

50376  
1987  
341

50376  
1987  
341

N° d'ordre : 758

# THÈSE

présentée à

L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE FLANDRES ARTOIS

pour l'obtention du grade de

**DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES**

par

**Ghislaine LENSEL-CORBEIL**



## **LES CARACTERISTIQUES ELASTIQUES DU MUSCLE A L'ETIREMENT APPLICATIONS AU CYCLE ETIREMENT - DETENTE**

*Exemplaire corrigé après avis du jury*

**Soutenue le 14 Décembre 1987 devant la Commission d'Examen**

Président :	M.	S.	BOUISSET
Rapporteurs :	M.	E.	PERTUZON
	M.	F.	GOUBEL
	M.	H.	THYS
Examineur :	Mme	Y.	MOUNIER

**Travail réalisé au Laboratoire de Physiologie Neuromusculaire, Lille I ;  
au Département de Génie Biologique, Université de Technologie de Compiègne ;  
au Laboratoire d'Etudes de la Motricité Humaine, UFREPS, Lille II**

A mes filles,

A ma famille,

A tous ceux qui m'ont aidée et  
soutenue pour la réalisation de ce  
travail.

Ce travail a été réalisé sous la direction de Monsieur le Professeur E. PERTUZON.

- au laboratoire de Physiologie Neuromusculaire, de l'Université des Sciences et Techniques de Lille-Flandres-Artois.
- au Département de Génie Biologique, de l'Université de Technologie de Compiègne (U.A. CNRS 858), en collaboration avec Monsieur le Professeur F.GOUBEL.
- au Laboratoire d'Etudes de la Motricité Humaine, UFR-EPS, de l'Université de Lille II-Droit et Santé.

L'ensemble du travail présenté dans ce mémoire a donné lieu aux communications et publications suivantes :

LENSEL G. et GOUBEL F. (1983)

Modifications transitoires de la compliance musculaire, liées à l'étirement.

Résumé Communications, 8e Congrès Biomécanique, LYON.

GOUBEL F., KERBIRIOU P. et LENSEL G. (1984)

Le gain d'énergie réalisé lors d'un cycle étirement-détente est-il toujours lié à une augmentation de la compliance musculaire ?

J. Physiol. Paris, 79, 77A

LENSEL G. et GOUBEL F. (1985)

Variabilité de la relation tension-extension du muscle isolé au-delà de la tension tétanique maximale.

J. Physiol. Paris, 80, 54 A

LENSEL G. et GOUBEL F. (1985)

Les composantes de "l'effet CAVAGNA" et leur intérêt dans le geste sportif.

Résumé Communications, 1° Journées d'Automne de l'ACAPS, BEAUNE

LENSEL G. et GOUBEL F. (1986)

Variation of stiffness of contracted muscle induced by stretching.

V Int. Conf. on Mechanics in Medicine and Biology, BOLOGNE.

LENSEL G. et GOUBEL F. (1987)

Muscular compliance and human movement : Limits of the "Cavagna effect".

In : Biomechanics X-A, Jonsson B. Ed., Human Kinetics Publishers, Champaign-Illinois, 497-500.

LENSEL G. et GOUBEL F. (1987)

La restitution d'énergie potentielle élastique est-elle toujours accompagnée d'une variation de la raideur musculaire ?

Science et motricité, 2, 23-28

LENSEL G. et POULAIN P. (1987)

Utilisation de l'énergie stockée au niveau des muscles de la jambe.

Résumé Communications, 2e Journées d'Automne de l'ACAPS, RENNES.

LENSEL et GOUBEL (1988)

Series elasticity in contracted muscle during stretching.

In : Biomechanics XI, sous presse.

## REMERCIEMENTS

A Monsieur le Professeur PERTUZON

Vous m'avez témoigné une grande confiance en me proposant, alors que je venais de terminer ma Maîtrise de Physiologie, d'entrer dans votre laboratoire. Ceci a été déterminant pour ma vie professionnelle et je vous suis très reconnaissante de m'avoir permis de réaliser une carrière à l'Université. Durant toutes ces années, vos multiples compétences, vos critiques judicieuses m'ont toujours été très précieuses. Veuillez trouver ici l'expression de ma sincère gratitude.

A Monsieur le Professeur GOUBEL

Francis, tu m'as proposé de travailler en collaboration, alors que tu commençais à développer le volet "Muscle isolé" dans ton laboratoire. Lors de mes journées de travail à Compiègne, j'ai pu bénéficier d'un environnement technique très riche ; nos nombreuses discussions m'ont apporté beaucoup pour la réalisation de ce travail. Je te suis très reconnaissante du bénéfice que j'ai pu tirer de notre collaboration et je t'assure de toute mon amitié.

**A Monsieur le Professeur BOUISSET**

Vous m'avez toujours considérée comme "votre petite fille dans la Science". Ce lien de parenté scientifique est pour moi un grand honneur et je suis très honorée que vous ayez accepté de présider mon jury de thèse ; veuillez trouver ici l'expression de ma sincère gratitude.

**A monsieur le Professeur THYS**

Vos compétences sur la connaissance des "cycles étirement-détente" et sur l'utilisation de l'élasticité musculaire au cours de l'exercice, acquises dans le laboratoire du Professeur CAVAGNA m'ont amenée tout naturellement à souhaiter que vous fassiez partie de mon jury. Vous avez accepté d'examiner ce travail et je vous en suis très reconnaissante.

**A Madame le Professeur MOUNIER**

Yvonne, tu as accepté de juger cette thèse malgré tes lourdes responsabilités scientifiques et administratives. C'est un honneur pour moi et je t'en remercie vivement.

Je ne saurais terminer sans remercier tous ceux qui, à divers titres, m'ont permis de mener à bien ce travail. J'adresse tout particulièrement mes remerciements :

à mes collègues, Michel, Philippe et Jean-Claude pour l'aide efficace et musclée qu'ils m'ont apportée pour la réalisation des expérimentations. Je les remercie également pour la disponibilité dont ils ont toujours fait preuve.

à Monsieur le Professeur MICHEAU, à D. BUISINE et à J.L. MUNOZ du Département de Construction Mécanique de l'EUDIL pour leur accueil, leurs conseils et pour la possibilité qu'ils ont donnée au LEMH d'accueillir en stage des étudiants de 3<sup>e</sup> année.

à ceux, collègues et étudiants, qui ont bien voulu prêter leur musculature squelettique pour les besoins des expérimentations.

à René, qui a assuré les modifications du dispositif ergométrique avec une grande minutie.

à Clothilde, pour la réalisation du dispositif informatisé de manipulations sur le muscle isolé, pour ses conseils pertinents et sa disponibilité durant les manipulations.

à Yolande et Sabine, pour la dactylographie de ce mémoire.

à Bernadette qui a accepté la surcharge de travail que représente la reproduction de ce mémoire.

à tous ceux enfin qui m'ont apporté leur soutien affectif et actif, mes collègues des laboratoires de Physiologie Neuromusculaire et de Neurobiologie fonctionnelle, mes collègues de l'UFR-EPS qui m'ont acceptée parmi eux bien que je ne fasse pas partie de la grande famille des "Sportifs".

## SOMMAIRE

## S O M M A I R E

	<i>pages</i>
INTRODUCTION	2
CHAPITRE I - STRUCTURE, MODELES ET ELASTICITE MUSCULAIRES	4
I. Structure du muscle squelettique	
II. La contraction musculaire	
III. Les modèles musculaires	
IV. Détermination des caractéristiques élastiques	
CHAPITRE II - ELASTICITE SERIE DU MUSCLE ISOLE	21
I. Techniques	
II. Les relations tension-extension de référence	
III. Etude de la variabilité des caractéristiques élastiques du muscle, au delà de F	
IV. Les cycles étirement-détente et l'utilisation de l'énergie potentielle élastique	
CHAPITRE III - EFFET DE L'ETIREMENT SUR LES CARACTERISTIQUES ELASTIQUES D'UN MUSCLE HUMAIN IN SITU	71
I. Techniques et protocole	
II. Résultats	
III. Limites de l'effet Cavagna	
CHAPITRE IV - UTILISATION DE L'ENERGIE ELASTIQUE STOCKEE AU NIVEAU DES MUSCLES DE LA JAMBE	99
I. Techniques et protocole	
II. Résultats	
III. Conclusion	
RESUME ET CONCLUSIONS	130
BIBLIOGRAPHIE	134

*Chaque chapitre est précédé d'un plan détaillé*

## INTRODUCTION

Comme l'écrivent CAVAGNA et CITTERIO (1974), lorsque des muscles sollicités par des activités quotidiennes se raccourcissent, ce n'est pas toujours à partir de l'état de repos ou à partir d'un état de contraction tétanique, comme c'est bien souvent le cas lors d'expériences en laboratoire. Très souvent, dans les activités naturelles le raccourcissement commence alors que le muscle en contraction a déjà été étiré par une force, générée par un groupe musculaire antagoniste; ce mode de contraction est prépondérant, par exemple, dans la marche, la course ou le saut. Lors de cet étirement, si on admet que le muscle est doté d'éléments élastiques, de l'énergie potentielle est stockée, qui peut être restituée au cours de la phase de raccourcissement (voir la revue de questions proposée par THYS, 1987). Et les résultats expérimentaux présentés dans ce travail portent plus particulièrement sur l'étude des caractéristiques élastiques du muscle lorsque celui-ci est soumis à un étirement.

Afin de situer le problème de l'élasticité au niveau musculaire, le premier chapitre est consacré à une revue bibliographique sur : 1- la structure du muscle et les modèles musculaires utilisés pour l'étude des propriétés du muscle ; 2- les méthodes d'étude de l'élasticité musculaire.

Le deuxième chapitre est consacré à l'expérimentation réalisée sur le muscle isolé (muscle Sartorius de grenouille). Après l'exposé des techniques, nous décrirons les méthodes d'étude de l'élasticité série au niveau de ce muscle et nous nous attacherons plus particulièrement : 1- à mettre en évidence les modifications des propriétés élastiques suite à un étirement porté sur un muscle en contraction ; 2- à faire ressortir les conséquences d'un étirement sur le processus de stockage - restitution d'énergie

potentielle élastique. Nous pourrions alors envisager le problème du fonctionnement des muscles in situ, lorsqu'ils sont impliqués dans des actes moteurs, au cours desquels s'enchaînent des phases d'étirement et de raccourcissement (cycles étirement -détente). Durant de tels cycles, le muscle contracté subit d'abord un étirement (on parle d'étirement ou de préétirement), cette phase est encore appelée phase de contraction ou de travail excentrique, ou de travail "négatif". Celle-ci est suivie par une phase de raccourcissement (ou relâchement, ou détente), il s'agit de la phase de contraction ou de travail concentrique, ou de travail "positif".

De façon à aborder le problème du fonctionnement des muscles in situ, les techniques utilisées sur le muscle isolé sont transposées sur le muscle humain in situ (Biceps brachii) ; l'exposé des techniques et les résultats obtenus quant à l'évolution des propriétés élastiques musculaires après étirement sont présentés dans le troisième chapitre.

Enfin le problème de l'amélioration du processus de stockage - restitution d'énergie potentielle est envisagé dans le quatrième chapitre. Ceci est réalisé à l'aide d'une technique basée sur l'étude des réactions au sol et des activités électromyographiques des muscles de la jambe, pendant des sautilllements à différentes cadences.

C'est donc à partir de trois préparations différentes que nous abordons les effets de l'étirement sur les caractéristiques élastiques du muscle et les conséquences de cet étirement sur le problème du stockage - restitution d'énergie potentielle élastique.

CHAPITRE I

STRUCTURE, MODELES ET ELASTICITE MUSCULAIRES

# C H A P I T R E I

## STRUCTURE, MODELES ET ELASTICITE MUSCULAIRES

=====

	<i>Pages</i>
I. STRUCTURE DU MUSCLE SQUELETTIQUE	6
1. LE TISSU CONJONCTIF ET LES FIBRES MUSCULAIRES	
2. LES MYOFIBRILLES	
II. LA CONTRACTION MUSCULAIRE	7
III. LES MODELES MUSCULAIRES	8
1. APPROCHE CLASSIQUE DE LA MECANIQUE MUSCULAIRE	8
2. APPROCHE CONTEMPORAINE DE LA MECANIQUE MUSCULAIRE	10
3. MODELE RETENU	12
IV. DETERMINATION DES CARACTERISTIQUES ELASTIQUES	13
1. DETERMINATION DES CARACTERISTIQUES DE LA COMPOSANTE ELASTIQUE SERIE SUR DES PREPARATIONS ISOLEES	14
1.1. Méthodes	
1.1.1. Mesures sur la fibre isolée	
1.1.2. Mesures sur le muscle isolé	
1.2. Analyse des résultats	
1.2.1. Résultats sur la fibre isolée	
1.2.2. Résultats sur le muscle isolé	
2. DETERMINATION DES CARACTERISTIQUES DE LA COMPOSANTE ELASTIQUE SERIE SUR LE MUSCLE HUMAIN	18
3. CONCLUSION	19

Ce premier chapitre vise à situer le problème de l'élasticité musculaire et à rassembler les différents éléments nécessaires à l'ensemble des discussions présentes dans ce mémoire. La connaissance de la constitution des myofibrilles et l'étude de l'évolution des différents modèles musculaires amènent à retenir un modèle, calqué sur celui de HILL (1938). Celui-ci est formé de différents éléments et l'étude porte sur l'un de ces éléments, la composante élastique série : nous allons voir successivement à quoi correspond la composante élastique série, sa localisation et les méthodes utilisées pour déterminer ses caractéristiques, sur le muscle isolé et sur le muscle humain in situ.

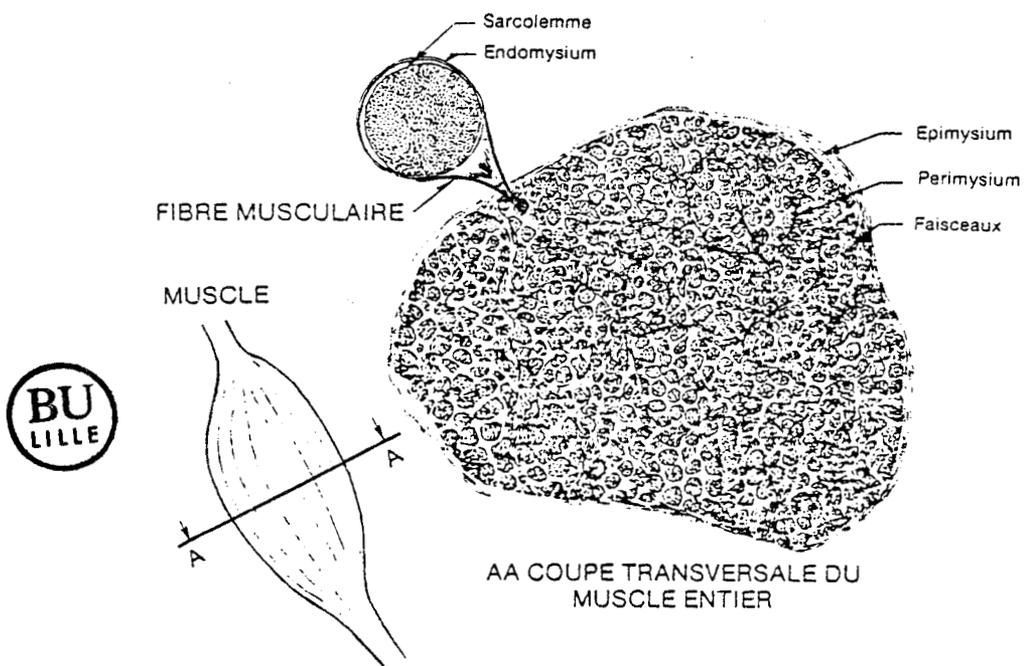


Figure 1 : Organisation du muscle strié squelettique  
 (dans FOX et MATTHEWS, 1984)

## I. STRUCTURE DU MUSCLE SQUELETTIQUE

### 1. LE TISSU CONJONCTIF ET LES FIBRES MUSCULAIRES

Le muscle squelettique est composé de plusieurs centaines ou plusieurs milliers de cellules ou fibres contractiles individuelles, maintenues ensemble par du tissu conjonctif (Figure 1).

Le tissu conjonctif qui enveloppe chaque fibre musculaire est l'endomysium ; celui-ci est en contact avec la membrane plasmique des fibres ou sarcolemme. Les réseaux de tissu conjonctif intramusculaire s'unissent à chaque extrémité du muscle et forment le tissu conjonctif dense des tendons : ceux-ci sont solidement fixés à la couche externe des os, le périoste, et servent de lien entre les muscles squelettiques et les os. Les fibres musculaires n'entrent pas en contact direct avec le squelette et la force produite par la contraction musculaire est donc transmise par les attaches tendineuses.

### 2. LES MYOFIBRILLES

Chaque fibre musculaire apparaît striée de façon régulière en raison de la structure particulière des myofibrilles qu'elle contient (Figure 2).

L'alternance de bandes sombres (bandes A) et de bandes claires (bandes I) observée en microscopie optique est due à l'arrangement original des filaments protéiques (HUXLEY H.E. et HANSON, 1954 ; HUXLEY A.F. et NIEDERGERKE, 1954). Les bandes A sont formées par des filaments épais ou filaments primaires, constitués de molécules de myosine ; entre ces filaments

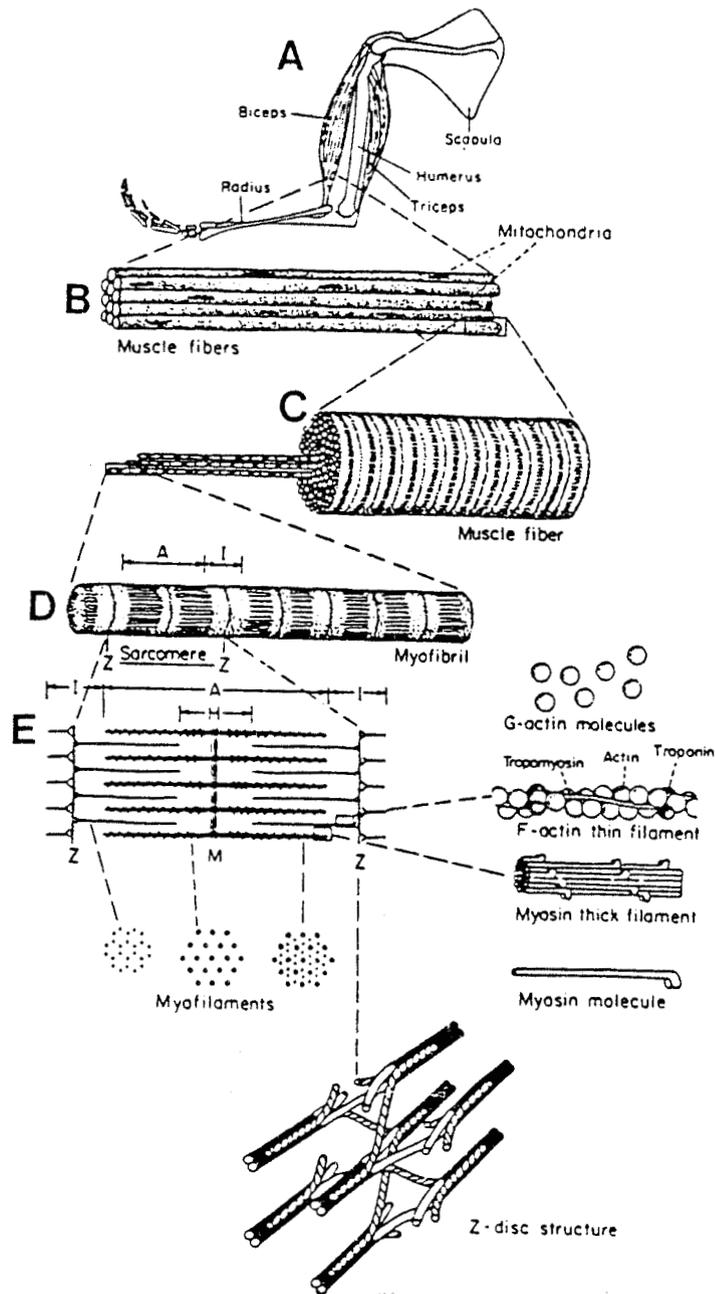


Figure 2 : Structure du muscle

Chaque muscle (A) est composé de nombreuses cellules musculaires, ou fibres (B), regroupées en faisceaux. Chaque fibre (C) apparaît striée de façon régulière, du fait de la structure particulière des myofibrilles qu'elle contient (D). La portion de la myofibrille comprise entre deux lignes Z est le sarcomère (E) dont la structure est due à l'arrangement des filaments d'actine et de myosine.  
 (Dans Mc MAHON, 1984).

