	24
2. Coloration des ATPases myofibrillaires	24
3. Coloration du glycogène	25

Nous exposerons, dans ce chapitre, les techniques :

- . de détection et de traitement de l'EMG
- . de mesure de la force
- . de caractérisation des activités ATPasique et glyco-génique.

L'utilisation de ces techniques nous a imposé l'étude préliminaire de la structure de la préparation, de la coloration du stock glyco-génique et de la détection de l'EMG.

Les protocoles seront précisés pour chaque type d'expérience.

I - DETECTION ET TRAITEMENT DE L'EMG ET DE LA FORCE

Après avoir décrit l'anatomie de la préparation, nous précisons les dispositifs employés pour la contention de l'animal, la stimulation du nerf, la détection et le traitement de l'EMG et la mesure des forces.

1. Description de la préparation

Le muscle gastrocnémien est volumineux, de structure pennée, formé de deux chefs (*Figure 4*). Il s'insère d'une part sur le fémur (épicondyle et condyle médians pour le chef médian, épicondyle et condyle latéraux pour le chef latéral) et, d'autre part, sur le calcaneum.

Les muscles gastrocnémien et soléaire fusionnent au niveau des ventres. Leurs tendons distaux fusionnent. Le point d'insertion gastrocnémien-solaire est rejoint, au niveau distal, par le point d'insertion du muscle plantaire.

Le muscle gastrocnémien est irrigué par le système artérioveineux poplité (*Figure 5*). Il est innervé par la branche principale du nerf sciatique issu des racines rachidiennes L₄, L₅ et L₆ (*Figure 6*).

2. Appareil de contention (*Figure 7*)

Il est formé d'une table en altuglass sur laquelle sont fixés les dispositifs d'immobilisation de la préparation, de stimulation du nerf, de détection de l'EMG et de mesure de force. Tous ces dispositifs sont munis de réglages permettant d'adapter l'appareil à la taille de l'animal.

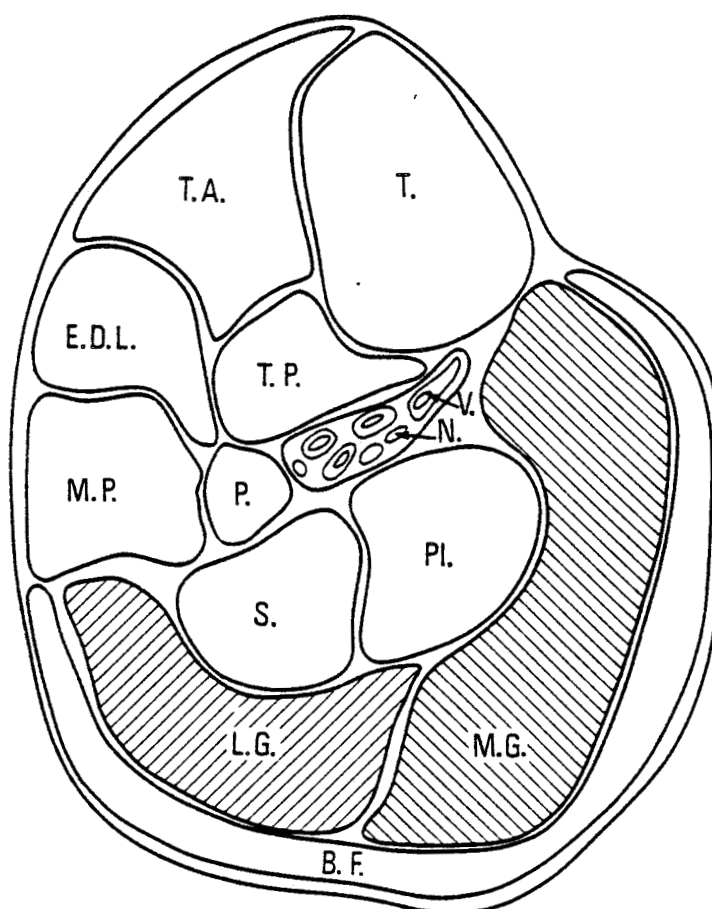


Figure 4

Schéma d'une coupe transversale de la patte gauche postérieure (d'après un schéma de HEFFERMAN, 1979).

T.A. : muscle tibial antérieur ; T. : tibia ; T.P. : muscle tibial postérieur ; E.D.L. : long extenseur des doigts ; M.P. : muscles péroniers ; P. : péroné ; N. : nerf ; V. : vascularisation ; S. : muscle soléaire ; Pl. : muscle plantaire ; L.G. : muscle gastrocnémien latéral ; M.G. : muscle gastrocnémien médian ; B.F. : muscle biceps fémoral.



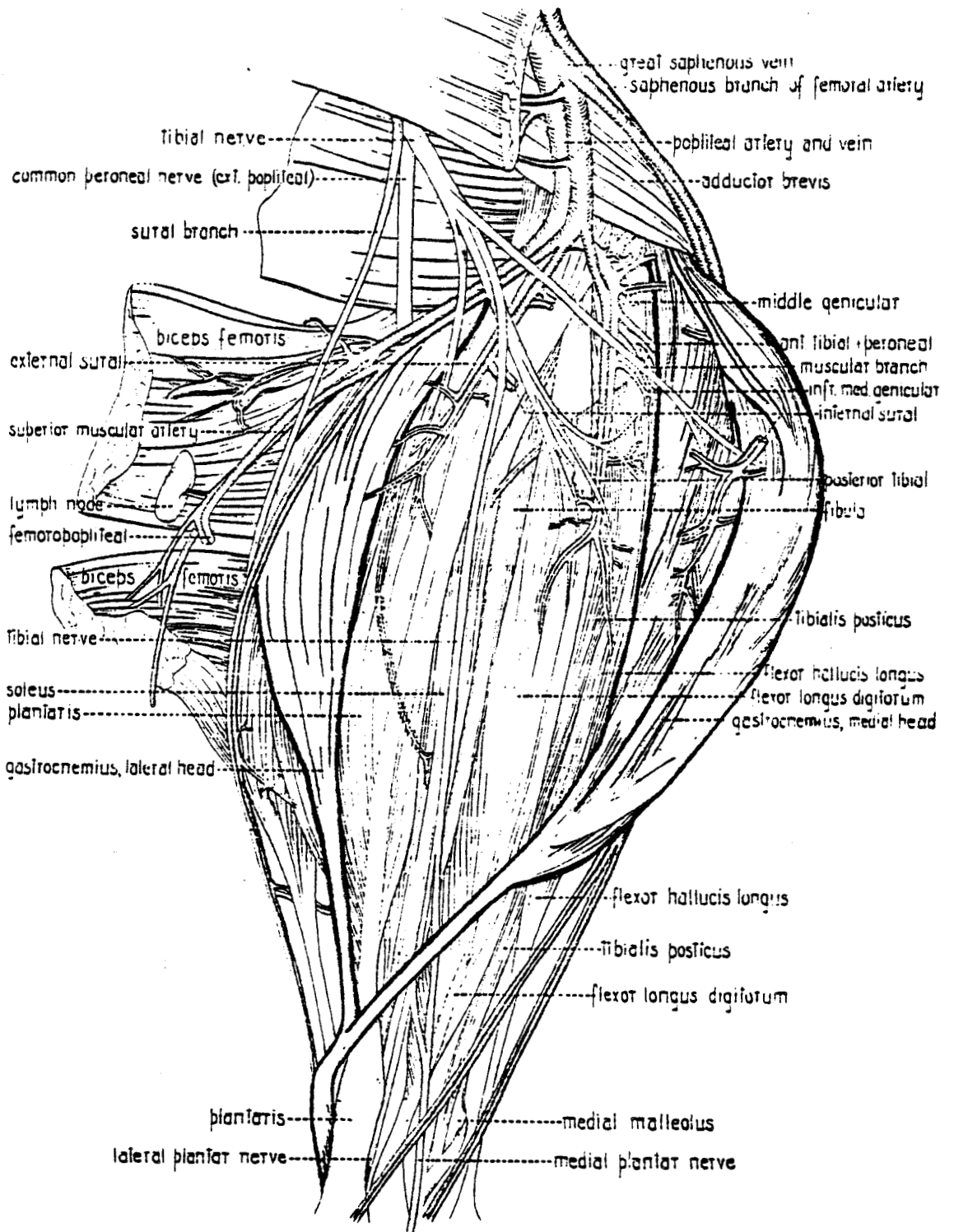


Figure 5

Vascularisation de la patte postérieure gauche.

(d'après GREENE, 1935)



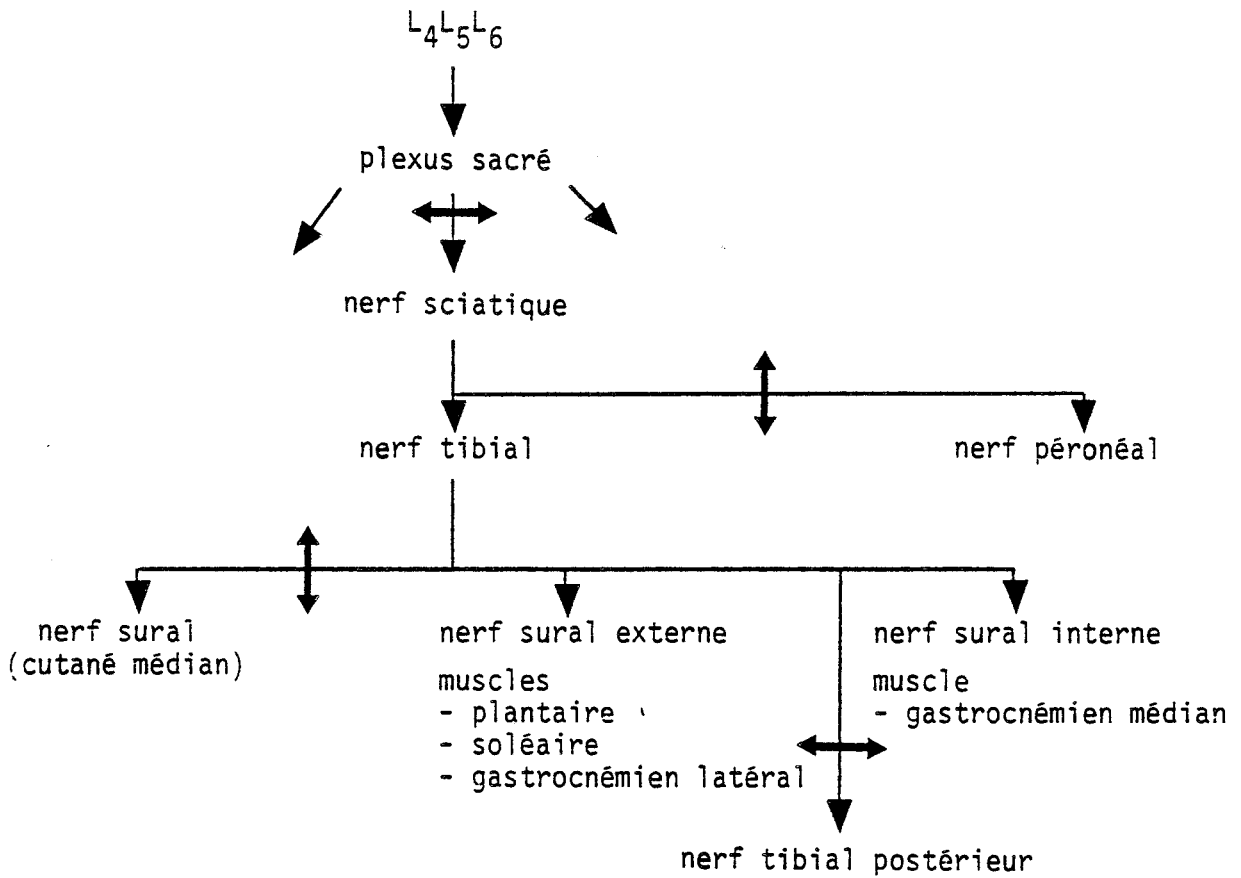


Figure 6

Schéma de l'innervation du muscle gastrocnémien chez le Rat.
 Les symboles indiqués par \longleftrightarrow représentent les sections effectuées pour isoler la préparation.

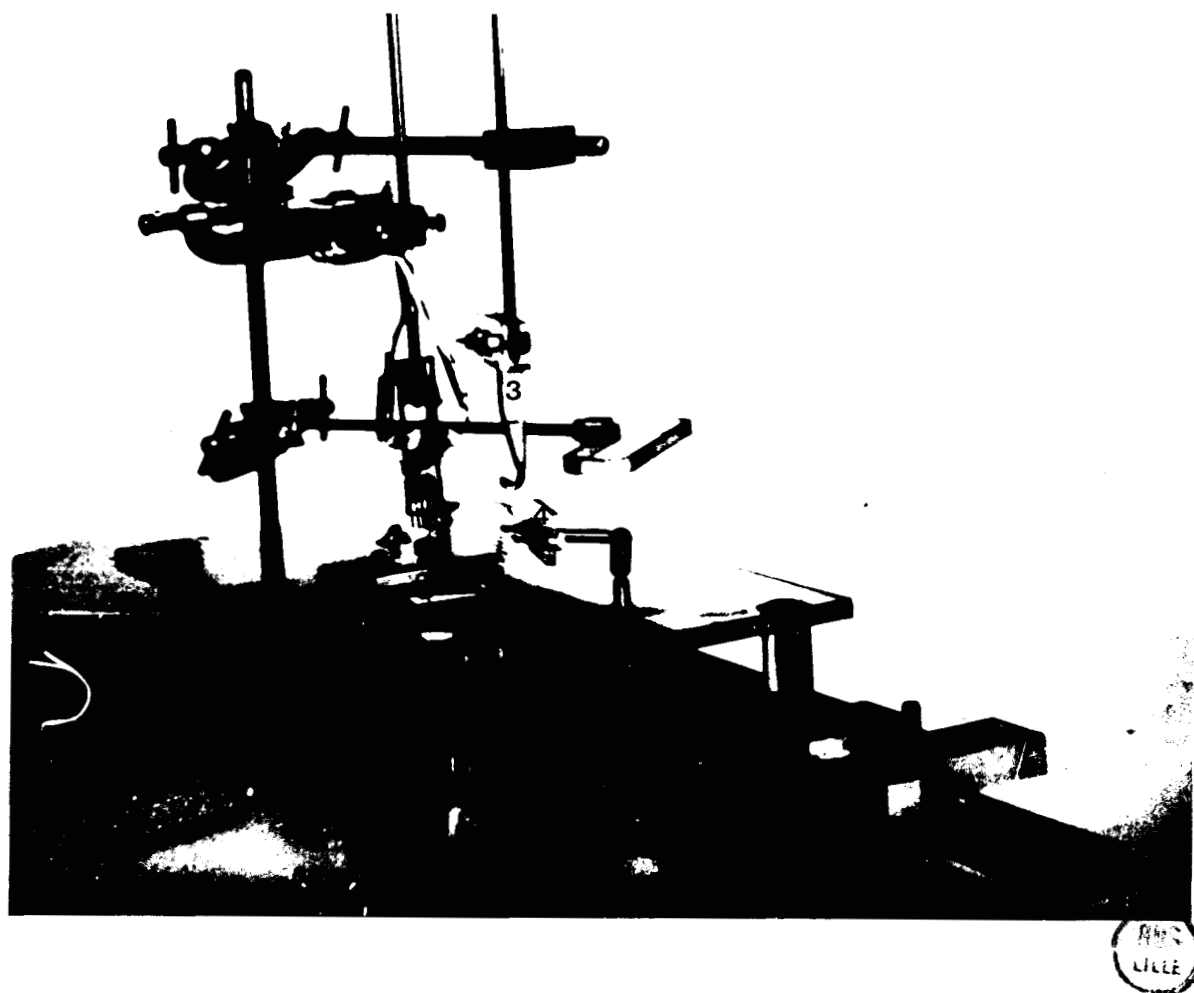


Figure 7

Appareil de contention.

*1 : dispositif de fixation de la cuisse ; 2 : dispositif de fixation du pied ;
3 : électrodes de stimulation ; 4 et 5 : électrodes de détection de surface ;
6 : capteur de force.*

3. Dispositif de stimulation

Le nerf sciatique est déposé sur des électrodes formées d'une gouttière en altuglass, au fond de laquelle sont disposés deux fils d'argent de 1 mm de diamètre, séparés par 3 mm. Les électrodes sont reliées à un neurostimulateur (GENELAB INTERNATIONAL, type 2 VS 100).

4. Dispositif de détection de l'EMG

Trois types d'électrodes ont été utilisés. Il s'agit d'électrodes de surface et d'électrodes intramusculaires.

4.1 - Electrodes de surface (Figure 7)

Nous avons utilisé deux types d'électrodes : soit deux électrodes en fil d'acier inoxydable, soit un peigne de six électrodes d'argent, de 1 mm de diamètre, se terminant en boule et séparés de 1,5 mm.

Le premier type d'électrodes est utilisé pour établir les relations EMG-force. Leur forme permet aux électrodes de rester constamment au contact de la surface musculaire, malgré les variations de forme du muscle au cours des contractions isométriques.

Le second type d'électrodes est employé pour évaluer l'étendue de la détection et l'influence de la position des électrodes sur l'activité électrique recueillie. Les électrodes sont reliées par trois à des connecteurs miniatures. Ceci permet de choisir des paires d'électrodes d'écartement et de position constants au cours d'une expérience.

4.2 - Electrodes intramusculaires

Il s'agit d'électrodes de Bronk qui permettent la détection bipolaire de l'activité d'un nombre restreint d'U.M. (RACIA, type EMD-I-EL3).

Leur diamètre externe est de 450μ et leur longueur de 25 mm. Elles sont constituées de deux fils de tungstène de 80μ de diamètre.

5. Amplification et traitement de l'EMG

Les électrodes de détection sont reliées à l'entrée d'un amplificateur différentiel (ECEM, type A7/D). La constante de temps est de 0,01 s. L'impédance d'entrée est de 2×50 mégohms. Le signal est ensuite intégré au moyen d'un amplificateur opérationnel, après redressement équipotentiel à deux alternances (constante d'intégration : 0,13 s). Pour les mesures de durée et d'amplitude, l'EMG est directement visualisé sur oscilloscope cathodique et, éventuellement, photographié.

6. Mesure de la force

Le capteur de force est constitué d'une lame d'acier sur laquelle sont collées deux jauges de contrainte.

La lame fonctionne en poutre encastrée. Ses dimensions (longueur 15 mm, largeur 11 mm, épaisseur 0,7 mm) ont été choisies pour obtenir une sensibilité maximum du capteur tout en limitant l'écart à la flèche (AUBERT, 1956).

De chaque côté de la lame est collée une jauge de contrainte à trame pelliculaire d'une résistance nominale de 120 ohms (VISHAY micro-mesures, type EA 06 050 AR 120). Les deux jauges, assurant une autocompensation de la dérive thermique, sont insérées dans deux des branches d'un pont de mesure (VISHAY, type Ellis 10).

Il en résulte les caractéristiques suivantes du capteur :

- fréquence propre d'oscillation de 400 Hz, c'est-à-dire nettement supérieure aux fréquences tétaniques étudiées (100 Hz au maximum) ;

- écart à la flèche de $50 \mu\text{N}$, ce qui correspond à un écart à l'isométrie inférieur à 2 p. 100 de la longueur du muscle, pour les forces maximales mesurées.

Le capteur est étalonné par suspension de masses de 1 à 10 N. Les plus petites forces mesurables sont de $5 \cdot 10^{-2} \text{N}$, compte tenu des systèmes de mesure et d'enregistrement. On vérifie la linéarité du capteur par l'absence d'hystérésis lors de la suspension des masses en ordre croissant puis décroissant.

7. Enregistrement

Tous les phénomènes sont visualisés sur oscilloscope cathodique. La force, l'EMG et l'EMG intégré sont inscrits sur un enregistreur optique à U.V., sur papier photodéveloppable (ACB, type A 300). Les galvanomètres d'enregistrement ont une fréquence nominale de 450 Hz pour l'EMG de surface, 175 Hz pour la force et 175 Hz pour l'EMG intégré. Une base de temps incorporée permet l'étalonnage de l'enregistrement.

8. Automatisation des séquences expérimentales

Lors d'études en contractions tétaniques, les séquences expérimentales sont automatisées, grâce à un dispositif qui déclenche successivement la mise en route du moteur de l'enregistreur, la stimulation et l'intégration. Ainsi, l'intégration de l'EMG ne commence qu'une fois atteint le plateau tétanique et la durée de chaque essai est réduite le plus possible, évitant la fatigue de la préparation.

II - CARACTERISATION DES ACTIVITES ATPasique ET GLYCOGENIQUE

L'étude histologique est menée séparément sur les chefs latéraux (LG) et médians (MG) pour les pattes postérieures droites et

gauches. Pour des commodités de langage, nous parlerons de muscle médian et de muscle latéral.

Quant aux relations EMG-force, elles sont établies sur les muscles gauches uniquement, pour des raisons techniques, liées à la conception de l'appareil de contention.

Le test de comparaison "t paired" de STUDENT a permis d'établir que les différences de composition des muscles droits et gauches sont nulles.

Les résultats concernant le profil histologique seront donc exprimés tous muscles latéraux ou tous muscles médians confondus.

1. Prélèvement des muscles

Il doit être rapide et s'opère en cours de stimulation, pour éviter toute récupération de la préparation, en particulier lors des tests de fatigue. Les muscles MG et LG sont séparés à partir de leurs tendons. Des fragments de 5 mm d'épaisseur sont prélevés sur chaque muscle, en prenant pour repère la zone blanche sur le bord externe du chef latéral. Ils sont ensuite montés sur des disques de liège au moyen de gomme adragante, immédiatement congelés dans l'isopentane refroidi à -160°C par l'azote liquide et conservés à -70°C . Cette technique permet une fixation de l'activité enzymatique, sans modifier la surface de section transversale du muscle (GUNN, 1976). Les muscles sont ensuite sectionnés en coupes sériées de $10\ \mu$ au cryostat, entre -24°C et -20°C . Les coupes sont recueillies sur lamelles. Elles sont gardées à $+4^{\circ}\text{C}$ pendant 24 heures pour séchage, puis colorées.

2. Coloration des ATPases myofibrillaires

La technique utilisée est celle de BROOKE et KAISER, basée

sur l'emploi d'une gamme de pH pour les milieux de préincubation (*se reporter à l'historique*). Le milieu d'incubation, auquel est ajouté l'ATP, est ajusté au pH optimal d'activité de l'ATPase. Cependant, les pH seront adaptés au matériel utilisé. En effet, les milieux de préincubation, permettant l'inhibition spécifique des ATPases, sont ajustés aux pH 9,4, 4,53 et 4,35. Le milieu d'incubation est ajusté à pH 9,4. Les pH (9,4, 4,53 et 4,35) sont ajustés par addition de soude 0,1 N et 0,01 N et d'acide chlorhydrique 0,1 N, 0,03 N et 0,01 N.

Après coloration des ions phosphate par le chlorure de cobalt et le sulfure d'ammonium, les coupes sont déshydratées dans des bains successifs d'alcool à 70°, 95°, 100°, 100° et deux bains de xylène. Elles sont ensuite montées sur lame à l'aide de baume du Canada.

Par confrontation des résultats obtenus, l'analyse est plus précise et la classification plus complète que celles obtenues par la technique de *ENGEL*. En outre, cette méthode repose sur des critères qualitatifs et non quantitatifs de l'activité enzymatique. Elle est donc indépendante de certains facteurs techniques tels que l'épaisseur des coupes.

3. Coloration du glycogène

Le glycogène est coloré par la technique au PAS, utilisée par *Mc MANUS*. Après fixation, les coupes sont immergées dans une solution d'acide périodique, puis dans une solution de Schiff. Elles sont déshydratées et montées comme précédemment.

Les techniques détaillées de coloration des ATPases et du glycogène sont indiquées en annexe.

CHAPITRE II

PROCOLES

PROTOCOLES

I - ELABORATION DU PROTOCOLE	27
1. Structure de la préparation	27
1a - Méthodes de mesures	28
1b - Expression des résultats	31
1c - Mesure de l'activité des animaux	33
1d - Expression des résultats en fonction de la détection de l'EMG	34
2. Influence de la direction, de l'écartement et de la localisation des électrodes sur l'activité recueillie	35
2a - Direction des électrodes	35
2b - Ecartement des électrodes	37
2c - Localisation des électrodes	37
3. Vérification de la technique au PAS	37
II - PROTOCOLES	40
1. Anesthésie et dissection	40
2. Fixation de la préparation	41
3. Analyse de l'activité électrique en fonction de la position des électrodes	41
3a - Direction des électrodes	42
3b - Ecartement des électrodes	42
3c - Localisation des électrodes	43
4. Analyse du profil histologique du muscle	43
5. Analyse de l'influence des paramètres de stimulation sur l'EMG et la force	43
5a - Influence de la tension de stimulation	44
5b - Influence de la fréquence de stimulation	44
6. Analyse de la déplétion glycogénique	45
7. Analyse des relations EMG-force	48

Avant de définir les protocoles en eux-mêmes, nous exposerons quelques observations à la base de l'élaboration des protocoles :

1. Concernant la structure de la préparation, nous définirons les méthodes de "découpage" de la surface de coupe, de mesure des diamètres des fibres et de calcul de la surface occupée par chaque type de fibres. Deux méthodes de calcul des diamètres et des surfaces seront comparées.

Nous discuterons ensuite l'expression des mesures de diamètres, soit en valeurs absolues, soit rapportées au poids de l'animal, soit encore rapportées au poids du muscle.

Sachant, d'après les données de la littérature, que la structure d'un muscle peut être modifiée par la stimulation répétée du muscle ou l'entraînement de l'animal, nous choisirons une technique de mesure de l'activité des animaux.

Enfin, nous définirons un second mode de "découpage" de la surface de coupe pour comparer le profil histologique à l'EMG recueilli en surface.

2. Les premiers enregistrements de l'EMG, réalisés avec le peigne de six électrodes, indiquent que la forme de l'EMG dépend de la position et de l'écartement des électrodes de détection. L'activité électrique est détectée de façon plus importante, dans certaines zones du muscle.

De telles études ont été menées chez l'Homme, en contractions volontaires, au moyen d'électrodes intramusculaires (*BUCHTHAL et al.*, 1954) ou d'électrodes de surface (*MØLLER*, 1966 ; *GYDIKOV et al.*, 1972 ; *VIGREUX et al.*, 1979).

Ceci pose le problème de savoir si les variations d'activité enregistrées correspondent aux différences de structure sous-jacente.

C'est pourquoi nous examinerons l'influence de la direction, de l'écartement et de la localisation des électrodes de surface sur l'EMG détecté.

3. Comme nous l'avons mentionné précédemment, la fatigabilité des U.M. intervient dans l'interprétation de la relation EMG-force. Aussi, utiliserons-nous les tests de fatigue et la coloration du glycogène par la technique au PAS.

La technique de coloration du glycogène est l'objet d'une vérification préalable. En effet, si la teneur en ATPase est uniforme sur toute la longueur de la fibre, il semblerait que la déplétion glycogénique puisse se limiter, le long de la fibre, à 0,5 à 1,5 mm (fibres lentes) ou 1,5 à 2,5 mm (fibres rapides résistantes à la fatigue), pour des fibres de 3 à 5 mm de long du muscle peroneus brevis du Chat (*BARKER et al.*, 1977). De même, la déplétion glycogénique pourrait être restreinte à une longueur de 0,5 à 3 mm pour des fibres de 17 mm de long du muscle tenuissimus du Chat (*JAMI et al.*, 1979).

I - ELABORATION DU PROTOCOLE

1. Structure de la préparation

Nous distinguerons les méthodes de mesures, l'expression des résultats, les tests d'activité et l'expression des résultats histologiques selon un "découpage" permettant la confrontation avec l'activité EMG détectée.

1a - Méthodes de mesures

- "Découpage" de la surface de coupe en six zones

Après coloration des ATPases, les coupes entières sont reconstituées, à pH 4,53, par photographie à un grossissement de $\times 120$. A ce pH les trois types de fibres sont visibles (*Figure 3*). On distingue trois zones pour chaque muscle : une zone supérieure, une zone médiane et une zone inférieure. De plus, on divise chaque zone en une région interne et une région externe, déterminées par rapport au corps de l'animal. Six zones sont ainsi définies pour chaque muscle. Ceci est justifié par la répartition non homogène des fibres et notamment par la présence d'une zone préférentielle en fibres I dans le chef latéral (*Figure 8*). Pour chaque zone, on compte le nombre en fibres I, II_A et II_B, rapportés en pourcentages du nombre total de fibres dans la zone.

- Mesure des diamètres de fibres

Les diamètres sont mesurés sur des photographies de grossissement $\times 200$ (1 mm représente 5 μ). La forme des fibres étant quelconque, le diamètre est tracé à partir du centre estimé de la fibre. On retient le diamètre minimal dont la mesure est justifiée par *DUBOWITZ et BROOKE (1973)*. En effet, le diamètre minimal semble le plus constant, peu modifié par le vrillage ou "kinking", dû à la congélation, et par l'angle de coupe. Pour chacune des six zones, une surface de 0,5 mm² est délimitée, dans laquelle on mesure les diamètres minimaux. Les histogrammes sont construits par classe de 5 μ , pour les fibres I, II_A et II_B. On multiplie, pour chaque classe, le diamètre par le nombre de fibres. On calcule ensuite la moyenne du diamètre minimal en rapportant la somme des valeurs calculées au nombre de fibres de chaque type existant dans 0,5 mm².