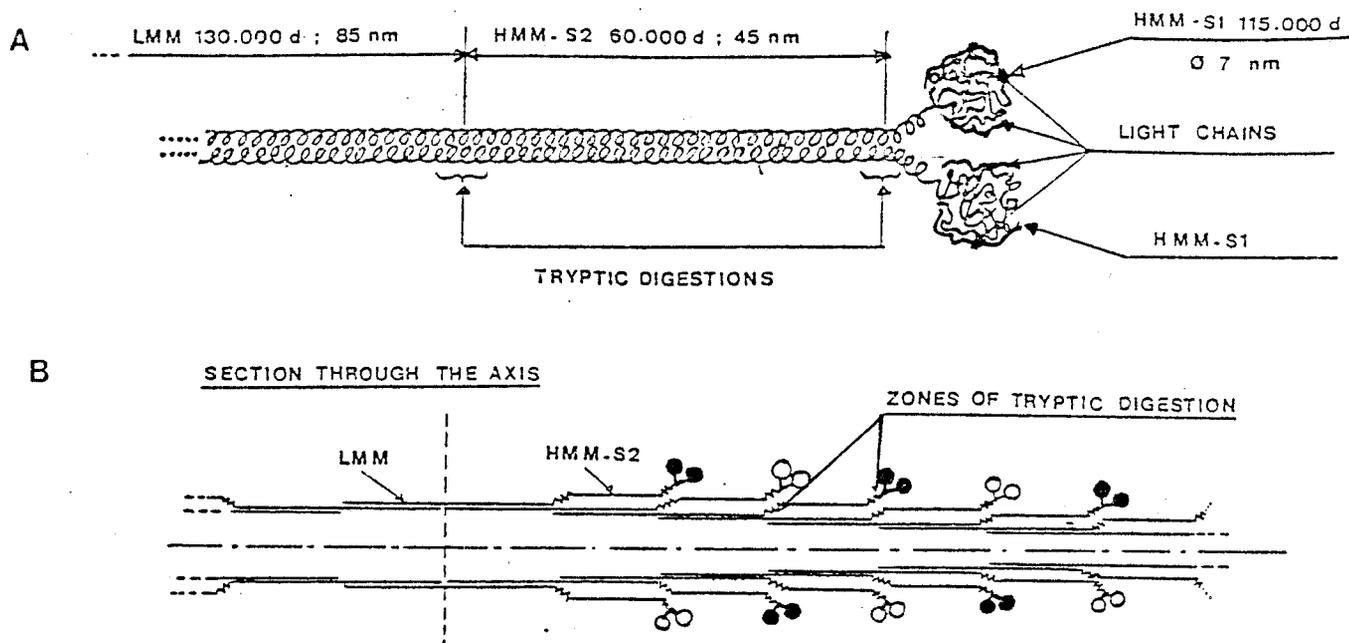


Figure 3 : Structure de la myosine et des filaments épais.  
(MOREL et PJNSET - HARSTROM, 1975)

A - La molécule de myosine est formée de deux longues chaînes polypeptidiques, qui peuvent être dissociées en trois parties : LMM = méromyosine légère ; HMM = méromyosine lourde, subdivisée en deux fragments S1 et S2.

B - Arrangement des molécules de myosine en filaments épais.

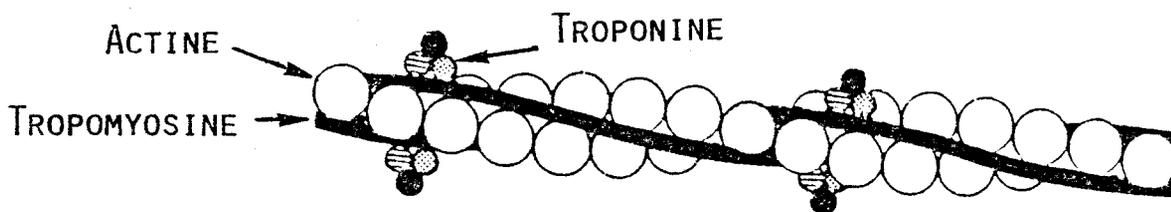
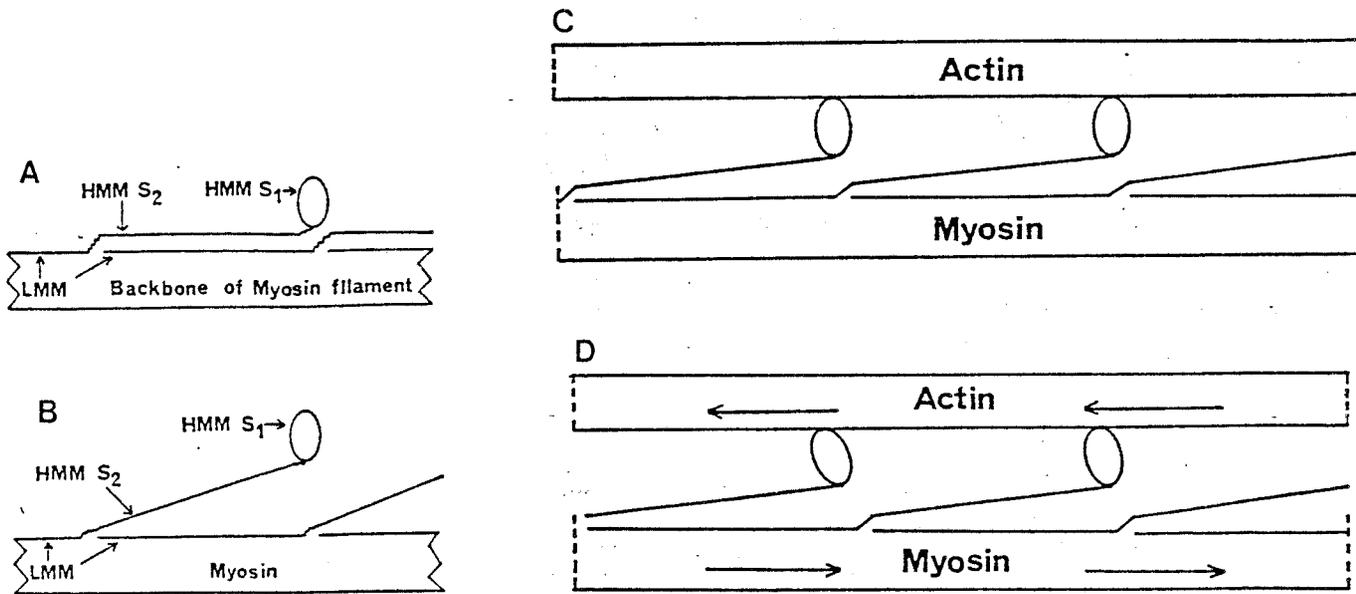


Figure 4 : Structure d'un filament secondaire ou filament fin  
(d'après ADELSTEIN et KLEE, 1980)

Un filament fin est constitué de molécules globuleuses d'actine, disposées en longues chaînes, enroulées en double hélice, dans la gorge de laquelle se trouvent les molécules de tropomyosine. A intervalles réguliers se trouvent les molécules de troponine formées de trois sous-unités.



BU  
LILLE

Figure 5 : Modèle de ponts de HUXLEY, H.E. (1969)

La méromyosine légère de chaque molécule de myosine (LMM) forme l'épine dorsale des filaments épais (A). Les parties lourdes (HMM-S1 et HMM-S2) peuvent osciller (B) et s'attacher à l'actine (C). La rotation des têtes de la molécule de myosine (HMM-S1) provoque le glissement élémentaire des filaments (D).

primaires, se trouvent des filaments fins ou secondaires formés principalement de molécules d'actine et de molécules de tropomyosine et troponine. La structure des molécules et l'arrangement des filaments sont illustrés par les figures 3 et 4. Chaque myofibrille est divisée en unités fonctionnelles ou "sarcomères", comprises entre deux stries Z. Par sarcomère, deux demi-bandes claires (ou demi-bande I) sont situées de part et d'autre de la bande A.

## II. LA CONTRACTION MUSCULAIRE

D'après la théorie des filaments glissants (HUXLEY A.F., 1957), les filaments protéiques glissent les uns par rapport aux autres et le muscle développe une certaine force. Ce développement de force résulte d'un ensemble de processus : phénomènes électriques au niveau de la membrane ; couplage électro-calciqque ; couplage calcium-contraction.

Pendant la contraction, le glissement des filaments est provoqué par la formation et la destruction cyclique des "ponts" formés entre les molécules de myosine et les molécules d'actine (figures 5 et 7).

Chaque cycle comporte les étapes suivantes :

- attachement des têtes de myosine aux molécules d'actine, puis pliure de la molécule de myosine (Figure 5, B et C) et intervention des ions  $Ca^{++}$ , qui se fixent sur la troponine et autorisent la formation des liaisons acto-myosine (figure 6).
- basculement des têtes de myosine entraînant le glissement des filaments

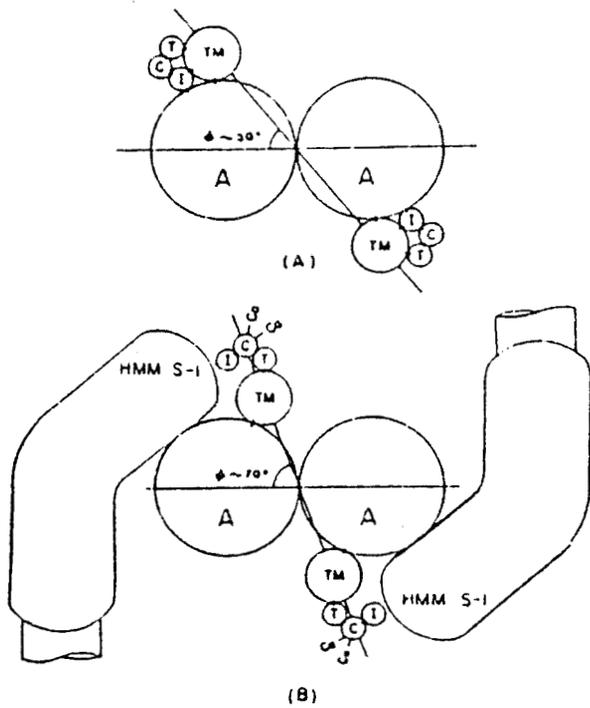


Figure 6 :

Vue schématique transversal des relations spatiales entre l'actine (A) polymérisée en double chaîne, la tropomyosine (TM) et les trois sous-unités de troponine (T, C, I).

En A, en absence de calcium

En B, en présence de calcium

(d'après POTTER et GERLEGY, 1974).

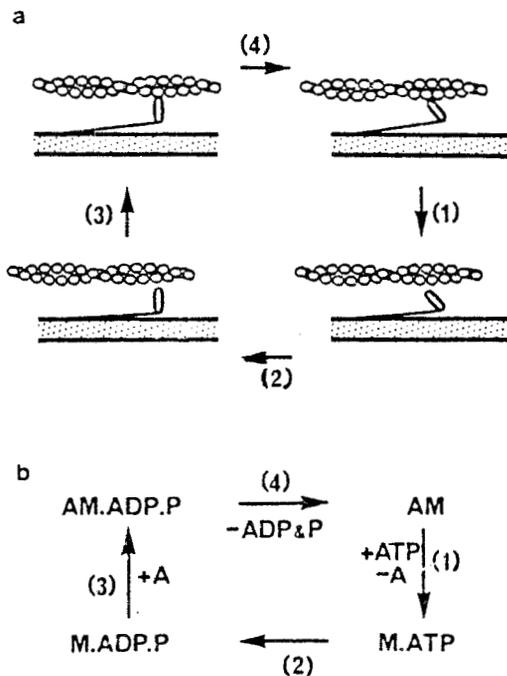


Figure 7 :

Cycle des ponts acto-myosine (a) couplé avec l'hydrolyse de l'ATP (b) (Dans SQUIRE, 1981, d'après OFFER, 1974).

secondaires entre les filaments primaires (Figure 5, D).

- détachement de la myosine et formation d'un nouveau cycle.

Le déroulement de ces phénomènes est couplé avec l'hydrolyse des molécules d'ATP (Figure 7, voir également EISENBERG et HILL, 1978, 1985 ; GOLDMAN, 1987 ; GOLDMAN et BRENNER, 1987).

### III. LES MODELES MUSCULAIRES

Avant la notion des filaments glissants, introduite dès 1954 (HUXLEY A.F. et NIEDERGERKE, 1954, HUXLEY H.E. et HANSON, 1954), de nombreuses données concernant les propriétés mécaniques du muscle avaient déjà été présentées, émanant pour une bonne part de HILL et de son école. L'étude de la mécanique musculaire a atteint de nos jours un développement intéressant du fait que l'approche classique du sujet, basée essentiellement sur un modèle conceptuel particulier, a été suivie d'une nouvelle approche prenant en compte la structure musculaire. L'analyse bibliographique qui suit constitue une synthèse de différentes revues de questions (voir par exemple WHITE et THORSON, 1973 ; HUXLEY A.F., 1974 ; SIMMONS et JEWELL, 1974 ; CHAPMAN, 1985).

#### 1. APPROCHE CLASSIQUE DE LA MECANIQUE MUSCULAIRE

Les premiers modèles sont représentés sur la figure 8a, b, c. Suite aux travaux de FENN et MARSH (1935), il devient évident que les modèles ne peuvent se limiter à des représentations purement visco-élastiques. Une étape importante est franchie par HILL (1938) grâce à ses travaux sur les

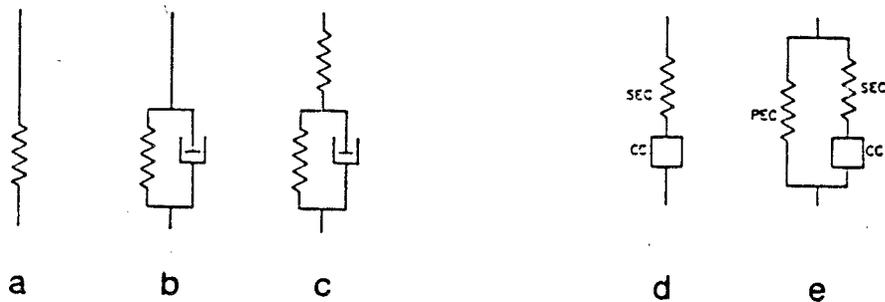


Figure 8 : Différents modèles musculaires

a : WEBER, 1846

b : HILL, 1922

c : LEVIN et WYMAN, 1927

d : HILL, 1938. Modèle à 2 composantes

e : Hill, 1951. Modèle à 3 composantes

CC : Composante contractile ; SEC : Composante élastique série ;  
 PEC : Composante élastique parallèle.

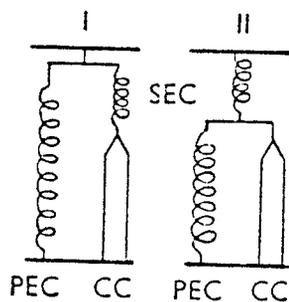


Figure 9 : Représentation schématique du muscle, selon le modèle à trois composantes.

(d'après JEWELL et WILKIE, 1958)

phénomènes mécaniques et thermiques au cours de la contraction. Le muscle est assimilé alors à un modèle à deux composantes (Figure 8d) : une composante contractile, associée à une composante élastique série, non amortie ; cette dernière est un ressort non linéaire dont les propriétés ne sont pas affectées par l'état d'activation du muscle. Quand la composante contractile est à l'état de repos, elle se comporte comme un élément visqueux : elle résiste à l'étirement avec une force faible qui dépend de la vitesse d'étirement, mais elle n'offre pas de résistance permanente à une variation de sa longueur. Quand elle est activée, elle est capable de se raccourcir et/ou de développer une tension si le raccourcissement est rendu impossible. La contraction résulte d'un passage rapide de la composante contractile de l'état de repos à l'état d'activation ("état actif").

Ce modèle à deux composantes simule le comportement du muscle lorsqu'il n'apparaît pas de tension de repos, mais il ne convient plus pour des longueurs élevées puisque la composante contractile au repos n'offre pas de résistance à l'étirement. Afin de rendre compte des propriétés mécaniques des muscles aux longueurs où apparaît une tension de repos, un troisième élément capable de supporter la tension de repos est ajouté au système ; il s'agit de la composante élastique parallèle, correspondant aux enveloppes conjonctives des faisceaux et au sarcolemme (BENDALL, 1969 ; AKAZAWA et al., 1969). Cette composante se prête beaucoup plus à la déformation que la composante élastique série qui ne varie donc pas de longueur lorsque le muscle est étiré passivement (WILKIE, 1950, BUCHTHAL et ROSENFALCK, 1957). Schématiquement, le modèle peut être représenté de deux manières différentes, suivant que l'on considère l'élément élastique en parallèle avec l'élément contractile et l'élément élastique série (modèle proposé par HILL (1951) - Figure 8e ou Figure 9, I) ou en parallèle uniquement avec la structure

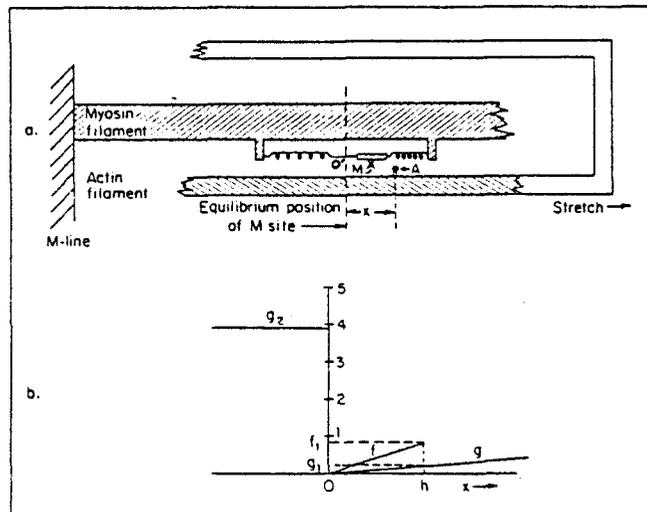


Figure 10 : Modèle de HUXLEY A.F. (1957)

- a : Le filament épais est fixé à la ligne M ; les filaments fins se déplacent vers la droite si le muscle est étiré. L'élément M, connecté par des liaisons élastiques au filament épais, est capable de se lier au site A (un seul est matérialisé) du filament fin.
- b : Evolution des constantes de vitesse d'attachement ( $f$ ) et de détachement ( $g$ ) en fonction de  $x$  (déplacement instantané du site A, à partir de la position d'équilibre O de l'élément M).

contractile (modèle proposé par AUBERT (1956) - Figure 9, II). La composante élastique parallèle n'intervient vraiment qu'après une élongation de 20 à 30 pour 100 de la longueur du muscle in situ (BUCHTHAL et KAISER, 1951 ; AKAZAWA et al., 1969). De ce fait, lorsqu'un muscle travaille à une longueur proche de la longueur in situ, encore appelée longueur de référence, cette composante peut être négligée et on retrouve alors le modèle à deux composantes (Figure 8, d).

Mais cette approche classique comporte quelques imperfections (voir SIMMONS et JEWELL, 1974) et la connaissance de l'ultrastructure du muscle va permettre de modifier ces modèles.

## 2. APPROCHE CONTEMPORAINE DE LA MECANIQUE MUSCULAIRE

Les formulations mathématiques de HUXLEY A.F. (1957) débouchent sur un premier modèle de la contraction isotonique (Figure 10). Le filament épais est fixé dans une position de référence stationnaire par la ligne M. Quand le muscle est étiré, les filaments fins glissent vers la droite. Le pont M est connecté par une liaison élastique au filament épais ; la distance  $x$  mesure le déplacement instantané d'un site actif A sur un filament fin, à partir de la position d'équilibre (0) de la pièce M (c'est-à-dire sa position centrale ou sa position de force nulle). M ne peut pas atteindre une distance supérieure à  $h$  pour réaliser une liaison avec le site A. Un pont M ne peut pas se combiner avec plus d'un site A à la fois. Les équations liant  $n$  (proportion de sites A à la distance  $x$  de 0), les constantes de vitesse ( $f$ , constante d'attachement ;  $g$ , constante de détachement) et  $v$  (vitesse de l'élément glissant A) sont à la base de l'interprétation de la contraction musculaire.

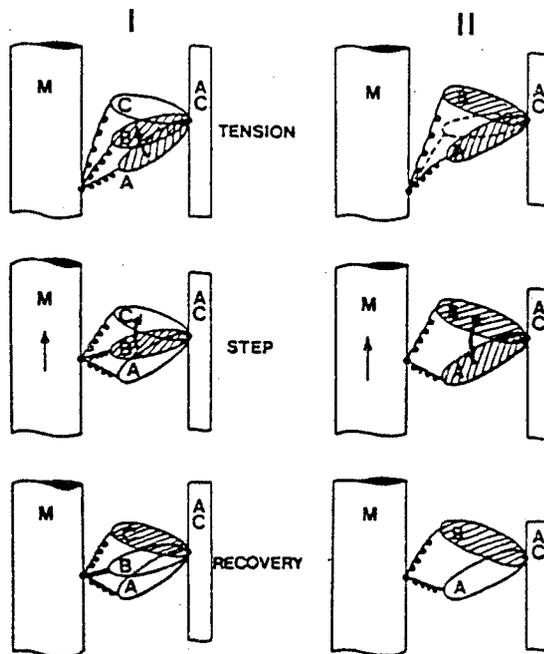


Figure 11 : Illustrations du modèle de ponts de HUXLEY A.F. et SIMMONS (1971) , d'après SQUIRE (1981).