Certaines zones étant pauvres en un type de fibres, les calculs des diamètres minimaux portent sur peu de fibres si on se limite à 0,5 mm². C'est pourquoi on calcule également le diamètre minimal moyen sur 100 fibres de chaque type, en complétant les mesures effectuées






EMS
L112

Figure 8

Reconstitution du muscle gastrocnémien latéral.

Coloration des APTases à pH 4,53.

Fibres I  *Fibres II_A*  *Fibres II_B* 

*Le muscle est divisé en six zones : supérieure (S), médiane (M)
et inférieure (I), internes (INT) et externes (EXT).*

dans $0,5 \text{ mm}^2$ avec les fibres extérieures à cette surface, tout en restant dans la zone étudiée.

Pour chaque muscle, le diamètre de chaque type de fibre est calculé d'après au moins 6×100 mesures.

- Calcul des surfaces occupées par chaque type de fibres

Lorsque les calculs sont effectués pour une surface de $0,5 \text{ mm}^2$, les surfaces sont calculées séparément pour chaque classe de diamètre, en fonction du nombre de fibres de cette classe. La somme des surfaces occupées est effectuée pour chaque type de fibres. Elle est exprimée en p. 100 de la somme des surfaces occupées par les trois types de fibres.

Lorsque les calculs sont effectués sur 100 fibres de chaque type, la surface minimale moyenne est calculée d'après les mesures de diamètres minimaux moyens. On multiplie les surfaces minimales moyennes calculées par le nombre de fibres de chaque type contenu dans $0,5 \text{ mm}^2$. On détermine ensuite le pourcentage relatif de la surface occupée par chaque type de fibres.

Les calculs sont réalisés pour chacune des six zones du muscle.

- Comparaison des deux méthodes de calcul

Les deux méthodes de mesure des diamètres et les deux méthodes de calcul des pourcentages de surfaces sont comparées grâce au "t paired" de Student-Fisher (*Tableau 1*). Les mesures sont effectuées sur cinq muscles.

Les tests statistiques permettent d'affirmer qu'aucune différence n'est significative entre les deux méthodes de calcul, que ce soit

les diamètres ou les pourcentages de surface. Pour les mesures de diamètres et les calculs de pourcentages de surface, on peut donc se limiter à une surface de $0,5 \text{ mm}^2$ pour chaque zone, quel que soit le nombre de fibres de chaque type.

		m 0,5 mm ² (en p. 100)	m 100 fibres (en p. 100)	d	t	α
Surface minimale	I	13,18	13,12	54	0,014	$\alpha > .90$
	II _A	38,03	38,70	54	0,088	$\alpha > .90$
	II _B	48,78	48,10	54	0,106	$\alpha > .90$
Diamètre minimal	I	41,68	41,75	40	0,041	$\alpha > .90$
	II _A	39,09	39,81	54	0,577	$.50 < \alpha < .90$
	II _B	39,55	39,12	54	0,399	$.50 < \alpha < .90$

Tableau 1

Comparaison des deux méthodes de calcul (mesures dans $0,5 \text{ mm}^2$ ou sur 100 fibres de chaque type).

Les mesures effectuées sur les muscles latéraux et médians sont confondues.

m = moyenne, d = degré de liberté, t = test de Student, α = probabilité de différence nulle.

1b - Expression des résultats

Si le nombre de fibres et les surfaces qu'elles occupent sont exprimées en pourcentage, les diamètres peuvent être exprimés en valeurs absolues ou rapportés au poids corporel ou au poids musculaire.

En effet, le poids du muscle, le diamètre des fibres et leur pourcentage évoluent avec l'âge et le poids corporel (BROOKE et ENGEL,

1969 ; GOLLNICK *et al.*, 1972 ; RIPOLL *et al.*, 1979). C'est pourquoi les mesures sont effectuées sur des rats de poids peu différents, de 315 à 375 g.

Les poids des muscles, droits et gauches, sont exprimés en p. 100 du poids corporel et les calculs de moyennes et d'écart-types permettent de comparer muscles latéraux droits et gauches, muscles médians droits et gauches, muscles latéraux et médians gauches et muscles latéraux et médians droits.

Les mesures portent sur 29 rats. Les comparaisons sont établies grâce au test "t paired" de Student (*Tableau 2*).

muscles	$m \cdot 10^{-2}$	σ	t
LG	28,1	4,92	.30 < α < .50
LD	29,7	7,11	
MG	20,1	2,95	.50 < α < .90
MD	19,9	3,02	
LG-MG			$\alpha < .001$
LD-MD			$\alpha < .001$

Tableau 2

Comparaison des poids de muscles LG, LD, MG et MD.

m = moyenne ; σ = écart-type ; α = probabilité de différence nulle.

Les différences de poids entre muscles droits et gauches ne sont pas significatives. Par contre, la différence de poids entre muscles latéraux et muscles médians, est hautement significative. Cette différence peut être due à un nombre variable de fibres et ne doit pas intervenir dans l'expression des diamètres mesurés sur les fibres des muscles latéraux et des muscles médians. Par conséquent, les diamètres des fibres

sont exprimés en fonction du poids de l'animal, bien que celui-ci soit plus affecté par le taux de tissu adipeux que le poids du muscle.

1c - Mesure de l'activité des animaux

L'expression des diamètres en valeur absolue nous montre des variations de diamètre, pour un même type de fibre. Cette variabilité semble liée à la concentration plus ou moins forte du type de fibre considéré. Ce phénomène nous a amené à considérer l'activité journalière des animaux.

- Influence de l'activité d'un muscle sur sa composition histologique

Expérimentalement, une stimulation à 10 Hz, répétée sur des muscles rapides, augmente le nombre et la taille des capillaires (*COTTER et al.*, 1973 ; *PETTE et al.*, 1975 ; *HUDLICKÁ et MYRHAGE*, 1976), augmente le temps de contraction des muscles (*PETTE et al.*, 1973), diminue le diamètre des fibres (*COOPER et HUDLICKÁ*, 1976) et change les propriétés histo-chimiques des fibres musculaires (*SRETER et al.*, 1973).

Par ailleurs, l'entraînement des animaux (Rats, Cobayes) par course sur tapis roulant augmente l'irrigation des muscles et modifie la composition histologique en augmentant le nombre de fibres lentes (*SHORT et al.*, 1969 ; *BARNARD et al.*, 1970 a et b).

Ainsi, l'activité des Rats peut conditionner la composition en fibres des muscles.

- Mesure de l'activité des Rats

Nous avons testé l'activité des Rats à l'aide de "l'open-field", décrit par *BERNET* (1977). L'enceinte expérimentale est constituée d'un

plancher circulaire de 80 cm de diamètre, divisé en 19 secteurs équivalents, entouré d'une cloison de 40 cm de haut. L'intérieur est fortement éclairé. Un fond sonore continu masque les bruits éventuels. Pour chaque animal, cinq indices comportementaux sont suivis pendant une heure. Il s'agit de mouvements de toilette, du nombre de mictions, du nombre de défécations, des dressements et des passages d'un secteur à l'autre du plancher. Ce dernier indice rendant compte de l'activité exploratrice déterminera l'activité du Rat. Les autres indices nous ont conduits à nous affranchir des cinq premières minutes pendant lesquelles la réactivité émotionnelle de l'animal joue un grand rôle dans son activité.

Nous considérons qu'un test d'une heure nous permet de tester l'activité journalière d'un animal. En effet, d'après *CARDO (1961)*, l'activité exploratrice de la première heure est caractéristique de l'activité spontanée des quinze heures suivantes.

Notons encore que l'activité des Rats varie avec leur âge (*MUNN, 1950*). Les animaux étant tous placés dans les mêmes conditions d'élevage, on considère que la sélection pondérale et le contrôle de l'activité dans "l'open-field" permettent d'éliminer au maximum les causes de variabilité interindividuelle de composition musculaire.

1d - Expression des résultats histologiques permettant la confrontation avec l'EMG

Pour confronter la structure histologique du muscle gastrocnémien et son activité électrique, les pourcentages du nombre de fibres sont définis pour chaque zone sous-jacente à l'une des six électrodes de surface.

Pour chaque chef, on délimite trois régions de largeur égale : une région externe, une région centrale et un région interne. Les

dénominations "externe" et "interne" sont données par rapport au corps de l'animal.

2. Influence de la direction, de l'écartement et de la localisation des électrodes sur l'activité recueillie

La direction, l'écartement et la localisation des électrodes interviennent quantitativement et qualitativement dans la détection de l'EMG.

2a - Direction des électrodes

L'activité électrique d'un muscle n'a pas la même signification lorsqu'elle est recueillie selon un axe longitudinal (parallèle à l'axe proximal-distal du muscle) ou selon un axe transversal (perpendiculaire à l'axe longitudinal).

L'axe longitudinal n'est pas parallèle à la direction des fibres. En effet, le muscle est de structure pennée. L'orientation des fibres est déterminée et leur longueur mesurée, selon la technique utilisée par *AL AMOOD et POPE (1972)*. Les muscles sont immergés dans une solution de formaldéhyde à 10 p. 100 pendant 36 à 48 heures, puis dans une solution d'acide nitrique à 25 p. 100 pendant 3 à 4 jours. Le repérage de l'emplacement des électrodes permet d'établir la morphologie sous-jacente aux électrodes (*Figure 9*).

L'enregistrement de l'EMG selon un axe transversal ou longitudinal ne représente l'activité ni du même nombre, ni des mêmes types de fibres. Les variations d'activité recueillie se retrouvent dans la forme de l'EMG.

L'enregistrement étant différentiel, on note enfin que l'artefact du choc de stimulation est plus faible lorsque la dérivation est

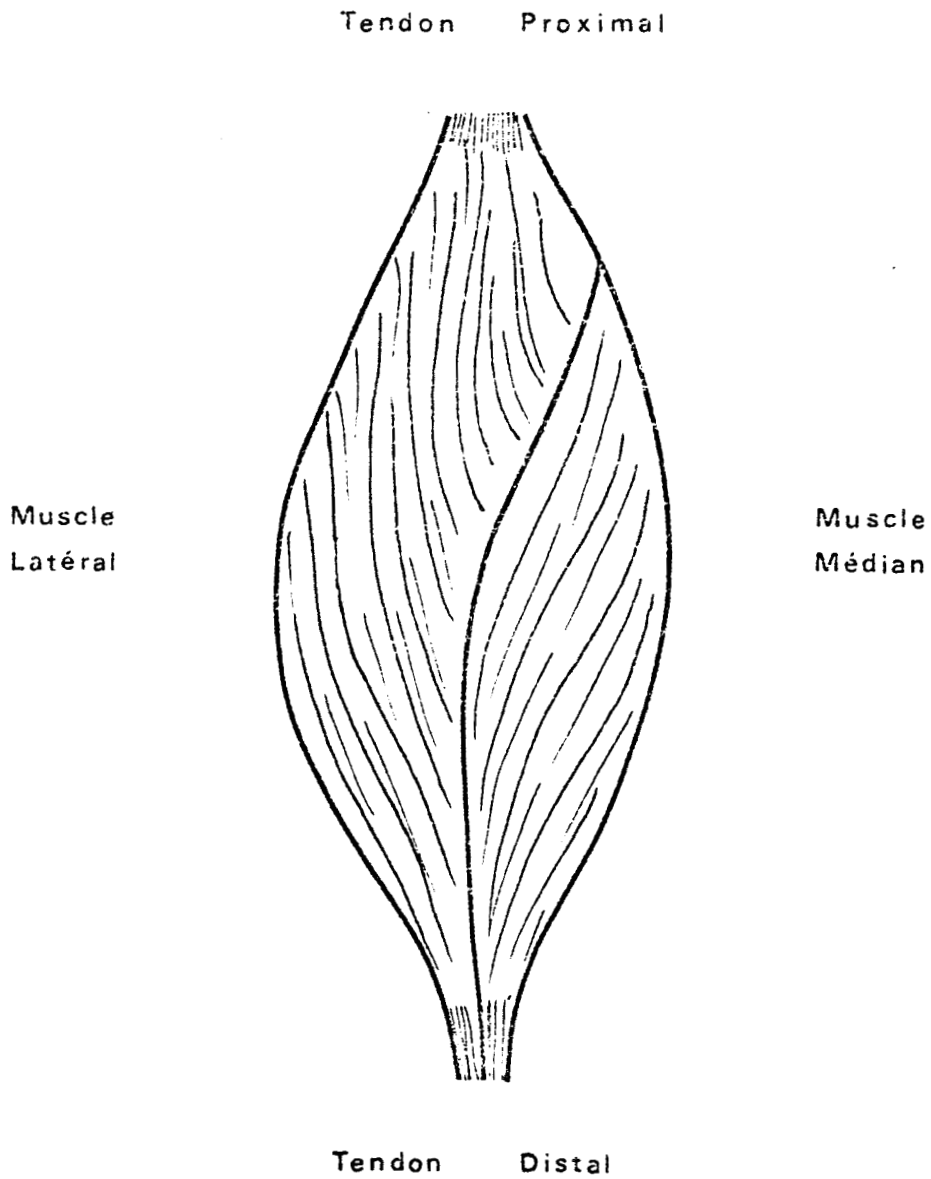


Figure 9

Schéma de l'orientation des fibres des muscles gastrocnémien latéral et gastrocnémien médian.

Les fibres ont une longueur moyenne de 50 p. 100 de la longueur du muscle.



transversale que lorsqu'elle est longitudinale. La dérivation transversale est donc utilisée quand le signal EMG est quantifié par intégration et qu'il convient de minimiser tout signal ne représentant pas l'activité des U.M.

2b - Ecartement des électrodes

L'écartement interélectrodes modifie le nombre d'U.M. dont l'activité est détectée. Ce nombre est fonction de l'orientation et du diamètre des fibres. Il est donc relatif à la morphologie et à la structure histologique du muscle.

2c - Localisation des électrodes

Essentiellement lorsque la dérivation est transversale, la localisation des électrodes influe sur l'activité électrique détectée (*Figure 10*). A distance interélectrodes constante, certaines dérivations permettent la détection d'EMG plus ample. En réalisant des enregistrements pour des directions et des écartements interélectrodes différents, on détermine dans quelles mesures l'EMG de surface est influencé par la morphologie et la structure histologique sous-jacente.

3. Vérification de la technique au PAS

Les muscles testés sont sectionnés en coupes sériées de 20 μ d'épaisseur, après un test de fatigue. Les coupes sont colorées au PAS.

On compare la déplétion glycogénique de plusieurs fibres sur plusieurs millimètres. Pour quelques fibres II_A, on constate que la visualisation de la déplétion ne se retrouve que sur 4 ou 5 coupes, soit sur une longueur de 100 μ dans la fibre (*Figure 11*).

Cependant les déplétions localisées n'intéressent qu'un

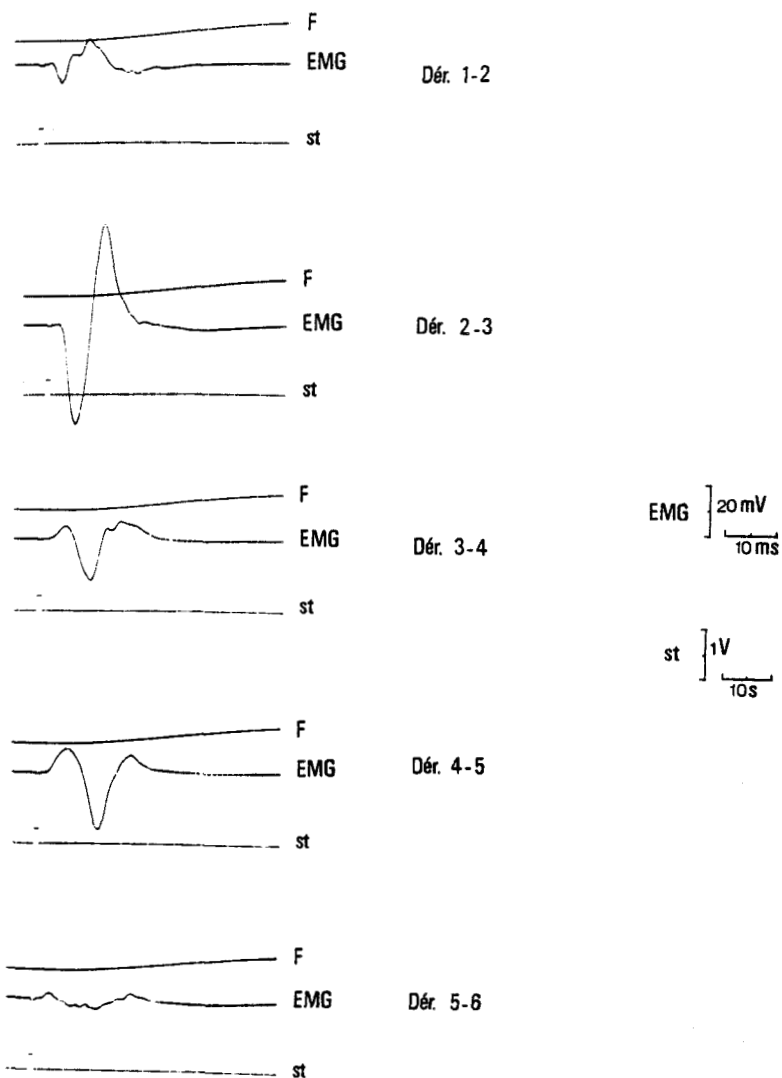


Figure 10

Enregistrements EMG, lors de secousses, en dérivation transversale, à l'aide d'électrodes consécutives (Dérivations 1-2, 2-3, 3-4, 4-5 et 5-6) (1-2-3-4-5-6)
L'électrode 1 est placée sur le chef latéral.



Figure 11

Déplétion glycogénique mise en évidence par la technique au PAS.
Les coupes sont sériées et ont une épaisseur de 20 μ .
Noter la déplétion non uniforme pour les fibres II_A.

nombre restreint de fibres. C'est pourquoi on considère que ce phénomène n'entraîne pas d'erreur sensible dans l'interprétation des tests de fatigue.

II - PROTOCOLES

Le protocole de diverses expériences est décrit, selon qu'on analyse :

- l'activité électrique en fonction de la position des électrodes
- le profil histologique du muscle
- l'influence des paramètres de stimulation sur l'EMG et la force
- la déplétion glycolytique
- les relations EMG-force.

Dans tous les cas, la dissection et la fixation de la préparation sont identiques.

1. Anesthésie et dissection

Les rats sont anesthésiés par injection intrapéritonéale de pentobarbital sodique à raison de 50 mg par kg de poids corporel. Le muscle biceps fémoral est disséqué et récliné. Le muscle gastrocnémien est isolé des muscles adjacents en préservant au maximum sa vascularisation et le calcaneum est sectionné (*voir la "description de la préparation" dans les Techniques*). Les insertions des muscles soléaire et plantaire sur le calcaneum sont sectionnées. Le nerf sciatique est dégagé. Toutes les ramifications innervant les muscles autres que le muscle gastrocnémien sont sectionnées (*Figure 6*).

D'après *GYDIKOV et RADITCHEVA (1976)*, la décérébration ou

l'utilisation d'un narcotique ne montrent aucune influence centrale sur la relation entre la fréquence de décharge des U.M. et la tension (muscle gastrocnémien de Chien). Cependant, nous isolons le nerf sciatique des centres par section du nerf à proximité du plexus sacré.

Enfin, la peau est cousue à un support, formant un bac rempli d'huile de paraffine. Ainsi la préparation est préservée de la déshydratation (*KRNJEVIĆ et MILEDI, 1958a ; HENNEMAN et al., 1965a ; EDSTRÖM et KUGELBERG, 1968 ; OLSON et al., 1968*).

2. Fixation de la préparation

L'articulation du genou est immobilisée au niveau de la cuisse et de la cheville selon une technique proche de celle utilisée par *WILANDER (1966)* chez le Rat (muscle gastrocnémien) et *DELAUNOIS (1976)* chez le Chat (muscle peroneus longus). Le tendon d'Achille est relié au capteur de force par un câble en acier tressé dont la compliance est faible ($16 \mu/N$).

Le câble de liaison est tendu pour que le muscle soit à une longueur proche mais toujours légèrement supérieure à sa longueur de repos. L'écart à l'isométrie est, au plus, de 2 à 3 p. 100 de la longueur du muscle, dû aux caractéristiques du capteur et du câble de liaison. D'après la relation entre la force et la longueur d'un muscle, on considère que l'écart à l'isométrie n'entraîne que de faibles variations de force.

3. Analyse de l'activité électrique en fonction de la position des électrodes

On utilise le peigne de six électrodes, selon l'axe transversal $(\overset{1}{\circ} \circ \circ \circ \circ \overset{6}{\circ})$ ou longitudinal $\begin{pmatrix} 1 \\ \circ \\ \circ \\ \circ \\ \circ \\ 6 \end{pmatrix}$.


L'électrode 1 est toujours placée sur le bord externe du muscle LG (dérivation transversale) ou près du tendon proximal (dérivation longitudinale).

L'EMG est quantifié par mesure de son amplitude.

Dans des conditions de stimulation maximale c'est-à-dire pour un EMG d'amplitude maximale, des chocs de stimulation d'une durée de 1 ms sont imposés au nerf.

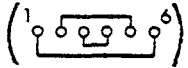
Plusieurs facteurs sont examinés.

3a - Direction des électrodes


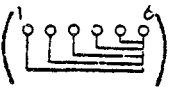
Les dérivations 1-2, 1-3, 1-4, 1-5 et 1-6, correspondant à des écartements d'électrodes de 1,5 mm, 3 mm, 4,5 mm, 6 mm et 7,5 mm, sont utilisées en dérivation transversale  et en dérivation longitudinale.

3b - Ecartement des électrodes

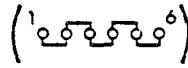
Deux cas sont examinés, selon que l'écartement des électrodes croît à partir d'un repère sur le muscle ou qu'il croît en gardant une électrode fixe.

- Les dérivations 3-4, 2-5 et 1-6 sont utilisées en dérivation transversale  (symétrie des électrodes par rapport à l'axe médian longitudinal du muscle) et en dérivation longitudinale (symétrie des électrodes par rapport au milieu de l'axe médian longitudinal du muscle).

Ces dérivations correspondent à des écartements d'électrodes de 1,5 mm, 4,5 mm et 7,5 mm.

- Les dérivations 1-2, 1-3, 1-4, 1-5 et 1-6 sont appariées aux dérivations 6-5, 6-4, 6-3, 6-2 et 6-1, d'écartements croissants et égaux 2 à 2. Ces dérivations sont ou transversales () ou longitudinales ()

3c - Localisation des électrodes

La détection est assurée par des électrodes consécutives 1-2, 2-3, 3-4, 4-5 et 5-6, en dérivation transversale () et en dérivation longitudinale.

La distance interélectrodes est constante, égale à 1,5 mm.

4. Analyse du profil histologique du muscle

Pour les raisons expliquées précédemment, les muscles sont prélevés sur des rats de poids voisins. L'activité APTasique est caractérisée.

Après reconstitution photographique et "découpages" en zones, on note :

- le pourcentage du nombre de fibres de chaque type (I, II_A et II_B) ;
- le diamètre des fibres rapporté au poids de l'animal pour chaque type de fibres ;
- le pourcentage des surfaces occupées par chaque type de fibres.

5. Analyse de l'influence des paramètres de stimulation sur l'EMG et la force

On détermine l'influence de la tension et de la fréquence de stimulation sur l'activité électrique et l'activité mécanique du muscle.

L'EMG est détecté par électrodes de surface et par électrodes intramusculaires.

La durée des chocs de stimulation est toujours de 1 ms.

5a - Influence de la tension de stimulation

Les niveaux de stimulation employés vont de 0 à 1 V. La stimulation est définie comme maximale lorsque l'EMG de surface est d'amplitude maximale.

L'influence de la tension de stimulation est analysée lors de secousses musculaires ou de contractions tétaniques. Dans ce cas, les fréquences de stimulation vont de 1 à 80 Hz, fréquence à laquelle la fusion tétanique est complète pour le muscle gastrocnémien.

Les chocs de stimulation sont imposés dans un ordre croissant et décroissant de tension et de fréquence de stimulation.

Les potentiels musculaires sont caractérisés par l'amplitude, la latence et la durée.

L'activité mécanique est caractérisée par son amplitude.

Les tétanos durent 0,5 à 1 s et sont séparés par un repos de 4 mn. Toutefois, tous les critères sont rapportés, lors des contractions tétaniques, aux valeurs mesurées lors d'une secousse précédant le tétanos. Ainsi, on élimine l'influence éventuelle de la fatigue.

5b - Influence de la fréquence de stimulation

Les niveaux de stimulation et la gamme de fréquences sont les mêmes que précédemment.

L'influence de la fréquence de stimulation est évaluée lors de contractions tétaniques et lors de secousses posttétaniques.

L'activité électrique et l'activité mécanique sont caractérisées comme précédemment.

6. Analyse de la déplétion glyco-génique

Pour qu'un test soit considéré comme positif, les fibres doivent être totalement déchargées de leur glycogène. Elles apparaissent blanches et le réseau myofibrillaire n'est plus visible.

Ces conditions sont réalisées lorsque les tests de fatigue sont assez prolongés. Elles sont vérifiées si la confrontation de la déplétion glyco-génique et de l'identification des fibres indique qu'une stimulation maximale correspond à une déplétion glyco-génique de tous les types de fibres (*Figure 12 a et b*).

Les tests de fatigue sont établis, soit en se basant sur les tests de *BURKE et al. (1971)* : stimulation à 40 Hz pendant 330 ms, toutes les secondes, soit en stimulation continue. Les niveaux de stimulation vont de 0 à 1 V. Les chocs de stimulation sont de 1 ms. Les fréquences testées vont de 1 à 40 Hz. Au-delà de cette fréquence, les tests sont limités à une durée insuffisante à cause de l'épuisement synaptique.

La durée des tests est variable selon les fréquences employées. En effet, pour des stimulations de 1 à 10 Hz, le temps nécessaire à la déplétion glyco-génique totale est proche d'une heure et demie. Pour des stimulations à 40 Hz, la durée du test est limitée par la fatigue de la jonction neuromusculaire.

D'autre part, on ne peut pas préfixer le nombre de chocs de stimulation par test. En effet, si on compare des tests d'un même nombre



Figure 12a

Test de fatigue en stimulation continue sous maximale : seules les fibres II_B sont totalement déchargées de leur glycogène (stimulation 1 Hz à 0,2 V).

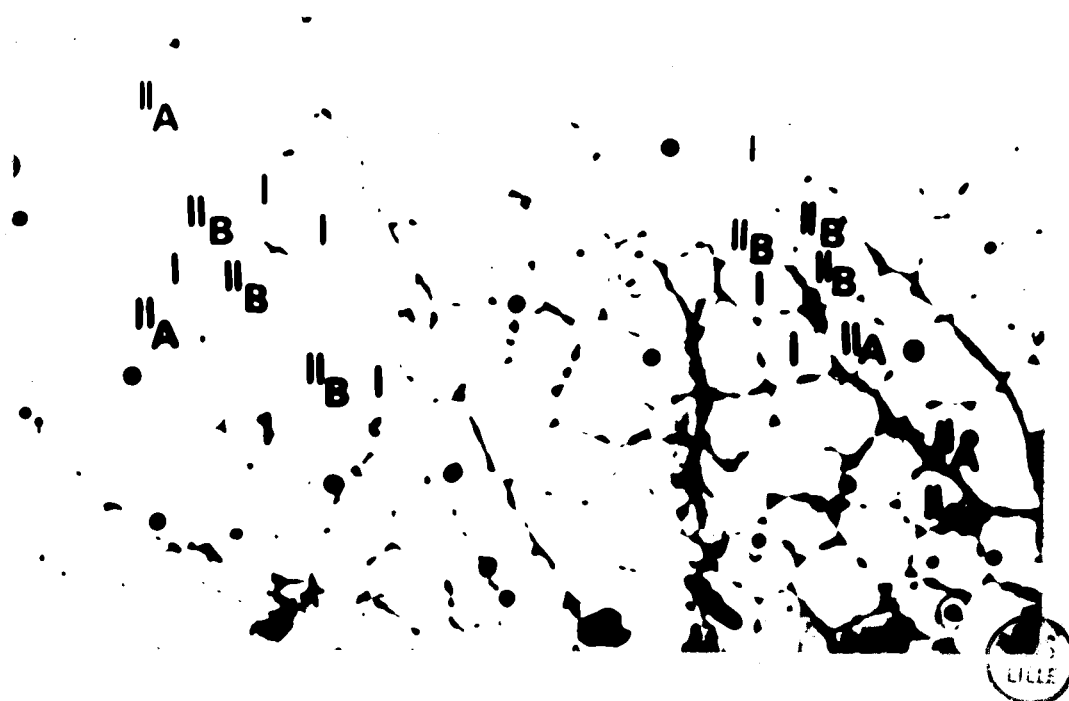


Figure 12b

Test de fatigue en stimulation continue maximale : tous les types de fibres sont déchargés de leur glycogène (stimulation 1 Hz à 0,3 V).

de chocs de stimulation imposés à des fréquences différentes, on voit qu'une récupération partielle de fatigue entre les chocs de stimulation est possible, pour des fréquences faibles (*MASHIMA et al.*, 1962).