*I - Modèle à trois états successifs*

La figure supérieure représente l'attachement initial du pont dans l'état A et la transition rapide vers l'état B dans lequel une tension est produite. Il s'ensuit un glissement du filament, l'élément élastique se raccourcit et le pont régénère de la tension en oscillant vers C.

*II - Modèle à deux états successifs*

Les deux états A et B produisent une tension, et il y a autant de ponts dans l'une et l'autre des configurations ; la position moyenne est indiquée par la ligne en pointillés. Le glissement tend à changer la distribution et davantage de ponts se trouveront dans l'état B.

(M : filament épais ; AC : filament fin).

Ce premier modèle est modifié par HUXLEY A.F. et SIMMONS (1971), suite à leurs travaux sur les perturbations rapides de longueur appliquées à une fibre au cours du plateau tétanique. Ce modèle suggère que les liaisons entre l'actine et la myosine se répartissent suivant un certain nombre de configurations ayant des niveaux d'énergie potentielle différents (Figure 11, I et II). La distribution des ponts dans les différentes configurations dépend de la tension présente dans l'élément élastique de liaison (localisé ici au niveau de la partie HMM-S<sub>2</sub> de la molécule de myosine, voir Figures 3 et 5) et de l'énergie disponible pour passer d'un état à un autre ; l'énergie nécessaire à un pont, pour se stabiliser dans une position où il exerce une tension plus élevée sur le maillon S<sub>2</sub>, dérive de l'hydrolyse de l'ATP. La Figure 12 résume les résultats de HUXLEY A.F. et SIMMONS (1971) ayant trait au diagramme d'énergie potentielle des différentes configurations des ponts.

Dans le modèle qui vient d'être décrit, l'élasticité instantanée est localisée dans le maillon S<sub>2</sub>. HUXLEY A.F. (1974), FORD et al. (1977) argumentent plutôt sur le fait qu'il existerait une élasticité instantanée "quelque part" au niveau des ponts acto-myosine, en plus de l'élasticité située dans la strie Z. Et HUXLEY A.F. (1974) illustre plusieurs localisations possibles de cette élasticité instantanée (Figure 13). Dans la partie b de la figure, l'élasticité est localisée dans le maillon S<sub>2</sub>, mais les différentes configurations sont dues à des changements structuraux de la tête de la molécule de myosine (HMM-S<sub>1</sub>) plutôt qu'à des modifications au niveau du site d'attachement entre l'actine et la myosine (Figure 13, a) ; dans la partie c, l'élasticité est attribuée aux molécules d'actine.

Cette localisation d'une élasticité au niveau même du générateur de

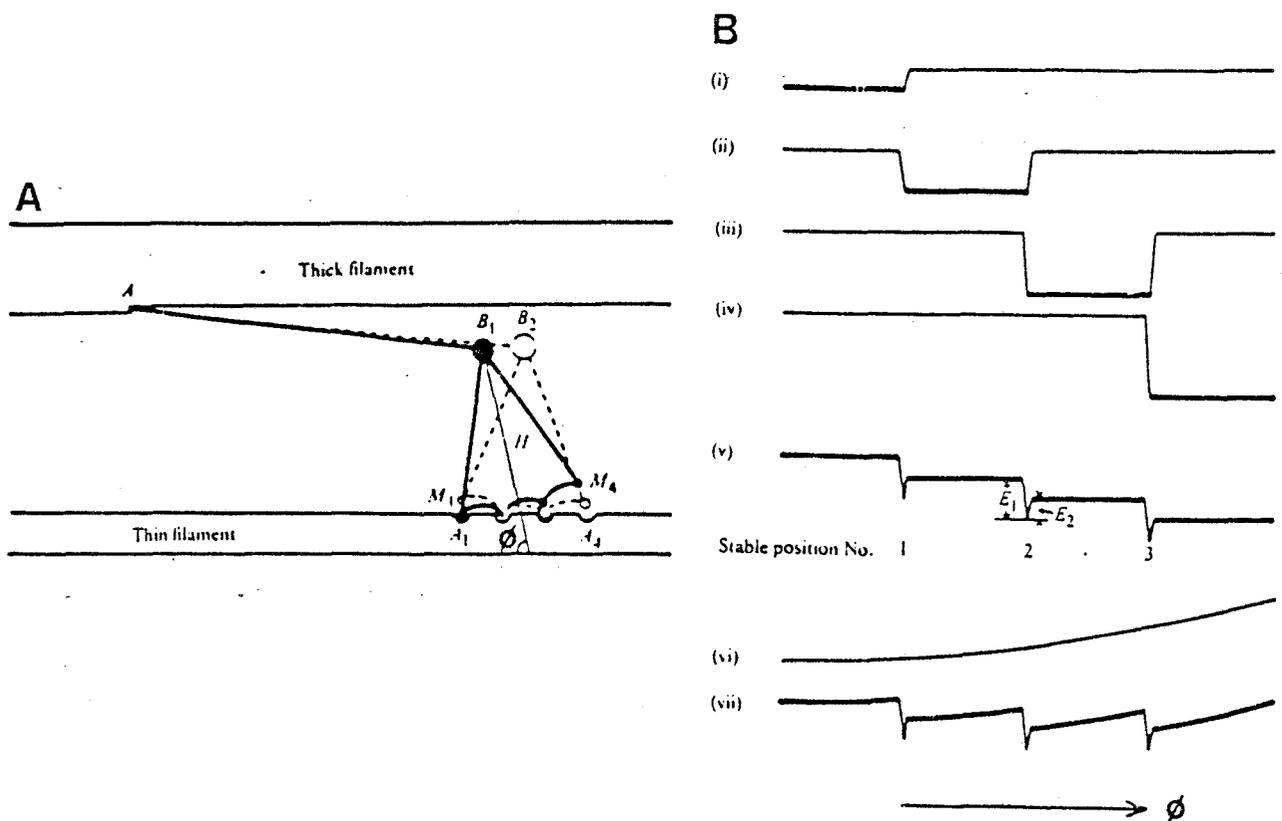


Figure 12 : Diagramme représentant les propriétés présumées des ponts.  
(HUXLEY A.F. & SIMMONS, 1971)

A : La tête de la molécule de myosine est connectée au filament fin par un maillon AB, présentant une élasticité non amortie (voir T1, fig. 19). La ligne en trait plein représente la position de la tête de la molécule où les liaisons  $M_1A_1$  et  $M_2A_2$  sont réalisées ; la ligne en pointillés, celle où ce sont les liaisons  $M_2A_2$  et  $M_3A_3$  qui sont établies. Selon ce diagramme, il y aurait trois positions stables.

B : Diagramme d'énergie potentielle du modèle présenté.

- i-iv : Diagrammes des liaisons individuelles  $M_1A_1$ ,  $M_2A_2$ ,  $M_3A_3$ ,  $M_4A_4$ . La ligne épaisse correspond à la valeur de  $\phi$  dans laquelle les sites A et M correspondants sont attachés.
- v : Somme de i à iv, donnant l'énergie potentielle d'un système composé uniquement d'une tête de myosine et d'un filament fin.
- vi : Energie potentielle du maillon élastique AB.
- vii : Energie potentielle totale du système dans son ensemble.

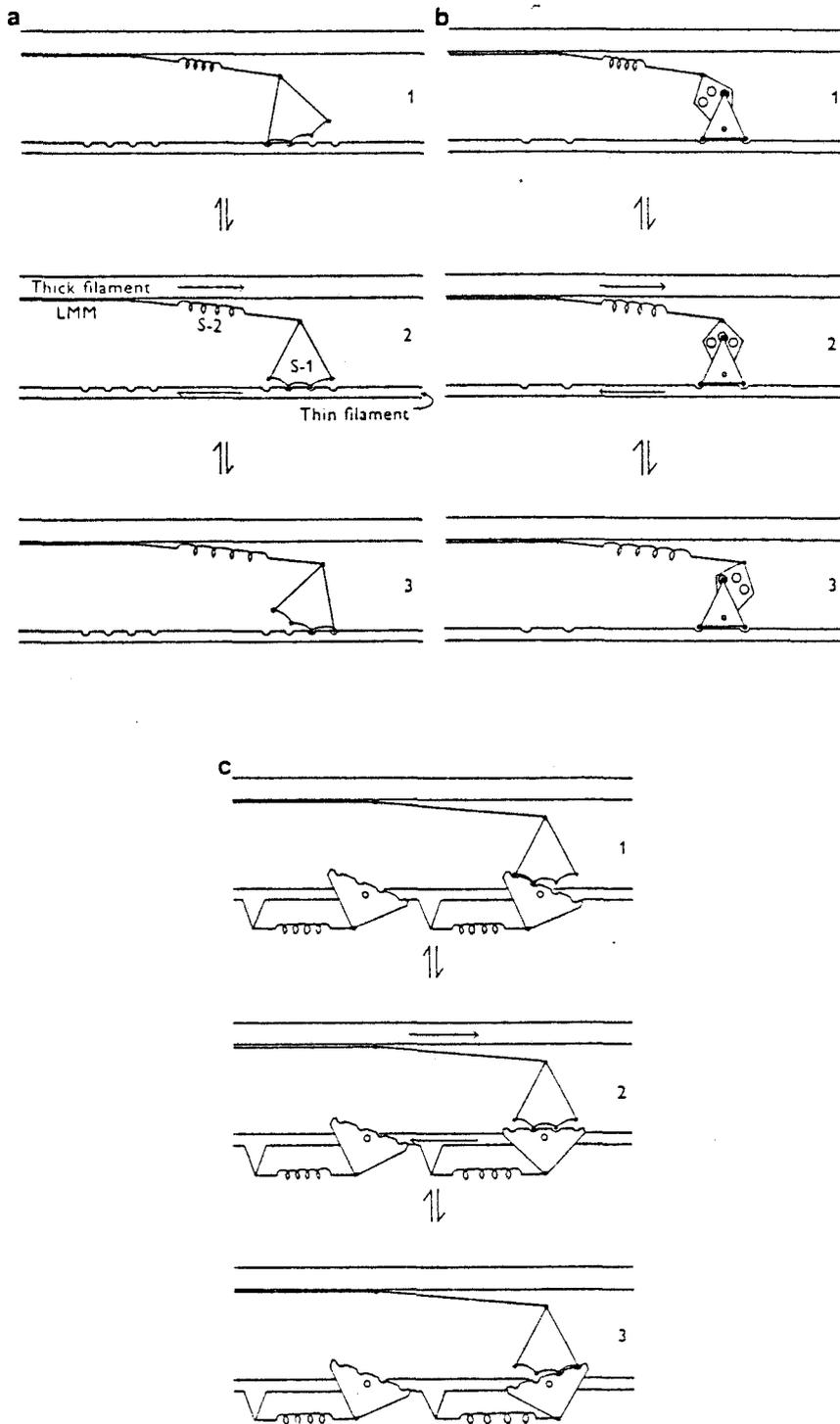


Figure 13 : Représentations schématiques des différentes localisations possibles de l'élasticité située au niveau des ponts actomyosine (HUXLEY A.F., 1974)

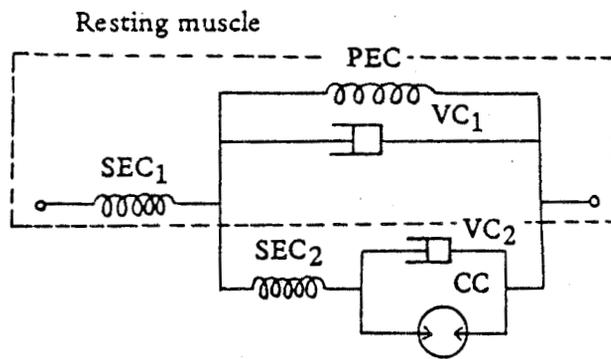


Figure 14 : Modèle d'AKAZAWA et al. (1969)

- SEC : éléments élastiques série
- PEC : élément élastique parallèle
- VC : éléments visqueux
- CC : élément contractile

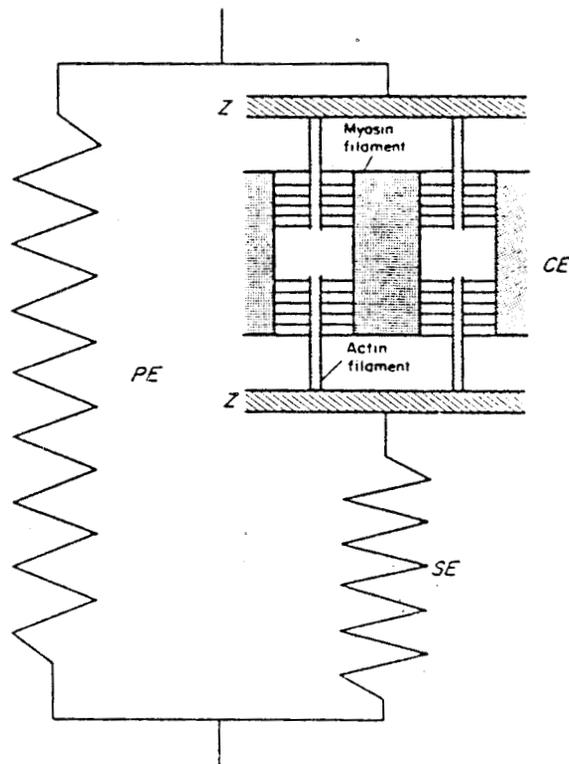


Figure 15 : Modèle de Wong (1971)

force est également mise en évidence par RUEGG (1971), RACK et WESTBURY (1974), BRESSLER et CLINCH (1975), FLITNEY et HIRST (1978).

### 3. MODELE RETENU

De l'approche classique à l'approche contemporaine de la mécanique musculaire, l'évolution s'est faite depuis des modèles qui n'avaient pas de relations avec la structure du muscle jusqu'à des modèles qui tiennent compte des propriétés mécaniques et de l'ultrastructure du muscle. Compte tenu de ce qui précède, l'idéal est de réaliser la synthèse des deux approches : dans le modèle retenu par les auteurs qui travaillent sur la fibre ou le muscle isolés (BAHLER, 1968 ; AKAZAWA et al., 1969 (Figure 14) ; WONG, 1971 (Figure 15), 1972 ; GOUBEL, 1978 ; CROWE et al., 1980) ou sur le muscle humain in situ (PERTUZON, 1972, GOUBEL, 1974 ; HOF et VAN DEN BERG, 1981 ; BOSCO, 1982 ; BAILDON et CHAPMAN, 1983 ; HOF et al., 1983 ; AVIS et al., 1986), le muscle est assimilé à :

**- une composante purement contractile.**

Il s'agit d'un générateur de force, de par la formation des ponts acto-myosine présentant également des propriétés visqueuses.

**- une composante élastique, en série avec la composante contractile.**

Cette élasticité est située au niveau :

- . des tendons : ceux-ci ne représentent que 50 pour 100 de l'élasticité série (JEWELL et WILKIE, 1958).
- . des stries Z (SZENT-GYORGYI, 1953).
- . des ponts acto-myosine (voir le point 2 : approche contemporaine de la mécanique musculaire).

Ainsi une fraction de la composante élastique série, telle qu'elle est définie par HILL se trouve intégrée à la composante contractile. Cette élasticité est considérée comme une élasticité pure, non amortie. Il faut bien noter que l'acceptation d'une telle hypothèse n'implique pas qu'il s'agisse d'une élasticité passive, ni que le coefficient d'élasticité soit constant (GOUBEL, 1974).

- une composante élastique parallèle, qui n'est prise en compte que si le muscle travaille à des longueurs supérieures à celles mesurées in situ.

#### IV. DETERMINATION DES CARACTERISTIQUES ELASTIQUES

Un élément élastique peut être déformé par une force et il retrouve sa forme initiale quand la force n'agit plus. La déformation s'exprime par une variation de longueur ( $\Delta L$ ) et suivant le sens de cette variation, on dit qu'il s'agit d'extension positive ou négative. En reportant sur un graphique les valeurs de tension (ou force) et de longueur, on obtient une courbe tension-extension. La pente de cette courbe indique la raideur instantanée ( $R = df/dl$ ) ou la compliance instantanée ( $C = dl/dF = 1/R$ ), pour une valeur donnée de la force  $F$ . Quand l'élément obéit à la loi de HOOKE, la relation est linéaire, donc la raideur est constante pour toutes les valeurs de la tension.

Si les valeurs de raideur (ou de compliance) doivent être comparées entre différents muscles, ces valeurs sont normalisées. La force peut être exprimée par unité de surface et la longueur en fraction

de la longueur de référence  $L_0$ . D'autres normalisations peuvent également être effectuées comme par exemple la raideur normalisée  $R_n = R(L_0/F_0)$  (ou la compliance normalisée  $C_n = C(F_0/L_0)$  ou la raideur relative  $R_r = \text{raideur à } F/\text{raideur à } F_0$  où  $F_0$  est la force isométrique maximale mesurée à  $L_0$  (la raideur à  $F_0$  est encore appelée raideur classique  $R_{cl}$ )).

L'étude des caractéristiques de la composante élastique série est relativement aisée sur des préparations isolées où il est facile de déterminer les conditions de contractions maximales ou sous-maximales. Le problème devient plus complexe à partir du moment où l'on s'intéresse à un muscle in situ ; c'est la notion de "muscle équivalent" (PERTUZON, 1972 ; BOUISSET, 1973) qui a permis d'aborder l'étude de la compliance d'un muscle en place, et on peut encore parler de compliance de la composante élastique série.

## 1. DETERMINATION DES CARACTERISTISTIQUES DE LA COMPOSANTE ELASTIQUE SERIE SUR DES PREPARATIONS ISOLEES

L'étude porte sur la fibre isolée ou sur le muscle entier. Les expérimentations sur la fibre isolée permettent de travailler sur une préparation comportant un minimum de structures tendineuses et d'étudier plus spécifiquement l'élasticité localisée au niveau des ponts. Le travail sur le muscle isolé présente, quant à lui, l'intérêt de s'adresser à un système plus composite (système musculotendineux) tel qu'il est impliqué dans les mouvements et il est intéressant de connaître les caractéristiques de l'ensemble de ce système.

L'étude des propriétés élastiques, aussi bien sur la fibre que sur le

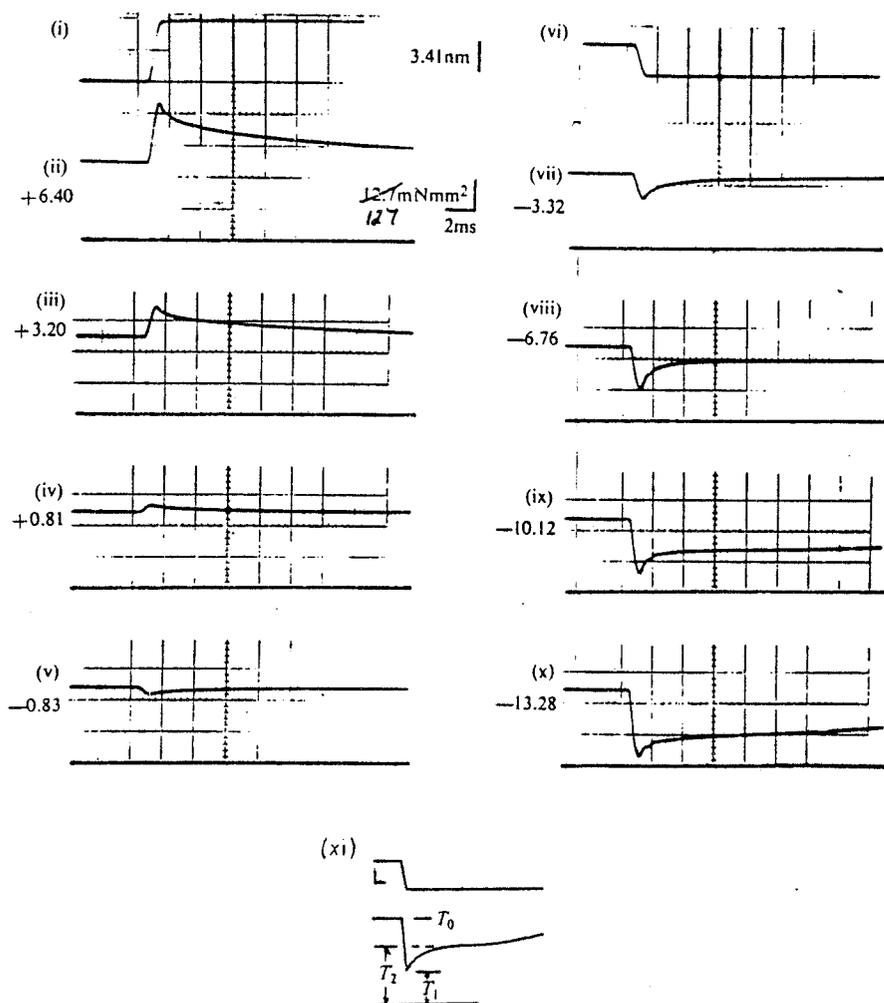


Figure 16 : Enregistrements des variations de tension au cours de perturbations rapides durant le plateau tétanique (HUXLEY A.F. et SIMMONS, 1971) obtenues sur fibre isolée.