Pour ces raisons, on choisit d'appliquer des tests dont la durée est limitée par l'épuisement synaptique. La durée maximale est d'une heure et demie.

Mais ces tests ne tiennent pas compte des différences de vitesse de dégradation du glycogène dans les fibres I, II_A et II_B. La fatigue des fibres dépend du stockage de l'acide lactique, du taux de capillaires, des enzymes respiratoires et des enzymes de synthèse et de dégradation du glycogène (*FITTS et HOLLOSZY*, 1976). Ces facteurs diffèrent selon le type de fibres considéré.

Enfin, si ces tests permettent d'évaluer l'influence de la fréquence de stimulation à long terme, ils ne permettent pas de tester cette influence au cours d'un tétanos de 0,5 à 1 s.

7. Analyse des relations EMG-force

Les relations EMG-force sont tracées pour des niveaux de stimulation de 0 à 1 V et des fréquences de 15 à 80 Hz. Les paramètres de stimulation sont imposés dans un ordre croissant, décroissant ou aléatoire.

Les essais durent 0,5 à 1 s et sont séparés par un repos de 4 mn.

La force et l'EMG intégré sont exprimés en p. 100 de leurs valeurs maximales.

CHAPITRE III

LA DETECTION DE L'ELECTROMYOGRAMME DE SURFACE

CHAPITRE III
LA DETECTION DE L'ELECTROMYOGRAMME DE SURFACE

I - DIRECTION, ECARTEMENT ET LOCALISATION DES ELECTRODES	50
1. Direction de la détection	50
2. Distance interélectrodes	50
2a - Direction transversale	52
2b - Direction longitudinale	52
2c - Ecartement à partir d'une électrode fixe	55
3. Localisation des électrodes suivant une direction, à distance interélectrodes constante	55
3a - Direction transversale	58
3b - Direction longitudinale	58
II - DETERMINATION DU PROFIL HISTOLOGIQUE ET INFLUENCE SUR L'ACTIVITE ELECTRIQUE DETECTEE	61
1. Composition du muscle en différents types de fibres	61
1a - Muscle gastrocnémien latéral	62
1b - Muscle gastrocnémien médian	65
2. Diamètre et surface occupée par chaque type de fibres	68
2a - Muscle gastrocnémien latéral : diamètre des fibres	68
2b - Muscle gastrocnémien médian : diamètre des fibres	71
2c - Muscle gastrocnémien latéral : surface occupée par chaque type de fibres	74
2d - Muscle gastrocnémien médian : surface occupée par chaque type de fibres	76
3. Relation entre le profil histologique du muscle et l'activité électrique	79
III - DISCUSSION	81
1. Influence de la structure sous-jacente sur l'EMG	81
2. Comparaison du chef latéral et du chef médian	83
2a - Diamètre des fibres	84
2b - Rôle et excitabilité des différents types de fibres	84

2c - Taux d'innervation des fibres	86
3. Influence de l'activité spontanée des Rats sur le profil histologique des muscles	86
4. Comparaison des résultats avec les données de la littérature	88
IV - RESUME	92

L'EMG est détecté en surface, après stimulation du nerf.

Le nerf est stimulé par des électrodes externes. La stimulation des axones moteurs dépend donc du seuil d'excitabilité des axones et de leur localisation dans le nerf.

Comme il a été montré au chapitre précédent, la composition du muscle gastrocnémien comprend des fibres rapides et des fibres lentes.

On peut donc supposer que l'EMG détecté dépend du type de fibres activées et de leur situation dans le muscle par rapport aux électrodes de surface.

Ce sont les raisons pour lesquelles nous avons examiné l'EMG en fonction de la direction de la détection, de la distance interélectrodes, de la localisation des électrodes et du profil histologique du muscle.

I - DIRECTION, ECARTEMENT ET LOCALISATION DES ELECTRODES

Nous comparons l'activité détectée en dérivation longitudinale et en dérivation transversale, selon différents protocoles décrits précédemment.

1. Direction de la détection

L'amplitude de l'EMG est comparée pour des dérivations de distances interélectrodes croissantes (*Figure 13a*).

Pour des stimulations de même durée et de même niveau, l'activité détectée au cours de secousses est supérieure en dérivation transversale qu'en dérivation longitudinale.

Cette différence peut s'expliquer par la direction des électrodes par rapport à celle des fibres. En effet, les fibres sont légèrement obliques par rapport à l'axe longitudinal du muscle. C'est pourquoi, en dérivation longitudinale, la direction des électrodes est proche de celle des fibres.

En outre, la détection est différentielle c'est-à-dire que l'on détecte la différence de potentiel existant entre les deux électrodes.

En conséquence, en dérivation longitudinale, le nombre d'U.M. dont l'activité est détectée est moindre qu'en dérivation transversale.

2. Distance interélectrodes

Les enregistrements sont réalisés lors de secousses maximales, selon les directions transversales et longitudinales. La distance interélectrodes est augmentée soit de façon symétrique par rapport à un repère du muscle (*2a et 2b*), soit à partir d'une électrode fixe (*2c*).

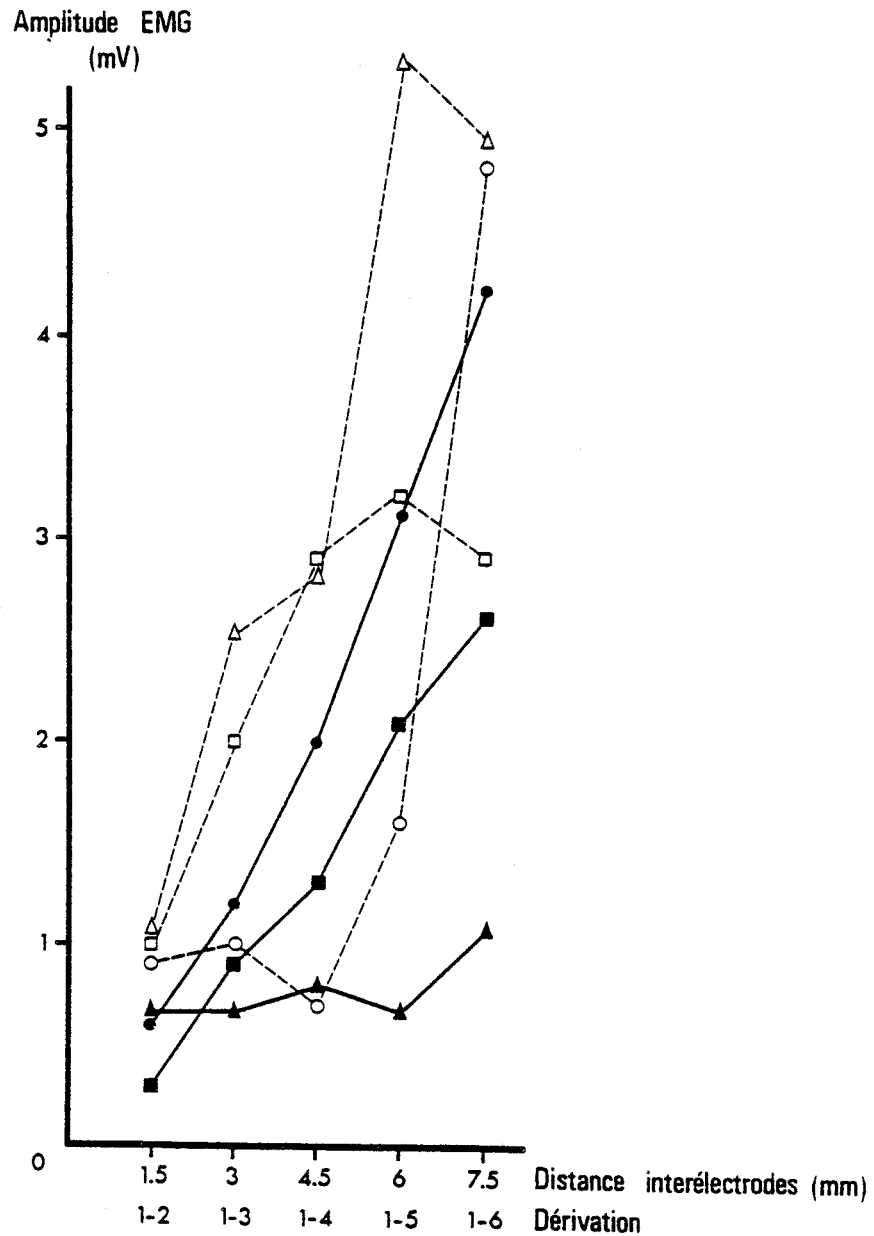


Figure 13a

Amplitude de l'EMG en fonction de la distance interélectrodes, correspondant aux dérivation 1-2, 1-3, 1-4, 1-5 et 1-6



Traits pleins : dérivation longitudinale (électrode 1 au niveau proximal)

Pointillés : dérivation transversale (électrode 1 sur le chef latéral)

2a - Direction transversale

L'EMG est enregistré pour les dérives 3-4, 2-5 et 1-6. Pour une même force, en dehors de toute fatigue, l'amplitude de l'EMG augmente avec la distance interélectrodes (*Figure 13b*).

La détection est différentielle. Un écartement interélectrodes supérieur permet donc la détection d'un nombre plus grand d'U.M.

L'amplitude de l'EMG est rapportée à l'amplitude mesurée lors de la détection en 3-4, d'écartement interélectrodes minimal. On constate que l'augmentation de l'amplitude de l'EMG avec la distance interélectrodes n'est pas strictement linéaire.

Enfin, bien que la dérivation 1-6 corresponde à l'écartement maximum possible, les relations ne présentent pas un maximum pour une dérivation d'écartement intermédiaire, comme l'ont montré MØLLER (1966) et VIGREUX (1977) chez l'Homme.

2b - Direction longitudinale

Les mêmes conditions de stimulation qu'en (2a) sont respectées.

En dérivation longitudinale, l'amplitude de l'EMG augmente avec la distance interélectrodes (*Figure 13c*). Les relations entre ces deux variables semblent linéaires.

Comme nous l'avons précisé en (1), la dérivation longitudinale permet la détection d'un nombre d'U.M. moindre qu'en dérivation transversale. On peut supposer que, dans ces conditions, la variation d'amplitude de l'EMG reflète moins le nombre d'U.M. détectées que la distance interélectrodes.

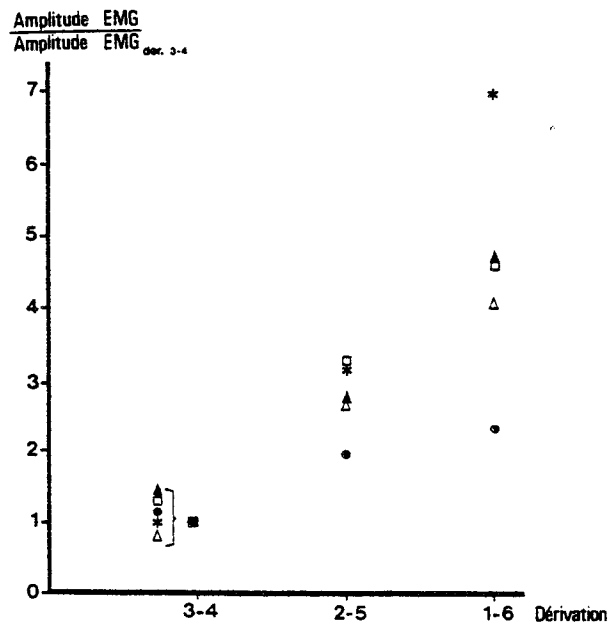


Figure 13b

Amplitude de l'EMG en fonction de la distance interélectrodes, correspondant aux dérivation 3-4, 2-5 et 1-6 $\left(\begin{array}{c} 1 \\ \circ \quad \circ \quad \circ \quad \circ \quad \circ \\ \circ \end{array} \right)$

Les électrodes sont placées selon la direction transversale.

Les symboles correspondent à des préparations différentes.

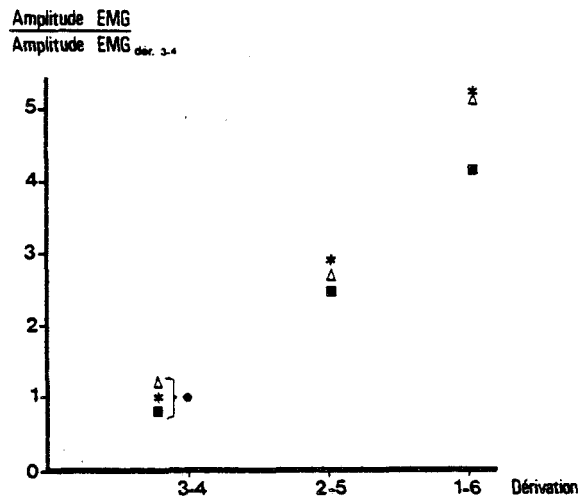
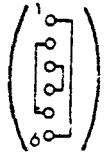


Figure 13c

Amplitude de l'EMG en fonction de la distance interélectrodes, correspondant aux dérivations 3-4, 2-5 et 1-6



Les électrodes sont placées selon la direction longitudinale.
Les symboles correspondent à des préparations différentes.



2c - Ecartement à partir d'une électrode fixe

- Direction transversale

L'électrode placée sur le bord externe de LG est fixe (électrode n° 1). L'amplitude de l'EMG augmente de façon non linéaire, qu'il s'agisse d'une détection sur un même chef (dérivations 1-2 et 1-3 pour le chef latéral) ou d'une détection sur deux chefs différents (dérivations 1-4, 1-5 et 1-6). La curvilinearité de la relation (*Figure 13d*) peut être due à la composition en fibres des deux chefs du muscle ou à leur innervation.

Les relations obtenues lorsque l'électrode externe (n° 1) ou l'électrode interne (n° 6) est fixe ne sont pas superposables. Ceci indique l'importance de la localisation des électrodes sur l'EMG détecté, plus particulièrement en dérivation transversale où les différences histologiques sous-jacentes sont importantes.

- Direction longitudinale

La relation entre l'amplitude de l'EMG et la distance inter-électrodes est linéaire.

De plus, les relations établies quand l'électrode fixe est externe (n° 1) ou interne (n° 6) sont superposables (*Figure 13e*).

Ceci renforce l'idée que l'influence du profil histologique sous-jacent à la détection de l'EMG est moins sensible en dérivation longitudinale qu'en dérivation transversale.

3. Localisation des électrodes suivant une direction, à distance interélectrodes constante

L'EMG est recueilli par deux électrodes consécutives : 1-2,



Figure 13d

Relation entre l'amplitude de l'EMG et la distance interélectrodes, en dérivation transversale :



Les courbes sont établies sur trois préparations différentes.



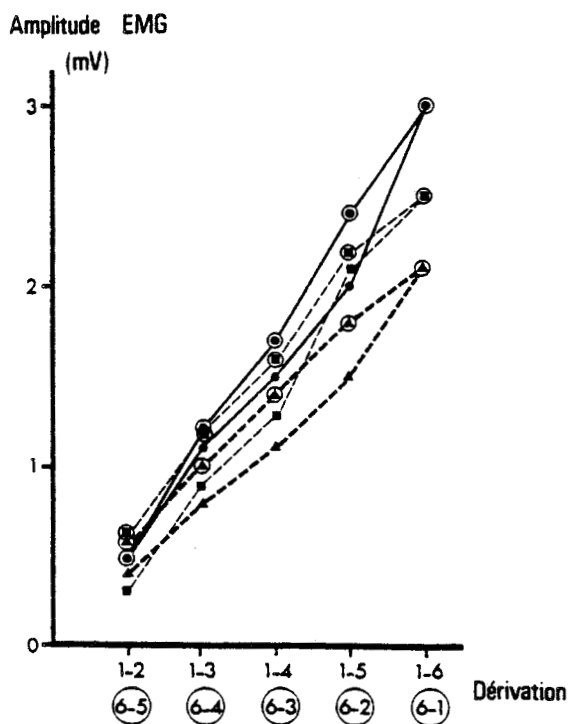


Figure 13e

Relation entre l'amplitude de l'EMG et la distance interélectrodes, en dérivation longitudinale :



Les courbes sont établies sur trois préparations différentes.

2-3, 3-4, 4-5 et 5-6. L'électrode n° 1 correspond soit à l'électrode externe sur le chef latéral (dérivation transversale), soit à l'électrode près du tendon proximal (dérivation longitudinale). L'EMG est recueilli lors de secousses maximales (*voir Protocoles*).

3a - Direction transversale

La relation entre l'amplitude de l'EMG et l'emplacement des électrodes selon la direction transversale présente deux maxima, pour les dérivations 2-3 et 4-5 (*Figure 14a*). Ces maxima sont situés au niveau central de chaque chef.

Les deux chefs du muscle gastrocnémien se comportent comme deux muscles distincts. En effet, si le muscle se comportait comme une unité, la relation ne présenterait qu'un maximum. De plus, étant donné que la stimulation est synchrone et maximale et que la distance inter-électrodes est constante, ce maximum se situerait dans la partie centrale du muscle, c'est-à-dire pour la dérivation 3-4.

3b - Direction longitudinale

La relation entre l'amplitude de l'EMG et la localisation des électrodes est polymorphe (*Figure 14b*). L'évolution de l'amplitude de l'EMG varie selon les préparations.

. L'amplitude de l'EMG peut être approximativement constante pour toutes les dérivations.

. Dans d'autres cas, l'amplitude de l'EMG peut être maximale pour les dérivations 4-5 et 5-6, proches du tendon distal. Ce maximum est présent aussi bien pour le chef latéral que pour le chef médian.

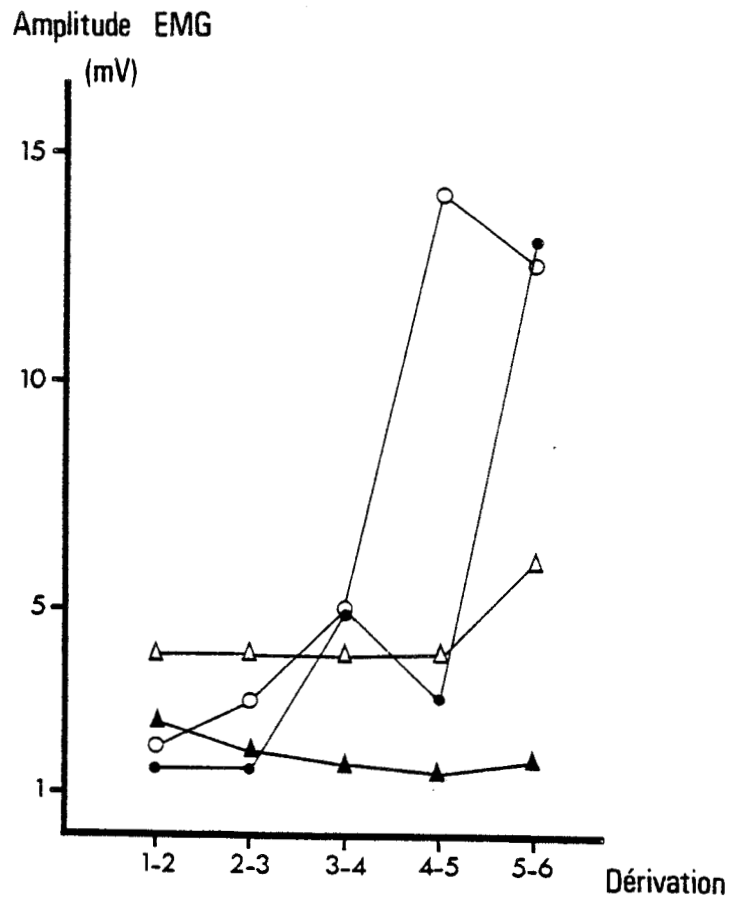
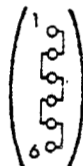


Figure 14b

Relation entre l'amplitude de l'EMG et la localisation des électrodes à écartement constant, en dérivation longitudinale. L'électrode 1 est placée au niveau proximal



Les symboles correspondent à des préparations différentes.



II - DETERMINATION DU PROFIL HISTOLOGIQUE ET INFLUENCE SUR L'ACTIVITE ELECTRIQUE DETECTEE

La composition du muscle pourrait être liée à des caractéristiques fonctionnelles de l'activité musculaire, soit pendant le maintien de la posture, soit au cours du mouvement.

C'est pourquoi nous déterminerons le nombre, le diamètre et la surface occupée, pour chaque type de fibres.

Il doit être ainsi possible d'estimer l'importance du volume musculaire sur lequel porte la détection de surface et d'en déduire des informations quant au recrutement des U.M.

Pour ce faire, plusieurs zones sont délimitées dans les muscles médians et latéraux (*voir Protocoles*).

1. Composition du muscle en différents types de fibres

La caractérisation de l'activité ATPasique porte sur 24 rats, sur lesquels les muscles LG, LD, MG et MD sont prélevés.

Les mesures sont effectuées sur des coupes entières totalement exploitables.

Elles portent sur six muscles gastrocnémiens latéraux et quatre muscles gastrocnémiens médians. Pour chaque muscle, les nombres, diamètres et surfaces de chaque type de fibres ont été déterminés dans six zones (inférieure interne, inférieure externe, médiane interne, médiane externe, supérieure interne et supérieure externe). Les appellations en zones internes et externes sont données par rapport au corps de l'animal. Une surface de $0,5 \text{ mm}^2$ est délimitée pour chaque zone.

Pour tous les tests statistiques, les tableaux complets sont indiqués en annexe.

1a - Muscle gastrocnémien latéral

- Soit le muscle latéral dans son ensemble

Sa composition est exprimée en pourcentages de fibres I, II_A et II_B. Les moyennes sont :

- . 9,4 p. 100 de fibres I
- . 42,5 p. 100 de fibres II_A
- . 47,8 p. 100 de fibres II_B

Le test "t paired" de Student permet de vérifier statistiquement si les différences observées sont significatives. Les différences de pourcentages I - II_A et I - II_B sont significatives à .001 et la différence II_A - II_B n'est pas significative.

- Soit les six zones précédemment définies

Les moyennes de pourcentages en fibres I, II_A et II_B sont reportées dans le tableau ci-dessous (*Tableau 3*) :

Fibres \ Zones	Inf.Int.	Inf.Ext.	Méd.Int.	Méd.Ext.	Sup.Int.	Sup.Ext.
I	21,6	9	14	1	4	0
II _A	30,4	40,8	29,6	58,4	38,3	65,4
II _B	48,9	49,1	55,8	40,6	57,5	34,5

Tableau 3

Pourcentages du nombre de fibres I, II_A et II_B dans les six zones du muscle gastrocnémien latéral.

On constate que les fibres I sont concentrées dans les zones médiane interne et inférieure interne. Les fibres II_A sont plus nombreuses dans toutes les zones externes et, plus particulièrement, dans la zone supérieure externe. Enfin, les fibres II_B sont plus nombreuses dans les zones internes.

Le test "t paired" de Student indique les seuils de probabilité pour lesquels les différences sont significatives. Le *tableau 4* résume les résultats pour les fibres I, II_A et II_B .

Ces résultats confirment que les fibres I, peu nombreuses, sont regroupées dans la zone inférieure interne du muscle gastrocnémien latéral, zone la plus proche de l'os. Ce "noyau" de fibres I s'étend également dans la zone médiane interne. De la zone inférieure interne vers la zone supérieure externe, la proportion de fibres I diminue rapidement jusqu'à s'annuler.

Les fibres II_A sont significativement regroupées dans les zones supérieure et médiane externes. Ce sont des fibres rapides, résistantes à la fatigue et l'on observe que leur présence est moindre dans les zones riches en fibres I, lentes, très résistantes à la fatigue. L'augmentation du pourcentage de fibres II_A de la profondeur vers la surface est très progressive. C'est pourquoi les différences de pourcentages sont peu significatives entre deux zones contiguës.

Les fibres II_B sont plus nombreuses dans les zones internes, voisines du muscle médian. Leur pourcentage est semblable dans les zones interne et externe inférieures. Il augmente vers la zone supérieure interne tandis qu'il décroît côté externe. Ces variations sont très progressives et peu significatives entre deux zones voisines.

<u>FIBRES I</u> EXT.	0	.100	4	Sup.
	.200		.100	
	1	.025	14	Méd. INT.
	.100		.400	
	9	.100	21,6	Inf.
<u>FIBRES II_A</u> EXT.	65,4	.010	38,3	Sup.
	.400		.400	
	58,4	.005	29,6	Méd. INT.
	.100		$\alpha > .500$	
	40,8	.200	30,4	Inf.
<u>FIBRES II_B</u> EXT.	34,5	.025	57,5	Sup.
	.400		$\alpha > .500$	
	40,6	.025	55,8	Méd. INT.
	.200		.400	
	49,1	$\alpha > .500$	48,9	Inf.

Tableau 4

Test de comparaison des pourcentages du nombre de fibres dans les six zones du muscle latéral.

Le pourcentage du nombre de fibres est reporté dans chaque zone.

La comparaison de deux zones contiguës est indiquée par la valeur limite supérieure de la probabilité α .

On considère que les différences de pourcentages sont significatives au seuil de .10. Dans ce cas, il existe au moins 90 chances sur 100 pour que la différence entre deux zones existe.

1b - Muscle gastrocnémien médian

- Le muscle est composé de trois types de fibres dont les pourcentages sont :

- . 10,2 p. 100 de fibres I
- . 42,4 p. 100 de fibres II_A
- . 47,5 p. 100 de fibres II_B

Les différences de pourcentages I - II_A et I - II_B sont significatives à .001 tandis que la différence II_A - II_B n'est pas significative.

Ces résultats montrent que les muscles latéraux et médians ont une même composition en fibres I, II_A et II_B.

- L'examen des six zones du muscle médian indique si la répartition des fibres est différente dans le muscle médian et dans le muscle latéral (Tableau 5) :

Fibres \ Zones	Inf. Int.	Inf. Ext.	Méd. Int.	Méd. Ext.	Sup. Int.	Sup. Ext.
I	4	16,7	3,6	19,3	1,1	16,6
II _A	48,7	26,9	54	30,8	59	34,8
II _B	47,3	56,4	42,4	50,8	39,9	48,6

Tableau 5

Pourcentages du nombre de fibres I, II_A et II_B dans les six zones du muscle gastrocnémien médian.

Les différences de pourcentages entre les six zones sont testées grâce au "t paired" de Student (Tableau 6) :

<u>FIBRES I</u>	16,6	.025	1,1	Sup.
	$\alpha > .500$.100	
	EXT. 19,3	.001	3,6	Méd. INT.
	.400		.200	
	16,7	.005	4	Inf.
<u>FIBRES II_A</u>	34,8	.200	59	Sup.
	$\alpha > .500$		$\alpha > .500$	
	EXT. 30,8	.025	54	Méd. INT.
	$\alpha > .500$.500	
	26,9	.025	48,7	Inf.
<u>FIBRES II_B</u>	48,6	.400	39,9	Sup.
	$\alpha > .500$		$\alpha > .500$	
	EXT. 50,8	.200	42,4	Méd. INT.
	.400		$\alpha > .500$	
	56,4	.200	47,3	Inf.

Tableau 6

Test de comparaison des pourcentages du nombre de fibres dans les six zones du muscle médian.

Le pourcentage du nombre de fibres est reporté dans chaque zone.

La comparaison de deux zones contiguës est indiquée par la valeur limite supérieure de la probabilité α .



Les fibres I sont regroupées dans les zones externes, jouxtant le muscle latéral. Le gradient de pourcentage du nombre de fibres selon la profondeur est faible. C'est pourquoi les différences de pourcentages entre deux zones contiguës sont peu significatives. Dans les zones internes, les pourcentages sont très faibles et peu différents. Cependant, les différences entre les zones externes et les zones internes sont significatives (α toujours inférieur à .025).

Les fibres II_A sont surtout présentes du côté interne, c'est-à-dire à la périphérie du muscle. Les différences observées entre les zones internes et externes sont significatives mais le gradient de pourcentages selon la profondeur est faible.

Les fibres II_B , à l'inverse des fibres II_A , sont plus nombreuses dans les zones externes. Les différences entre deux zones contiguës sont peu significatives, indiquant une répartition sans zone préférentielle très marquée.

Enfin, la disposition des fibres II_A et II_B est symétrique par rapport à la limite entre le muscle latéral et le muscle médian (*Tableau 7*).

Si on considère les muscles latéral et médian comme une unité, on retient la localisation prépondérante :

- . des fibres I au centre inférieur
- . des fibres II_A à la périphérie
- . des fibres II_B au centre.

Les fibres II_B , rapides, peu résistantes à la fatigue, sont mises en jeu lors des fortes contractions peu prolongées. Bien que préférentiellement situées au centre du muscle, elles sont distribuées dans toute la surface de coupe.

Sup.	I	0	4,3	I	16,6	1,1
	II _A	65,4	38,3	II _A	34,8	59
	II _B	34,5	57,5	II _B	48,6	40
EXT. Méd.	I	1	14	I	19,3	3,6
	II _A	58	29,6	II _A	30,8	54
	II _B	40,6	55,9	II _B	50,8	42,4
Inf.	I	9	21,6	I	16,7	4
	II _A	40,8	30,4	II _A	26,9	48,7
	II _B	49,1	48,9	II _B	56,4	47,3

Tableau 7

Tableau récapitulatif de la composition en fibres I, II_A et II_B (exprimées en pourcentages) des muscles latéraux et médians.

Quant aux fibres résistantes à la fatigue, les fibres I forment un noyau central, entourées des fibres II_A.

2. Diamètre et surface occupée par chaque type de fibres

2a - Muscle gastrocnémien latéral : diamètre des fibres

- Les diamètres, mesurés toutes zones confondues, rapportés au poids corporel, sont en moyenne de :

- . $156 \cdot 10^{-4}$ μ/g pour les fibres I
- . $143 \cdot 10^{-4}$ μ/g pour les fibres II_A
- . $132 \cdot 10^{-4}$ μ/g pour les fibres II_B

soit, en valeurs absolues, des moyennes de :

- . 40 μ pour les fibres I
- . 39,5 μ pour les fibres II_A
- . 39,1 μ pour les fibres II_B.

Ces valeurs ne sont pas significativement différentes.

- Mesurées pour chaque zone, les valeurs calculées, rapportées au poids corporel, sont les suivantes (*Tableau 8*) :

Fibres \ Zones	Inf.Int.	Inf.Ext.	Méd.Int.	Méd.Ext.	Sup.Int.	Sup.Ext.
I	1 235	1 124	1 170	1 126	1 081	-
II _A	1 065	1 104	1 058	1 261	1 154	1 221
II _B	1 129	1 073	1 184	1 141	1 146	1 124

Tableau 8

Diamètres des fibres I, II_A et II_B, rapportés au poids corporel, pour les six zones du muscle latéral (exprimés en 10^{-4} μ/g).

Ce tableau montre une variabilité du diamètre, pour un même type de fibres, selon la zone considérée.

Ceci semble surtout vérifié pour les fibres I, plus abondantes dans la zone inférieure interne et pour les fibres II_A, surtout présentes dans les zones externes.

Ces mesures de diamètres sont comparées deux à deux (*Tableau 9*).

Les tests confirment que les diamètres des fibres I sont supérieurs dans la zone inférieure interne par rapport aux zones supérieure interne et médiane externe (*voir en Annexe*). Les différences avec les

zones intermédiaires (médiane interne et inférieure externe) sont moins importantes. Ainsi les fibres I ont un diamètre supérieur quand elles se situent dans la zone inférieure interne où elles sont plus abondantes.

	-		1 081	Sup.
<u>FIBRES I</u>			.400	
EXT.	1 126	$\alpha > .500$	1 170	Méd. INT.
	$\alpha > .500$.400	
	1 124	.400	1 235	Inf.
	1 221	.400	1 154	Sup.
<u>FIBRES II_A</u>	$\alpha > .500$.400	
EXT.	1 261	.010	1 058	Méd. INT.
	.025		$\alpha > .500$	
	1 104	$\alpha > .500$	1 065	Inf.
	1 124	$\alpha > .500$	1 146	Sup.
<u>FIBRES II_B</u>	$\alpha > .500$.500	
EXT.	1 141	.500	1 184	Méd. INT.
	.400		.400	
	1 073	.500	1 129	Inf.

Tableau 9

Test de comparaison des diamètres des fibres dans les six zones du muscle latéral. Le diamètre des fibres (exprimé en 10^{-4} μ/g) est reporté dans chaque zone.

La comparaison de deux zones contiguës est indiquée par la valeur limite supérieure de la probabilité α .

Les diamètres des fibres II_A sont supérieurs dans les zones supérieures (interne et externe) et dans la zone médiane externe par rapport aux autres zones. Cette limite correspond à celle mise en évidence pour les fibres I, lors des comparaisons des diamètres. Les fibres II_A ont donc aussi un diamètre supérieur dans une zone où leur pourcentage en nombre est plus grand, c'est-à-dire dans la zone périphérique.

Quant aux fibres II_B , peu d'écart de diamètres sont enregistrés entre les différentes zones. Ceci est en accord avec le fait que ces fibres se répartissent sans zone prépondérante, sur toute la surface du chef latéral.

2b - Muscle gastrocnémien médian : diamètre des fibres

- Si on considère le muscle médian dans son ensemble, les diamètres sont en moyennes de :

- . $1\ 313 \cdot 10^{-4}$ μ/g pour les fibres I
- . $1\ 113 \cdot 10^{-4}$ μ/g pour les fibres II_A
- . $1\ 208 \cdot 10^{-4}$ μ/g pour les fibres II_B

soit, en valeurs absolues, des moyennes de :

- . 46,3 μ pour les fibres I
- . 39,2 μ pour les fibres II_A
- . 42,6 μ pour les fibres II_B .

Ces valeurs diffèrent aux seuils de probabilité :

- . $\alpha_{I-II_A} = .005$ à $.001$
- . $\alpha_{I-II_B} = .100$ à $.050$
- . $\alpha_{II_A-II_B} = .025$ à $.010$

- Si on considère les six zones du muscle, les diamètres des fibres, rapportés au poids corporel, sont les suivantes (*Tableau 10*) :

Fibres \ Zones	Inf.Int.	Inf.Ext.	Méd.Int.	Méd.Ext.	Sup.Int.	Sup.Ext.
I	1 435	1 384	1 178	1 278	1 450	1 221
II _A	1 118	1 165	1 095	1 048	1 142	1 111
II _B	1 237	1 321	1 158	1 138	1 220	1 175

Tableau 10

Diamètres des fibres I, II_A et II_B, rapportés au poids corporel, pour les six zones du muscle médian (exprimés en 10^{-4} μ/g).

Bien que la répartition numérique des fibres soit inégale sur la surface de coupe, les diamètres varient peu d'une zone à l'autre. Cette constance des diamètres est vérifiée grâce au test de comparaison "t paired" de Student (*Tableau 11*).

Les fibres I, quoique plus nombreuses dans les zones médiane et inférieure externes, ont un diamètre quasi constant d'une zone à l'autre.

Il en est de même pour les fibres II_A, surtout présentes dans les zones périphériques.

Seules les fibres II_B montrent une augmentation significative de leur diamètre dans la zone inférieure externe où elles sont plus nombreuses.

La relation entre le diamètre et le regroupement des fibres ne se retrouve donc que pour les fibres II_B dans le muscle médian.

<u>FIBRES I</u> EXT.	1 221	.400	1 450	Sup.
	$\alpha > .500$.400	
	1 278	.500	1 178	Méd. INT.
	.500		.400	
	1 384	$\alpha > .500$	1 435	Inf.
<u>FIBRES II_A</u> EXT.	1 111	$\alpha > .500$	1 142	Sup.
	$\alpha > .500$		$\alpha > .500$	
	1 048	$\alpha > .500$	1 095	Méd. INT.
	.200		$\alpha > .500$	
	1 165	$\alpha > .500$	1 118	Inf.
<u>FIBRES II_B</u> EXT.	1 175	$\alpha > .500$	1 220	Sup.
	$\alpha > .500$.400	
	1 138	$\alpha > .500$	1 158	Méd. INT.
	.050		$\alpha > .500$	
	1 321	$\alpha > .500$	1 237	Inf.

Tableau 11

Test de comparaison des diamètres des fibres dans les six zones du muscle médian.

Le diamètre des fibres (exprimé en 10^{-4} μ/g) est reporté dans chaque zone.

La comparaison de deux valeurs contiguës est indiquée par la valeur limite supérieure de la probabilité α .



2c - Muscle gastrocnémien latéral : surface occupée par chaque type de fibres

Le diamètre d'un type de fibres n'étant pas constant à l'intérieur d'un même muscle, on calcule les pourcentages de surface occupée par chaque type de fibres, indice complémentaire des pourcentages du nombre de fibres.

- En moyenne, pour le muscle latéral, les surfaces occupées sont de :

- . 11,5 p. 100 pour les fibres I
- . 44,2 p. 100 pour les fibres II_A
- . 44,2 p. 100 pour les fibres II_B.

Ces valeurs sont proches des pourcentages de nombre de fibres. Les écarts de pourcentages de surfaces occupées par les fibres I et II_A et les écarts I - II_B sont significatifs au seuil de .001. Les écarts de pourcentages de surfaces occupées par les fibres II_A et II_B sont nuls.

- On calcule les différences de pourcentages de surface occupée par chaque type de fibres, pour les six zones du muscle latéral (Tableau 12) :

Fibres \ Zones	Inf. Int.	Inf. Ext.	Méd. Int.	Méd. Ext.	Sup. Int.	Sup. Ext.
I	35,9	12,2	12,2	1,5	6,1	0
II _A	21	41,2	21,6	66,3	40,3	74,3
II _B	43,1	46,1	66,1	32,2	53,6	25,7

Tableau 12

Pourcentages de surfaces occupées par les fibres I, II_A et II_B, pour les six zones du muscle latéral.

Ces valeurs, qui conjuguent le pourcentage du nombre de fibres et leur diamètre, accentuent la présence d'un regroupement des fibres I dans la zone inférieure interne et la localisation préférentielle des fibres II_A dans les zones externes.

Ces résultats sont comparés grâce au test de Student (Tableau 13) :

<u>FIBRES I</u>		0	.025	6,1	Sup.
		.400		.100	
	EXT.	1,5	.005	12,2	Méd. INT.
		.100		.005	
		12,2	.025	35,9	Inf.
<u>FIBRES II_A</u>		74,3	.010	40,3	Sup.
		$\alpha > .500$.100	
	EXT.	66,3	.005	21,6	Méd. INT.
		.100		$\alpha > .500$	
		41,2	.100	21	Inf.
<u>FIBRES II_B</u>		25,7	.025	53,6	Sup.
		$\alpha > .500$.400	
	EXT.	32,2	.010	66,1	Méd. INT.
		.200		.025	
		46,1	$\alpha > .500$	43,1	Inf.

Tableau 13

Test de comparaison des pourcentages de surfaces occupées par les fibres I, II_A et II_B, dans les six zones du muscle latéral.

Le pourcentage de surface occupée est reporté dans chaque zone.

La comparaison de deux valeurs contiguës est indiquée par la valeur limite supérieure de la probabilité α .

La prédominance des fibres I dans la zone inférieure interne est mieux perçue par le calcul des pourcentages de surface que par le calcul des pourcentages de nombre de fibres. Cette prédominance est très significative, pour un seuil de probabilité toujours inférieur à .025.

Il en est de même pour le report des fibres II_A vers les zones externes. Les différences entre les zones internes et les zones externes sont plus importantes par le calcul des pourcentages de surfaces occupées que par le calcul des pourcentages du nombre de fibres.

Quant aux fibres II_B , les variations de pourcentage de surface sont faibles d'une zone à l'autre. Cependant, on remarque que la surface qu'occupent les fibres II_B est plus importante dans les zones internes.

2d - Muscle gastrocnémien médian : surface occupée par chaque type de fibres

Dans ce muscle, les diamètres varient peu. Seuls le nombre et la surface occupée par chaque type de fibres, exprimés en pourcentages, semblent significatifs.

- Si les pourcentages sont rapportés au muscle médian entier, les surfaces occupées sont de :

- . 12,2 p. 100 pour les fibres I
- . 27,6 p. 100 pour les fibres II_A
- . 60,2 p. 100 pour les fibres II_B .

Le pourcentage de surface est comparable au pourcentage du nombre de fibres pour les fibres I.

Alors que le pourcentage du nombre de fibres est identique pour les fibres II_A et II_B , le pourcentage de surface occupée est supérieur pour les fibres II_B que pour les fibres II_A .

- La répartition en six zones permet de vérifier si les variations de surfaces occupées coïncident avec les variations de diamètre (Tableau 14) :

Fibres \ Zones	Inf. Int.	Inf. Ext.	Méd. Int.	Méd. Ext.	Sup. Int.	Sup. Ext.
I	3,7	21,5	7,2	22	3,5	15,2
II _A	27,4	20,4	26,4	19,8	39,2	32,3
II _B	68,8	58	66,4	58,2	57,2	52,5

Tableau 14

Pourcentages de surfaces occupées par les fibres I, II_A et II_B, pour les six zones du muscle médian.

La surface occupée par les fibres I rend compte de la répartition numérique de ces fibres. En effet, elle est supérieure dans les zones médiane et inférieure externes, jouxtant le chef latéral.

Les fibres II_A sont situées surtout dans les zones internes, c'est-à-dire à la périphérie du muscle gastrocnémien. Le diamètre étant sensiblement constant pour ce type de fibres, le pourcentage de surface occupée correspond au pourcentage du nombre de fibres. Cependant la différence entre les zones internes et externes est moindre pour les pourcentages de surfaces occupées que pour les pourcentages de nombres de fibres.

Quant aux fibres II_B, peu de variations de pourcentages de surfaces sont enregistrées entre les diverses zones.

Les pourcentages de surfaces occupées sont soumis au test de comparaison "t paired" de Student (Tableau 15).

<u>FIBRES I</u>		15,2	.100	3,5	Sup.
		.400		.400	
	EXT.	22	.025	7,2	Méd. INT.
		$\alpha > .500$.400	
		21,5	.001	3,7	Inf.
<u>FIBRES II_A</u>		32,3	$\alpha > .500$	39,2	Sup.
		.500		.500	
	EXT.	19,8	$\alpha > .500$	26,4	Méd. INT.
		$\alpha > .500$		$\alpha > .500$	
		20,4	$\alpha > .500$	27,4	Inf.
<u>FIBRES II_B</u>		52,5	$\alpha > .500$	57,2	Sup.
		$\alpha > .500$		$\alpha > .500$	
	EXT.	58,2	$\alpha > .500$	66,4	Méd. INT.
		$\alpha > .500$		$\alpha > .500$	
		58	.400	68,8	Inf.

Tableau 15

Test de comparaison des pourcentages de surfaces occupées par les fibres I, II_A et II_B, dans les six zones du muscle médian.

Le pourcentage de surface occupée est reporté dans chaque zone.

La comparaison de deux valeurs contiguës est indiquée par la valeur limite supérieure de la probabilité α .

Ces tests confirment qu'une nette différence existe entre les surfaces occupées par les fibres I dans les zones internes et externes.

Ils soulignent la délimitation inférieure externe-supérieure interne, entre une zone plus riche (interne) et une zone plus pauvre (externe) en fibres II_A .

Quant aux fibres II_B , aucune différence n'est significative.

3. Relation entre le profil histologique du muscle et l'activité électrique

Pour comparer le profil histologique à l'activité électrique, il est établi pour trois zones dans le muscle latéral et trois zones dans le muscle médian (*voir Protocoles*), ce qui correspond aux six électrodes de surface. L'activité électrique est représentée par l'amplitude du potentiel recueilli lors de secousses maximales, pour les dérivations 1-2, 2-3, 3-4, 4-5 et 5-6 (*Figure 15*).

Sur le plan de l'EMG, les deux chefs se comportent comme deux muscles distincts. Chaque chef présente un maximum d'activité électrique dans la partie médiane.

Cependant le muscle, bien que formé de deux chefs, semble former une unité histologique.

- La partie périphérique, formée à 95 p. 100 de fibres II, présente une activité électrique faible. Elle est formée à 60 p. 100 de fibres II_A .

- La partie centrale, la plus riche en fibres I mais dont le taux est inférieur à 20 p. 100, présente également une activité électrique faible. Elle est formée à 50 p. 100 de fibres II_A .

- Enfin, les parties médianes, comprenant 10 p. 100 et dont les taux en fibres II_A et II_B sont proches, présentent l'activité EMG la plus forte.

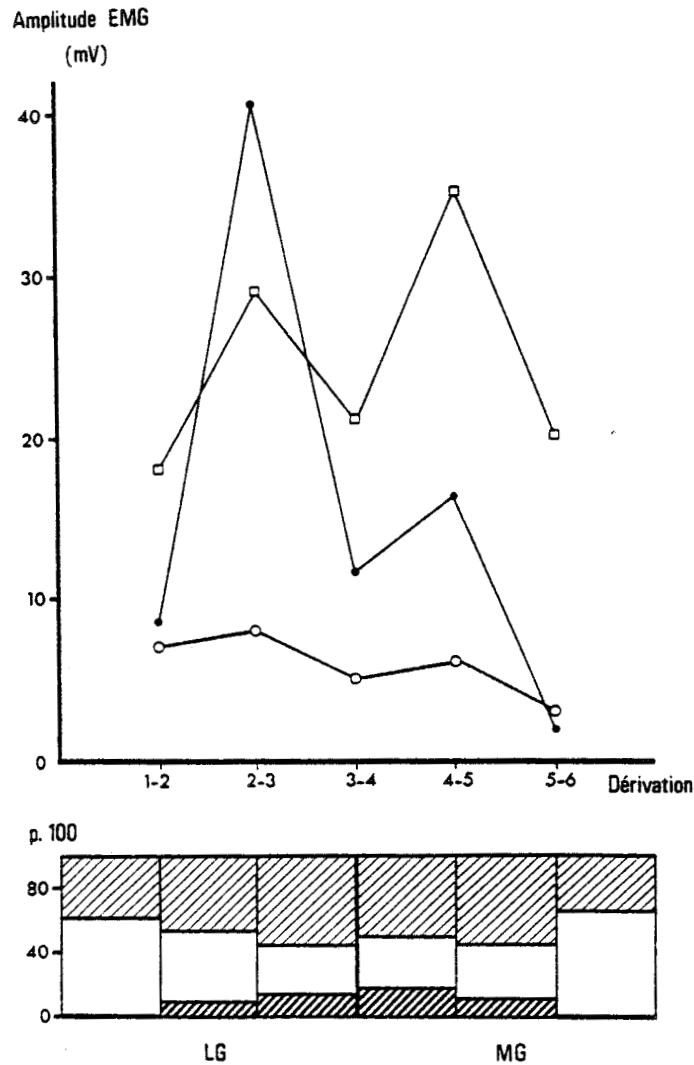





Figure 15

Relation entre l'amplitude de l'EMG, recueilli en direction transversale par les dérivation 1-2, 2-3, 3-4, 4-5 et 5-6 (1° 2° 3° 4° 5°) et la composition sous-jacente en fibres I , II_A  et II_B . Les relations sont tracées pour le muscle latéral (LG) et le muscle médian (MG). La composition en fibres est exprimée en pourcentage du nombre de fibres de chaque zone.

L'activité électrique ne semble donc pas directement liée au taux de fibres I, II_A et II_B. L'EMG n'est cependant pas indépendant du profil histologique, comme l'ont montré les résultats précédents.

On considèrera donc non seulement le nombre mais encore le diamètre, la surface occupée et l'arrangement spatial des fibres et, éventuellement, leur taux d'innervation. Ce dernier point sera développé plus loin.

III - DISCUSSION

Des résultats précédents, il ressort que l'activité EMG est plus importante en dérivation transversale qu'en dérivation longitudinale. On examinera si cette différence est due à l'arrangement spatial des fibres ou à la composition en fibres du muscle.

1. Influence de la structure sous-jacente sur l'EMG

Quelle que soit la direction des électrodes utilisée, l'amplitude de l'EMG croît avec la distance interélectrodes. La relation entre l'amplitude de l'EMG et la distance interélectrodes est approximativement linéaire en dérivation longitudinale. Il semble que, suivant cette direction, l'activité détectée ne soit pas liée à la structure sous-jacente :

- . soit que la détection est limitée à une faible profondeur ;
- . soit que les variations de composition histologique sont faibles.

Cette deuxième hypothèse, vraisemblable pour la dérivation

longitudinale, doit être écartée en ce qui concerne les dérivations transversales. En effet, par analyse des coupes sériées, peu de différences de composition sont observées sur une longueur de 5 mm (direction longitudinale) alors que les variations de composition sont importantes sur une même coupe (direction transversale).

Même si la détection en surface n'est pas globale, il est probable qu'elle intéresse moins les fibres I que les fibres II_A et II_B . Mais le taux de ces fibres varie du bord latéral au bord médian du muscle. Ce taux peut être responsable, en dérivation transversale, de la non-linéarité des relations entre l'amplitude de l'EMG et la distance interélectrodes (*Figure 13 b et c*).

Les *figures 13d et 13e* montrent une différence essentielle entre les dérivations transversale et longitudinale. En dérivation longitudinale, les relations entre l'EMG et la distance interélectrodes sont superposables, que l'électrode fixe soit au niveau proximal ou au niveau distal. Etant donné que les zones superficielles ont une composition comparable et que les relations obtenues en dérivation transversale ne sont pas superposables, on suppose que la détection n'est pas superficielle.

Par ailleurs, les dérivations pour lesquelles l'électrode fixe est placée sur le chef latéral permettent la détection d'une activité supérieure à celle détectée lorsque l'électrode fixe se situe sur le chef médian. L'EMG du chef latéral serait donc supérieur à l'EMG du chef médian, bien que ces deux muscles aient des pourcentages de nombre de fibres I, II_A et II_B comparables.

Un des facteurs déterminants dans l'amplitude de l'EMG serait donc l'arrangement spatial des fibres I, II_A et II_B .

Notons enfin que, lors d'enregistrements à l'aide d'électrodes consécutives (*Figure 15*), l'amplitude de l'EMG présente un maximum au

au niveau médian de chaque chef et que, dans la plupart des cas, la plus grande amplitude de l'EMG est enregistrée sur le muscle gastrocnémien latéral.

De ces résultats, plusieurs conclusions sont retenues :

- La détection par électrodes de surface n'est pas limitée aux zones superficielles. L'EMG dépend de la composition du muscle plus particulièrement de l'arrangement spatial des fibres sous-jacentes à la détection.

- L'activité détectée par une dérivation longitudinale est plus faible que celle détectée par une dérivation transversale. Elle est peu modifiée par la position des électrodes, ce qui laisse supposer une répartition homogène des fibres suivant la direction longitudinale.

2. Comparaison du chef latéral et du chef médian

Si l'on considère la dérivation transversale 2-5 (médiane) pour chaque chef, la composition sous-jacente est de :

	. 10,3 p. 100 de fibres I	}	pour le chef latéral
	. 42,1 p. 100 de fibres II _A		
	. 47,6 p. 100 de fibres II _B		
et de :			
	. 11,8 p. 100 de fibres I	}	pour le chef médian
	. 33,2 p. 100 de fibres II _A		
	. 55 p. 100 de fibres II _B		

La proportion de fibres I, lentes, est semblable dans les deux chefs. Mais l'amplitude de l'EMG est en général plus importante lorsqu'elle correspond à une zone où les fibres II_A et II_B s'équilibrent que lorsque les fibres II_B prédominent. Les fibres II_A seraient donc la.

cause de l'augmentation d'amplitude de l'EMG.

Les fibres II_B sont des fibres rapides, peu résistantes à la fatigue. Mais les enregistrements sont effectués lors de secousses et, par conséquent, d'autres causes sont à rechercher, à savoir le diamètre, le seuil d'excitabilité des fibres et leur taux d'innervation.

2a - Diamètre des fibres

L'analyse du profil histologique en six zones pour chaque chef permet de déceler des zones privilégiées en un certain type de fibres, surtout dans le muscle gastrocnémien latéral. De plus, les mesures de diamètres mettent en évidence une relation entre le diamètre d'une fibre et le pourcentage de ce type de fibres. Ceci laisse supposer que les diverses parties du muscle ont des rôles fonctionnels différents (*voir Historique*). Par ailleurs, compte tenu des différences de diamètre des fibres, on pourrait attribuer des rôles différents aux fibres d'un même groupe.

2b - Rôle et excitabilité des différents types de fibres

D'après le principe de recrutement de HENNEMAN et OLSON (1965) et HENNEMAN (1968), les U.M. innervées par les motoneurones de plus faible diamètre sont mises en jeu les premières lors des contractions volontaires. En fonction de leur taille, les U.M. sont recrutées dans l'ordre I, II_A, II_B, lors d'une contraction maximale volontaire.

Néanmoins, le rôle des fibres toniques et phasiques dépend de la vitesse de contraction. En effet, lors de rapides accélérations, les U.M. toniques et phasiques ont le même rôle (GRIMBY et HANNERZ, 1977).

Etant donné la plus grande amplitude des potentiels d'U.M. phasiques (*OLSON et al.*, 1968), la taille des potentiels musculaires dépend de l'ordre de recrutement des U.M. (*HENNEMAN et al.*, 1965a). D'après ces mêmes auteurs, le type de réponse (phasique ou tonique) dépend de la taille et de l'excitabilité des U.M.

Que ce soit pour une contraction réflexe après un étirement ou pour une contraction due à la stimulation du nerf, *HENNEMAN et al.* (1965b) montrent que l'ordre de désactivation des U.M. suit l'ordre inverse du recrutement des U.M.

Quant à la résistance à la fatigue des U.M., les fibres I, lentes, sont peu sujettes à la fatigue tandis que les fibres II, rapides, sont soit résistantes (fibres II_A), soit fatigables (fibres II_B).

Ces caractéristiques réunies font des fibres I des fibres toniques tandis que les fibres II sont phasiques (*HANNERZ*, 1974).

La zone inférieure interne du muscle, riche en fibres I, est proche de l'os. Elle est constituée de fibres sollicitées dès les premiers instants de la contraction (fibres toniques). De plus, l'activité de ces fibres serait quasi permanente, jouant un grand rôle dans le maintien de la posture.

Les autres zones, riches en fibres rapides, seraient mises en jeu pour des contractions plus fortes et plus brèves (fibres phasiques).

Particulièrement pour les fibres I, le diamètre des fibres est plus important dans la zone riche en ce type de fibres. Leur excitabilité augmenterait et ces fibres seraient recrutées plus facilement.

2c - Taux d'innervation des fibres

Le taux d'innervation varie selon le type de fibres. Il est moindre pour les fibres I. En effet, un motoneurone de type lent innerve un nombre supérieur de fibres musculaires qu'un motoneurone de type rapide. L'activité d'un motoneurone rapide commandant un nombre restreint de fibres, on peut supposer que les fibres phasiques interviennent lors de mouvements plus précis. D'après *MAYER (1973)*, les U.M. du muscle tibial antérieur de Chat regroupent en moyenne 717 fibres de type I ou 160 fibres de type II. De plus, cet auteur note que les potentiels d'U.M. ont une amplitude de 365 μV (type I) ou de 390 μV (type II) en détection bipolaire. Ces résultats confirment que les potentiels de surface d'U.M. lentes sont plus petits que les potentiels de surface d'U.M. rapides *APPELBERG et EMONET-DENAND, 1967*).

3. Influence de l'activité spontanée des Rats sur le profil histologique des muscles

L'activité spontanée des Rats peut avoir une influence sur la composition des muscles (*voir Protocoles*).

Les muscles, dont la composition est reportée ci-après, sont prélevés sur quatre rats pour les chefs latéraux et trois rats pour les chefs médians, soit au total cinq muscles latéraux et quatre muscles médians (*Tableau 16*).

Les muscles latéraux ont été prélevés sur des rats dont l'activité, exprimée en nombre de déplacements, s'étend de 122 à 42 unités et les muscles médians sur des rats dont l'activité s'étend de 122 à 14 unités. La dispersion des indices d'activité est importante. Les unités n'étant pas rapportées au maximum de déplacement, on ne peut déterminer si l'intervalle 14 - 122 représente une large étendue dans le comportement éventuel d'un Rat.

Quoi qu'il en soit, la répartition des fibres ne semble pas liée à l'activité spontanée mesurée.

D'après la littérature, si on considère non plus l'activité spontanée mais l'entraînement des animaux, la structure du muscle est modifiée et renseigne sur le rôle des fibres et l'importance de l'activité nerveuse sur la différenciation des fibres musculaires.

En effet, lors d'exercices prolongés pendant 34 semaines, GONYEA (1980) note une augmentation du nombre de fibres, surtout après des exercices de forte intensité. Une augmentation du diamètre des fibres oxydatives (FOG et SO, soit FR et S) est visible après les exercices faibles alors qu'elle est visible pour tous les types de fibres après les exercices de forte intensité. Lors des faibles exercices, il faut noter une augmentation de la proportion des fibres lentes, alors que les exercices de forte intensité s'accompagnent d'un accroissement

Rats n°	1	2	3	4		1	3	5	
Activité Fibres	122	92	45	42		122	45	14	
	LG	LD	LG	LG	LD	MG	MD	MG	MD
I	13,5	14,6	8,6	13,4	3,2	11,1	6,9	11,4	13,6
II _A	35,8	36,7	38,6	23	54,7	41,6	47,9	41,7	36,5
II _B	50,7	48,7	52,8	63,6	42,1	47,3	45,2	46,9	49,9

muscles latéraux

muscles médians

Tableau 16

Composition en fibres I, II_A et II_B (exprimée en pourcentage) des muscles latéraux et médians droits (LD et MD) et gauches (LG et MG) en fonction de l'activité spontanée (exprimée en nombre de déplacements dans "l'open-field"). Les rats sont classés suivant leur activité.

du pourcentage de fibres rapides oxydatives (FOG, soit FR). Ces résultats confirment que les fibres lentes sont induites par des contractions prolongées de faible niveau et permettent ces mêmes contractions alors que les fibres II_A permettent le développement de forces plus élevées.

Alors que pour le rat n° 4, le poids du muscle gauche (0,86 g) diffère peu du poids du muscle droit (0,84 g), il existe des variations importantes dans la composition des muscles latéral droit et latéral gauche.