- de ii à iv : étirements
- de v à x : relâchements
- i et vi : enregistrement des variations de longueur
- xi : méthode de mesure de  $\bar{T}_1$ , tension extrême atteinte à la fin de la perturbation, et  $\bar{T}_2$ , tension atteint après le redéveloppement de tension.

muscle isolé, est réalisée à l'aide de différentes techniques ; les plus couramment utilisées permettent d'exprimer directement les caractéristiques de la composante élastique série en termes de relations tension-extension. Il existe d'autres méthodes basées sur l'application de perturbations sinusoïdales sur la fibre isolée (JULIAN et SOLLINS, 1974, 1975 ; JULIAN et MORGAN, 1981 ; CECCHI et al., 1982, 1984) ou sur le muscle entier (RACK, 1966 ; RACK et WESTBURY, 1974 ; PARMIGGIANI et STEIN, 1981 ; PARMIGGIANI et al., 1984) ; ou encore des méthodes basées sur les mesures de temps de transmission d'impulsions mécaniques (SCHOENBERG et al., 1974). Les techniques sont donc très nombreuses, mais nous ne détaillerons ici que celles dont nous nous sommes inspirés pour les expérimentations sur le muscle isolé.

## 1.1. Méthodes

### 1.1.1. Mesures sur la fibre isolée

De nombreuses expérimentations ont été effectuées par HUXLEY A.F. et son équipe (GORDON et al., 1966 ; HUXLEY A.F. et SIMMONS, 1970, 1971 ; FORD et al., 1976, 1977, 1981). Les études sont réalisées en appliquant des perturbations très rapides de longueur (leur durée est inférieure à 1 ms) ; les auteurs ont travaillé principalement en raccourcissement, mais également en étirement (Figure 16). D'autres auteurs ont travaillé plus particulièrement sur les étirements (SUGI, 1972 ; BRESSLER et DUSIK, 1984 ; COLOMO et al., 1986) ou lors d'augmentations de charge imposées aux fibres (TSUCHIYA et al., 1979 ; SUGI et TSUCHIYA, 1981, Figure 17).

Au cours des relâchements, la nature biphasique de la réponse est

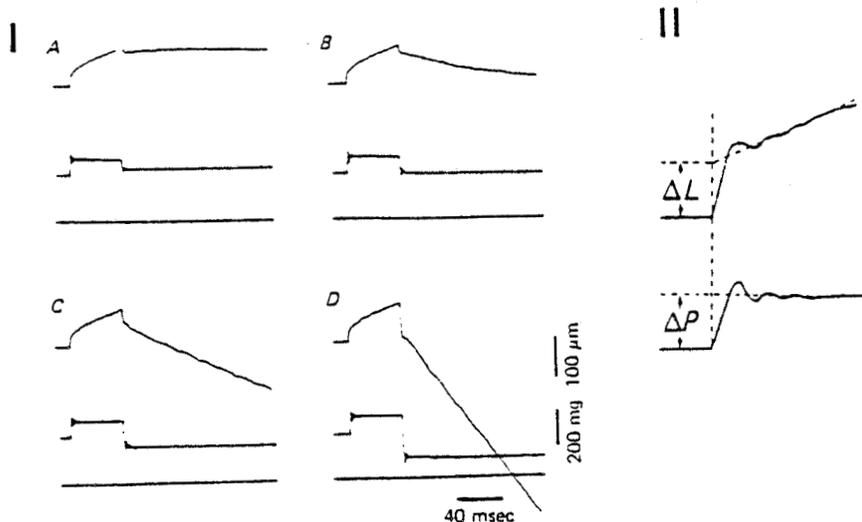


Figure 17 :

- I - Enregistrements des variations de longueur lors d'une augmentation de charge de  $P_0$  (tension tétanique maximale) à  $1.4 P_0$  suivie par une réduction de charge variable.
- II - Détail de l'enregistrement. La valeur  $\Delta L$  est mesurée en traçant la tangente à la deuxième phase du tracé et en la prolongeant jusqu'à l'axe indiquant le début de l'augmentation de charge ( $\Delta P$ ).
- (SUGI et TSUCHIYA, 1981)

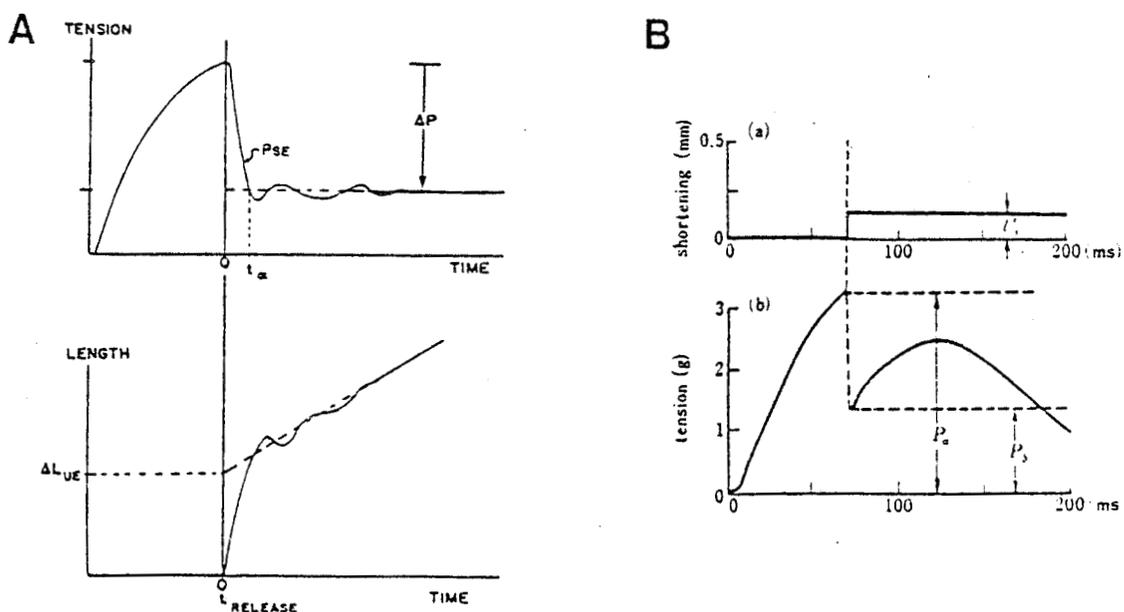


Figure 18 : Techniques de mesure de la "détente élastique".

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

(d'après BÄHLER, 1967).

B - Méthode de "controlled-release" - Raccourcissement du muscle d'une certaine valeur ( $L's$ ). La compliance s'exprime par le rapport  $L's / P_a - P_b$ .

(d'après AKAZAWA et al., 1969).

bien mise en évidence par HUXLEY A.F. et SIMMONS (1971 - Figure 16, xi). La réponse rapide ( $T_0$  à  $T_1$ ) met en évidence la présence d'un élément élastique très peu amorti, en série avec l'élément contractile. La phase initiale (de  $T_0$  à  $T_1$ ) est due au relâchement de la composante élastique série ; la deuxième phase correspond au redéveloppement de tension à la nouvelle longueur.

### 1.1.2. Mesures sur le muscle isolé

Les perturbations d'une durée maximale de 4 ms, sont appliquées au muscle durant le plateau tétanique.

- Le relâchement du muscle peut être obtenu :

- . par réduction de la charge imposée au muscle : cette méthode est appelée méthode du "quick-release" et est utilisée notamment par WILKIE (1956), JEWELL et WILKIE (1958), BAHLER (1967, Figure 18-A)
- . par raccourcissement : il s'agit de la méthode du "controlled-release" utilisée par AKAZAWA et al. (1969, Figure 18-B), BLANGE et al. (1972), GOUBEL (1978), STIENEN et al. (1978), STIENEN et BLANGE (1980, 1981).

- L'étirement est également étudié sur le muscle entier (FLITNEY et HIRST, 1978 ; STIENEN et BLANGE, 1981 ; BARDEN et MASON, 1982 ; SCHOENBERG, 1985 ; LENSEL et GOUBEL, 1987 a et b, 1988).

### 1.2. Analyse des résultats

Les résultats sont exprimés sous forme de courbes tension-extension

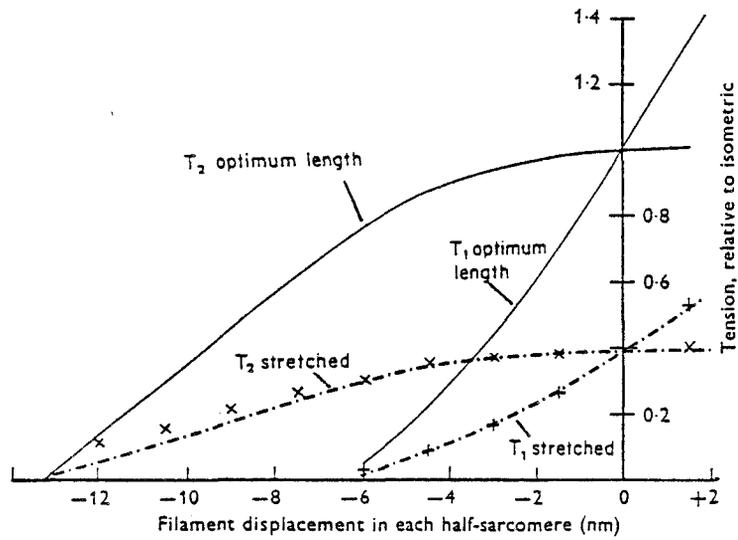


Figure 19 : Relations entre les variations de longueur et la tension musculaire.  
(HUXLEY A.F. et SIMMONS, 1971 et HUXLEY A.F., 1974).

Ligne continue : longueur des sarcomères : 2.2 μm

Pointillés : longueur des sarcomères : 3.2 μm



(Figures 19 et 20) ou de diagrammes tension-longueur en dynamique (CAVAGNA et al., 1968 ; CAVAGNA et CITTERIO, 1974). La plupart des mesures sont réalisées en détente, c'est-à-dire dans le domaine des extensions négatives. De ce fait, les courbes sont souvent représentées dans le deuxième quadrant.

### 1.2.1. Résultats sur la fibre isolée

Les relations caractéristiques de l'élasticité série s'expriment en termes de " $T_1$  - curves" (HUXLEY A.F. et SIMMONS, 1971 ; voir figure 19).

Les courbes  $T_1$  expriment le niveau de tension atteint à la fin de chaque perturbation. La pente des courbes  $T_1$  mesure la raideur instantanée de la fibre. Il apparaît que la raideur de la fibre est constante jusqu'à environ  $0.4 F_0$  ; en deçà, la raideur diminue faiblement puisque la courbe s'incurve. La différence de pente observée ( $T_1$ , ligne continue et  $T_1$ , ligne en pointillés) implique que la majeure partie de l'élasticité localisée au niveau des filaments se situe aussi bien au niveau des ponts que dans des éléments élastiques série externes aux ponts, comme les lignes Z par exemple. Les ponts semblent donc présenter une élasticité en série avec une composante active capable de maintenir une tension.

### 1.2.2. Résultats sur le muscle isolé

Les relations obtenues (voir par exemple, Figure 20) présentent, comme dans le cas de la fibre, une partie linéaire indiquant une raideur constante et une partie incurvée indiquant une diminution de la raideur. Il apparaît d'après la Figure 20 qu'il existe une grande variation des coefficients de raideur suivant les muscles considérés (voir également CLOSE, 1972, ta-

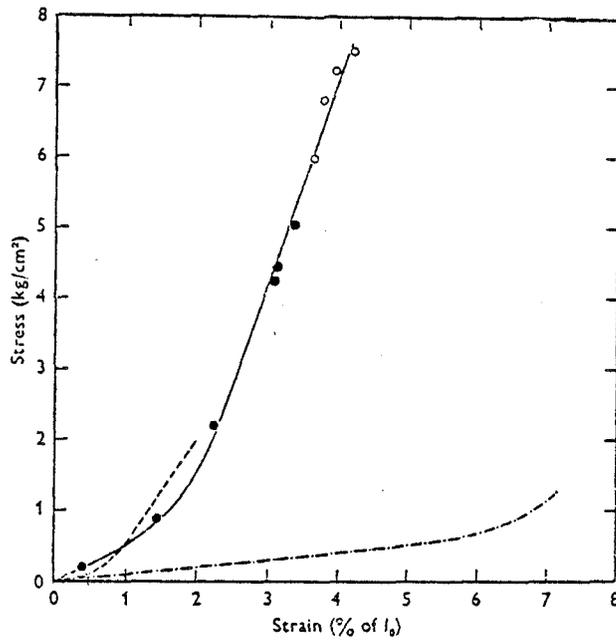


Figure 20 : Courbes "tension-extension" de la composante élastique série pour différents muscles.

- : gastrocnémien de grenouille (JEWELL et WILKIE, 1958).  
● : mesures réalisées en deçà de  $F_0$  ; ○ : mesures réalisées au-delà de  $F_0$
- : sartorius de grenouille (JEWELL et WILKIE, 1958).
- : gracilis anticus de rat (BAHLER, 1967).

La tension est exprimée en kg par  $cm^2$  de section de muscle et l'extension en p. 100 de la longueur de référence,  $l_0$ .

(d'après CAVAGNA, 1970).

bleau 3).

## 2. DETERMINATION DES CARACTERISTIQUES DE LA COMPOSANTE ELASTIQUE SERIE SUR LE MUSCLE HUMAIN

Différentes méthodes peuvent être employées pour aborder l'étude des caractéristiques élastiques d'un muscle humain in situ (voir par exemple AGARWAL et GOTTLIEB, 1977 a et b ; ZAHALAK et HEYMAN, 1979 ; VINCKEN et al., 1983 ; MA et ZAHALAK, 1985). Nous nous limiterons ici à décrire les techniques qui consistent en des transpositions de celles utilisées sur le muscle isolé. Puisque l'étude porte sur un muscle en place, il est nécessaire de définir des hypothèses simplificatrices qui permettent de passer de l'ensemble des muscles actifs au cours d'un mouvement à un muscle représentatif de cet ensemble. Pour ce faire, le mouvement choisi doit être aussi simple que possible. Il doit répondre à plusieurs impératifs, dont certains ont été précisés par WILKIE (1950) et repris par PERTUZON (1972), GOUBEL (1974) et CNOCKAERT (1976) : 1-le mouvement doit mobiliser une seule articulation à géométrie simple pour pouvoir être modélisé ; si l'articulation présente plusieurs degrés de liberté, il est nécessaire de les réduire à un seul ; 2-le mouvement doit concerner un nombre restreint de muscles bien délimités anatomiquement ; 3-il ne doit pas perturber la posture du reste du corps et il doit pouvoir être reproduit avec le maximum d'exactitude.

C'est en fonction de ces impératifs que les mouvements de flexion et d'extension de l'avant-bras ont été retenus. Ces mouvements du coude résultent de l'action conjuguée de plusieurs muscles. Mais il n'est pas possible d'évaluer la participation relative de chacun des muscles. Il convient alors de réduire le groupe des fléchisseurs ou le groupe des

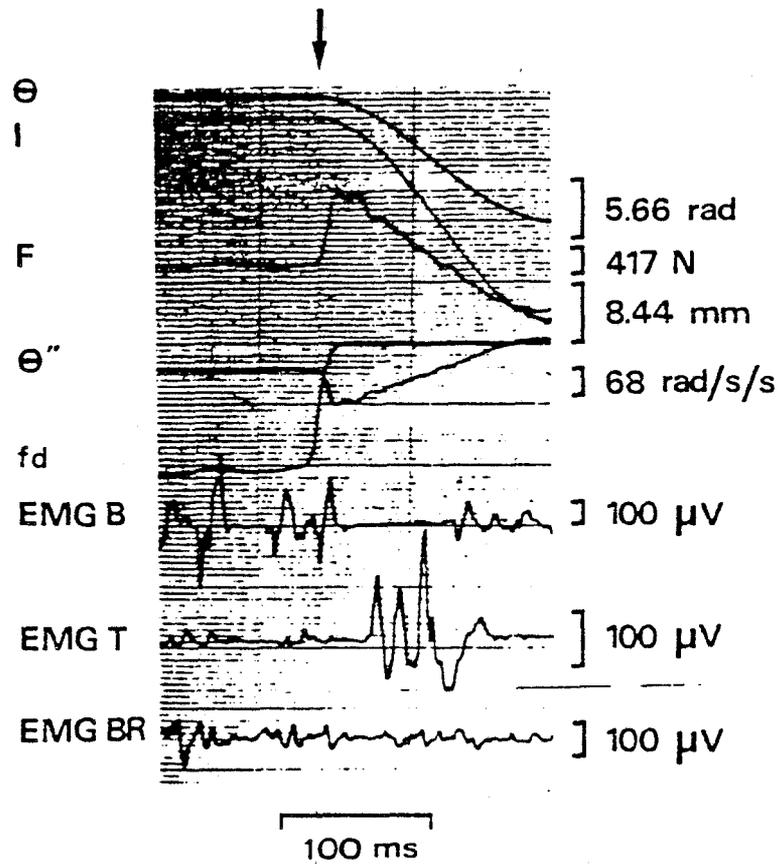


Figure 21 : Enregistrement d'un mouvement de quick-release de flexion.

La flèche indique le déclenchement du mouvement.

de bas en haut :

- déplacement angulaire ( $\theta$ )
- longueur du fléchisseur équivalent ( $l$ )
- force du fléchisseur équivalent ( $F$ )
- accélération angulaire ( $\theta''$ )
- couple isométrique développé par les fléchisseurs ( $fd$ )
- électromyogrammes (EMG) du biceps (B), du triceps (T) et du brachioradialis (BR).

(d'après PERTUZON, 1972).

extenseurs à l'un d'entre eux dont l'action sera considérée comme représentative de l'ensemble, sur la base de données anatomiques et physiologiques. Ce problème a été résolu en définissant un fléchisseur équivalent dont les dimensions correspondent à celles du biceps (PERTUZON, 1972) ; cette simplification n'est toutefois valable que si certaines conditions sont remplies (BOUISSET, 1973). Par extrapolation, le raisonnement a été appliqué au triceps considéré comme extenseur équivalent (CNOCKAERT, 1976).

L'élasticité des muscles équivalents est étudiée par l'établissement des relations entre la compliance instantanée et la force (relations compliance-force) ; les auteurs utilisent pour cela la méthode de "quick-release" (Figure 21). La relation compliance-force du fléchisseur équivalent a été établie par GOUBEL et PERTUZON (1973, Figure 22). On constate que la compliance n'est pas une fonction linéaire de la force ; elle est relativement élevée pour les faibles niveaux de force, et elle décroît rapidement pour tendre vers une valeur constante pour des forces élevées.

### 3. CONCLUSION

Dans l'ensemble du travail qui va suivre, tant sur le muscle isolé que sur le muscle humain in situ, on fait appel à la composante élastique série du modèle préalablement retenu (voir III,3) et on envisage son comportement tant en détente qu'à l'étirement. Dans toutes les études sur les préparations isolées, ce comportement est bien établi en deçà de  $F_0$  (JEWELL et WILKIE, 1958 ; HUXLEY A.F. et SIMMONS, 1971 ; BRESSLER et CLINCH, 1974 ; GOUBEL, 1978) mais il n'en est pas de même pour les études au-delà de  $F_0$ . Les résultats sont contradictoires indiquant soit aucune modification de la

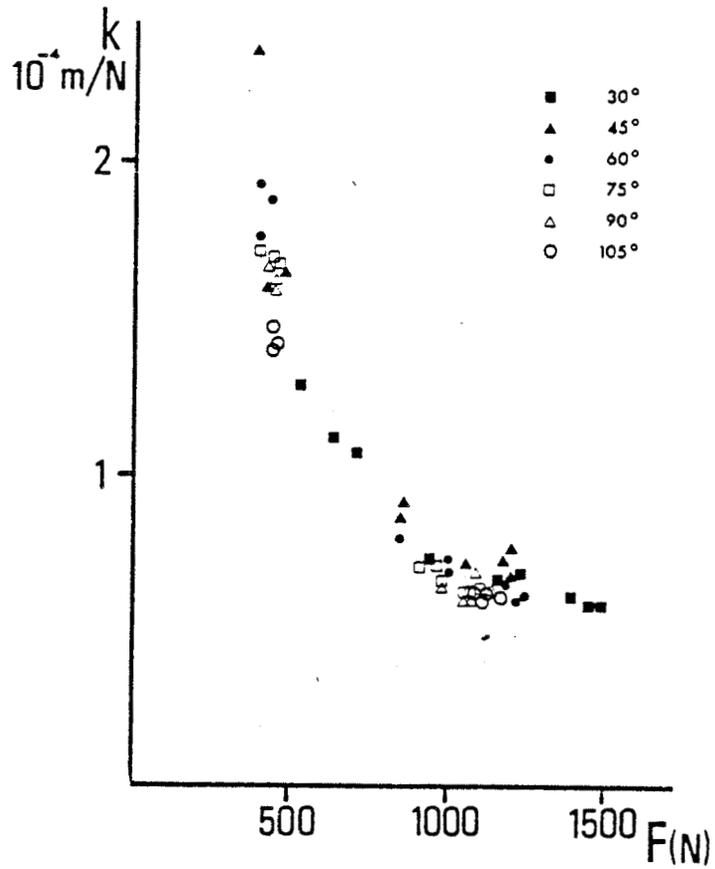


Figure 22 : Relation entre la compliance ( $K$ ) du fléchisseur équivalent et la force ( $F$ ) qu'il développe, mesurée pour différents angles de départ du mouvement de quick-release.