Les pourcentages du nombre de fibres étant différents pour le même muscle selon sa latéralité, on constate que la composition d'un muscle ne dépend pas uniquement de l'âge ou du poids de l'animal. La maturation des fibres nerveuses et/ou musculaires et leur différenciation pourraient évoluer de façon variable pour les muscles homologues d'un même Rat.

4. Comparaison des résultats avec les données de la littérature

Globalement, les résultats obtenus quant aux pourcentages de fibres sont en accord avec certaines données de la littérature (Tableau 17).

La variabilité des résultats peut être due à la méthode employée pour "typer les fibres". En effet, les classifications en fibres I, II_A , II_B ou SO, FOG et FG ne se superposeraient pas exactement (NEMETH *et al.*, 1979).

En conclusion, dans ces conditions, peut-on caractériser un muscle par le pourcentage du nombre de chaque type de fibres ou par le pourcentage de surface qu'elles occupent ou encore faut-il réunir ces deux indices. En effet, selon le critère retenu, que ce soit pour les muscles latéraux ou médians, les fibres II_A pourront apparaître plus

plus ou moins importantes que les fibres II_B. Pour les fibres I, les deux critères ont une bonne correspondance (*Figure 16*). Ces différences sont nettes lors de mesures individuelles. Elle sont moins visibles lors du regroupement des résultats obtenus sur plusieurs muscles (*Tableau 18*).

Auteurs	BARNARD et al. 1971	ARIANO et al. 1973	SILLAU et BANCHERO 1977	RIPOLL et al. 1979	BOULANGE 1980
Technique	ATPases	Enz. oxyda- tives	ATPases	Enz. oxyda- tives	ATPases
Muscle Fibres	MGastr.	LGastr. MGastr.	MGastr.	MGastr.	LGastr. MGastr.
I	12	5 4	27	24	9,4 10,2
II _A	38	37 38	23	21,3	42,5 42,4
II _B	50	58 58	50	54,6	47,8 47,5

Tableau 17

Comparaison des pourcentages du nombre de fibres I, II_A et II_B obtenus par différents auteurs, pour les muscles latéraux et médians. Dans chaque cas, la technique de coloration des fibres est indiquée.



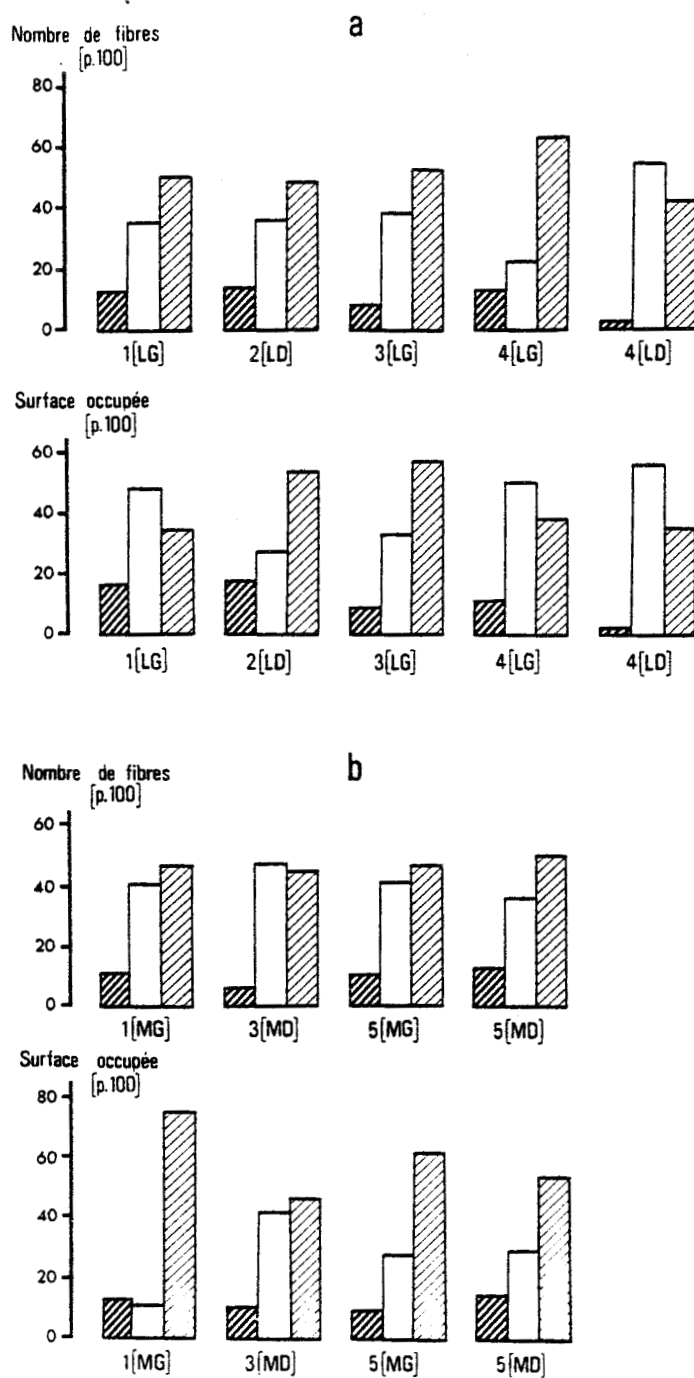


Figure 16

Nombre de fibres et surface occupée par les fibres I , II_A et II_B , exprimés en pourcentage, pour les muscles latéraux (a) gauches (LG) et droits (LD) et pour les muscles médians (b) gauches (MG) et droits (MD).

Les numéros des muscles correspondent au classement d'activité des rats.

		Fibres		
		Muscles	I	II _A
Nombre de fibres (p. 100)	LGastr.	9,4	42,5	47,8
	MGastr.	10,2	42,4	47,5
Surface occupée (p. 100)	LGastr.	11,5	44,2	44,2
	MGastr.	12,2	27,6	60,2

Tableau 18

Comparaison du nombre de fibres et des surfaces occupées par les fibres I, II_A et II_B, exprimés en pourcentage.

Les résultats concernent cinq muscles latéraux et quatre muscles médians.

Il convient donc, si on veut caractériser un muscle, de confronter au moins deux éléments: le nombre de fibres et la surface qu'elles occupent. Ainsi, on tient compte des variations de diamètres des fibres qui peuvent être importantes sur une même coupe.

IV - RESUME

De la confrontation de l'activité EMG et du profil histologique, on retient plusieurs conclusions :

- La détection par électrodes de surface n'est pas limitée aux zones superficielles.

- L'EMG dépend de l'arrangement spatial des fibres sous-jacentes à la zone de détection.

- L'activité détectée en dérivation longitudinale est plus faible qu'en dérivation transversale.

- Le muscle gastrocnémien forme une unité histologique avec prédominance des fibres I au centre inférieur, des fibres II_A à la périphérie et des fibres II_B au centre.

- Pour les fibres I et II_B du muscle latéral et les fibres II_B du muscle médian, le diamètre est d'autant plus grand que les fibres sont plus regroupées.

- Enfin, pour caractériser un muscle, il convient de confronter le nombre de fibres et la surface qu'elles occupent.

CHAPITRE IV

LA RELATION ELECTROMYOGRAMME-FORCE ET LES MECANISMES
DE RECRUTEMENT

CHAPITRE IV

LA RELATION ELECTROMYOGRAMME-FORCE ET LES MECANISMES DE RECRUTEMENT

I - INFLUENCE DE LA TENSION DE STIMULATION	94
1. Activité électrique	94
1a - Amplitude	94
1b - Latence	96
1c - Activité électrique intramusculaire	100
2. Activité mécanique	102
3. Déplétion glycolénique	102
4. Relation entre l'EMG intégré et la force	105
II - INFLUENCE DE LA FREQUENCE DE STIMULATION	108
1. Activité électrique	109
1a - Amplitude	109
1b - Latence	109
1c - Durée	111
1d - Excitabilité posttétanique	114
1e - Activité électrique intramusculaire	116
2. Activité mécanique	116
3. Déplétion glycolénique	117
4. Relation entre l'EMG intégré et la force	119
III - DISCUSSION	122
1. Influence du recrutement spatial des U.M. sur la relation EMG-force	122
2. Influence du recrutement temporel des U.M.	125
3. Evolution de l'EMG au cours de contractions tétaniques	125
4. Modification de l'EMG par la fréquence de stimulation	126
IV - RESUME	128

La relation entre l'électromyogramme et la force dépend des mécanismes de recrutement des U.M. impliqués. Ces mécanismes peuvent être simulés par stimulation du nerf, pour des niveaux et des fréquences variables.

C'est pourquoi nous étudierons l'influence de la tension et de la fréquence de stimulation sur :

- L'EMG de surface : on mesure alors l'amplitude, la latence et la durée des potentiels ;
- L'activité électrique intramusculaire ;
- La force : on mesure alors l'amplitude de la secousse ou du plateau tétanique ;
- La déplétion glycogénique : on met ainsi en évidence les fibres atteintes par la stimulation ;
- L'excitabilité posttétanique.

Les relations EMG-force sont ensuite analysées grâce aux précisions apportées par les résultats précédents.

I - INFLUENCE DE LA TENSION DE STIMULATION

La tension de stimulation nécessaire au recrutement spatial des U.M. varie selon le seuil d'excitabilité et la position des fibres nerveuses par rapport aux électrodes de stimulation. Le nerf sciatique comprend des fibres motrices α de 10 à 17 μ de diamètre (LAGET, 1970), ce qui correspond à des vitesses de conduction de 60 à 80 m/s. BUSER et IMBERT (1965) distinguent des fibres toniques (diamètre moyen 12 μ) ou phasiques (diamètre moyen 14 μ). L'excitation de ces fibres nerveuses est suivie de la contraction des fibres musculaires lentes (fibres I) ou rapides (fibres II).

1. Activité électrique

Les potentiels sont analysés lors de secousses et lors de contractions tétaniques. On caractérise l'EMG par son amplitude et la latence comprise entre le choc artéfact de stimulation et le sommet du potentiel.

1a - Amplitude

Les tensions de stimulation sont comprises entre 20 et 100 p. 100 de la tension de stimulation entraînant une secousse maximale.

- Lors de secousses, l'amplitude de l'EMG augmente avec la tension de stimulation (*Figure 17*). Bien que les relations ne soient pas superposées pour les différentes préparations, leurs formes sont comparables. Selon les préparations, l'amplitude de l'EMG augmente rapidement et se stabilise entre 55 et 70 p. 100 de la tension de stimulation maximum à une valeur proche de l'amplitude maximale.

Mais la simple considération de l'amplitude ne suffit pas à

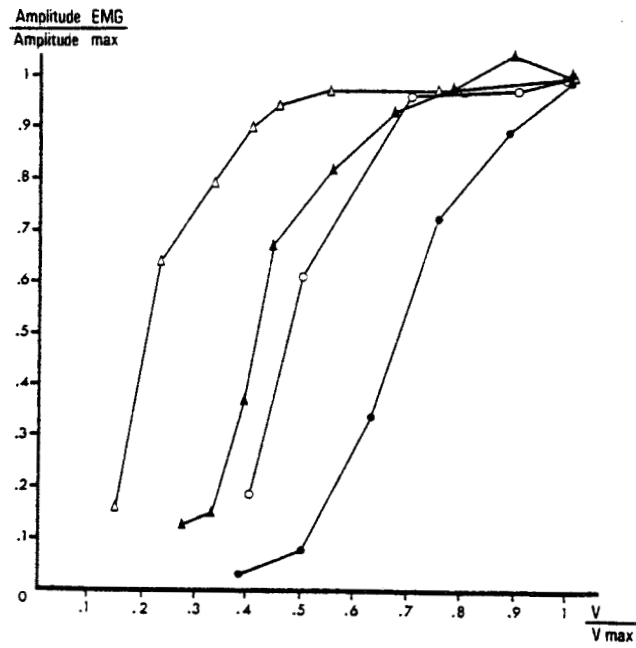


Figure 17

Relation entre l'amplitude de l'EMG recueilli au cours de secousses, rapportée à l'amplitude maximale et la tension de stimulation (V), rapportée à la tension maximale.

Les symboles correspondent à des préparations différentes.



définir la nature des U.M. recrutées. Ce point sera précisé plus loin, en considérant la latence des potentiels.

- Lors des contractions tétaniques, on considère deux cas : d'une part, l'ensemble des contractions tétaniques, d'autre part, l'évolution du potentiel pendant un même tétanos.

D'une façon générale, si on se fixe un niveau de stimulation constant pour un tétanos et une secousse, l'amplitude des potentiels est inférieure pendant le plateau tétanique que pendant la secousse, quelle que soit la fréquence de stimulation des contractions tétaniques. L'amplitude du premier potentiel est identique à celle du potentiel de secousse. Cependant, aussi bien pour l'amplitude du premier potentiel que pour celle des potentiels suivants, on observe une augmentation avec le niveau de stimulation (*Figure 18 a et b*).

Au cours d'une contraction tétanique, pendant la phase de croissance de la force, l'amplitude des potentiels passe par une valeur maximale qui peut atteindre le double de l'amplitude du premier potentiel (*Figure 19*). L'amplitude des potentiels se stabilise dès que le plateau tétanique est atteint. Elle est alors inférieure à l'amplitude mesurée lors d'une secousse.

1b - Latence

Lors des secousses, pour les mêmes limites de niveau de stimulation que précédemment, la latence des potentiels diminue avec l'augmentation du niveau de stimulation (*Figure 20*).

La latence est stable jusque 20 p. 100 du niveau de stimulation maximal.

Puis elle décroît de 20 p. 100 jusque 70 p. 100 du niveau de stimulation maximal.

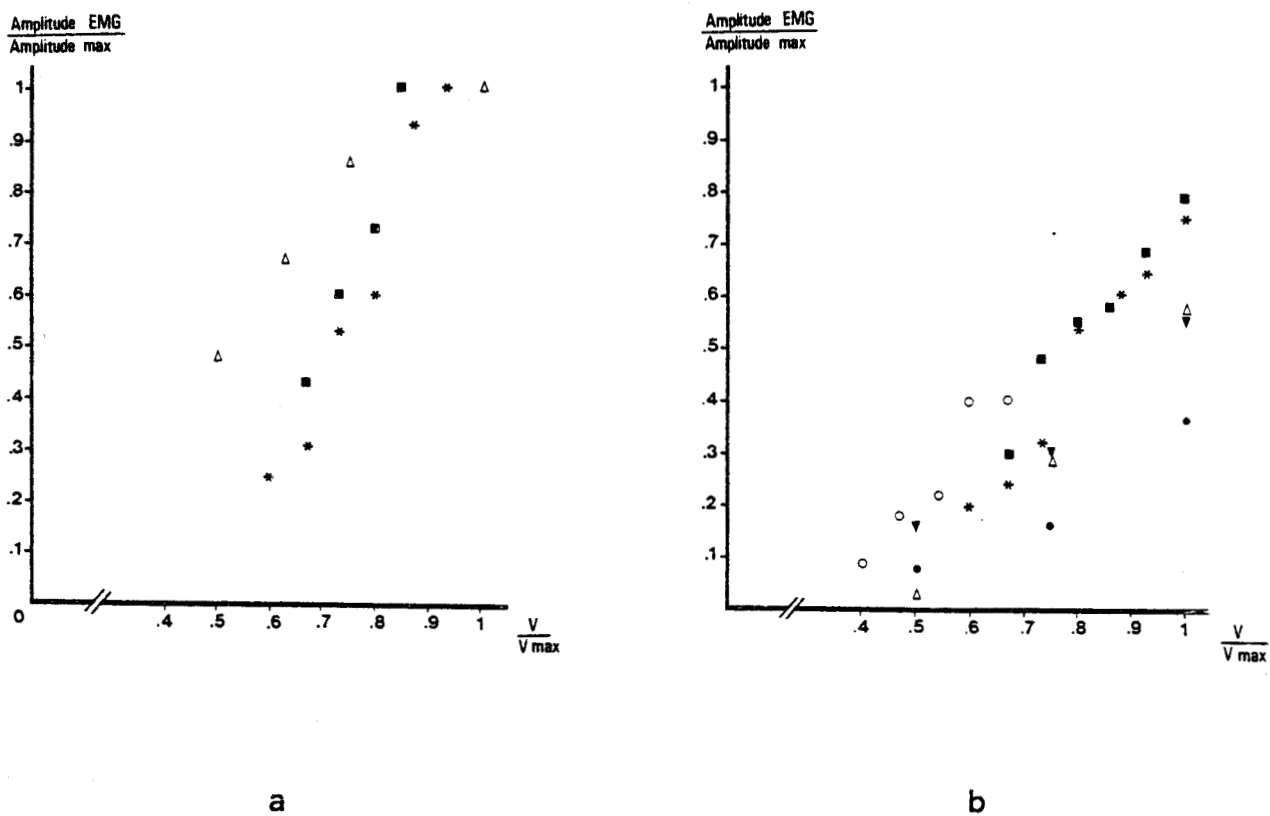


Figure 18

Relation entre l'amplitude de l'EMG recueilli au cours de contractions téta-
niques, rapportée à l'amplitude d'un potentiel prétéanique et la tension de
stimulation (V), rapportée à la tension maximale.

a - amplitude du premier potentiel

b - amplitude des potentiels du plateau téanique.



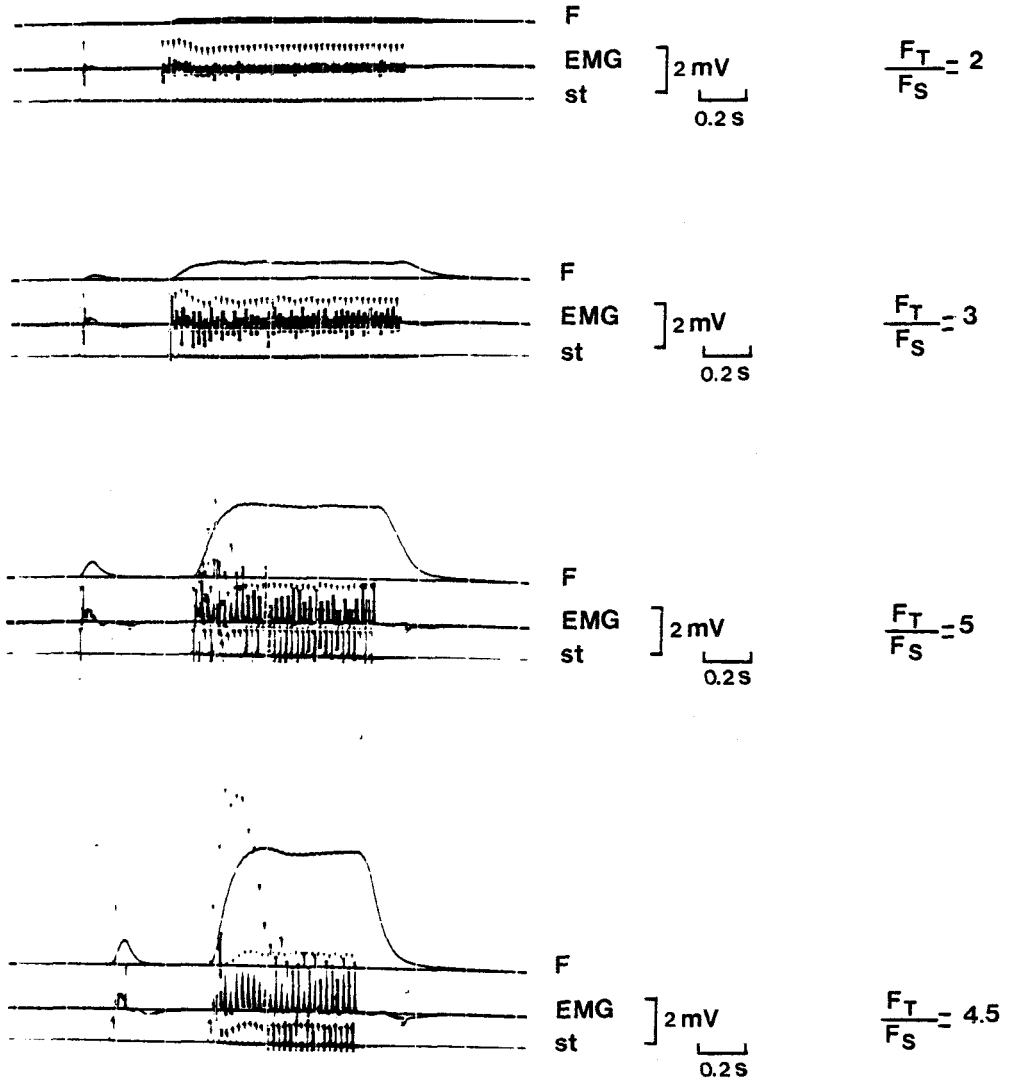


Figure 19

Enregistrements de force (F) et d'EMG au cours de secousses et de contractions tétaniques.

La stimulation (st) est imposée à 40 Hz pour des tensions (V) exprimées en fonction de la tension maximale de stimulation (V max.).

a : 0,60 V max. ; b : 0,65 V max. ; c : 0,80 V max. ; d : V max.



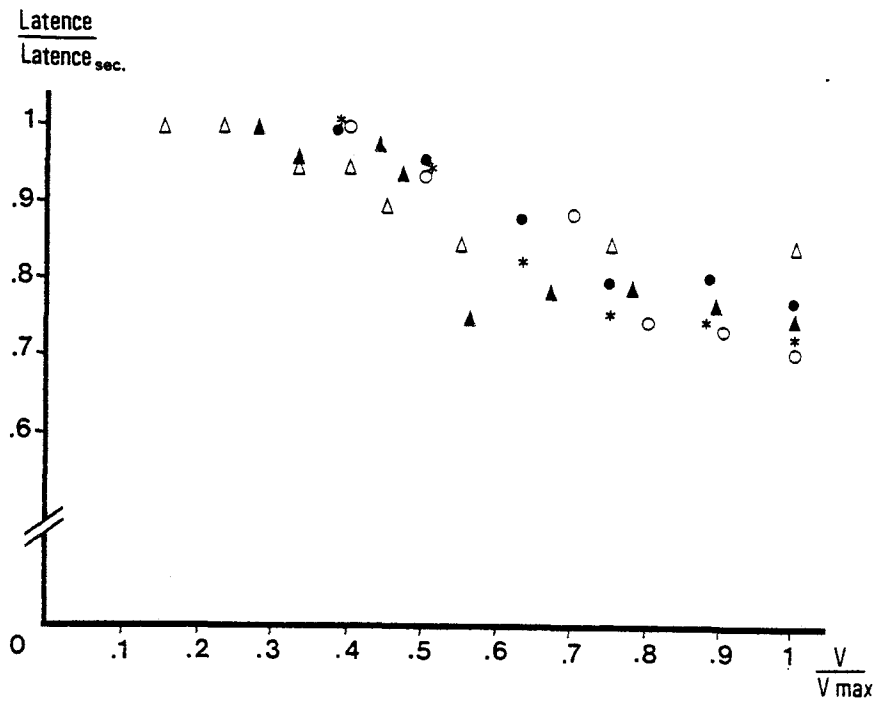
BUS
LILLE

Figure 20

Relation entre la latence des potentiels recueillis au cours de secousses, rapportée à la latence maximale et la tension de stimulation (V), rapportée à sa valeur maximale.

A partir de 70 p. 100 du niveau de stimulation maximal, la latence se stabilise à 80 p. 100 de sa valeur initiale.

Or, l'amplitude des potentiels augmente encore jusqu'à la valeur maximale du niveau de stimulation.

Le recrutement des U.M. n'est donc pas complet mais il concerne des U.M. dont la latence n'est pas inférieure à celle des U.M. déjà actives.

1c - Activité électrique intramusculaire

L'analyse des potentiels, recueillis au moyen d'aiguilles de Bronk bipolaires, confirme les résultats précédents.

Pour les faibles niveaux de stimulation (jusqu'à 30 p. 100 du niveau maximal), les potentiels sont de faible amplitude et de latence élevée.

Lorsque le niveau de stimulation augmente, le potentiel devient plus complexe et témoigne :

- i) d'un nombre croissant d'U.M. actives ;
- ii) du recrutement d'U.M. de types différents.

La latence atteint un minimum pour les niveaux de stimulation de 60 à 70 p. 100 du niveau maximal (*Figure 21*). Au-delà de cette tension de stimulation, l'augmentation d'amplitude du potentiel s'applique surtout à la deuxième onde du potentiel et témoignerait principalement d'une augmentation du recrutement des U.M. lentes.

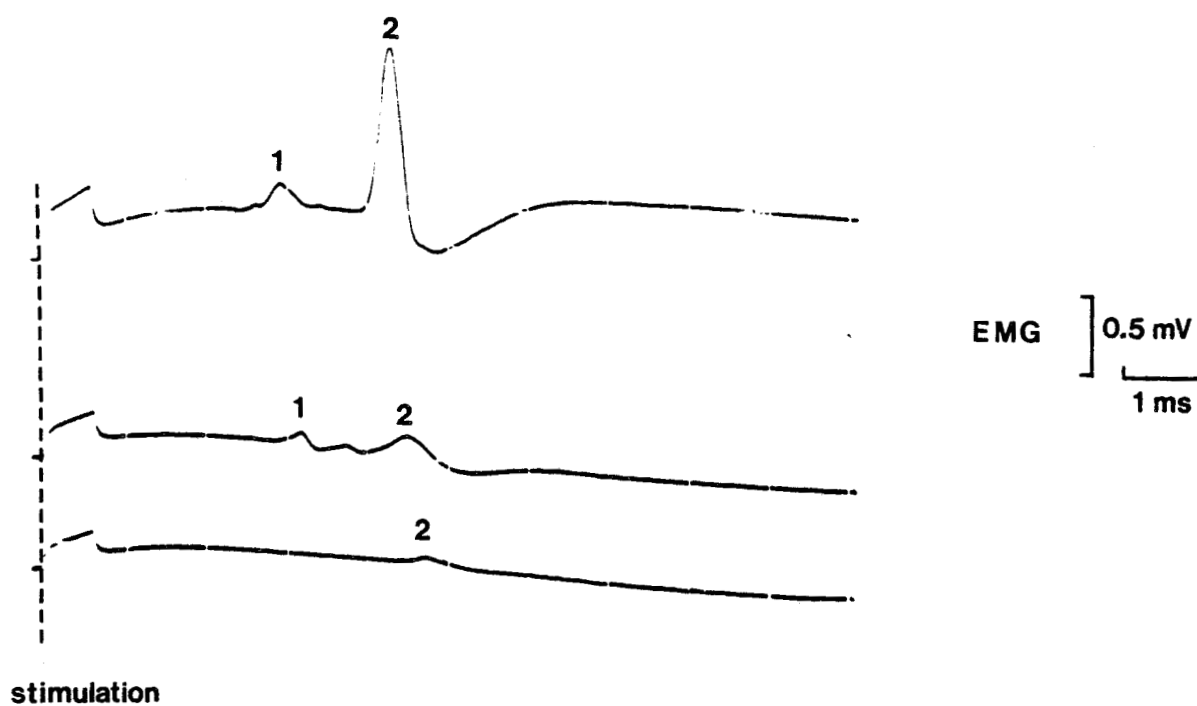


Figure 21

Enregistrements EMG à l'aide d'aiguille de Bronk.

De bas en haut, la tension de stimulation imposée est de 0,4 V, 0,6 V et 1 V.



2. Activité mécanique

Les mesures de force correspondent au maximum d'amplitude des secousses ou des plateaux tétaniques.

L'amplitude des secousses et des contractions tétaniques croît avec le niveau de stimulation (*Figure 22*), parallèlement à l'amplitude des potentiels de secousses ou de tétanos (*Figures 17 et 18*).

Pour une fréquence de 10 Hz, le rapport des tensions tétaniques (T_T) et des tensions développées au cours des secousses (T_S) reste constant, à une valeur proche de 1,5, quel que soit le niveau de stimulation.

Pour des fréquences plus élevées, le rapport $\frac{T_T}{T_S}$ augmente avec le niveau de stimulation, de façon d'autant plus marquée que la fréquence est élevée (*Figure 23*).

L'excitation des fibres nerveuses et/ou musculaires semble donc varier en fonction du niveau et de la fréquence de stimulation.

Dans ces conditions, nous avons tenté d'identifier les types de fibres musculaires activées quand on augmente le niveau de stimulation, en suivant la déplétion glycolytique.

3. Déplétion glycolytique

On impose les secousses à une fréquence de 1 Hz.

Une stimulation de niveau maximal, imposée pendant une heure et demie, assure une déplétion totale du muscle en glycogène (*Figure 12b*).

Une stimulation à 60 p. 100 du niveau maximal, imposée pendant le même temps, entraîne une déplétion des fibres II_B uniquement

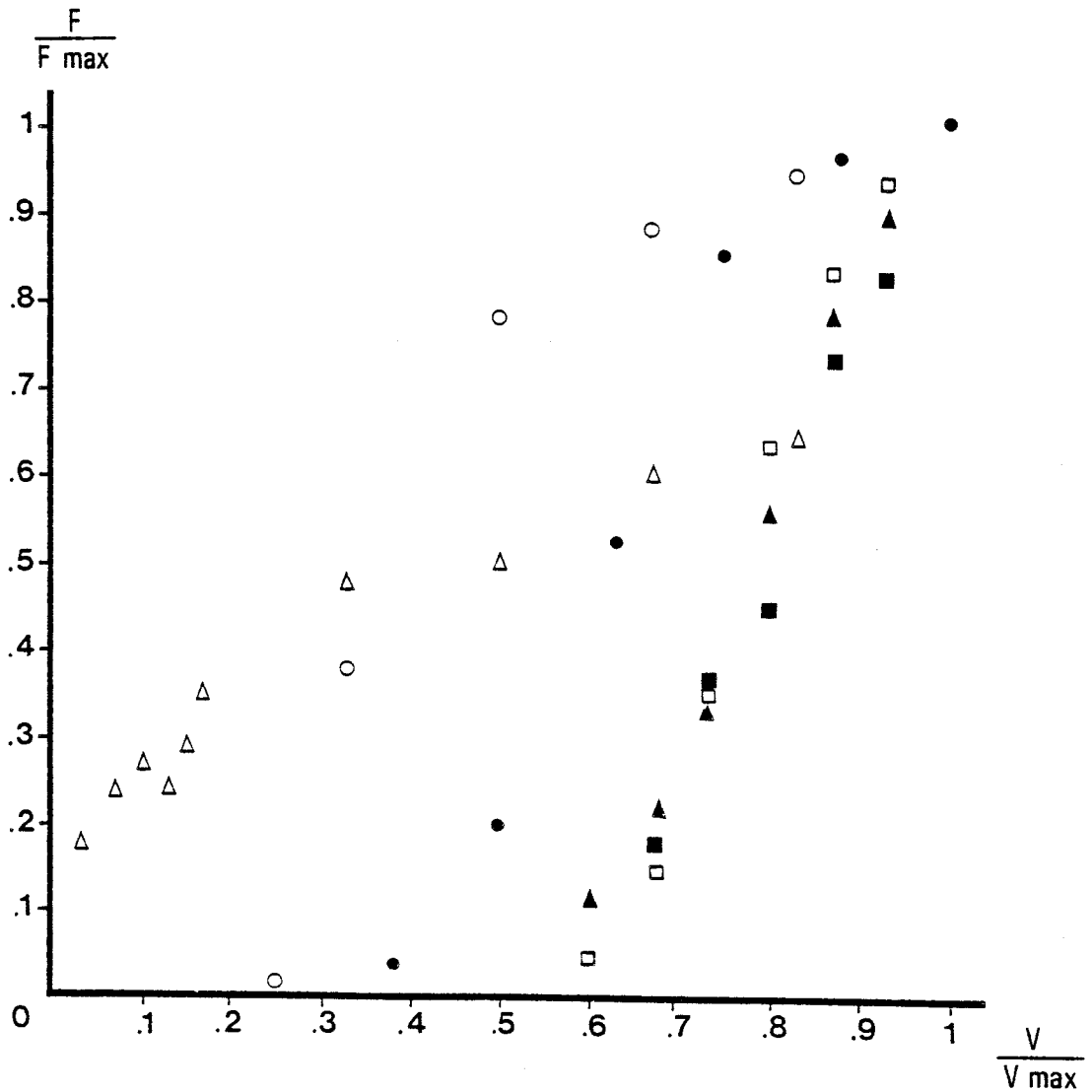


Figure 22

Relation entre la force développée au cours de secousses (symboles pleins) et au cours de contractions téaniques (symboles évidés) et la tension de stimulation.

La force (F) et la tension (V) sont rapportés à leurs valeurs maximales.



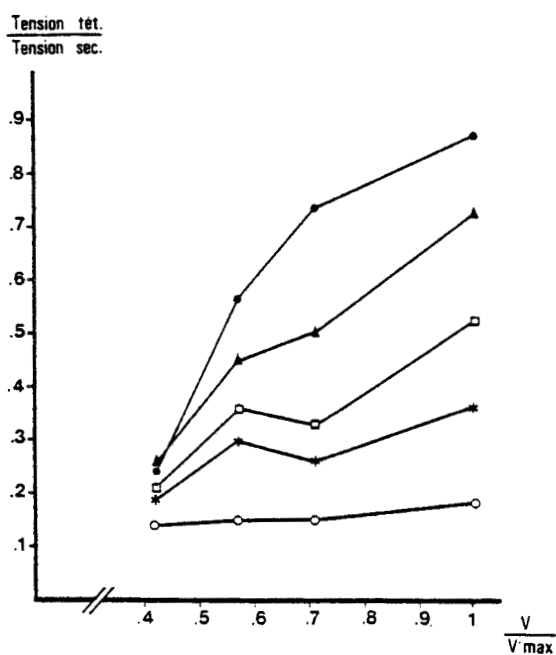


Figure 23

Relation entre le rapport de la tension tétanique (T_T) rapportée à la tension de secousse prététonique (T_S) et la tension de stimulation rapportée à la tension de stimulation maximale.

Les relations sont tracées pour différentes fréquences de stimulation :

○ = 10 Hz ; * = 15 Hz ; □ = 20 Hz ; ▲ = 30 Hz ; ● = 60 Hz.



(Figure 12a).

Une stimulation à 70 p. 100 du niveau maximal, imposée pendant le même temps, entraîne une déplétion des fibres II_A et II_B (Figure 24).

Ainsi, lors de secousses imposées à 1 Hz, l'augmentation du niveau de stimulation entraînerait d'abord la fatigue des fibres II_B . Les fibres II_A et I ne seraient atteintes que pour des niveaux de stimulation proches de la stimulation maximale. Ces résultats rendent compte de la fatigue relative des U.M. mais ne semblent pas correspondre à l'ordre de recrutement établi par analyse des potentiels de surface et intramusculaires.

4. Relation entre l'EMG intégré et la force

Les relations entre l'EMG intégré et la force sont établies sur seize préparations, lors de contractions isométriques isotoniques, c'est-à-dire lors du plateau tétanique, pour des fréquences de stimulation assurant la fusion complète des secousses musculaires. Les tensions de stimulation employées permettent le développement de forces de 5 à 100 p. 100 de la force tétanique maximale.

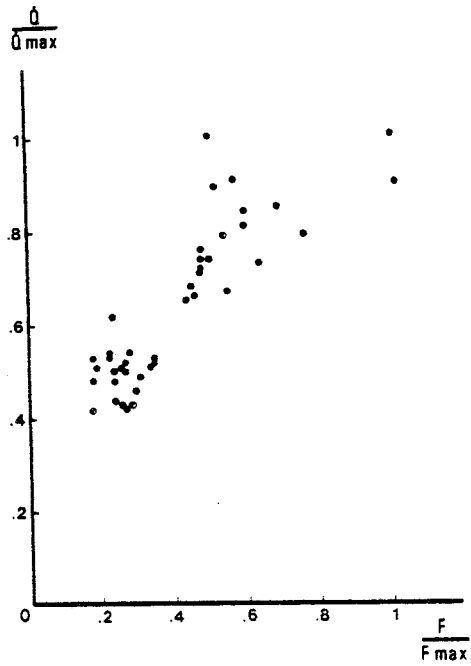
La force tétanique augmente avec la tension de stimulation (Figure 22).

La forme des relations entre l'EMG intégré et la tension de stimulation est plus variable. Elle peut être linéaire ou curvilinéaire, reflétant la relation entre l'amplitude de l'EMG et la tension de stimulation, lors des contractions tétaniques (Figure 18b).

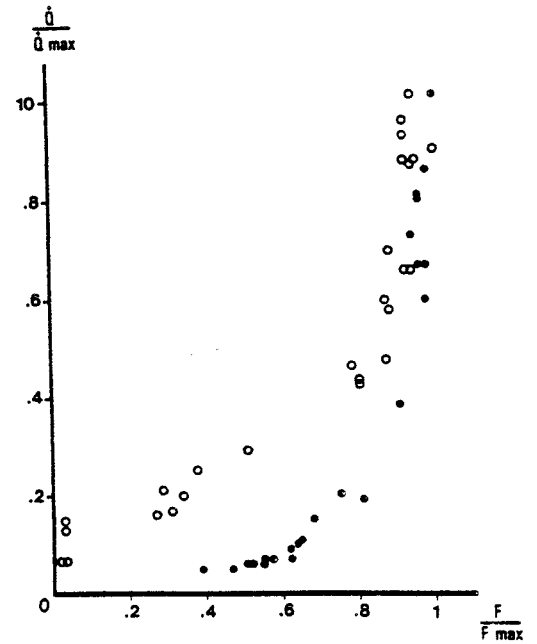
Les relations entre la force et l'EMG intégré sont parfois linéaires (Figure 25a), le plus souvent curvilinéaires (Figure 25b).

Figure 24

Test de fatigue en stimulation continue sous-maximale (stimulation 1 Hz, à 70 p. 100 de la tension de stimulation maximale).



a



b

Figure 25

Relation entre l'EMG intégré (\dot{Q}) et la force (F), rapportés à leurs valeurs maximales.

Les relations sont tracées pour trois préparations différentes.

La relation EMG-force est soit linéaire (a), soit curvilinéaire (b).

Dans le cas où la relation est curvilinéaire, sa pente est d'abord faible (jusqu'à 60 p. 100 de la force maximale), puis augmente rapidement.

Enfin, les relations EMG intégré-force ne passent pas toutes par l'origine des axes. En effet, il existe une valeur de l'EMG intégré pour laquelle aucune force n'est détectée. Ceci pourrait être dû à l'intégration du choc artéfact.

D'après les mesures d'amplitude des potentiels pour différents niveaux de stimulation, on peut attribuer la relation EMG-force au recrutement d'U.M. lentes jusqu'à 50 à 60 p. 100 de la force maximale. Au-delà, la relation correspond au recrutement d'U.M. rapides et lentes.

II - INFLUENCE DE LA FREQUENCE DE STIMULATION

Lors des contractions volontaires, le recrutement temporel des U.M. permet le développement des forces maximales. Sur une préparation nerf-muscle, la stimulation synchrone du nerf à fréquences croissantes permet également le développement de forces de plus en plus élevées.

Les deux variables de la relation EMG-force dépendent de la fréquence de stimulation.

- . La sommation des secousses permet le développement d'une force d'autant plus grande que la fréquence de stimulation est élevée (*COOPER et ECCLES, 1930, in KAYSER, 1969*).
- . Le seuil d'excitabilité peut varier avec la fréquence de stimulation de façon différente pour les fibres lentes ou rapides.

C'est pourquoi nous examinerons l'influence de la fréquence de stimulation sur l'activité électrique, l'activité mécanique, la déplétion glycolytique et la relation EMG-force.

1. Activité électrique

Les potentiels sont analysés pendant le plateau tétanique. Leurs caractéristiques sont rapportées à celle d'un potentiel enregistré lors d'une secousse prététanique.

1a - Amplitude

Les potentiels sont d'amplitude d'autant plus grande que la fréquence de stimulation est faible.

Dès 5 à 10 Hz une diminution d'amplitude est enregistrée. L'amplitude décroît selon une relation curvilinéaire, de pente peu variable (*Figure 26*).

A 60 Hz, lors de la fusion complète des secousses, les potentiels ont une amplitude de 5 à 35 p. 100 de l'amplitude prététanique.

Dans nos conditions expérimentales, la diminution d'amplitude des potentiels n'est pas imputable à la fatigue à long terme. Son origine pourrait être recherchée au niveau unitaire.

1b - Latence

La latence correspond à la durée comprise entre l'enregistrement du choc de stimulation et le maximum du potentiel.

L'augmentation de la fréquence de stimulation, à l'inverse de celle de la tension de stimulation, entraîne une augmentation de la

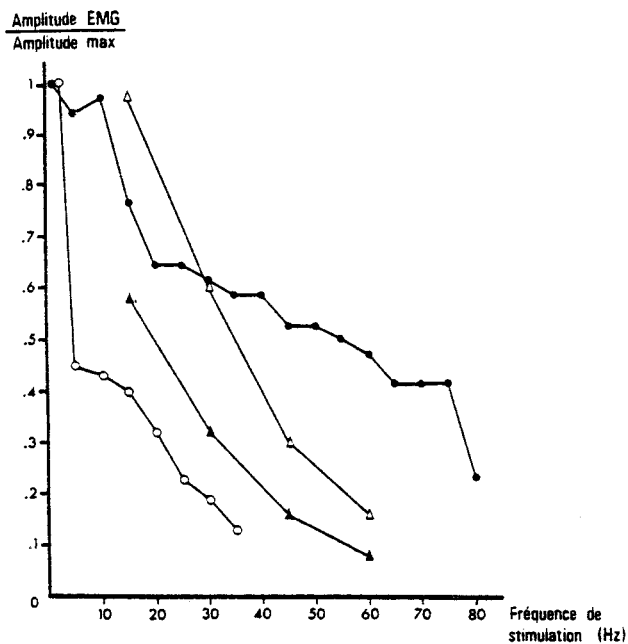


Figure 26

Relation entre l'amplitude de l'EMG, rapportée à l'amplitude du potentiel prétéanique et la fréquence de stimulation.

Les symboles correspondent à des tensions de stimulation (V) différentes, rapportées à la tension de stimulation maximale (V_{max}).

● = V_{max} . ; △ = $0,75 V_{max}$. ; ▲ = $0,50 V_{max}$. ; ○ = $0,30 V_{max}$.

latence des potentiels musculaires. D'une façon générale, le rapport entre la latence du potentiel au cours du tétanos et la latence du potentiel de secousse prététanique est supérieur à 1. Ce rapport peut atteindre une valeur de 2 pour une fréquence de stimulation de 60 Hz, fréquence de fusion tétanique complète (*Figure 27*).

Cette augmentation de latence peut être due à une activité moindre des U.M. rapides.

En dehors d'une fatigue à long terme, c'est une fatigue à court terme ou une diminution d'excitabilité des U.M. rapides qui peut intervenir.

1c - Durée

La durée est mesurée entre le premier et le dernier point d'intersection du potentiel avec la ligne isoélectrique.

L'influence de la fréquence de stimulation sur la durée des potentiels présente une grande variabilité. La fréquence de stimulation peut soit diminuer, soit augmenter la durée des potentiels (*Figure 28*).

- *Dans le premier cas*, la chute d'environ 20 p. 100 apparaît dès 10 à 15 Hz et se maintient pour les fréquences supérieures. La baisse de durée ne peut apparaître nettement qu'à partir de 40 Hz.

- *Dans le second cas*, une augmentation pouvant atteindre 140 à 160 p. 100 de la valeur prététanique est observée pour des stimulations de 10 à 30 Hz. Pour les fréquences supérieures à 30 Hz, soit le plateau est maintenu, soit la durée diminue et devient semblable à celle d'un potentiel prététanique pour une fréquence de 45 à 50 Hz.

Ces phénomènes sont observés même pour des tensions de

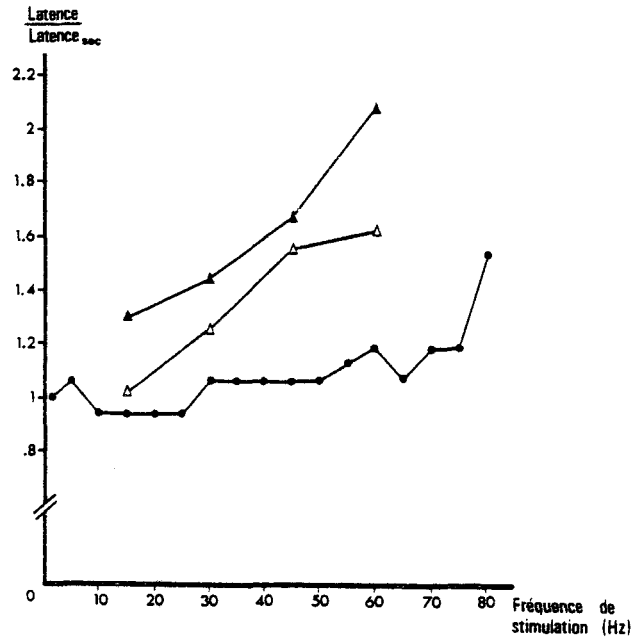


Figure 27

Relation entre la latence des potentiels recueillis au cours d'un plateau tétanique, rapportée à la latence du potentiel prétéanique et la fréquence de stimulation.

Les symboles correspondent à des tensions de stimulation (V) différentes, rapportées à la tension de stimulation maximale (V max.).

● = V max. ; △ = 0,75 V max. ; ▲ = 0,50 V max.

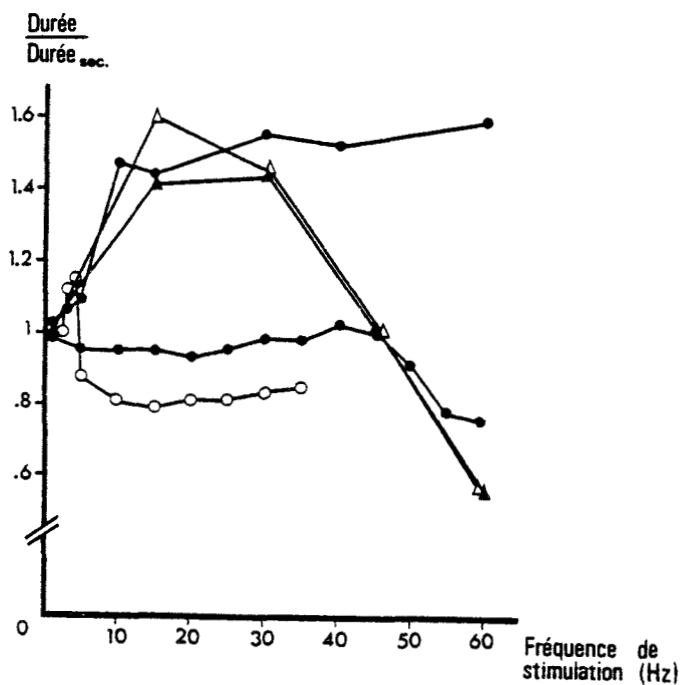


Figure 28

*Relation entre la durée du potentiel, recueilli au cours du plateau téta-
nique, rapportée à la durée du potentiel prététanique et la fréquence de
stimulation.*

Les relations sont établies pour des préparations différentes.

*Les symboles correspondent à des tensions de stimulation (V) différentes,
rapportées à la tension de stimulation maximale (V max.).*

● = V max. ; △ = 0,75 V max. ; ▲ = 0,50 V max. ; ○ = 0,30 V max.

stimulation maximales.

La variabilité de durée des potentiels reflète une excitation différente des U.M., en particulier une latence plus grande ou une excitation moindre des U.M. rapides.

Dans la mesure où les variations d'amplitude, de durée et de latence des potentiels peuvent subsister un certain temps après la contraction tétanique, on mesure ces variables sur des potentiels de secousse posttétanique.

1d - Excitabilité posttétanique

Les valeurs d'amplitude, de durée et de latence sont rapportées à celles mesurées sur un potentiel de secousse prêtétanique.

- Pour les fréquences tétaniques de 20 à 30 Hz, l'amplitude des potentiels est la plus faible, toujours inférieure à 100 p. 100.

Quand la fréquence tétanique augmente, l'amplitude du potentiel posttétanique augmente et peut retrouver une valeur égale à celle d'un potentiel prêtétanique (*Figure 29a*). En effet, pour les fréquences supérieures à 30 Hz, la diminution d'excitabilité posttétanique est moindre qu'aux faibles fréquences de stimulation.

Dans tous les cas, les secousses posttétaniques indiquent, à des degrés divers, soit une hypoexcitabilité, soit les derniers effets d'une fatigue à court terme.

- La latence des potentiels renseigne sur les types d'U.M. actives. Cette latence est en général inférieure à la latence du potentiel prêtétanique. Mais elle est constante quelle que soit la fréquence du tétanos.

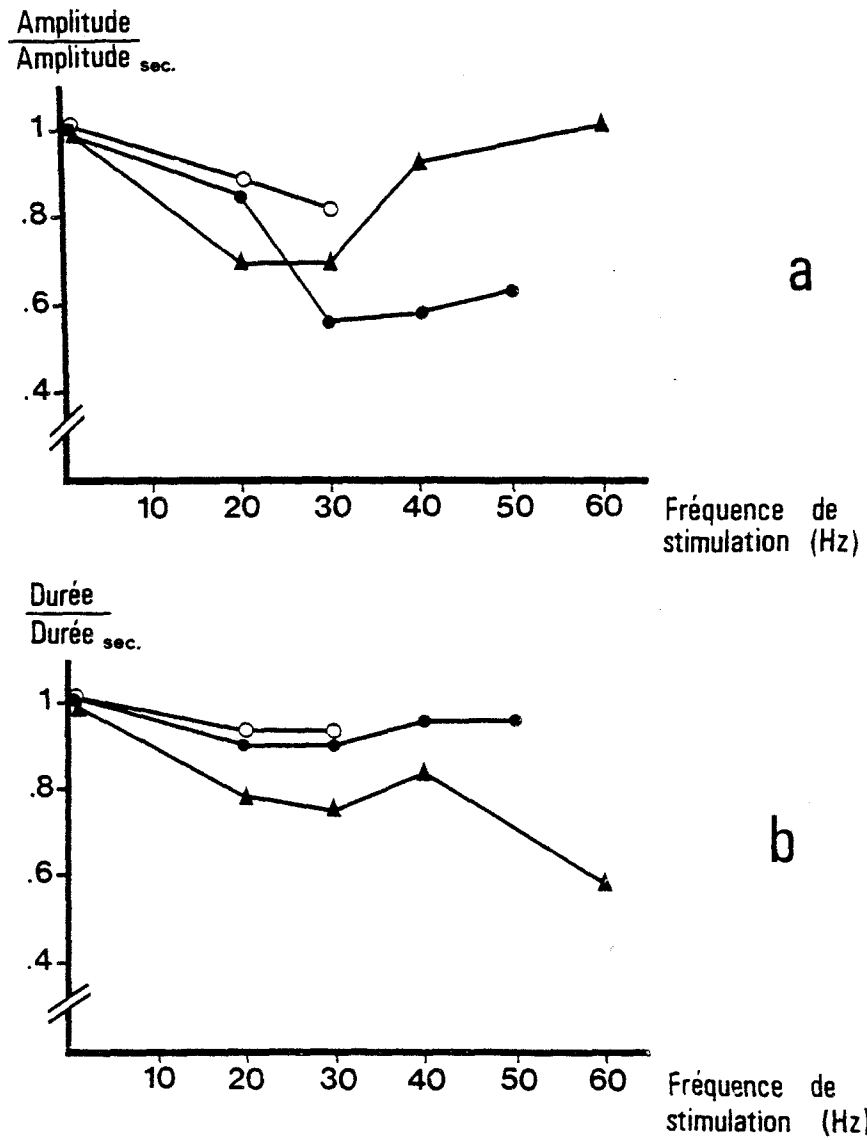


Figure 29

Relation entre l'amplitude (a) ou la durée (b) du potentiel posttétanique, rapportées aux valeurs mesurées sur un potentiel prététanique et la fréquence de stimulation.

Les symboles correspondent à des préparations différentes.



- La durée des potentiels est aussi inférieure à la durée d'un potentiel prététanique (*Figure 29b*). Les valeurs de latence et de durée semblent indiquer que tous les types d'U.M. sont recrutés, même si toutes les U.M. ne sont pas actives.

En conclusion, sur la base des tests de secousse posttétanique, il est vraisemblable qu'il existe une baisse d'excitabilité de certaines U.M. pendant le plateau tétanique.

1e - Activité électrique intramusculaire

La détection intramusculaire des potentiels confirme les résultats précédents. Du fait du nombre plus faible d'U.M. détectées, les variations enregistrées sont plus discrètes que lors d'une détection globale.

La diminution d'amplitude atteint 60 p. 100 et affecte surtout la première onde du potentiel.

Elle s'accompagne d'une augmentation de latence, pouvant atteindre 15 p. 100 de la latence initiale.

Les fréquences de stimulation élevées privilégieraient à terme, s'il y a fatigue, l'activité des U.M. lentes.

2. Activité mécanique

Que ce soit lors des secousses ou lors des contractions tétaniques, la mesure de force correspond au maximum d'amplitude de la secousse ou du plateau tétanique.

Le rapport des tensions $\frac{T_T}{T_S}$ croît avec la fréquence de stimulation. Les relations sont linéaires pour les fréquences faibles puis

tendent vers un plateau au-delà de 75 p. 100 de la fréquence de fusion tétanique. La pente des relations ne semble pas directement liée au niveau de stimulation (*Figure 30*).

Pour les faibles fréquences (10 Hz), le rapport $\frac{T_T}{T_S}$ est proche de 1. La force tétanique est donc peu différente de celle d'une secousse. La fusion mécanique est alors faible.

Pour les fréquences élevées (60 à 70 Hz), la force tétanique peut être nettement supérieure à la force de secousse pouvant atteindre vingt fois la force d'une secousse. Pour ces fréquences, la fusion tétanique étant complète, le rapport de la force sur la tension de stimulation est maximum, du moins pour les U.M. actives.

Bien que les fréquences de stimulation supérieures à 10 Hz semblent entraîner une diminution d'excitabilité, le développement de la force croît jusqu'à se stabiliser à une valeur maximale pour la fréquence de fusion tétanique complète.

3. Déplétion glycolytique

Pour les raisons exposées dans le protocole, l'influence de la fréquence de stimulation est plus difficile à évaluer par les tests au PAS que l'influence de la tension de stimulation. Des tensions de stimulation maximales sont imposées à des fréquences de 1 Hz et 20 Hz, en stimulation continue, pendant une minute.

Après une stimulation à 1 Hz, quelques fibres II_B sont totalement déchargées de leur glycogène.

A 20 Hz la déplétion est visible dans les fibres II_B et quelques fibres II_A.

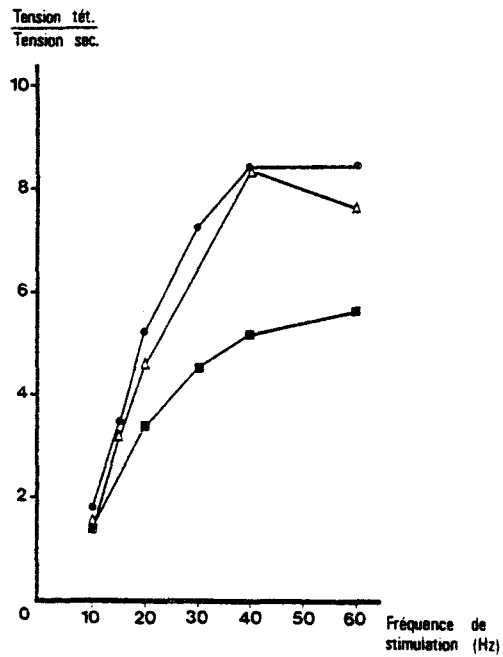


Figure 30

Relation entre la tension tétanique rapportée à la tension d'une secousse prététonique et la fréquence de stimulation.

Les symboles correspondent à des tensions de stimulation (V) différentes, rapportées à la tension de stimulation maximale (V max.).

● = V max. ; △ = 0,80 V max. ; ■ = 0,60 V max.

Si le test à 1 Hz est prolongé pendant une heure et demie, toutes les fibres II_B et quelques fibres II_A sont atteintes. Dans certains cas (stimulation pendant une heure et demie), la déplétion peut être totale (*Figure 9b*).

Une stimulation maximale, à 40 Hz, par salves de 330 ms toutes les secondes pendant une minute et demie (test de fatigue de *BURKE et al.*, 1971), n'atteint que les fibres II_B . Dans ces conditions, le muscle a été stimulé 1 200 fois. Or la stimulation à 20 Hz pendant une minute revient également à stimuler la préparation 1 200 fois. Cependant les résultats après coloration au PAS sont différents. C'est pourquoi nous avons choisi de comparer les tests de fatigue par stimulation continue.

4. Relation entre l'EMG intégré et la force

Les relations EMG intégré-force sont établies pour différentes fréquences sur onze préparations. Elles sont curvilinéaires quelle que soit la fréquence de stimulation imposée, du début de la fusion mécanique à la fusion tétanique complète. On a montré précédemment l'influence de la fréquence de stimulation sur la forme des potentiels. On constate sur la *figure 31* que, pour une même valeur de l'EMG intégré, la force développée augmente avec la fréquence de stimulation. De même, pour une même force, l'EMG intégré croît lorsque la fréquence de stimulation diminue.

Outre l'effet propre de la fréquence de stimulation sur la force, il est possible que la fréquence de stimulation influe sur l'excitabilité des U.M. L'hypoexcitabilité, lors des secousses posttétaniques, en témoigne.