(d'après GOUBEL et PERTUZON, 1973).

raideur (les courbes tracées de part et d'autre de  $F_0$ , Figures 19 et 20, sont dans le prolongement l'une de l'autre) ou une augmentation (voir par exemple BRESSLER et DUSIK, 1984 ; COLOMO et al., 1986). Ce problème est repris dans le cadre du présent travail et fait l'objet du deuxième chapitre.

Le problème du comportement de la composante élastique série, en étirement peut également être étudié sur le muscle humain in situ, à condition bien sûr de faire appel à des hypothèses simplificatrices. Ces hypothèses sont validées lors des études en détente puisqu'il apparaît qu'en réduisant un groupe musculaire à un muscle équivalent, on trouve des propriétés de structures élastiques qui sont compatibles avec celles établies sur un muscle isolé (GOUBEL, 1974).

C H A P I T R E   I I  
ELASTICITE SERIE DU MUSCLE ISOLE

	<i>Pages</i>
I. TECHNIQUES	24
1. PREPARATION MUSCULAIRE	24
1.1. Muscle utilisé	
1.2. Longueur de référence	
1.3. Dissection et montage	
2. DISPOSITIF EXPERIMENTAL	26
2.1. Description du myographe	
2.2. Le capteur de force	
2.3. L'ergomètre	
2.4. Le capteur de déplacement	
2.5. Mesure de la longueur des sarcomères	
3. STIMULATION	30
4. TECHNIQUES D'ENREGISTREMENT ET VISUALISATION	31
II. LES RELATIONS TENSION-EXTENSION DE REFERENCE	33
1. RELATIONS TENSION-EXTENSION, EN DECA DE $F_0$	33
1.1. Méthodes d'établissement des relations	
1.1.1. Muscle à la longueur $L_0$	
1.1.2. Muscle à la longueur $L_{exp}^0$	
1.2. Les relations à $L_0$ et à $L_{exp}$	
1.3. Caractérisation de la préparation en termes de raideur	
2. RELATIONS TENSION-EXTENSION, AU-DELA DE $F_0$	36
2.1. Relations entre la tension développée, l'amplitude et la vitesse d'étirement.	
2.1.1. Méthodes	
2.1.2. Description des enregistrements	
2.1.3. Résultats	
2.1.4. Discussion	
2.2. Comparaison des valeurs de raideur en relâchement et en étirements rapides.	
2.2.1. Méthodes	
2.2.2. Résultats	
2.2.3. Discussion et conclusion	

III. ETUDE DE LA VARIABILITE DES CARACTERISTIQUES ELASTIQUES DU MUSCLE, AU-DELA DE F <sub>0</sub> .	46
1. METHODES	47
2. RESULTATS	47
2.1. Modifications des propriétés élastiques, évaluées par des détentes-test	
2.1.1. Relations avec l'amplitude des préétirements	
2.1.2. Relations avec la vitesse des préétirements	
2.2. Modifications des propriétés élastiques, évaluées par des étirements-test	
2.2.1. Relations avec l'amplitude des préétirements	
2.2.2. Relations avec la vitesse des préétirements	
3. DISCUSSION	51
IV. LES CYCLES ETIREMENT-DETENTE ET L'UTILISATION DE L'ENERGIE POTENTIELLE ELASTIQUE	56
1. LE GAIN D'ENERGIE REALISE LORS D'UN CYCLE ETIREMENT-DETENTE EST-IL TOUJOURS LIE A UNE AUGMENTATION DE LA COMPLIANCE MUSCULAIRE ?	57
1.1. Méthodes	
1.2. Résultats	
1.2.1. Effets des préétirements imposés à vitesse faible	
1.2.1.1. Cycles étirement-détente portés sur un muscle L	
1.2.1.2. Cycles étirement-détente portés sur un muscle à L	
1.2.2. Effets des préétirements <sup>exp</sup> imposés à différentes vitesses	
1.2.2.1. Cycles étirement-détente portés sur un muscle à L	
1.2.2.2. Cycles étirement-détente portés sur un muscle à L <sub>exp</sub>	
1.3. Discussion	
2. CARACTERE TRANSITOIRE DE LA MODIFICATION DE RAIDEUR MUSCULAIRE LIEE A L'ETIREMENT	64
2.1. Méthodes	
2.2. Résultats	
2.2.1. Effets des préétirements imposés à vitesse rapide	
2.2.2. Effets des préétirements imposés à différentes vitesses	
2.3. Discussion	
3. CONCLUSION	68

Le deuxième chapitre de ce travail est consacré à l'étude de l'élasticité série du muscle isolé (muscle Sartorius de grenouille), en contraction maximale. L'étude porte plus particulièrement sur les effets de l'étirement. Quand un muscle isolé et tétanisé est étiré durant une contraction isométrique, la force développée est plus élevée que la force maximale ( $F_0$ ). Cette force met la composante élastique série sous tension (élasticité tendineuse et élasticité localisée au niveau des ponts, voir Figure 13), dans un domaine qui n'est pas bien défini en termes de courbes tension-extension. En effet, si la relation tension-extension est bien établie en deçà de  $F_0$  (BRESSLER et CLINCH, 1974 ; GOUBEL, 1978), il n'en est pas de même au-delà de  $F_0$  : STIENEN et BLANGE (1981), COLOMO et al. (1986) décrivent une augmentation de la raideur alors que pour CAVAGNA (1970) cette raideur n'est pas modifiée (Figure 20). De plus, depuis les travaux de CAVAGNA et CITTERIO (1974), il apparaît qu'un préétirement induit une augmentation de la compliance (ou diminution de raideur) : cette compliance accrue doit permettre pour une chute donnée de force, une restitution d'énergie potentielle plus importante pendant le raccourcissement subséquent ("effet Cavagna").

Les expérimentations sont entreprises ici dans le but d'une part, de déterminer précisément les caractéristiques de la composante élastique série au-delà de  $F_0$  et d'autre part de rechercher les conditions expérimentales nécessaires à la mise en évidence de l'effet Cavagna.

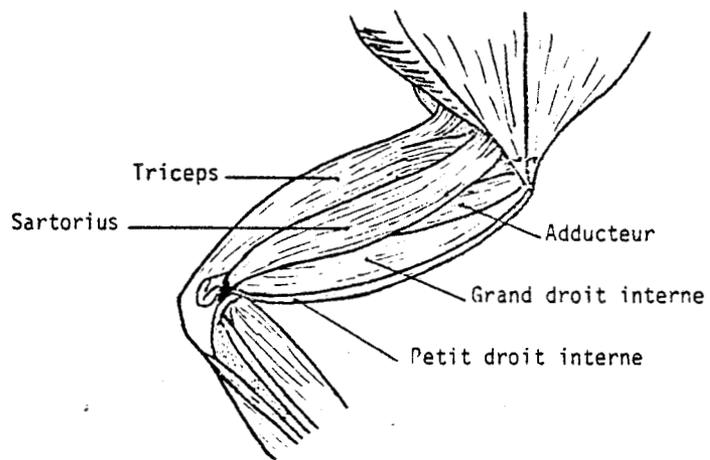


Figure 23 : Musculature de la cuisse de la grenouille (face ventrale).



## I. TECHNIQUES

### 1. PREPARATION MUSCULAIRE

#### 1.1. Muscle utilisé

Les expériences sont réalisées sur le muscle Sartorius de grenouille (*Rana temporaria*). Il s'agit d'un muscle de la patte postérieure (Figure 23), situé sur la face interne de la cuisse et qui s'étend des symphyses iliaques ventrales à l'articulation du genou. Il est constitué d'un faisceau d'environ 620 fibres parallèles qui parcourent toute la longueur du muscle et dont le diamètre varie entre 28 et 128  $\mu\text{m}$  (LUFF et PROSKE, 1976). Ces fibres seraient de deux types (I et II) alors que l'on décrit cinq types distincts chez les amphibiens (SMITH et OVALLE, 1973). D'après ces auteurs, les fibres de type I développent des tensions élevées, ont des temps de contraction brefs et sont fatigables. Les fibres de type II se contractent également rapidement, mais développent des tensions moins élevées et sont résistantes à la fatigue. ZEFIROF et al. (1979), en associant des études électrophysiologiques, morphologiques et biochimiques décrivent, quant à eux, trois types différents: 1) des fibres sombres (le terme sombre se rapporte à la coloration obtenue après mise en évidence de la succino-deshydrogénase) représentant 37 % du nombre total de fibres, de petit diamètre et surtout localisées sur la périphérie du muscle ; 2) des fibres pâles (faible activité succino-deshydrogénase), 48 % du nombre total ; 3) des fibres intermédiaires, 15 % du nombre total. Les fibres pâles et intermédiaires sont de grand diamètre et situées dans la partie interne des muscles. ZEFIROF et al. (1979) signalent qu'il est difficile de faire l'analogie entre les fibres pâles et sombres du muscle Sartorius de grenouille et les fibres lentes et rapides décrites chez

les mammifères, bien que certaines caractéristiques des fibres sombres soient aussi des caractéristiques des fibres lentes des mammifères.

Quelles que soient la répartition et les propriétés des fibres du muscle Sartorius de grenouille, celui-ci sera toujours, dans le cadre de ce travail, stimulé maximalement, c'est-à-dire que l'on aura toujours un recrutement total de l'ensemble des fibres du muscle. De plus, les stimulations sont espacées pour éviter la fatigue au niveau de certaines fibres.

D'après la figure 23, il apparaît nettement que le muscle Sartorius présente un tendon tibial bien individualisé, un tendon coxal plus étalé et il existe également des fibres tendineuses internes connectées aux fibres musculaires (BARDEN et MASON, 1982). La longueur de ces fibres tendineuses internes se situe, d'après BARDEN et MASON, aux environs de  $0.12 L_0$  ( $L_0$  étant la longueur de référence mesurée in situ, voir point 1.2). La présence de ces différents types de structures tendineuses signifie que lorsque les structures élastiques série sont étirées, soit au cours de la montée tétanique, soit au cours d'étirements imposés tout au long du plateau tétanique, il y aura toujours une sollicitation de la composante élastique série d'origine "passive" c'est-à-dire d'origine tendineuse.

### 1.2. Longueur de référence

La longueur de référence du muscle,  $L_0$ , est mesurée in situ, entre les tendons, les cuisses étant en flexion et en abduction, dans le prolongement l'une de l'autre. Cette longueur est toujours supérieure de 5 à 8 pour cent de celle mesurée sur le muscle isolé. Ceci est en accord avec

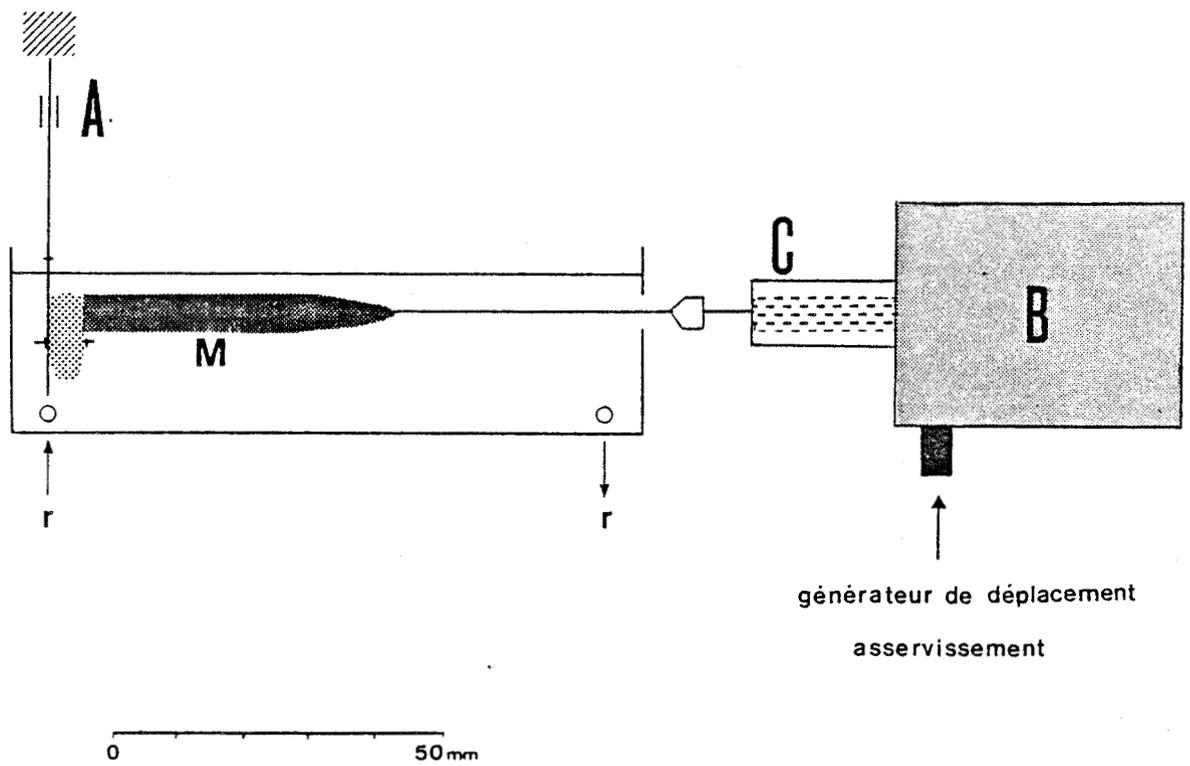


Figure 24 : Schéma du myographe  
(Explications dans le texte).



l'observation de HAINAUT (1971) qui décrit toujours un raccourcissement lors de la section du tendon d'insertion d'un muscle.

### 1.3. Dissection et montage

La longueur de référence étant déterminée, le Sartorius est disséqué. Avant de sectionner le tendon tibial, on fixe sur celui-ci un fil d'acier, à l'aide de deux ligatures (ce fil d'acier permettra de réaliser la connexion avec l'ergomètre). Les ligatures sont posées à la limite du muscle et du tendon, ceci afin de minimiser la participation du tendon libre lors des mesures ultérieures. Le Sartorius est disséqué en le laissant inséré sur l'articulation pelvienne. La dissection se fait à la température ambiante. Le muscle est monté dans une cuve où circule une solution physiologique de Ringer oxygéné à 0°C. La composition de cette solution est la suivante : NaCl, 115 mM/l ; KCl, 2 mM/l ; CaCl<sub>2</sub>, 1.8 mM/l; le pH est ajusté à 7.2 par un tampon de NaHCO<sub>3</sub>. Une heure d'attente est nécessaire avant de commencer les mesures, afin d'atteindre l'équilibre thermique et obtenir la récupération du choc opératoire.

## 2. DISPOSITIF EXPERIMENTAL

### 2.1. Description du myographe (Figure 24)

Le myographe se compose :

- d'un bâti sur lequel repose une cuve dans laquelle est monté le muscle (M), en position horizontale ;
- d'un capteur de force (A) auquel est reliée l'articulation pelvienne du muscle ;

- d'un ergomètre (B) et d'un capteur de déplacement (C). Le tendon tibial est connecté à cet ensemble à l'aide du fil d'acier tressé.

La disposition des capteurs permet de mesurer la variation de force à une extrémité du muscle et les variations de longueur sur l'autre extrémité. Il s'agit d'une disposition adoptée par un grand nombre d'auteurs -voir par exemple HALPERN et ALPERT (1971), BLANGE et al. (1972) MASHIMA et al. (1972), SCHOENBERG et al. (1974)- qui permet au capteur de force de rester immobile et de ne pas enregistrer d'artéfacts provenant des perturbations imposées au muscle. Le muscle étant en position horizontale, on veillera à ce qu'il existe une légère tension de repos, afin que le muscle et les fils de connexion soient toujours légèrement tendus. Dans ces conditions, la longueur du muscle se situe aux alentours de la longueur de repos.

Les différents éléments constituant le myographe peuvent coulisser sur des supports réglables en hauteur, afin d'adapter le montage aux dimensions de la préparation.

La circulation du Ringer (r) dans la cuve est assurée par une pompe : son débit est réglé de façon qu'il n'y ait pas de mouvements de liquide trop importants au niveau du capteur de force. La température est maintenue aux environs de 0°C à l'aide d'un thermostat.

La compliance totale du système (capteur et fil d'acier) est de  $2.10^{-4} \text{ m.N}^{-1}$ . Elle est constante et sera considérée comme négligeable ; en effet, les valeurs les plus faibles de compliance mesurées au cours des expérimentations représentent encore 4.5 fois la compliance du système.

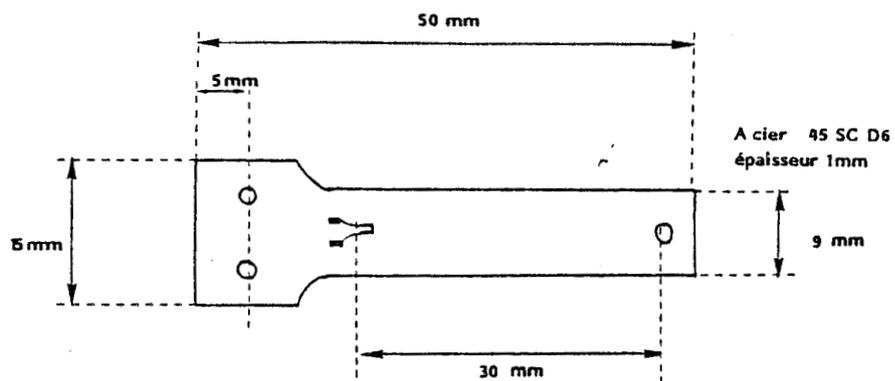


Figure 25 : Schéma du capteur de force

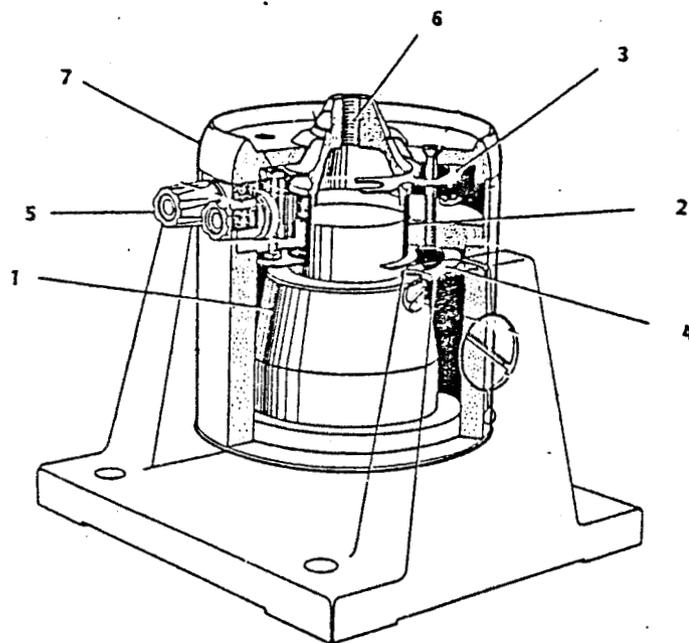


Figure 26 : Vue schématique du vibreur électro-magnétique.

1 - aimant central ; 2 - bobine mobile ; 3 et 4 - suspensions supérieure et inférieure de la bobine mobile ; 5 - entrée du signal ; 6 - fixation d'une tige filetée ; 7 - couvercle.

## 2.2. Le capteur de force

Il s'agit d'un capteur de force KULITE, KI-BG-300. Les dimensions ont été choisies afin d'obtenir le meilleur compromis entre la sensibilité et la flèche (Figure 25). L'étendue de mesure est de  $\pm 3\text{N}$  et la sensibilité de 20 mV/N. La fréquence de résonance est de 2.5 KHz

L'ensemble -lame, jauges de contrainte, fils de connexion- est recouvert d'une gomme caoutchoutée hydrophobe qui évite aux jauges d'être en contact avec le liquide physiologique.

Les deux jauges à semi-conducteur sont insérées dans un montage en pont complet. La tension d'alimentation est de 5 V D.C. La tension de sortie du pont, après amplification, est dirigée vers les appareils d'enregistrement (Figure 29).