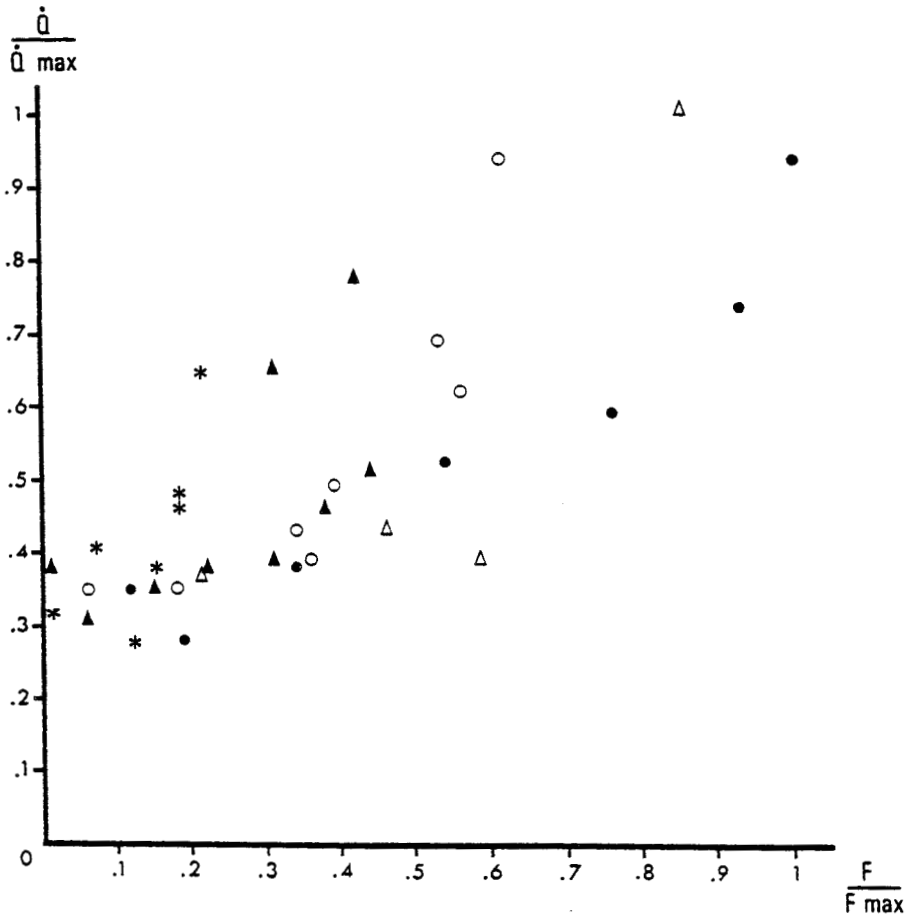


Figure 31a

Relation entre l'EMG intégré (Q) et la force (F), rapportés à leurs valeurs maximales.

Les symboles correspondent à différentes fréquences de stimulation

* = 10 Hz ; ▲ = 15 Hz ; ■ = 20 Hz ; △ = 30 Hz ; ● = 40 Hz.



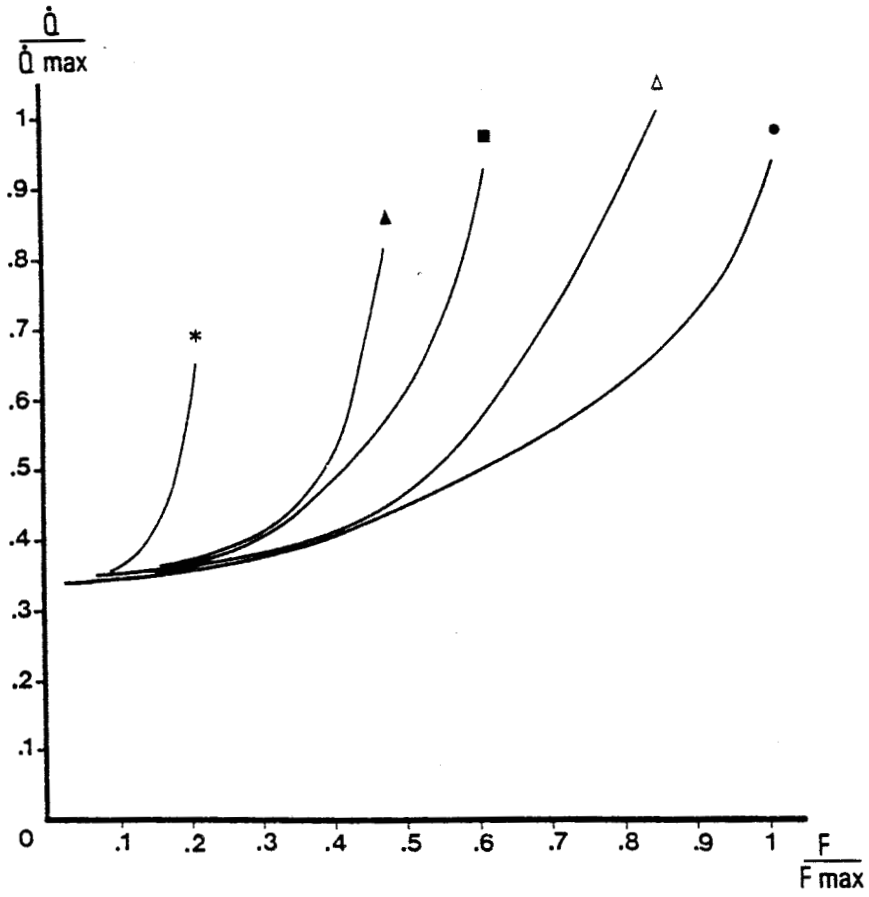


Figure 31b

Mêmes relations que la figure 31a.

Les courbes sont estimées à partir des valeurs portées sur la figure 31a.

III - DISCUSSION

L'influence des paramètres de stimulation est testée sur les potentiels par des mesures d'amplitude et de latence. Ces variables indiquent que la tension de stimulation joue un rôle important dans le recrutement spatial des U.M. Par contre, la fréquence de stimulation influence surtout sur les modifications d'excitation des fibres nerveuses et/ou musculaires.

Nous examinons l'influence des paramètres de stimulation sur la relation EMG-force, par l'intermédiaire des recrutements des U.M. Il s'agit, en particulier, de l'influence de la tension et de la fréquence de stimulation sur le recrutement des U.M. au cours de secousses et de contractions tétaniques, ainsi que sur le développement de la force maximale. Nous discutons également l'influence de la fréquence de stimulation sur la forme de l'EMG.

1. Influence du recrutement spatial des U.M. sur la relation EMG-force

Pour les faibles niveaux de force, le recrutement des fibres est déduit des mesures de latences et des enregistrements à l'aide d'électrodes intramusculaires. Au cours de secousses musculaires, quand on augmente le niveau de stimulation, la latence des potentiels (maximale pour les niveaux faibles de stimulation) diminue jusqu'à 60 à 70 p. 100 de la tension maximale de stimulation. Elle est alors égale à 75 p. 100 de la latence maximale (*Figure 20*).

Au cours du recrutement des U.M., la latence du potentiel mesuré en surface indique un nombre de plus en plus grand d'U.M. rapides actives. L'enregistrement par électrodes intramusculaires (*Figure 21*) indique que le recrutement des U.M. lentes est réparti sur toute la gamme de tensions de stimulation alors que le recrutement des U.M. rapides ne

commence qu'à partir de 20 p. 100 environ de la tension de stimulation maximale.

Dans des conditions de stimulation, l'augmentation de la tension de stimulation permet le recrutement spatial des U.M. dans un ordre proche des conditions naturelles. Les fibres I ont un rôle tonique et sont excitées dès le développement de force de faible niveau. Les fibres II ont un rôle phasique et sont excitées à partir de 20 p. 100 de la tension de stimulation maximale.

Si l'on considère que la relation EMG-force est curvilinéaire, on peut attribuer la première partie de la relation (jusque 20 p. 100 de la tension de stimulation maximale), linéaire, au recrutement presque exclusif d'U.M. lentes. La seconde partie de la relation, curvilinéaire, de pente plus élevée, correspondrait au recrutement des U.M. rapides et des U.M. lentes restantes. On peut noter qu'entre 20 et 60 p. 100 de la tension de stimulation maximale, le recrutement intéresse des U.M. de plus en plus rapides. A 60 p. 100 de la tension de stimulation maximale, tous les types d'U.M. sont recrutés.

Par ailleurs, d'après *DEMIEVILLE et PARTRIDGE (1980)*, des interactions périphériques peuvent modifier la nature des réponses mécaniques des U.M.

Ces auteurs disposent deux muscles gastrocnémiens de Grenouille en série ou en parallèle, figurant les arrangements limites des U.M. Les muscles sont activés par stimulation électrique du nerf, par choc unique.

Certaines U.M. se comporteraient donc passivement en stimulation sous-maximale, comme élément déformable, très compliant au repos (*LENSEL, 1978*).

Tout d'abord, le fait que certaines U.M. en série d'U.M. actives puissent se comporter comme corps déformables, peut expliquer le décalage à l'origine des axes de la relation EMG-force. En effet, la force d'une U.M. active dont on recueille l'EMG peut être diminuée, voire annulée, par une U.M. en série inactive.

En outre, dans nos conditions expérimentales, cet arrangement des U.M. a plusieurs conséquences sur la force développée par le muscle, en stimulation sous-maximale, sans modifier l'EMG. La forme de la relation EMG-force peut donc varier avec le recrutement spatial des U.M.

Le muscle est assimilé à un modèle à deux composantes (*HILL, 1938*) : une composante élastique en série avec une composante contractile. Le fait que des U.M. inactives puissent être placées en série d'U.M. actives revient à augmenter la compliance série des U.M. actives.

Selon *WILKIE (1950)*, l'augmentation de la compliance série peut entraîner une diminution de la vitesse de contraction. Pour une même fréquence de stimulation, l'augmentation de la compliance série se traduit donc par le développement d'une tension mécanique plus basse.

Enfin, plus la compliance des U.M. inactives croît, plus le raccourcissement des U.M. actives est grand. Le déplacement, sur la relation force-longueur, vers une diminution de longueur de la composante contractile des U.M. actives, entraîne une baisse de la force développée.

Ces différentes causes de diminution de force sont d'autant plus importantes que la stimulation est minimale. Plus la stimulation est faible, plus le nombre d'U.M. inactives est grand et donc plus le rapport $\frac{\text{force}}{\text{EMG}}$ est faible.

2. Influence du recrutement temporel des U.M.

Lors d'un mouvement volontaire, le recrutement d'U.M. lentes correspond à la décharge des U.M. à fréquence faible et le recrutement d'U.M. rapides correspond à la décharge des U.M. à fréquence élevée.

En fonction du temps, lors d'une montée de force de pente faible, la fréquence de décharge des U.M. augmente de façon linéaire jusqu'à 75 p. 100 de la force maximale environ puis augmente rapidement jusqu'à la force maximale (KANOSUE *et al.*, 1979).

En contractions volontaires, les équations des relations EMG-force tiennent compte du recrutement spatial et du recrutement temporel des U.M.

Dans nos conditions expérimentales, l'augmentation de la fréquence de stimulation se traduit par le développement de la force maximale tétanique (*Figure 30*).

Le rapport des tensions développées $\frac{T_T}{T_S}$ augmente avec la tension de stimulation à partir de la fréquence de 10 Hz, de façon d'autant plus marquée que la fréquence de stimulation est élevée (*Figure 23*).

La diminution d'excitabilité des fibres due à l'augmentation de la fréquence de stimulation n'empêche pas le développement de forces croissantes. Elle est masquée par l'augmentation de force due à la fusion des secousses, d'autant plus complète que la fréquence est élevée.

3. Evolution de l'EMG au cours de contractions tétaniques

- Si on considère l'ensemble des tétanos, l'amplitude des potentiels croît régulièrement en fonction de la tension de stimulation jusqu'à la tension maximale, pour une fréquence donnée (*Figure 17*).

- Au cours d'une contraction tétanique, les paramètres de stimulation restant identiques, on enregistre des variations d'amplitude des potentiels (*Figure 19*). L'augmentation d'amplitude des potentiels pendant la montée de force indiquerait des variations d'excitabilité. Ce phénomène transitoire n'est cependant visible qu'à partir de 50 à 60 p. 100 de la tension maximale de stimulation.

L'influence de la fréquence de stimulation semble donc différente d'un recrutement temporel. Elle se traduit par une modification de l'EMG et par des relations EMG-force de pente variable (*Figure 31b*).

4. Modification de l'EMG par la fréquence de stimulation

La mesure de l'amplitude des potentiels au cours des tétanos indique une excitabilité différente selon la fréquence de stimulation. De plus, la latence et parfois la durée des potentiels augmentent avec la fréquence de stimulation. Ces variations rendent très approximatif l'emploi de diverses fréquences de stimulation comme simulation d'un recrutement temporel.

En effet, les variations d'amplitude et de durée des potentiels modifient l'EMG intégré. Par conséquent, dans la mesure où les variations de fréquence modifient l'excitabilité des U.M., la forme de la relation EMG intégré-force est différente selon la fréquence de stimulation.

Cependant, au niveau unitaire, *KRNJEVIĆ* et *MILEDI* (1958 *a* et *b*, 1959) observent une chute de tension mécanique à partir de 10 Hz. Entre 10 et 40 Hz, l'excitation d'une fibre peut diminuer de moitié. En général, cette chute est au moins observée pour des stimulations de 50 Hz mais quelques U.M. répondent jusque 100 à 300 Hz. Enfin, pour ces mêmes auteurs, les "échecs" de la stimulation peuvent atteindre différemment les fibres d'une même U.M.

BESSOU *et al.* (1965) notent que, par stimulation électrique du nerf, les U.M. peuvent répondre à des fréquences élevées, quel que soit leur type, jusqu'à 200 Hz pour les U.M. du muscle lombrical de Chat.

Lors des contractions tétaniques, les U.M. rapides II_B sont les premières atteintes par la fatigue (*voir les tests au PAS*). D'après les résultats acquis par stimulation continue ou par salves, il ressort que les fibres II_A récupèrent lors des 670 ms de repos entre les salves, c'est-à-dire assez rapidement.

Cependant, lorsque les tests à 1 Hz sont prolongés, pour des stimulations de niveau maximal, la déplétion glycogénique peut être totale. A 1 Hz, tous les types d'U.M. peuvent donc être recrutés.

Pour les fréquences supérieures à 10 Hz, la diminution d'excitabilité confirmée par les secousses prététaniques est récupérée après quelques secondes de repos. Il pourrait s'agir d'une fatigue sélective ou d'une augmentation du seuil d'excitabilité, excluant la décharge des U.M. rapides.

IV - RESUME

L'influence des paramètres de stimulation est étudiée lors de secousses et lors de contractions tétaniques.

D'après l'analyse des potentiels musculaires, l'augmentation du niveau de stimulation ne permet le recrutement d'U.M. rapides qu'à partir de 20 p. 100 du niveau maximum de stimulation.

Les U.M. lentes sont activées les premières et leur recrutement s'étend jusqu'au maximum de tension de stimulation.

La fréquence de stimulation semble agir au niveau de l'excitabilité des fibres. L'augmentation de la fréquence de stimulation réduirait l'activité des U.M. rapides.

Les modifications de la relation EMG-force liées à la fréquence de stimulation peuvent être dues aux variations de type d'U.M. actives.

Enfin, la curvilinéarité de la relation EMG-force peut, entre autres causes, être due à l'arrangement géométrique des U.M. En effet, en stimulation sous-maximale, plus le niveau de stimulation est faible et plus la compliance des U.M. en série, inactives, diminue la force développée.

RESUME ET CONCLUSION

RESUME ET CONCLUSION

1. Etendue de la détection de l'activité électrique par électrodes de surface	130
2. Influence du profil histologique dans l'interprétation de l'EMG de surface	130
3. Validité de la relation EMG-force	131
3a - Recrutement temporel	132
3b - Recrutement spatial	132
3c - Influence de la structure du muscle	133

Dans un mouvement volontaire, l'évaluation de l'activité musculaire s'appuie sur l'EMG d'un muscle ou d'un nombre restreint de muscles alors que la force correspond à l'activité mécanique de l'ensemble d'un groupe musculaire. Dans ces conditions, certains auteurs, tels que *BIGLAND et LIPPOLD (1954)* ont tenté d'estimer la force d'un muscle à partir de son EMG.

L'expérimentation animale permet d'établir les limites de l'utilisation de l'EMG de surface comme indice de la force développée par un muscle, compte tenu :

- . de la diversité des méthodes utilisées pour établir les relations EMG-force ;
- . de la difficulté d'aborder les mécanismes sous-jacents, en contraction naturelle.

1. Etendue de la détection de l'activité électrique par électrodes de surface

La détection de l'EMG de surface est considérée comme portant sur un volume musculaire représentatif de l'ensemble du muscle (MATON, 1975). Le volume de la détection (VIGREUX *et al.*, 1979) peut être évalué grâce à la confrontation de l'EMG et du profil histologique sous-jacent aux électrodes.

Les potentiels de surface sont enregistrés pour différentes positions d'électrodes, de direction, de localisation et d'écartement interélectrodes différents.

Si l'amplitude de l'EMG semble principalement liée à la distance interélectrodes en dérivation longitudinale, il n'en est pas de même en dérivation transversale. Dans ce cas, la structure du muscle sous-jacente aux électrodes influe sur l'amplitude de l'EMG.

Il en résulte que la détection par électrodes de surface, sans être totale, n'est donc pas limitée aux zones superficielles du muscle. Par conséquent, la détection par électrodes de surface pose le problème de la connaissance de la composition du muscle lorsqu'on étudie les mécanismes de recrutement des U.M.

2. Influence du profil histologique dans l'interprétation de l'EMG de surface

En dérivation transversale, l'EMG est de plus grande amplitude au niveau du chef latéral qu'au niveau du chef médian. Cependant les deux chefs ont des pourcentages comparables en fibres I, II_A et II_B. Les variations d'EMG correspondraient donc à l'arrangement spatial des fibres, qui est différent dans les deux chefs. D'après la comparaison des profils histologiques, les fibres II_A seraient la cause de la différence d'amplitude de l'EMG.

Le muscle gastrocnémien forme une unité histologique avec les fibres I au centre inférieur, les fibres II_A à la périphérie et les fibres II_B au centre.

Par ailleurs, pour définir le profil histologique d'un muscle, il faut confronter le nombre de fibres et la surface qu'elles occupent, afin de tenir compte de leurs variations de diamètre.

L'analyse histologique révèle en outre des zones privilégiées pour chaque type de fibres et une relation entre le diamètre et la concentration des fibres dans une zone donnée. Ceci suggère un rôle particulier de chaque zone du muscle et un rôle différent des chefs d'un même muscle.

En effet, les variations de diamètre des fibres musculaires peuvent être liées à des variations de seuil d'excitabilité et à une activité plus ou moins tonique des U.M.

Les faits qu'un muscle soit riche en un certain type de fibres, que le diamètre des fibres varie avec la localisation par rapport à la surface et leur regroupement, sont autant de facteurs susceptibles de modifier l'EMG. Il s'ensuit des relations EMG-force plus ou moins curvilinéaires, de pente plus ou moins forte.

Si on prend la précaution de définir le profil histologique du muscle, l'attribution d'une signification mécanique de l'activité électrique est plus aisée. En fonction de la composition en types de fibres, le rôle prépondérant revient au recrutement spatial ou temporel, dans l'interprétation de la relation EMG-force.

3. Validité de la relation EMG-force

Par stimulation d'une préparation nerf-muscle, il est possible

de dissocier le recrutement temporel et le recrutement spatial des U.M.

3a - Recrutement temporel

Les variations de la fréquence de stimulation ne permettent pas de simuler le recrutement temporel des U.M., tel qu'il a été défini en contraction volontaire (ADRIAN et BRONK, 1929 ; GYDIKOV et al., 1972). En effet, elles entraînent des variations d'amplitude, de durée et de latence des potentiels musculaires.

Les différentes formes des relations EMG-force qui s'ensuivent pourraient être dues non seulement à l'influence de la fréquence de stimulation sur la force développée mais encore à des variations quant aux U.M. excitées. Une hypoexcitabilité ou une fatigue à court terme des U.M. rapides expliqueraient la diminution de pente des relations EMG-force pour les fréquences de stimulation élevées.

A la limite, la pente de la relation EMG-force reflèterait, entre autres éléments, le type d'U.M. actives prédominant.

3b - Recrutement spatial

Les variations de niveau de stimulation permettent la simulation du recrutement spatial des U.M., contrôlé par l'analyse des potentiels de surface et des potentiels intramusculaires.

La pente de la relation EMG-force augmente avec la force. Cette pente reflèterait le type d'U.M. actives. Les U.M. recrutées seraient lentes jusque 20 p. 100 de la tension de stimulation maximale, de plus en plus rapides de 20 à 60 p. 100 environ de la tension de stimulation maximale. A ce niveau tous les types d'U.M. seraient activés. Au-delà, le recrutement intéresserait des U.M. lentes et rapides.

Le fait que le recrutement spatial des U.M. par stimulation du nerf soit proche du recrutement spatial au cours d'une contraction volontaire (*MILNER-BROWN et al., 1973*) peut être dû à la disposition des fibres dans le nerf et à la technique de stimulation.

Quoiqu'il en soit, la relation EMG-force dépend également de facteurs tels que l'arrangement des U.M. entre elles, agissant sur la force, sans modifier l'EMG, c'est-à-dire qu'elle dépend de la structure du muscle.

3c - Influence de la structure du muscle

Si on considère, comme *DEMIEVILLE et PARTRIDGE (1980)* que des U.M. peuvent être disposées en série dans le muscle, l'interprétation de la relation EMG-force doit tenir compte des propriétés mécaniques du muscle et en particulier de la relation force-longueur.

En effet, les U.M. inactives se comportent comme une compliance série additionnelle des U.M. actives et, en entraînant un raccourcissement accru des U.M. actives, causent une diminution de la force développée. Ceci revient à dire qu'en stimulation sous-maximale, la pente de la relation EMG-force est augmentée quand le nombre d'U.M. inactives est important.

Les données apportées par la détection de l'EMG par électrodes de surface ne sont pas suffisantes pour valider une signification mécanique de l'EMG de surface.

Plusieurs sujets sont à étudier :

1. Excitabilité et diamètre des fibres

Vu que le diamètre des fibres d'un même type varie selon la zone considérée, l'enregistrement par microélectrodes couplé à un marquage permettrait, après coloration des ATPases, de déterminer le seuil d'excitabilité en fonction du diamètre, pour chaque type de fibres.

2. Excitabilité et fréquence de stimulation

L'enregistrement unitaire par électrodes de Bronk et l'enregistrement par microélectrodes permettraient en outre de cerner les variations d'excitabilité des fibres nerveuses et/ou musculaires dues aux différentes fréquences de stimulation.

3. Participation relative des deux chefs du muscle

Les enregistrements pourraient s'effectuer en isolant les chefs d'un même muscle, afin de déterminer la participation de chacun pendant la contraction, en reliant la structure histologique à l'EMG et à la force de chaque chef.

Dans d'autres perspectives, l'étude de la relation EMG-force présente un intérêt pratique dans le domaine de l'exploration de l'activité d'un muscle. Elle permet, dans certaines limites, d'évaluer la participation d'un muscle à un mouvement (*WIRTA, 1965*), la coordination des muscles lors de la mobilisation active des articulations, c'est-à-dire l'étude des schémas moteurs.

Ces études sont complémentaires de celles des relations fondamentales telles que la relation force-longueur (*VREDENBREGT et KOSTER, 1966*) ou la relation force-vitesse (*HILL, 1970*).

Les domaines d'applications sont nombreux. *OKAMOTO et KUMAMOTO (1972)* utilisent l'EMG comme indice de l'activité des muscles au cours de l'apprentissage de l'enfant. Ils suivent les changements de l'EMG de sept muscles au cours du développement. Des études du même type, utilisant l'EMG comme indice de force, peuvent aboutir à des interventions chirurgicales, quand elles sont appliquées à des troubles du contrôle de la stabilité (*PERRY and al., 1980*).

L'EMG peut également être utilisé comme indice de force dans l'étude de la synergie musculaire chez l'adulte (*CROSBY, 1978 ; GANDY et al., 1980*). Enfin, l'EMG peut être employé pour évaluer la fatigue, aussi bien par l'analyse de l'évolution des activités électrique et mécanique au cours de contractions répétées (*BOULANGÉ et al., 1979*) que par l'analyse de l'activité électrique seule (*COBB et FORBES, 1923 ; KADEFORS et al., 1978*).

ANNEXE

ANNEXE

I - CARACTERISATION DE L'ACTIVITE ATPasique	136
1. Préparation des milieux	136
2. Inhibition spécifique des ATPases et incubation	136
3. Coloration des ions phosphate libérés	137
II - COLORATION DU GLYCOGENE	137
1. Fixation	137
2. Coloration	138
III - COMPARAISONS STATISTIQUES DES DIFFERENTES ZONES DES MUSCLES LATERAUX ET MEDIANS	138
1. Pourcentages du nombre de fibres dans le muscle latéral	139
2. Pourcentages du nombre de fibres dans le muscle médian	140
3. Diamètres des fibres dans le muscle latéral	141
4. Diamètres des fibres dans le muscle médian	142
5. Pourcentages de surfaces occupées par les fibres dans le muscle latéral	143
6. Pourcentages de surfaces occupées par les fibres dans le muscle médian	144

I - CARACTERISATION DE L'ACTIVITE ATPasique

Elle comporte trois phases :

- . la préparation des milieux de préincubation et d'incubation
- . l'inhibition spécifique des ATPases et l'incubation
- . la coloration des ions phosphate libérés.

1. Préparation des milieux

- Milieu de préincubation à pH 9,4

veronal sodique 0,1 M	4 ml	}	20 ml
chlorure de calcium 0,18 M	2 ml		
eau bidistillée	14 ml		

- Milieu de préincubation à pH 4,53

acide acétique 0,2 M	11 ml	}	20 ml
acétate de sodium 0,2 M	9 ml		

- Milieu de préincubation à pH 4,53

acide acétique 0,2 M	13 ml	}	20 ml
acétate de sodium 0,2 M	7 ml		

- Milieu d'incubation à pH 9,4

Il est préparé comme le milieu de préincubation à pH 9,4.

Les proportions sont multipliées par trois et, aux 60 ml du milieu, sont ajoutés 90 mg d'ATP.

2. Inhibition spécifique des ATPases et incubation

- Préincubation 10 mn à température ambiante dans les milieux à pH 9,4 ou 4,53 ou 4,35.
- Rinçage à l'eau bidistillée.

- Incubation à pH 9,4 dans le milieu additionné d'ATP :
 - 30 mn pour les coupes préincubées à pH 9,4
 - 40 mn pour les coupes préincubées à pH 4,53 et 4,35.
- Rinçages dans trois bains d'eau bidistillée de 1 mn chacun.

3. Coloration des ions phosphate libérés

- Passage des coupes dans une solution de chlorure de cobalt à 2 p. 100 pendant 3 mn.
- Rinçages dans trois bains d'eau bidistillée de 1 mn chacun.
- Passage des coupes dans une solution de sulfure d'ammonium dilué, pendant 30 secondes.
- Rinçages dans trois bains d'eau bidistillée.

II - COLORATION DU GLYCOGENE

Elle comporte deux étapes :

- . une fixation chimique
- . la coloration du glycogène.

1. Fixation

- Fixation pendant 5 mn dans le liquide de CARNOY 2, dont la composition est :

alcool absolu	60 ml	} 100 ml
chloroforme	30 ml	
acide acétique	10 ml	

- Rinçages dans trois bains d'eau bidistillée.

2. Coloration

- Passage des coupes dans une solution d'acide périodique à 0,5 p. 100 pendant 10 mn.
- Rinçages dans trois bains d'eau bidistillée.
- Passage des coupes dans une solution de Schiff pendant 30 mn.
- Rinçage à l'eau courante pendant 15 mn.

III - COMPARAISONS STATISTIQUES DES DIFFERENTES ZONES DES MUSCLES LATERAUX ET MEDIANS

Le test "t paired" de Student est utilisé pour comparer deux à deux les six zones des muscles latéraux et médians. Il s'agit d'un test de différence nulle. On considère que la différence est significative quand le seuil de probabilité est inférieur à .100.

On ne reportera que la valeur limite maximale de chaque intervalle de probabilité α . Le signe * indique les différences significatives.

Les tests sont appliqués :

- aux pourcentages de nombre de fibres I, II_A et II_B
- aux diamètres des fibres I, II_A et II_B
- aux pourcentages de surfaces occupées par les fibres I, II_A et II_B.