## 2.3. L'ergomètre

Il est constitué d'un vibreur électro-magnétique Ling Dynamic System, série 200 (Figure 26), relié à un amplificateur d'asservissement (Figure 27) permettant de linéariser le déplacement du vibreur, donc le raccourcissement ou l'étirement du muscle. Le signal d'entrée du système provient d'un générateur de déplacement (Figure 24). Ce générateur est piloté par un micro-ordinateur (Apple II). Ceci permet d'imposer des étirements ou des raccourcissements d'amplitude et de vitesse contrôlés, soit sur le muscle au repos, soit à des moments déterminés au cours de chaque contraction tétanique. Les caractéristiques du circuit d'asservissement sont telles que le signal asservi suit correctement le signal d'entrée de type rampe, avec un

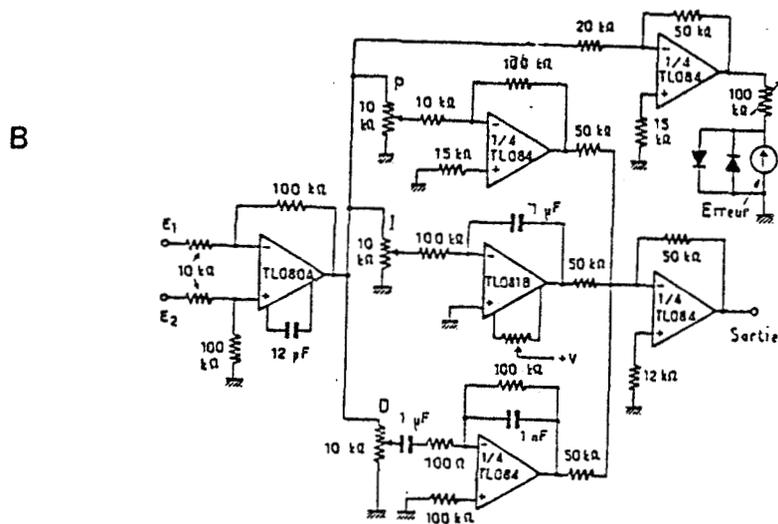
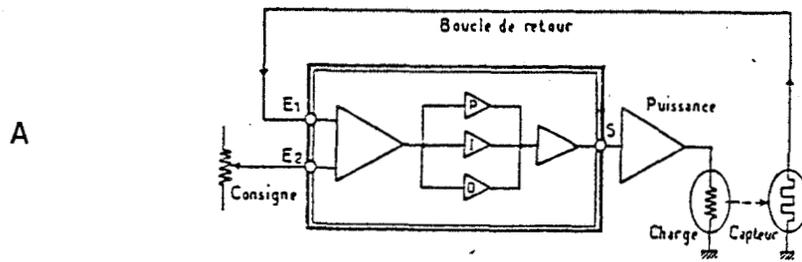


Figure 27 : Amplificateur d'asservissement (MACKENTHUN, 1979)

A - Utilisation de l'amplificateur pour un asservissement classique.

B - Amplificateur P.I.D. (proportionnelle, intégrale, dérivée).

L'amplificateur d'entrée délivre un signal proportionnel à l'erreur d'asservissement. On dose séparément les trois actions : proportionnelle, intégrale, dérivée. Enfin, on procède à la sommation des trois actions.

retard minimal (1 à 2 ms, Figure 28).

#### 2.4. Le capteur de déplacement

Ce capteur est un capteur inductif de déplacement rectiligne de type Sensline CXI, LN industrie. Il s'agit d'un capteur miniature dont la course totale est  $\pm 2$  mm.

Le capteur est fixé sur le couvercle du vibreur électromagnétique (7 - Figure 26) ; afin de rendre solidaires les deux parties mobiles du vibreur électromagnétique et du capteur de déplacement, la tige mobile de ce dernier a été filetée et insérée au niveau de la fixation prévue à cet effet (6 - Figure 26). La deuxième extrémité de cette tige est dotée d'un système écrou-pointeau qui permet de recevoir le fil d'acier tressé relié au tendon tibial du muscle.

#### 2.5. Mesure de la longueur des sarcomères

Le réseau de diffraction obtenu en envoyant un rayon laser hélium-néon à la surface du muscle permet de mesurer la longueur des sarcomères (s). Celle-ci est donnée par la formule :

$$s = n\lambda / \sin \theta_n$$

n : ordre de la frange de diffraction

$\lambda$  : longueur d'onde de la source lumineuse utilisée pour obtenir le réseau de diffraction ( $\lambda = 632.8$  nm).

$\theta_n$  : angle sous-tendu par la frange d'ordre 0 et la frange d'ordre n.

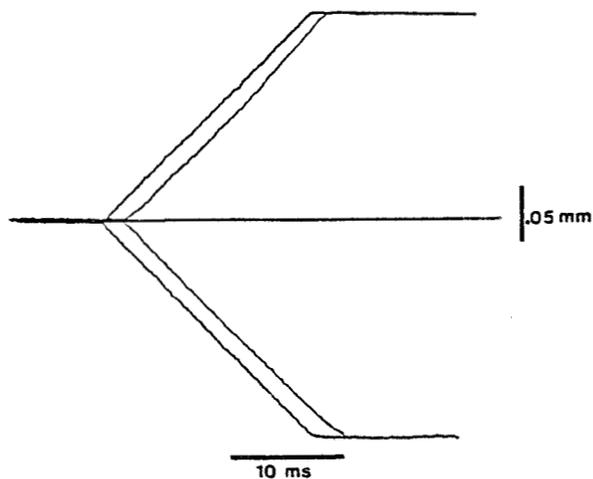


Figure 28 : Enregistrement du signal d'entrée du circuit d'asservissement et du signal asservi.

La ligne horizontale représente la ligne de zéro, les déflexions vers le haut sont des étirements et les déflexions vers le bas sont des relâchements de 0.2 mm à 10 mm/s.

Le rayon est délivré par un laser Helium néon (Spectra Physics Inc.) dont la puissance de sortie est égale à 4 mV. Il est focalisé à la surface du muscle par un diaphragme et une lentille. Le réseau de diffraction est recueilli sur un écran.

On mesure sur l'écran la distance entre les franges d'ordre 0 et d'ordre 1. Connaissant la distance entre le muscle et l'écran, on a ainsi la valeur de  $\sin\theta_n$ .

Au cours des expérimentations, les muscles sont fixés à des longueurs telles qu'ils développent des tensions passives de l'ordre de  $2 \cdot 10^{-3}$  N et  $4 \cdot 10^{-2}$  N (Voir II). A chaque manipulation, sont vérifiées simultanément les tensions de repos et les longueurs des sarcomères.

- Lorsque le muscle développe une tension passive de  $2 \cdot 10^{-3}$  N, on vérifie que la longueur du sarcomère se situe aux alentours de 2.3  $\mu$ .
- Lorsque la tension passive développée atteint  $4 \cdot 10^{-2}$  N, la longueur s'atteint une valeur de 3  $\mu$ .

### 3. STIMULATION

La stimulation est délivrée par un stimulateur Genelab, et est appliquée au muscle par l'intermédiaire d'électrodes d'argent. Il s'agit de deux fils d'argent fixés au niveau de l'articulation pelvienne d'une part, et au niveau du tendon tibial d'autre part. Un transformateur est intercalé entre le stimulateur et les électrodes dans le but d'éliminer la composante continue du signal qui polarise les électrodes.

Les chocs de stimulation ont une durée de 5 ms. Au début de chaque expérience, on détermine la tension de stimulation maximale, c'est-à-dire la tension pour laquelle le muscle, placé à une longueur de référence  $L_0$ , répond par une amplitude maximale appelée contraction tétanique maximale ( $F_0$ ). On détermine également la fréquence d'excitation, c'est-à-dire la fréquence minimale pour assurer la fusion complète des secousses, à  $0^\circ\text{C}$  ; elle se situe entre 25 et 30 Hz.

Afin que la tension tétanique atteinte reste constante pendant toute la durée de l'expérimentation, il faut permettre la récupération la plus complète possible d'un téтанos à l'autre, et éviter ainsi la fatigue du muscle. Un intervalle de temps est donc ménagé entre chaque stimulation, et sa durée dépend de la durée de la contraction tétanique. Il est de l'ordre de 10 mn pour des téтанos durant entre 400 et 600 ms, et augmente progressivement jusqu'à 25 mn lorsque les téтанos atteignent des durées de 1000 à 1200 ms (au cours d'une série expérimentale, on considère que l'amplitude reste constante lorsqu'elle reste supérieure à l'amplitude maximale enregistrée -15 % de cette amplitude).

#### 4. TECHNIQUES D'ENREGISTREMENT ET DE VISUALISATION

Les signaux électriques en provenance du capteur de force et du capteur de longueur et les signaux de stimulation sont enregistrés simultanément sur papier photo sensible au moyen d'un enregistreur à ultraviolets (Schlumberger OM 4501). Ce type d'enregistrement permet de visualiser l'ensemble des phénomènes, depuis le début jusqu'à l'arrêt de la stimulation. La durée d'enregistrement pour chaque contraction tétanique

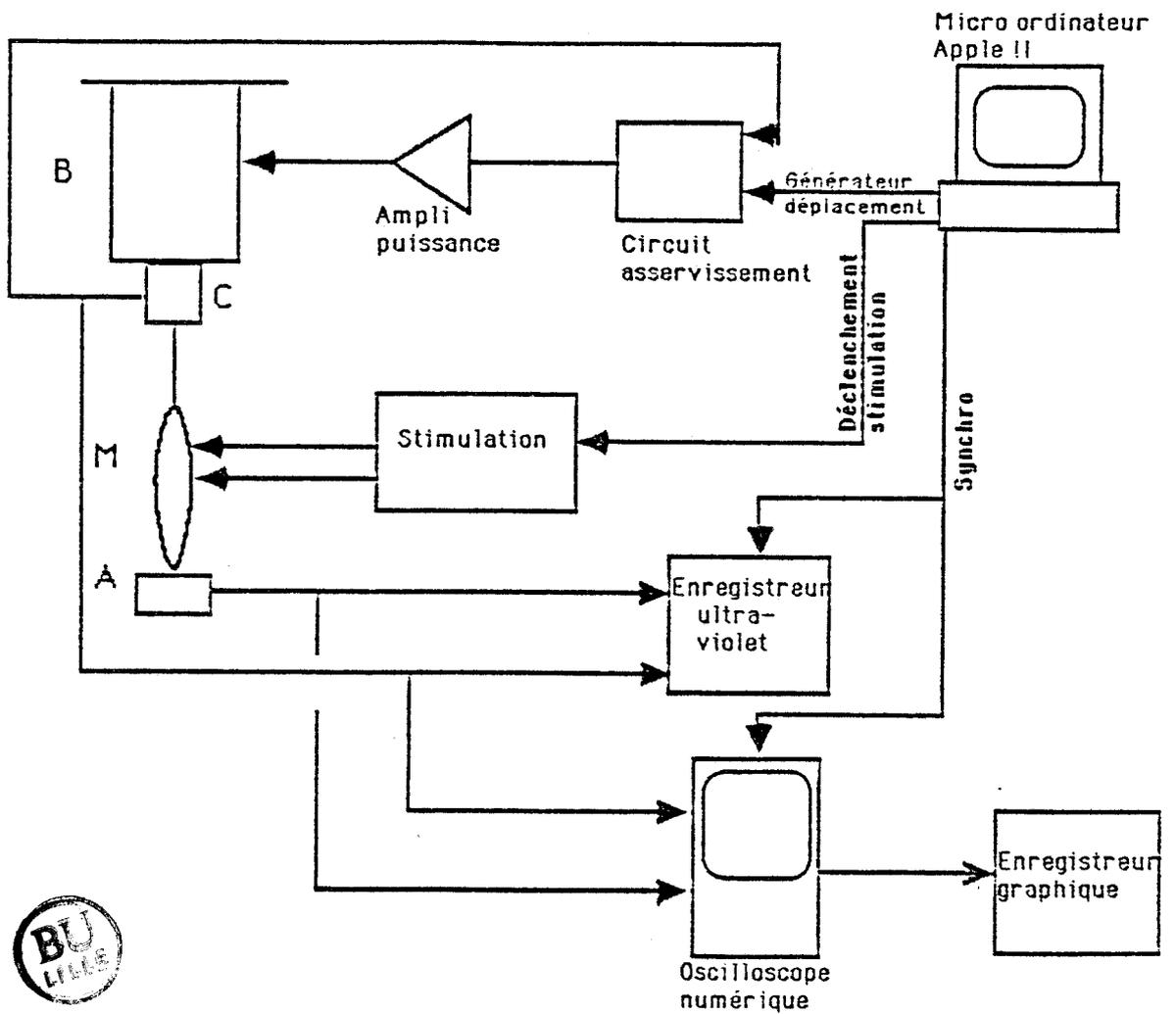


Figure 29 : Schéma général du montage

A - capteur de force ; B - ergomètre ; C - capteur de déplacement ; M - muscle.

varie entre 600 et 1200 ms, et la vitesse de défilement du papier est fixée à 250 mm/s.

Afin de visualiser correctement les réponses musculaires lors de perturbations très brèves, les signaux de force et de longueur sont également enregistrés au niveau d'un oscilloscope à mémoire numérique (Gould OS 4020) ; la vitesse de balayage est réglée à 5 ou 10 ms/cm. Les signaux sont ensuite transférés sur un enregistreur graphique (Table traçante BBC GOERTZ SE 790). Les différents appareils décrits font partie du montage général présenté à la figure 29.

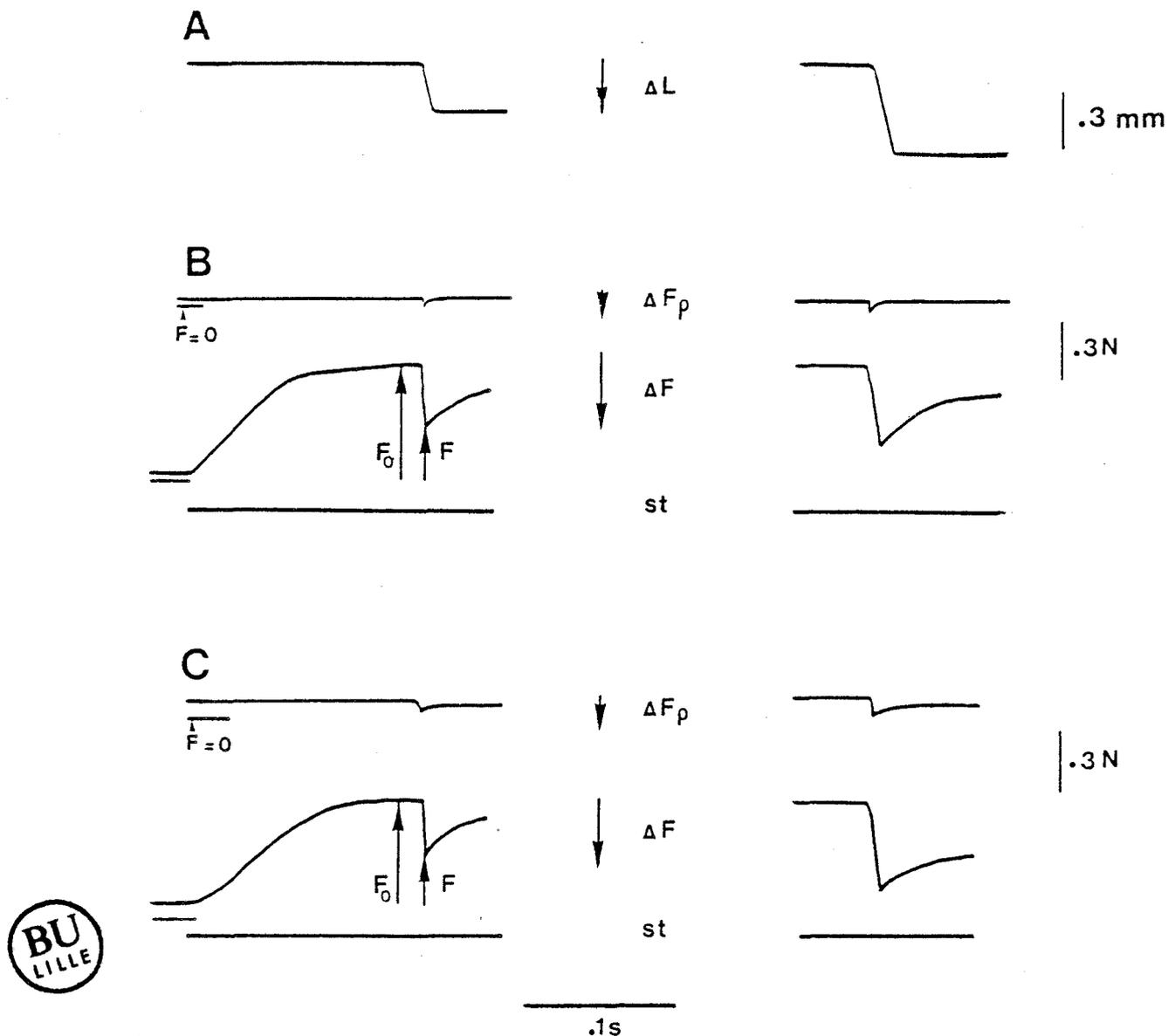


Figure 30 : Tracés expérimentaux permettant l'établissement des courbes "tension-extension".

A - Tracés de variations de longueur en détente,  $\Delta L$

B - Enregistrements des variations de tension sur un muscle placé à  $L_0$

- tracé supérieur : enregistrement des variations de tension sur le muscle au repos ( $\Delta F_p$ ).
- tracé inférieur : enregistrement de contractions tétaoniques ( $F_0$ ), durant la stimulation (st) portée sur le muscle. Suite à la détente ( $\Delta L$ ), la tension chute d'une valeur  $\Delta F$ . La tension atteinte  $F$  est égale à  $F_0 - \Delta F$ .

C - Enregistrements des variations de tension sur un muscle placé à une longueur supérieure à  $L_0$  ( $L_{exp}$ ).  
Tracés supérieur et inférieur : voir B

$$L_0 = 35 \text{ mm} \quad ; \quad L_{exp} = 39.5 \text{ mm} \quad ; \quad F_0 = 4 \cdot 10^{-1} \text{ N}$$

## II. LES RELATIONS TENSION-EXTENSION DE REFERENCE

Les relations présentées sont obtenues à partir d'une préparation ; des relations identiques sont établies sur un ensemble de 10 préparations.

### 1. RELATIONS TENSION-EXTENSION, EN DECA DE $F_0$

#### 1.1. Méthodes d'établissement des relations

Ces relations sont établies pour deux longueurs initiales du muscle (une longueur proche de  $L_0$  et une longueur supérieure à  $L_0$ ) dans le but de disposer de relations tension-extension de référence aux longueurs explorées lors de l'étude des cycles d'étirement-détente c'est-à-dire des contractions où s'enchaînent des phases d'étirement et de raccourcissement.

##### 1.1.1. Muscles à la longueur $L_0$ (Figure 30, A et B)

La longueur initiale est fixée pour obtenir une tension de repos très faible (de l'ordre de  $2 \cdot 10^{-3}$  N) ; cette longueur est très proche de la longueur de référence  $L_0$ . Les relâchements rapides sont appliqués d'une part sur le muscle au repos afin de tenir compte éventuellement de la participation de la composante élastique parallèle et d'autre part sur le muscle en contraction maximale. Lorsque le muscle est placé à  $L_0$ , les relâchements appliqués sur le muscle au repos ne font apparaître que des variations de tensions passives très faibles qui seront négligées. En effet, à cette longueur, la compliance parallèle est élevée (LENSEL, 1978) et le muscle ne s'oppose pas à la déformation. Les relâchements appliqués au cours du plateau tétanique font apparaître une chute rapide de force ( $\Delta F$ ) suivie

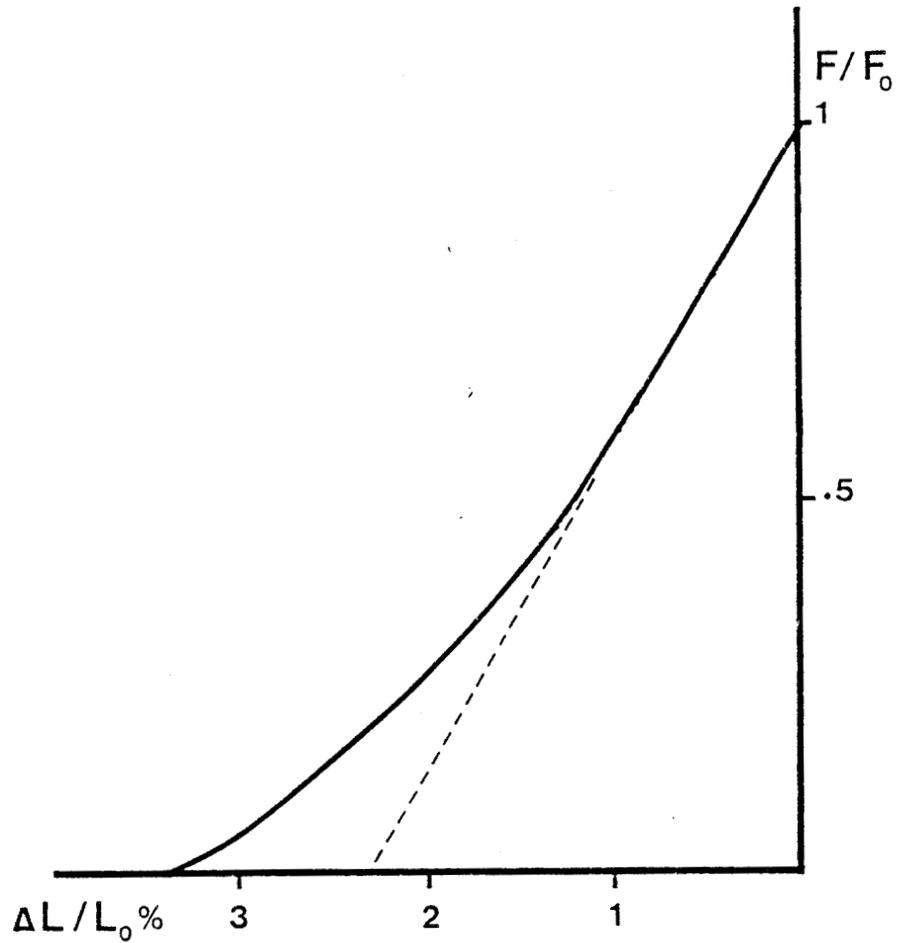


Figure 31 : Relations tension-extension de la composante élastique série, établies à  $L_0$  et à  $L_{exp}$ .

L'intersection entre la partie linéaire de la relation (pointillés) et l'axe des abscisses donne la valeur de compliance normalisée.

$$L_0 = 36 \text{ mm} \quad ; \quad L_{exp} = 40.5 \text{ mm} \quad : \quad F_0 = 0.6 \text{ N}$$

d'un redéveloppement de la force. Cette réponse est du même type que celles observées par de nombreux auteurs (voir par exemple Figures 16 et 18, B) et  $F = F_0 - \Delta F$  ( $F$  : tension résiduelle atteinte à la fin de la perturbation ;  $F_0$  : tension mesurée au plateau tétanique). Au cours des expérimentations, l'amplitude des relâchements est comprise entre  $0.2 \Delta L/L_0$  % et  $4 \Delta L/L_0$  % et la vitesse est de l'ordre de  $4$  à  $5 L_0 \cdot s^{-1}$  (entre  $12$  et  $15 \text{ cm} \cdot s^{-1}$ ). Cette vitesse imposée par l'ergomètre est supérieure à la vitesse maximale de raccourcissement de la composante contractile, sous charge nulle ; celle-ci, calculée à partir des résultats de AUBERT (1956) est de l'ordre de  $4$  à  $5 \text{ cm} \cdot s^{-1}$ . On peut donc dire que les tracés obtenus sont représentatifs de la détente de la composante élastique série, sans erreur significative due au raccourcissement de la composante contractile (voir chapitre I, IV, 1).

### 1.1.2. Muscle à la longueur $L_{exp}$ (Figure 30, A et C)

Le muscle est placé à une longueur telle qu'il développe une tension passive de  $4 \cdot 10^{-2}$  N. Cette longueur appelée  $L_{exp}$  est comprise entre  $1.12 L_0$  et  $1.15 L_0$  et correspond aux conditions expérimentales de CAVAGNA et CITTERIO (1974). Les forces tétaniques développées aux deux longueurs  $L_0$  et  $L_{exp}$  sont voisines. Les relâchements rapides portés sur un muscle à cette longueur provoquent des variations de tensions passives ( $\Delta F_p$ ) qui caractérisent la réponse de la composante élastique parallèle. Ces valeurs sont soustraites des variations de tension ( $\Delta F$ ) enregistrées au cours du plateau tétanique et  $F = F_0 - (\Delta F - \Delta F_p)$ .

### 1.2. Les relations à $L_0$ et à $L_{exp}$ (Figure 31)

Au cours d'une série expérimentale sur une préparation, on dispose

d'une série de couples de valeurs  $F$  et  $\Delta L$  (normalisées par rapport à  $F_0$  et  $L_0$ ) que l'on reporte sur un graphique. Les relations obtenues sont appelées courbes tension-extension de référence et sont établies à  $L_0$  et à  $L_{exp}$ .

Ces courbes présentent une partie linéaire de  $0.5 F_0$  à  $F_0$  et elles s'incurvent en deçà de  $0.5 F_0$ . Pour chaque valeur de force, les pentes des relations représentent la mesure de la raideur musculaire. Donc de  $0.5 F_0$  à  $F_0$ , la composante élastique série présente une raideur constante pour un muscle donné mais en deçà de  $0.5 F_0$ , la raideur varie en fonction de la force: lorsque la force diminue, la raideur diminue également. De plus, l'aire située sous les courbes tension-extension donne l'estimation de l'énergie stockable dans les éléments élastiques série du muscle (CAVAGNA et CITTERIO, 1974 ; CAVAGNA, 1977).

Il apparaît, à partir de l'observation de la Figure 30, que les relations obtenues pour les deux longueurs initiales sont parfaitement confondues. Ceci signifie qu'il n'y a pas de modifications, en fonction de la longueur initiale, des caractéristiques de la composante élastique série sollicitée en détente. Ces résultats sont conformes aux données de la littérature où il est indiqué que la réponse de la composante élastique série est indépendante de la longueur initiale du muscle (JEWELL et WILKIE, 1958), à condition de corriger les résultats en tenant compte de l'intervention de la composante élastique parallèle, lorsque l'on travaille à des longueurs supérieures à  $L_0$ .

### 1.3. Caractérisation de la préparation en termes de raideur

Le calcul de la raideur (ou de la compliance) se fait de deux façons :

- soit en prolongeant la partie linéaire de la courbe tension-extension, où la tension ( $F$ ) est exprimée en fraction de  $F_0$  et la variation de longueur ( $\Delta L$ ) en fraction de  $L_0$ . Ainsi l'intersection de la courbe avec l'axe des abscisses donne la valeur de la compliance normalisée à  $F_0$ , par application de la formule  $\Delta L/L_0 / \Delta F/F_0$  avec  $\Delta F/F_0 = 1$ . Cette valeur, appelée "compliance à  $F_0$ " ou son inverse (raideur à  $F_0$ ) caractérisent la préparation dans les présentes conditions expérimentales et sont appelées "compliance classique,  $C_{c1}$ " ou "raideur classique,  $R_{c1}$ ".
- soit en calculant les rapports  $\Delta F/F_0 / \Delta L/L_0$ , à partir de chaque enregistrement effectué. Ce calcul ne doit se faire que dans la partie linéaire de la relation tension-extension, c'est-à-dire pour un  $\Delta L$  faible, pour qu'il ait la même signification que précédemment.

Pour l'ensemble des préparations, les valeurs de raideur classique se situent entre 38.5 et 45.5 (compliance classique,  $C_{c1}$  : 0.022 - 0.026). Ces valeurs sont compatibles avec les valeurs annoncées par HILL (1950) : 43.5 ( $C_{c1} = 0.023$ ) ; WILKIE (1956) : 41.7 ( $C_{c1} = 0.024$ ) et GOUBEL (1978) : 43.5 ( $C_{c1} = 0.023$ ).

## 2. RELATIONS TENSION-EXTENSION, AU-DELA DE $F_0$

Il s'agit de tester le comportement élastique du muscle lorsque celui-ci développe une force supérieure à la force isométrique maximale  $F_0$  à la suite d'un préétirement, afin de pouvoir aborder ensuite le problème des cycles étirement-détente. On étudie d'abord la relation qui lie la tension développée à l'amplitude et à la vitesse d'étirement ; ensuite est abordée la comparaison entre les valeurs de raideur classique et celles mesurées lors d'étirements rapides ; après avoir discuté de la validité de la mesure de

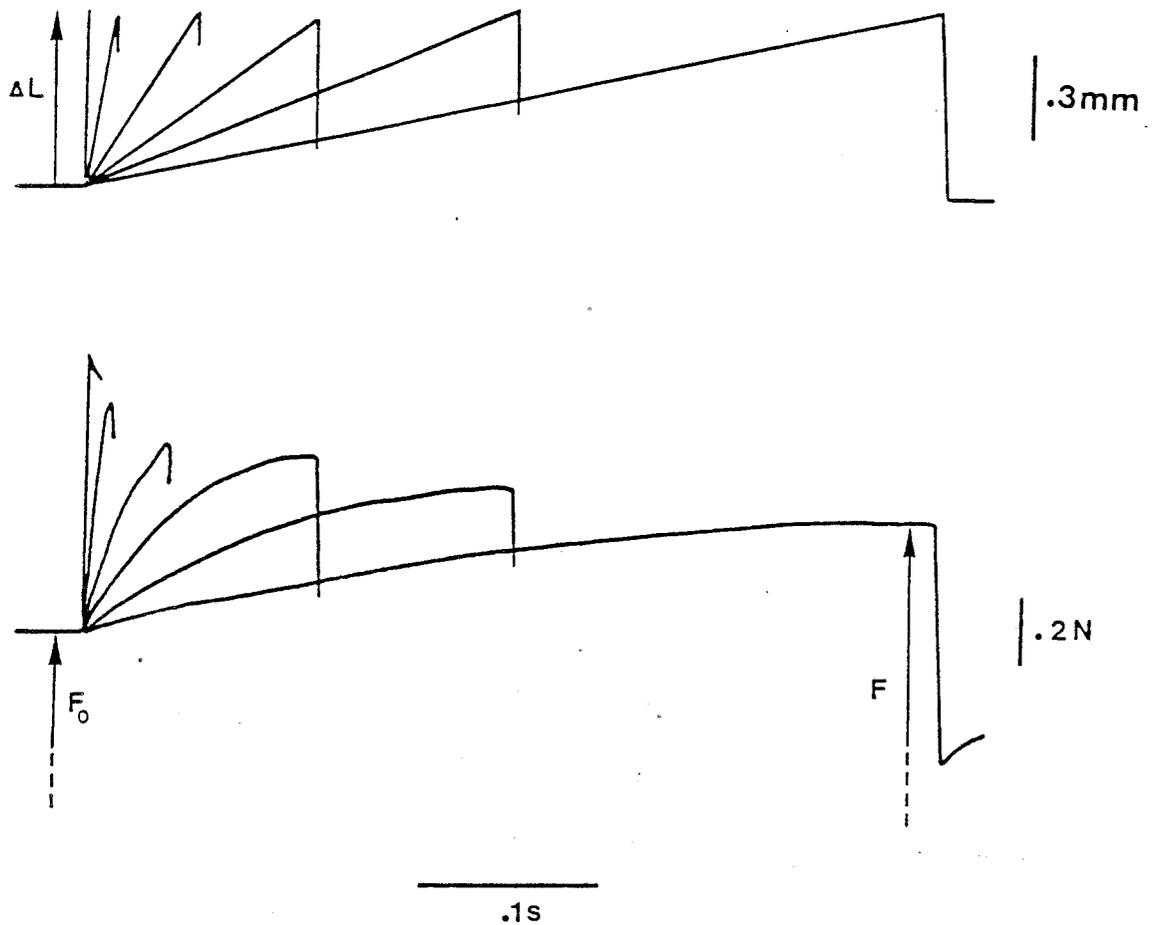


Figure 32 : Tracés expérimentaux d'étirements appliqués à différentes vitesses.

- Tracés supérieurs : enregistrements des variations de longueur ( $\Delta L$ ). L'amplitude de la perturbation est égale à  $2 \Delta L/L_0$  %. Les vitesses d'étirement (en  $L_0 \cdot s^{-1}$ ) sont égales à 4.5 - 1.5 - 0.6 - 0.25 - 0.11 et 0.06.
- Tracés inférieurs : enregistrements des variations de force correspondantes.  $F$  est la tension atteinte à la fin de l'étirement.

$$L_0 = 27 \text{ mm} \quad ; \quad F_0 = 5 \cdot 10^{-1} \text{ N}$$

raideur par une méthode d'étirements rapides, on en déduira une méthode d'évaluation de la raideur lorsque le muscle développe des forces supérieures à la tension isométrique maximale.

## 2.1. Relations entre la tension développée, l'amplitude et la vitesse de l'étirement

### 2.1.1. Méthodes

Des étirements d'amplitudes et de vitesses contrôlées sont appliqués pendant le plateau tétanique (Figures 32 et 33). La vitesse d'étirement varie de  $0.06 L_0 \cdot s^{-1}$  à  $5 L_0 \cdot s^{-1}$  et l'amplitude  $\Delta L/L_0$  % varie de 0.6 à 10.

Afin de ne pas solliciter la composante élastique parallèle, notamment pour les grandes amplitudes d'étirement, le muscle est tout d'abord placé à une longueur telle que l'on enregistre une tension de repos de l'ordre de  $2 \cdot 10^{-3} N$  (cette longueur est très proche de la longueur de référence  $L_0$ ) et avant chaque contraction tétanique, on amène le muscle à une longueur égale à  $L_0 - \Delta L$ ,  $\Delta L$  représentant la valeur de chaque étirement qui sera porté sur le muscle. Les gammes de longueurs explorées en effectuant l'opération  $L_0 - \Delta L$  restent dans la gamme des valeurs telle que le muscle développe sa tension isométrique maximale. Le retour aux conditions initiales est effectué par une détente (dont les effets ne sont pas analysés ici) très rapide, afin de réduire au minimum la durée de la stimulation.

On choisit, au cours d'une manipulation, soit d'imposer une amplitude d'étirement et de faire varier la vitesse (Figure 32), soit d'imposer une vitesse et d'explorer plusieurs amplitudes (Figure 33).

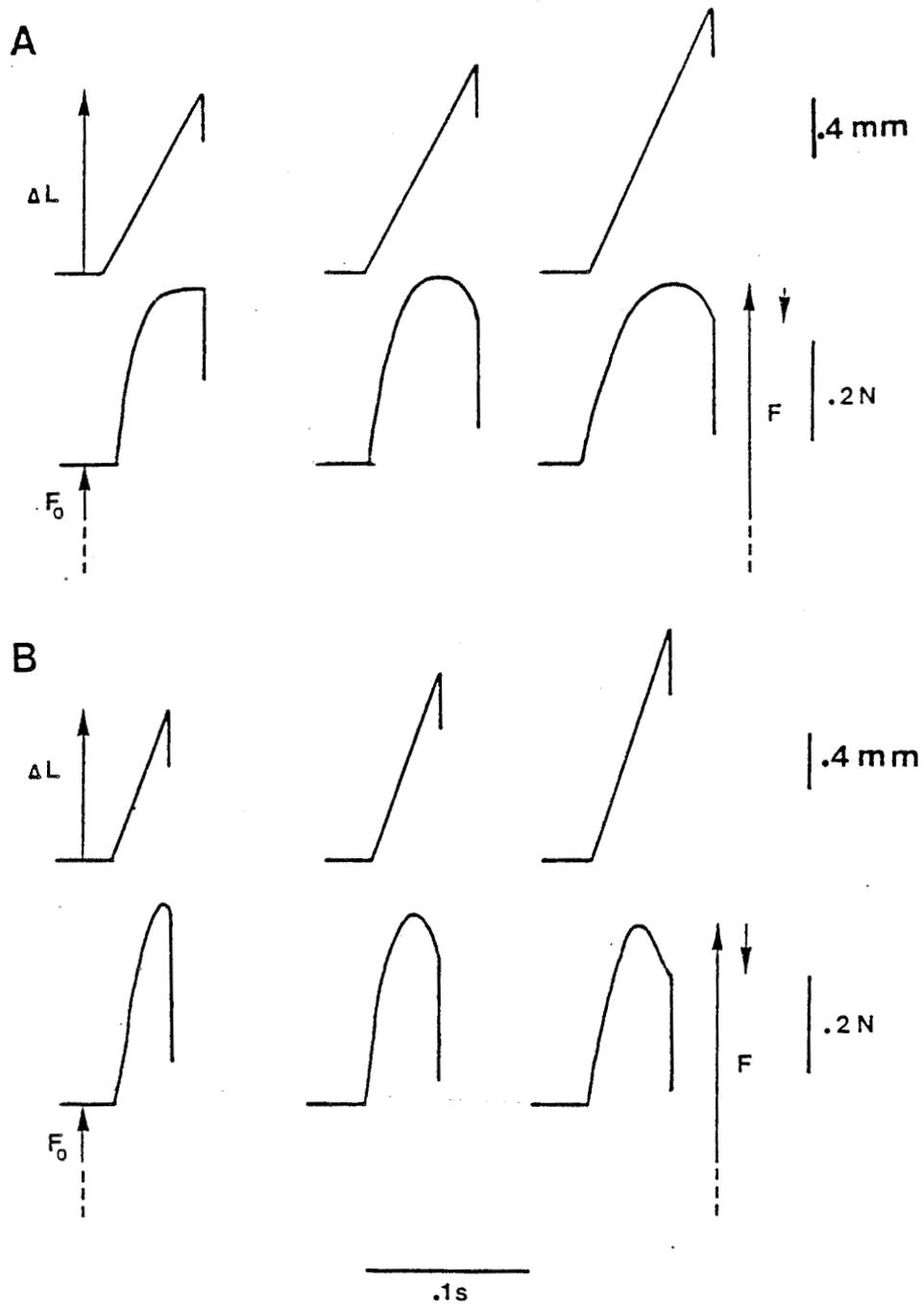


Figure 33 : Tracés expérimentaux d'étirements de différentes amplitudes et vitesses.

A - Etirements imposés à  $V = 1.3 L_0 \cdot s^{-1}$

Tracés supérieurs : enregistrements des variations de longueur ( $\Delta L$ )

Tracés inférieurs : enregistrements des variations de force.

$F$  est la tension maximale atteinte ; la flèche vers le bas indique la décroissance de la tension, au cours de l'étirement.

B - Etirements imposés à  $V = 1.75 L_0 \cdot s^{-1}$

Tracés supérieurs et inférieurs : identiques à A.

$L_0 = 24 \text{ mm}$  ;  $F_0 = 4.5 \cdot 10^{-1} \text{ N}$

### 2.1.2. Description des enregistrements

La figure 32 montre des exemples d'enregistrements obtenus à partir d'une préparation sur laquelle on impose des étirements dont on fixe l'amplitude et pour chaque valeur d'amplitude, on fait varier la vitesse. Pour les vitesses élevées (entre 1.5 et 4.5  $L_0.s^{-1}$ ), la tension s'élève rapidement et de façon régulière. Pour les vitesses comprises entre 0.6 et 0.12  $L_0.s^{-1}$ , on observe une rupture de pente sur le tracé de la force : la phase d'augmentation initiale est suivie par un plateau ou une phase de légère augmentation. Des résultats analogues ont été décrits par LEVIN et WYMAN (1927), ABOIT et AUBERT (1952), JOYCE et al., (1969), SUGI (1972), FLITNEY et HIRST (1978), EDMAN et al., (1979). Lorsque la vitesse d'étirement est faible, de l'ordre de 0.06  $L_0.s^{-1}$ , l'augmentation de force est faible mais se produit de façon régulière.

La Figure 33 présente également des exemples d'enregistrements obtenus sur une préparation à laquelle on a imposé cette fois des étirements dont on fixe la vitesse, et pour une même valeur de vitesse, on fait varier l'amplitude de ces étirements. Une partie de l'expérimentation recouvre bien évidemment les gammes de valeurs de vitesses et d'amplitudes décrites précédemment et les enregistrements obtenus sont d'ailleurs tout à fait similaires. Sur le premier exemple en haut, à gauche ( $\Delta L/L_0 \% = 6.8$  ;  $V = 1.3 L_0.s^{-1}$ ), on observe une augmentation de tension en deux phases : une phase d'augmentation rapide suivie d'un plateau. Les cinq autres exemples de la figure présentent des évolutions de force différentes : l'augmentation rapide de tension est suivie d'une décroissance alors que le muscle continue à être étiré. Des évolutions identiques ont été décrites par SUGI (1972), FLITNEY et HIRST (1978), EDMAN et al., (1979).