Inf. Ext.	Méd. Int.	Méd. Ext.	Sup. Int.	Sup. Ext.	Zones	Fibres
.100 *	.400	.005 *	.050 *	.005 *	Inf. Int.	I
.200	$\alpha > .500$.001 *	.100 *	.001 *		II _A
$\alpha > .500$.400	.200	.400	.100 *		II _B
	.400	.100 *	.400	.050 *	Inf. Ext.	I
	.400	.100 *	$\alpha > .500$.050 *		II _A
	.400	.200	.400	.100 *		II _B
		.025 *	.100 *	.010 *	Méd. Int.	I
		.005 *	.400	.005 *		II _A
		.025 *	$\alpha > .500$.010 *		II _B
			.200	.200	Méd. Ext.	I
			.010 *	.400		II _A
			.025 *	.400		II _B
				.100 *	Sup. Int.	I
				.010 *		II _A
				.025 *		II _B

1. Pourcentages du nombre de fibres dans le muscle latéral



Inf. Ext.	Méd. Int.	Méd. Ext.	Sup. Int.	Sup. Ext.	Zones	Fibres
.005 *	.200	.005 *	.400	.100 *	Inf. Int.	I
.025 *	.500	.100 *	.400	.400		II _A
.200	$\alpha > .500$	$\alpha > .500$.400	$\alpha > .500$		II _B
	.001 *	.400	.001 *	$\alpha > .500$	Inf. Ext.	I
	.005 *	$\alpha > .500$.005 *	.005 *		II _A
	.050 *	.400	.100 *	.025 *		II _B
		.001 *	.100 *	.050 *	Méd. Int.	I
		.025 *	$\alpha > .500$.200		II _A
		.200	$\alpha > .500$	$\alpha > .500$		II _B
			.001 *	$\alpha > .500$	Méd. Ext.	I
			.025 *	$\alpha > .500$		II _A
			.200	$\alpha > .500$		II _B
				.025 *	Sup. Int.	I
				.200		II _A
				.400		II _B

2. Pourcentages du nombre de fibres dans le muscle médian



Inf. Ext.	Méd. Int.	Méd. Ext.	Sup. Int.	Sup. Ext.	Zones	Fibres
.400 $\alpha > .500$.500	.400 $\alpha > .500$.400	.200 .025 * $\alpha > .500$.050 * .400 $\alpha > .500$	- .100 * $\alpha > .500$	Inf. Int.	I II _A II _B
	$\alpha > .500$ $\alpha > .500$.200	$\alpha > .500$.025 * .400	.500 $\alpha > .500$.400	- .200 $\alpha > .500$	Inf. Ext.	I II _A II _B
		$\alpha > .500$.010 * .500	.400 .400 .500	- .025 * .500	Méd. Int.	I II _A II _B
			$\alpha > .500$.200 $\alpha > .500$	- $\alpha > .500$ $\alpha > .500$	Méd. Ext.	I II _A II _B
				- .400 $\alpha > .500$	Sup. Int.	I II _A II _B

3. Diamètres des fibres dans le muscle latéral



Inf. Ext.	Méd. Int.	Méd. Ext.	Sup. Int.	Sup. Ext.	Zones	Fibres
$\alpha > .500$.400	$\alpha > .500$	$\alpha > .500$.500	Inf. Int.	I
$\alpha > .500$	$\alpha > .500$	$\alpha > .500$	$\alpha > .500$	$\alpha > .500$		II _A
$\alpha > .500$	$\alpha > .500$	$\alpha > .500$	$\alpha > .500$	$\alpha > .500$		II _B
	.200	.500	$\alpha > .500$.400	Inf. Ext.	I
	.100 *	.200	$\alpha > .500$	$\alpha > .500$		II _A
	.025 *	.050 *	.200	.100 *		II _B
		.500	.400	$\alpha > .500$	Méd. Int.	I
		$\alpha > .500$	$\alpha > .500$	$\alpha > .500$		II _A
		$\alpha > .500$.400	$\alpha > .500$		II _B
			.500	$\alpha > .500$	Méd. Ext.	I
			.500	$\alpha > .500$		II _A
			.400	$\alpha > .500$		II _B
				.400	Sup. Int.	I
				$\alpha > .500$		II _A
				$\alpha > .500$		II _B

4. Diamètres des fibres dans le muscle médian



Inf. Ext.	Méd. Int.	Méd. Ext.	Sup. Int.	Sup. Ext.	Zones	Fibres
.025 *	.005 *	.001 *	.001 *	.001 *	Inf. Int.	I
.100 *	$\alpha > .500$.005 *	.050 *	.001 *		II _A
$\alpha > .500$.025 *	.400	.400	.100 *		II _B
	$\alpha > .500$.100 *	.400	.100 *	Inf. Ext.	I
	.100 *	.100 *	$\alpha > .500$.025 *		II _A
	.050 *	.200	.500	.050 *		II _B
		.005 *	.100 *	.001 *	Méd. Int.	I
		.005 *	.100 *	.001 *		II _A
		.010 *	.400	.005 *		II _B
			.100 *	.400	Méd. Ext.	I
			.100 *	$\alpha > .500$		II _A
			.100 *	$\alpha > .500$		II _B
				.025 *	Sup. Int.	I
				.010 *		II _A
				.025 *		II _B

5. Pourcentages de surfaces occupées par les fibres dans le muscle latéral



Inf. Ext.	Méd. Int.	Méd. Ext.	Sup. Int.	Sup. Ext.	Zones	Fibres
.001 * $\alpha > .500$.400	.400 $\alpha > .500$ $\alpha > .500$.005 * $\alpha > .500$.500	$\alpha > .500$.500 .500	.100 * $\alpha > .500$.400	Inf. Int.	I II _A II _B
	.005 * $\alpha > .500$ $\alpha > .500$	$\alpha > .500$ $\alpha > .500$ $\alpha > .500$.005 * .200 $\alpha > .500$.400 .500 $\alpha > .500$	Inf. Ext.	I II _A II _B
		.025 * $\alpha > .500$ $\alpha > .500$.400 .500 $\alpha > .500$.400 $\alpha > .500$.400	Méd. Int.	I II _A II _B
			.005 * .200 $\alpha > .500$.400 .500 $\alpha > .500$	Méd. Ext.	I II _A II _B
				.100 * $\alpha > .500$ $\alpha > .500$	Sup. Int.	I II _A II _B

6. Pourcentages de surfaces occupées par les fibres dans le muscle médian



BIBLIOGRAPHIE

- ADRIAN, E.D. and BRONK, D.W. (1929)
The discharge of impulses in motor nerve fibres. II. The frequency of discharge in reflex and voluntary contraction.
J. Physiol., London, 67, 119-151.
- AL AMOOD, W.S. and POPE, R. (1972)
A comparison of the structural features of muscle fibres from a fast- and slow-twitch muscle of the pelvic limb of the cat.
J. Anat., 113, 1, 49-60.
- APPELBERG, B. and EMONET-DENAND, F. (1967)
Motor units of the first superficial lumbrical muscle of the cat.
J. Neurophysiol., 30, 154-160.
- ARIANO, M.A., ARMSTRONG, R.B. and EDGERTON, V.R. (1973)
Hindlimb muscle fiber populations of five mammals.
J. Histochem. Cytochem., 21, 1, 51-55.
- AUBERT, X. (1956)
Le couplage énergétique de la contraction musculaire.
Arscia Ed., Brussels, 1 vol., 320 p.
- BARKER, D., EMONET-DENAND, F., HARKER, D.W., JAMI, L. and LAPORTE, Y. (1977)
Types of intra- and extrafusal muscle fibre innervated by dynamic skeleto-fusimotor axons in cat peroneus brevis and tenuissimus muscles, as determined by the glycogen-depletion method.
J. Physiol., London, 266, 713-726.
- BARNARD, R.J., EDGERTON, V.R. and PETER, J.B. (1970 a)
Effect of exercise on skeletal muscle. I. Biochemical and histochemical properties.
J. Appl. Physiol., 28, 6, 762-766.
- BARNARD, R.J., EDGERTON, V.R. and PETER, J.B. (1970 b)
Effect of exercise on skeletal muscle. II. Contractile properties.
J. Appl. Physiol., 28, 6, 767-770.
- BARNARD, R.J., EDGERTON, V.R., FURUKAWA, T. and PETER, J.B. (1971)
Histochemical, biochemical and contractile properties of red, white and intermediate fibres.
Amer. J. Physiol., 220, 2, 410-414.
- BERGSTRÖM, R.M. (1959)
The relation between the number of impulses and the integrated electric activity in electromyogram.
Acta Physiol. Scand., 45, 97-101.
- BERNET, F. (1977)
Bases neurovégétatives de la réactivité émotionnelle chez le Rat.
Thèse Doctorat d'Etat, Lille, 1 vol., 264 p.
- BESSOU, P., EMONET-DENAND, F. et LAPORTE, Y. (1963)
Relation entre la vitesse de conduction des fibres nerveuses motrices et le temps de contraction de leurs unités motrices.
C.R. Acad. Sc., 256, 5625-5627.
- BESSOU, P., EMONET-DENAND, F. and LAPORTE, Y. (1965)
Motor fibres innervating extrafusal and intrafusal muscle fibres in the cat.
J. Physiol., London, 180, 649-672.
- BIGLAND, B. and LIPPOLD, O.C.J. (1954)
The relation between force, velocity and integrated electrical activity in human muscle.
J. Physiol., London, 123, 214-224.
- BOTTOMLEY, A.H. (1964)
The control of muscles.
Prog. Biocybernetics, 1, 124-131.
- BOUISSET, S. (1973)
EMG and muscle force in normal motor activities.
New developments in electromyography and clinical neurophysiology, DESMEDT J.E. Ed., Karger, Basel, vol. 1, 547-583.
- BOULANGÉ, M., CNOCKAERT, J.C., LENSEL, G., PERTUZON, E. and VIGREUX, B. (1979)
Muscular fatigue and rate of tension development.
Eur. J. Appl. Physiol., 41, 17-25.

- BRANDSTATER, M.E. and LAMBERT, E.H. (1969)
A histological study of the spatial arrangement of muscle fibers in single motor units within rat tibialis anterior muscle.
Bull. Amer. Ass. Electromyogr. Electrodiagn., 82, 15 - 16.
- BROOKE, M.H. and ENGEL, W.K. (1969)
The histographic analysis of human muscle biopsies with regard to fiber types. II. Diseases of the upper and lower motor neuron.
Neurology, 19, 378 - 393.
- BROOKE, M.H. and KAISER, K.K. (1969)
Some comments on the histochemical characterization of muscle adenosine-triphosphatase.
J. Histochem. Cytochem., 17, 431 - 432.
- BROOKE, M.H. and KAISER, K.K. (1970)
Muscle fiber types : how many and what kind ?
Arch. Neurol., 23, 369 - 379.
- BROOKE, M.H., WILLIAMSON, E. and KAISER, K.K. (1971)
The behavior of four fiber types in developing and reinnervated muscle.
Arch. Neurol., 25, 360 - 366.
- BUCHTHAL, F., GULD, C. and ROSENFALCK, P. (1954)
Action potential parameters in normal human muscle and their dependence on physical variables.
Acta Physiol. Scand., 32, 200 - 218.
- BUCHTHAL, F., GULD, C. and ROSENFALCK, P. (1957)
Volume conduction of the spike of the motor unit potential investigated with a new type of multi-electrode.
Acta Physiol. Scand., 38, 331 - 354.
- BULLER, A.J., ECCLES, J.C. and ECCLES, R.M. (1960)
Differentiation of fast and slow muscles in the cat hind limb.
J. Physiol., London, 150, 399 - 416.
- BURKE, R.E. and TSAIRIS, P. (1973)
Anatomy and innervation ratios in motor units of cat gastrocnemius.
J. Physiol., London, 234, 749 - 765.
- BURKE, R.E., LEVINE, D.N., ZAJAC, F.E., TSAIRIS, P. and ENGEL, W.K. (1971)
Mammalian motor units : Physiological-histochemical correlation in three types in cat gastrocnemius.
Science, 174, 709 - 712.
- BURKE, R.E., TSAIRIS, P., LEVINE, D.N., ZAJAC, F.E. and ENGEL, W.K. (1973)
Direct correlation of physiological and histochemical characteristics in motor units of cat triceps surae muscle.
New developments in electromyography and clinical neurophysiology, DESMEDT, J.E. Ed., Karger, Basel, vol. 1, 23 - 30.
- BUSER, P. and IMBERT, M. (1975)
Neurophysiologie fonctionnelle.
Hermann Ed., Paris, 467 p.
- CARDO, B. (1961)
Vigilance et conditionnement.
Thèse d'Etat, Paris, Masson et Cie Ed., 212 p.
- CARLSON, H. (1978)
Morphology and contraction properties of cat lumbar back muscles.
Acta Physiol. Scand., 103, 180 - 197.
- CLAMANN, H.P. and BROECKER, K.T. (1979)
Relation between force and fatigability of red and pale skeletal muscles in man.
Amer. J. Phys. Med., 58, 2, 70 - 85.
- COBB, S. and FORBES, A. (1923)
Electromyographic studies of muscular fatigue in man.
Am. J. Physiol., 65, 234 - 251.
- COOPER, J. and HUDLICKÁ, O. (1976)
Effect on muscle fatigue of the changes in the capillary bed induced by long-term stimulation.
J. Physiol., London, 263, 155P - 156P.
- COTTER, M., HUDLICKÁ, O., PETTE, D., STAUDTE, H. and VRBOVÁ, G. (1973)
Changes of capillary density and enzyme pattern in fast rabbit muscles during long-term stimulation.
J. Physiol., London, 230, 34P - 35P.

- CROSBY, P.A. (1978)
Use of surface electromyogram as a measure of dynamic force in human limb muscles.
Med. and Biol. Eng. and Comput., 16, 519 - 524.
- DELAUNOIS, A.L. (1976)
New devices for recording the contractions of the nictitating membrane and skeletal muscles in experimental animals.
Med. Biol. Eng., 690 - 691.
- DEMIEVILLE, H.N. and PARTRIDGE, L.D. (1980)
Probability of peripheral interaction between motor units and implications for motor controls.
Am. J. Physiol., 238, R119 - R137.
- DREWS, G.A. and ENGEL, W.K. (1966)
Reversal of the ATPase reaction in muscle fibres by EDTA.
Nature, 212, 1551 - 1553.
- DUBOWITZ, V. and BROOKE, M.H. (1973)
Muscle biopsy : a modern approach.
W.B. SAUNDERS COMPANY Ed., London.
- EDSTRÖM, L. and KUGELBERG, E. (1968)
Histochemical composition, distribution of fibres and fatiguability of single motor units. Anterior tibial muscle of the rat.
J. Neurol. Neurosurg. Psychiat., 31, 424 - 433.
- EMONET-DENAND, F., LAPORTE, Y. and PROSKE, U. (1971)
Contraction of muscle fibres in two adjacent muscles innervated by branches of the same motor axon.
J. Neurophysiol., 34, 1, 132 - 138.
- ENGEL, W.K. (1962)
The essentiality of histo- and cytochemical studies of skeletal muscle in the investigation of neuromuscular diseases.
Neurology, 12, 778 - 784.
- ENGEL, W.K. and WARMOLTS, J.R. (1973)
The motor unit.
New developments in electromyography and clinical neurophysiology, DESMEDT, J.E Ed., Karger, Basel, vol. 1, 141 - 177.
- FARDEAU, M. (1973)
Caractéristiques cytochimiques et ultrastructurales des différents types de fibres musculaires squelettiques extra-fusales (chez l'Homme et quelques mammifères).
Ann. Anat. Path., 18, 1, 7 - 34.
- FITTS, R.H. and HOLLOSZY, J.O. (1976)
Lactate and contractile force in frog muscle during development of fatigue and recovery.
Amer. J. Physiol., 231, 2, 430 - 433.
- FRANKE, F. (1920)
Die Kraftkurve der menschlicher Muskeln bei will kürlichem Innervation und die Frage der absolute Muskelkraft.
(A propos des courbes de forces des muscles humains dans l'innervation volontaire et de la question de la force musculaire absolue).
Pflügers Archiv. Ges. Physiol., 184, 300 - 322.
- GABE, M. (1968)
Techniques histologiques, Masson et Cie Ed., Paris, 1113 p.
- GANDY, M., JOHNSON, S.W., LYNN, P.A., REED, G.A.L. and MILLER, S. (1980)
Acquisition and analysis of electromyographic data associated with dynamic movements of the arm.
Med. and Biol. Eng. and Comput., 18, 57 - 64.
- GOLLNICK, P.D., ARMSTRONG, R.B., SAUBERT, V.C.W., PIEHL, K. and SALTIN, B. (1972)
Enzyme activity and fiber composition in skeletal muscle of untrained and trained men.
J. Appl. Physiol., 33, 3, 312 - 319.
- GONYEA, W.J. (1980)
Role of exercise in inducing increases in skeletal muscle fiber number.
J. Appl. Physiol. : Respirat. Environ. Exercise Physiol., 48, 3, 421 - 426.
- GOSLOW, G.E., CAMERON, W.E. and STUART, D.G. (1977)
The fast-twitch motor units of cat ankle flexors. 2. Speed-force relations and recruitment order.
Brain res., 134, 47 - 57.

- GOTTLIEB, G.L. and AGARWAL, G.C. (1971)
Dynamic relationship between isometric muscle tension and the electromyogram in man.
J. Appl. Physiol., 30, 345 - 351.
- GREENE, E.C. (1935 reprint 1968)
Anatomy of the rat.
Hafner publishing company Ed., New York and London, 370 p.
- GRIMBY, L. and HANNERZ, J. (1977)
Firing rate and recruitment order of the extensor motor units in different modes of voluntary contraction.
J. Physiol., London, 264, 865 - 879.
- GUNN, H.M. (1976)
The effect of freezing on the transverse sectional area of a muscle.
Histochem. J., 8, 6, 651 - 652.
- GUTH, L. and SAMAHA, F.J. (1969)
Qualitative differences between actomyosin ATPase of slow and fast mammalian muscle.
Exp. Neurol., 25, 138 - 152.
- GYDIKOV, A. and RADITCHEVA, N. (1976)
Discharge frequency of the motor units in dog's gastrocnemius muscle during maintaining loads of various size.
Electromyogr. Clin. Neurophysiol., 16, 117 - 132.
- GYDIKOV, A., KOSAROV, D. and TANKOV, N. (1972)
Studying the alpha motoneurone activity by investigating motor units of various sizes.
Electromyogr. Clin. Neurophysiol., 12, 99 - 117.
- HAMMABERG, C. and KELLERTH, J.O. (1975)
Studies of some twitch and fatigue properties of different motor unit types in the ankle muscles of the adult cat.
Acta Physiol. Scand., 95, 3, 231 - 242.
- HANNERZ, J. (1974)
Discharge properties of motor units in relation to recruitment order in voluntary contraction.
Acta Physiol. Scand., 91, 374 - 384.
- HEFFERMAN, L.P.M. (1979)
Electromyographic value of the tibialis posterior muscle.
Arch. Phys. Med. Rehabil., 60, 170 - 174.
- HENNEMAN, E. (1968)
Peripheral mechanisms involved in the control of muscle.
Med. Physiol., 2, 1697 - 1716.
- HENNEMAN, E. and OLSON, C.B. (1965)
Relations between structure and function in the design of skeletal muscles.
J. Neurophysiol., 28, 581 - 598.
- HENNEMAN, E., SOMJEN, G. and CARPENTER, D.O. (1965 a)
Functional significance of cell size in spinal motoneurons.
J. Neurophysiol., 28, 560 - 580.
- HENNEMAN, E., SOMJEN, G. and CARPENTER, D.O. (1965 b)
Excitability and inhibibility of motoneurons of different sizes.
J. Neurophysiol., 28, 599 - 620.
- HILL, A.V. (1938)
The heat of shortening and the dynamic constants of muscle.
Proc. Roy. Soc. B, 126, 136 - 195.
- HILL, A.V. (1970)
First and last experiments in muscle mechanics.
Cambridge University Press, 141 p.
- HUDLICKÁ, O. and MYRHAGE, R. (1976)
Growth of capillaries in adult skeletal muscle following chronic stimulation.
J. Physiol., London, 258, 1, 25P - 26P.
- JAMI, L., LAN-COUTON, D., MALMGREN, K. and PETIT, J. (1979)
Histophysiological observations on fast skeleto-fusimotor axons.
Brain res., 164, 53 - 59.

- KADFORS, R., LINDSTRÖM, L., PETERSEN, J. and ÖRTENGREN, R. (1978)
EMG in objective evaluation of localized muscle fatigue.
Scand. J. Rehab. Med., supplement 6, 75 - 93.
- KANOSUE, K., YOSHIDA, M., AKAZAWA, K. and FUJII, K. (1979)
The number of active motor units and their firing rates in voluntary contraction of human brachialis muscle.
Jap. J. Physiol., 29, 427 - 443.
- KAYSER, C. (1969)
Physiologie, Editions Médicales Flammarion, 2ème édition, Paris, tome II, 1467 p.
- KERNELL, D. (1979)
Rhythmic properties of motoneurons innervating muscle fibres of different speed in m. gastrocnemius medialis of the cat.
Brain res., 160, 159 - 162.
- KNOWLTON, G.C., HINES, T.F., KEEVER, K.W. and BENNET, R.L. (1956)
Relation between electromyographic voltage and load.
J. Appl. Physiol., 9, 473 - 476.
- KRNJEVIĆ, K. and MILEDI, R. (1958 a)
Motor units in the rat diaphragm.
J. Physiol., London, 140, 427 - 439.
- KRNJEVIĆ, K. and MILEDI, R. (1958 b)
Failure of neuromuscular propagation in rats.
J. Physiol., London, 140, 440 - 461.
- KRNJEVIĆ, K. and MILEDI, R. (1959)
Presynaptic failure of neuromuscular propagation in rats.
J. Physiol., London, 149, 1 - 22.
- KUGELBERG, E. (1973)
Histochemical composition, contraction speed and fatiguability of rat soleus motor units.
J. Neurol., Sci., 20, 177 - 198.
- KUNO, M. (1959)
Excitability following antidromic activation in spinal motoneurons supplying red muscles.
J. Physiol., London, 149, 374 - 393.
- KURODA, E., KLISSOURAS, V. and MILSUM, J.H. (1970)
Electrical and metabolic activities and fatigue in human isometric contraction.
J. Appl. Physiol., 29, 3, 358 - 367.
- LAGET, P. (1970)
Structures et fonctions du système nerveux. 1. Biologie et physiologie des éléments nerveux.
Masson et Cie Ed., Paris, 173 p.
- LAPICQUE, L. (1923)
Sur l'interprétation des électromyogrammes.
J. Rad. Elec., Juin, 249 - 253.
- LENSEL, G. (1978)
Etude et essai d'interprétation de la relation entre la compliance et la tension musculaires.
Thèse 3ème cycle, Université Lille I, 1 vol., 102 p.
- LIPPOLD, O.C.J. (1952)
The relation between integrated action potentials in a human muscle and its isometric tension.
J. Physiol., London, 117, 492 - 499.
- MASHIMA, H., MATSUMARA, M. and NAKAYAMA, Y. (1962)
On the coupling relation between action potential and mechanical response during repetitive stimulation in frog sartorius muscle.
Jap. J. Physiol., 12, 3, 324 - 336.
- MATON, B (1975)
Etude périphérique de l'organisation du mouvement volontaire.
Thèse Doctorat d'Etat, Lille, 1 vol., 214 p.
- MATON, B (1976)
Motor unit differentiation and integrated surface EMG in voluntary isometric contraction.
Eur. J. Appl. Physiol., 35, 149 - 157.

- MAYER, R.F. (1973)
Observations on motor units in cat anterior tibial muscle.
New developments in electromyography and clinical neurophysiology, DESMEDT, J.E. Ed., Karger, Basel.
vol. 1, 31 - 34.
- MERTON, P.A. (1954)
Voluntary strength and fatigue.
J. Physiol., London, 123, 553 - 564.
- MILNER-BROWN, H.S. and STEIN, R.B. (1975)
The relation between the surface electromyogram and muscular force.
J. Physiol., London, 246, 3, 549 - 569.
- MILNER-BROWN, H.S., STEIN, R.B. and YEMM, R. (1973)
The orderly recruitment of human motor units during voluntary isometric contractions.
J. Physiol., London, 230, 359 - 370.
- MØLLER, E. (1966)
The chewing apparatus.
Acta Physiol. Scand., 69, suppl. 280.
- MUNN, N.L. (1950)
Handbook of psychological research on the rat. An introduction to animal psychology.
Bowdoin college. Houghton Mifflin Company. Boston.
- NEMETH, P., HOFER, H.W. and PETTE, D. (1979)
Metabolic heterogeneity of muscle fibers classified by myosin ATPase.
Histochem., 63, 191 - 201.
- OGATA, T. (1958)
A histochemical study of the red and white muscle fibers. I. Activity of succinoxidase system in muscle fibers.
Acta Med. Okayama, 12, 216 - 227.
- OKAMOTO, T. and KUMAMOTO, M. (1972)
Electromyographic study of the learning process of walking in infants.
Electromyogr. Clin. Neurophysiol., 12, 2, 149 - 158.
- OLSON, C.B., CARPENTER, D.O. and HENNEMAN, E. (1968)
Orderly recruitment of muscle action potentials.
Arch. Neurol., 19, 591 - 597.
- PADYKULA, H.A. and HERMAN, E. (1955 a)
Factors affecting the activity of adenosine triphosphatase and other phosphatases as measured by histochemical techniques.
J. Histochem. Cytochem., 3, 160 - 167.
- PADYKULA, H.A. and HERMAN, E. (1955 b)
The specificity of the histochemical method for adenosine triphosphatase.
J. Histochem. Cytochem., 3, 170 - 183.
- PERRY, J., FOX, J.M., BOITANO, M.A., SKINNER, S.R., BARNES, L.A. and CERNY, K. (1980)
Functional evaluation of the Pes Anserinus transfer by electromyography and gait analysis.
J. Bone and Joint Surg., 62-A, 6, 973 - 980.
- PERTUZON, E. (1972)
La contraction musculaire dans le mouvement volontaire maximal.
Thèse Doctorat d'Etat, Lille, 1 vol., 208 p.
- PETTE, D., SMITH, M.E., STAUDTE, H.W. and VRBOVÁ, G. (1973)
Effect of long-term electrical stimulation on some contractile and metabolic characteristics of fast Rabbit muscle.
Pflügers Arch., 338, 257 - 272.
- PETTE, D., RAMIREZ, B.U., MULLER, W., SIMON, R., EXNER, G.U. and HILDEBRAND, R. (1975)
Influence of intermittent long-term stimulation on contractile, histochemical and metabolic properties of fibre populations in fast and slow Rabbit muscles.
Pflügers Arch., 361, 1 - 7.
- RANVIER, L. (1874)
De quelques faits relatifs à l'histologie et à la physiologie des muscles striés.
Arch. Physiol. Norm. Path., 2, Ser. I, 5 - 15.

- RANVIER, L. (1880)
Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire.
Paris, 202 - 219.
- RIPOLL, E., SILLAU, A.H. and BANCHERO, N. (1979)
Changes in the capillary of skeletal muscle in the growing Rat.
Pflügers Arch., 380, 153 - 158.
- SCHERRER, J. and BOURGUIGNON, A. (1959)
Changes in the electromyogram produced by fatigue in man.
Am. J. Physiol., Med., 38, 148 - 158.
- SHERRINGTON, C.S. (1929)
Some functional problems attaching to convergence.
Proc. Roy. Soc., 105, 332 - 362.
- SHORT, F.A., COBB, L.A., KAWABORI, I. and GOODNER, C.J. (1969)
Influence of exercise training on red and white rat skeletal muscle.
Amer. J. Physiol., 217, 2, 327 - 331.
- SILLAU, A.H. and BANCHERO, N. (1977)
Effect of maturation on capillary density, fiber size and composition in rat skeletal muscle.
Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 154, 461 - 466.
- SRETER, F.A., GERGELY, J., SALMONS, S. and ROMANUL, F.C.A. (1973)
Synthesis by fast muscle of myosin light chain characteristics of slow muscle in response to long-term stimulation.
Nature new Biol., 241, 17 - 19.
- STEIN, J.M. and PADYKULA, H.A. (1962)
Histochemical classification of individual skeletal muscle fibers of the rat.
Amer. J. Anat., 110, 103 - 115.
- STEPHENS, J.A. and TAYLOR, A. (1969)
Changes in electrical activity during fatiguing voluntary isometric contraction of human muscles.
J. Physiol., London, 207, 5P - 6P.
- STEPHENS, J.A. and STUART, D.G. (1975)
The motor units of cat medial gastrocnemius : speed-size relations and their significance for the recruitment order of motor units.
Brain res., 91, 177 - 195.
- STEPHENS, J.A., GERLACH, R.L., REINKING, R.M. and STUART, D.G. (1973)
Fatigability of medial gastrocnemius motor units in the cat.
Control of posture and locomotion. STEIN, R.B., PEARSON, K.G., SMITH, R.S. and REDFORD, J.B. Ed.,
Edmonton, Canada, 635 p.
- TAYLOR, K. and CALVEY, T.N. (1977)
Histochemical characteristics and contractile properties of the spinotrapezius muscle in the rat and the mouse.
J. Anat., 123, 1, 67 - 76.
- VIGREUX, B. (1977)
A propos de la détection de l'activité électromyographique de surface.
Diplôme d'Etudes Approfondies, Université Lille I, 1 vol., 41 p.
- VIGREUX, B., CNOCKAERT, J.C. and PERTUZON, E. (1979)
Factors influencing quantified surface EMGs.
Eur. J. Appl. Physiol., 41, 119 - 129.
- VREDENBREGT, J. and KOSTER, W.G. (1966)
Some aspects of muscle mechanics in vivo.
I.P.O. Ann. Prog. Report, 1, 94 - 100.
- VREDENBREGT, J., KOSTER, W.G. and WESTHOFF, J.M. (1966)
The relation between the electromyographic activity, the force exerted and the length of the muscle biceps under static conditions.
Acta Physiol. Pharmacol. Neerl., 14, 1, 82 - 83.
- WILANDER, B. (1966)
Active state durations of rat gastrocnemius muscle.
Acta Physiol. Scand., 68, 1 - 17.

- WILKIE, D.R. (1950)
The relation between force and velocity in human muscle.
J. Physiol., London, 110, 249 - 280.
- WIRTA, R.W. (1965)
EMG control of external power.
Amer. Soc. Mech. Eng., Winter Ann. Meeting, Chicago.
- ZUNIGA, E.N. and SIMONS, D.G. (1969)
Nonlinear relationship between averaged electromyogram potential and muscle tension in normal subjects.
Arch. Phys. Med. Rehabil., 50, 613 - 620.
- ZUNIGA, E.N., TRUONG, X.T. and SIMONS, D.G. (1970)
Effects of skin electrode position on averaged electromyographic potentials.
Arch. Phys. Med. Rehabil., 51, 264 - 272.