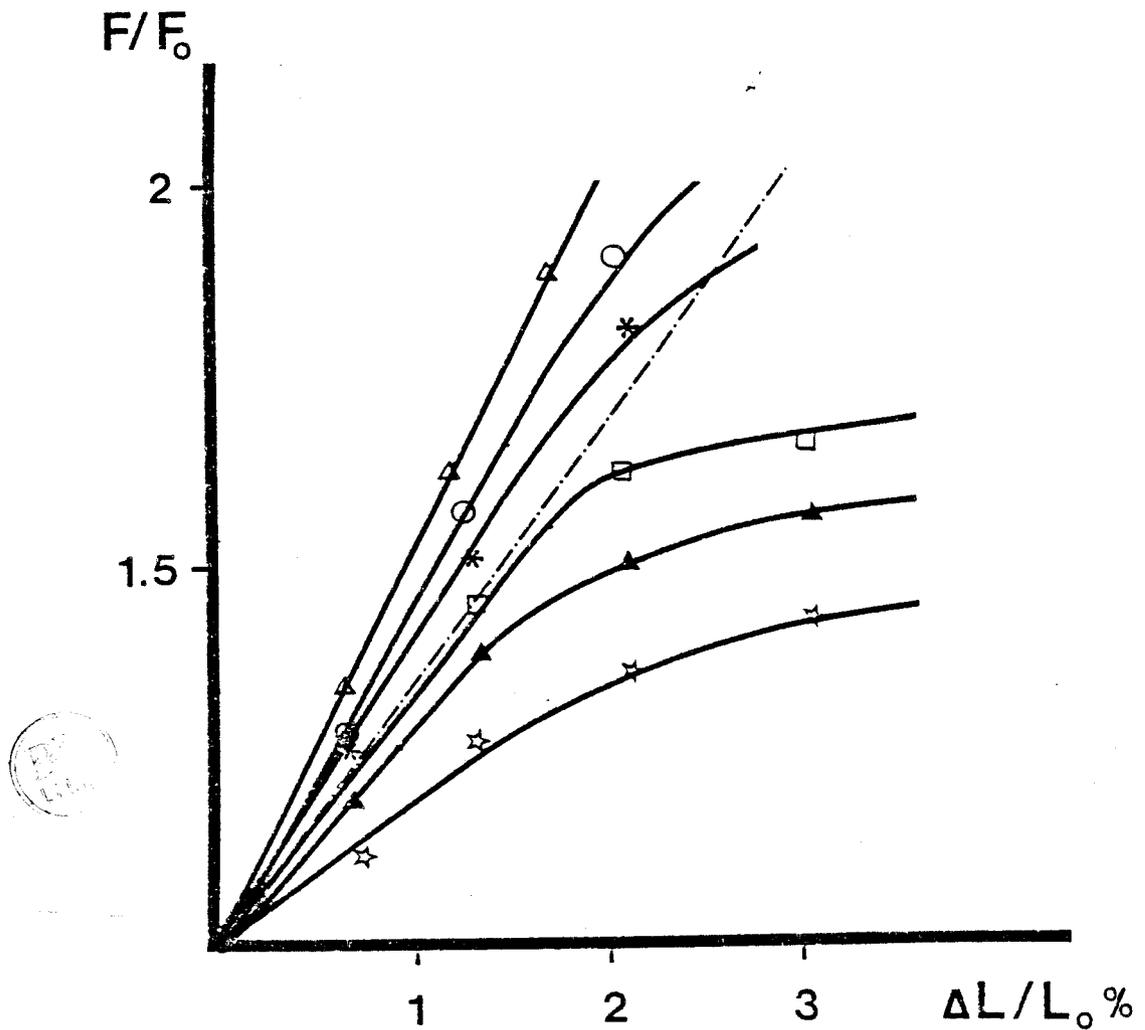


Figure 34 : Effets de l'amplitude et de la vitesse de l'étirement sur la force développée par le muscle.

La droite en tirets représente le prolongement de la courbe tension-extension en deçà de  $F_0$ .

$\star$  :  $0.06 L_0 \cdot s^{-1}$        $\blacktriangle$  :  $0.11 L_0 \cdot s^{-1}$        $\square$  :  $0.25 L_0 \cdot s^{-1}$

$*$  :  $0.6 L_0 \cdot s^{-1}$        $\circ$  :  $1.45 L_0 \cdot s^{-1}$        $\Delta$  :  $4.5 L_0 \cdot s^{-1}$

$L_0 = 33 \text{ mm}$  ;  $F_0 = 5.5 \cdot 10^{-1} \text{ N}$

### 2.1.3. Résultats

La Figure 34 montre la relation entre la tension développée, l'amplitude et la vitesse de l'étirement. Cette relation est établie à partir d'une préparation. Des résultats identiques sont retrouvés pour l'ensemble des préparations. Il apparaît, lorsque l'amplitude des étirements est inférieure à  $4 \Delta L/L_0$  %, que :

- pour une amplitude donnée, la tension atteinte à la fin d'un étirement augmente avec la vitesse d'étirement ;
- pour une vitesse donnée, la tension atteinte augmente avec l'amplitude de l'étirement.

Lorsque l'amplitude est supérieure à  $4 \Delta L/L_0$  %, il est moins aisé de mettre en évidence des relations entre force, vitesse et amplitude : alors que l'étirement se poursuit, la force chute (Figure 33).

### 2.1.4. Discussion

Les exemples d'enregistrements présentés ici illustrent bien qu'un muscle isolé, étiré durant une contraction tétanique, développe une force supérieure à la force isométrique maximale,  $F_0$ . Cette augmentation, déjà décrite sur un muscle entier (GASSER et HILL, 1924 ; AUBERT, 1956, SUGI, 1972) est également observée sur la fibre isolée (EDMAN et al., 1978, 1981). La force atteinte à la fin de l'étirement est dépendante de l'amplitude et de la vitesse de l'étirement et l'augmentation de tension peut s'expliquer en prenant pour base la théorie des filaments glissants (HUXLEY A.F., 1957) présentée dans le premier chapitre.

Aux vitesses faibles, la tension croît régulièrement ; ceci résulterait principalement de l'augmentation de force exercée par chaque pont (ponts verrouillés lors des petits déplacements, SUGI, 1972) ; en ce qui concerne le nombre de ponts, SUGI et al. (1977), AMEMIYA et al. (1979) décrivent une non-augmentation de ce nombre, alors qu'en 1981, SUGI et TSUCHIYA pensent qu'il est aussi possible que l'augmentation de tension résulte d'une augmentation du nombre de ponts attachés.

Aux vitesses plus élevées, la tension augmente d'abord rapidement puis atteint un plateau ou continue à croître doucement. Il y aurait un étirement forcé des éléments élastiques localisés au niveau de chaque pont (EASTWOOD et FLITNEY, 1983). La rupture de pente dans le tracé indique une élongation des sarcomères, ce que FLITNEY et HIRST (1978) appellent le "give" des sarcomères. Cette brutale augmentation de longueur des sarcomères observée sur un muscle entier n'est pas mise en évidence par EDMAN et al. (1979) ; pour ces auteurs qui travaillent sur la fibre isolée, l'évolution de la longueur des sarcomères au cours de l'étirement se fait sans discontinuité. Cette différence provient sans doute du fait que, sur la fibre, la part de la composante élastique série tendineuse est minime ; d'où une légère augmentation de la longueur des sarcomères, dès le début de l'étirement (puisque les tendons ne sont pas présents pour absorber la variation de longueur).

Enfin, lorsque la vitesse et l'amplitude sont importantes, la tension croît puis commence à décroître alors que l'étirement se poursuit (SUGI, 1972; FOWLER et CROWE, 1976). Ceci indiquerait pour SUGI (1972) qu'il se produit un "glissement" au niveau de la composante contractile, à cause du détachement forcé des ponts actomyosine au cours de l'étirement. Les ponts se rompent du

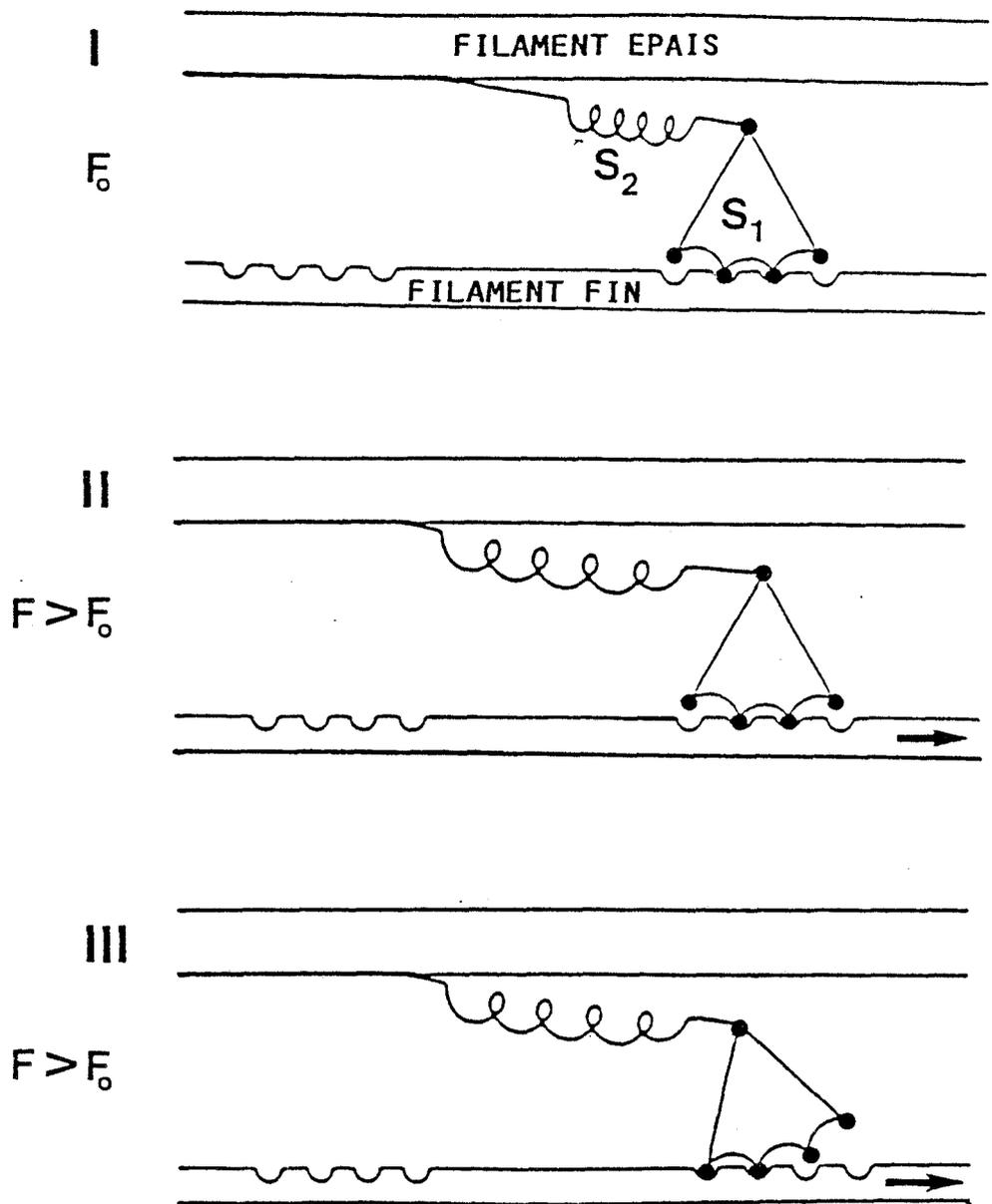


Figure 35 : Représentation schématique de la structure des ponts, d'après les résultats de FLITNEY et HIRST (1978), Mc MAHON (1984), CAVAGNA et al. (1986).

(Schémas établis d'après le modèle de HUXLEY A.F. et SIMMONS, 1971, voir Figure 12).

I. : durant la contraction isométrique

II. : à la fin d'un étirement rapide

III. : durant et à la fin d'un étirement à vitesse faible ou durant la période de décroissance de la force, suite à un étirement rapide.

L'énergie potentielle de l'élément  $S_1$  est plus basse dans la position I et II que dans la position III. La flèche indique le sens de la perturbation.

fait de l'amplitude de l'étirement et la vitesse de cet étirement est telle que la reformation ne peut s'effectuer suffisamment rapidement pour maintenir la tension. La vitesse requise pour mettre en évidence ce phénomène est plus élevée dans les expérimentations sur la fibre, par rapport aux expérimentations sur muscle entier (VAN ATTEVELDT et CROWE, 1980).

A partir des données de FLITNEY et HIRST (1978), Mc MAHON (1984) et CAVAGNA et al. (1986), il est possible d'illustrer l'état des ponts suivant la vitesse à laquelle a été porté l'étirement. Sur la Figure 35, on peut voir que lorsqu'un étirement rapide a été porté sur le muscle, la composante élastique élémentaire située au niveau des ponts a été étirée, mais la tête de la molécule de myosine n'a pas eu le temps de modifier son mode d'attachement avec le filament d'actine (Figure 35, II). Par contre, si le préétirement est moins rapide, la structure élastique est étirée, mais le mode d'attachement est modifié également (Figure 35, III). La tête de la molécule tendrait à subir une rotation vers l'arrière. Ce mouvement, contraire à la tendance naturelle, pour ce qui est de  $S_1$ , qui consiste à atteindre une position d'énergie potentielle plus basse (voir Figure 12) s'explique par le calcul d'énergie potentielle totale au niveau d'un pont (somme de la contribution des éléments  $S_1$  et  $S_2$ , voir Mc MAHON, 1984 ; GOUBEL, 1987).

D'après une analyse de la littérature, on peut proposer trois mécanismes pour expliquer l'augmentation de tension pendant un étirement (voir également CAVAGNA et al., 1985) : 1- l'étirement induit une augmentation du nombre de ponts (SUGI et TSUCHIYA, 1981 ; COLOMO et al., 1986). Cette augmentation ne peut être que relative et correspondre, par exemple, à une diminution de la vitesse de détachement des ponts (YAGI et MATSUBARA, 1984 ; HAUGEN et STEN-KNUDSEN, 1987) ; ainsi la durée moyenne de

l'attachement d'une tête de myosine pourrait être plus longue lors d'un étirement ; 2- chaque pont résiste à l'étirement avec une force plus élevée que la force qu'il est capable d'exercer pendant une contraction isométrique (CAVAGNA et CITTERIO, 1974 ; EDMAN et al., 1978 ; SUGI et TSUCHIYA, 1981) ; 3- l'étirement provoque le recrutement d'éléments élastiques passifs, en parallèle avec les ponts et capables de supporter la tension (EDMAN et al., 1979). A l'heure actuelle, il existe autant d'arguments en faveur de l'une ou l'autre des hypothèses, qui ne sont d'ailleurs pas exclusives l'une de l'autre.

## 2.2. Comparaison des valeurs de raideur en relâchements et en étirements rapides

### 2.2.1. Méthodes

Comme il a été vu précédemment, la "raideur classique" est déterminée à partir du plateau tétanique, en imposant au muscle des raccourcissements de faible amplitude à vitesse rapide (4 à 5  $L_0 \cdot s^{-1}$ ). Ces vitesses sont supérieures à la vitesse maximale de raccourcissement de la composante contractile sous charge nulle ; de plus, compte tenu du modèle musculaire utilisé (composante contractile, en série avec une composante élastique non amortie), on peut dire que l'on teste, lors des raccourcissements, la détente de la composante élastique série.

A partir de là, on pose comme hypothèse que des étirements rapides sollicitent, comme les raccourcissements rapides, la composante élastique série sans erreur significative due à des modifications du mode d'attachement des éléments  $S_1$  (voir Figure 35). Il est possible alors de calculer la

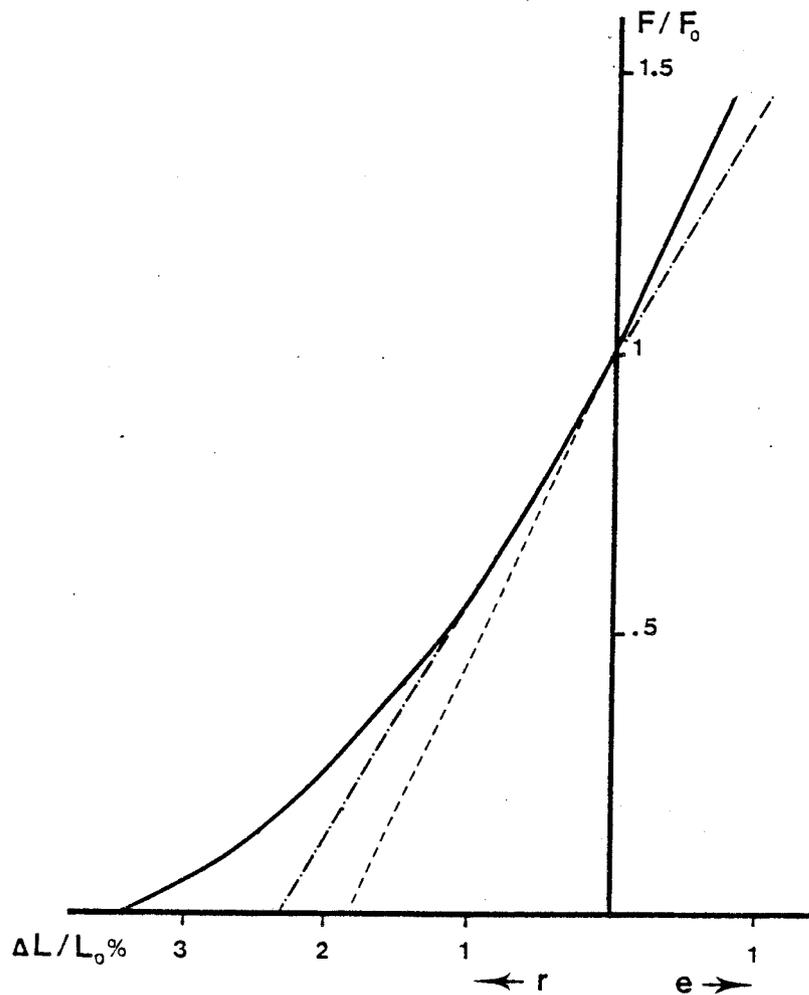


Figure 36 : Relations tension-extension.

La droite en tirets-points représente le prolongement de la partie linéaire de la relation tension-extension en deçà de  $F_0$ .

La droite en pointillés représente le prolongement de la relation établie au-delà de  $F_0$ .

$r$  indique la zone des relâchements ;  $e$ , celle des étirements.

$$L_0 = 35 \text{ mm} \quad ; \quad F_0 = 6 \cdot 10^{-1} \text{ N}$$

raideur musculaire en étirement et d'établir une comparaison avec les valeurs de "raideur classique". Ces calculs de raideur en étirement ne peuvent se faire, d'après l'hypothèse posée, qu'à partir des enregistrements où l'étirement est imposé à vitesse rapide ; mais de plus, ces enregistrements ne doivent pas présenter de chute de force pendant l'étirement, chute de force qui indiquerait un "glissement" au niveau de la composante contractile témoin du dépassement de la "short range elastic stiffness" (RACK et WESTBURY, 1974). Il faut donc se limiter à des étirements imposés à grande vitesse mais d'amplitude faible. De plus se pose le problème d'une non-linéarité éventuelle de la réponse si l'amplitude est trop grande. Les mesures de raideur en étirements rapides sont de ce fait réalisées lors d'étirements dont l'amplitude est comprise entre 0.5 et 3  $\Delta L/L_0$  %, imposés à une vitesse de l'ordre de 4 à 5  $L_0 \cdot s^{-1}$ .

De même que pour l'établissement des relations tension-extension en deçà de  $F_0$ , les expérimentations se font à partir de deux longueurs initiales du muscle,  $L_0$  et  $L_{exp}$ . Les étirements sont portés sur le muscle au repos et sur le muscle en contraction (Figure 32) ; sur cette figure et pour le point précis étudié ici, ne doit être pris en compte que l'enregistrement représenté le plus à gauche (voir également Figure 52, A). En ce qui concerne les expériences réalisées à  $L_{exp}$ , une correction est faite qui tient compte des variations de tension passive.

### 2.2.2. Résultats

Le calcul de la raideur en étirement se fait de la même façon que celui de la "raideur classique" (voir point 1.3) :

- soit par le graphique. La Figure 36 montre un exemple de courbe tension-

extension établie de part et d'autre de  $F_0$ , à partir d'une préparation. Lorsque des étirements de faible amplitude sont imposés à grande vitesse, la relation entre la tension atteinte ( $F/F_0$ ) et l'amplitude de l'étirement ( $\Delta L/L_0$  %) est une relation linéaire. Le prolongement de cette relation jusqu'à l'axe des abscisses donne la valeur de la compliance normalisée à  $F_0$ . Les pentes des relations établies en deçà et au-delà de  $F_0$  sont différentes, la pente de la relation au-delà de  $F_0$  étant toujours la plus élevée ; ceci est retrouvé pour l'ensemble des préparations. Les valeurs de compliance normalisée obtenues par prolongement des parties linéaires des relations indiquent donc des valeurs de compliance plus faibles (ou des valeurs de raideur plus élevées) lorsque le muscle est testé en étirement.

- soit par le calcul des rapports  $\Delta F/F_0 / \Delta L/L_0$ , à partir de chaque enregistrement effectué. Pour l'ensemble des préparations, les valeurs de raideur normalisée sont comprises entre 58.8 et 50 (compliance normalisée : 0.017 - 0.020) (On a vu précédemment que les valeurs de raideur classique se situent entre 38.5 et 45.5).

### 2.2.3. Discussion et conclusion

La raideur musculaire est plus grande lors d'étirements rapides que lors de relâchements rapides ; et de même que pour les mesures en relâchements, il n'apparaît pas de différence entre les mesures réalisées à  $L_0$  et à  $L_{exp}$ . Ces résultats ne sont donc pas en accord avec ceux présentés par HILL (1950) ou CAVAGNA (1970) pour lesquels les courbes tension-extension pouvaient être extrapolées linéairement au-delà de  $F_0$  (voir Figure 20). En fait, les différences observées lorsque l'on teste la raideur musculaire par des relâchements ou des étirements peuvent s'expliquer à partir du comportement des structures explorées : les mesures sont réalisées sur un

muscle entier, c'est-à-dire que l'élasticité série est localisée aussi bien au niveau des structures passives (tendons) qu'au niveau du générateur de force (élasticité au niveau des ponts, voir par exemple la Figure 13). De nombreuses études réalisées sur les matériaux biologiques (FUNG, 1981) montrent que ceux-ci présentent une courbe contrainte-déformation non linéaire ; les tendons, comme l'ensemble des matériaux biologiques, répondent à ce type de comportement (ABRAHAMS, 1967 ; HOOLEY et al., 1980 ; HUBBARD et SOUTAS-LITTLE, 1984 ; RACK et WESTBURY, 1984). A ces structures passives, s'ajoute l'élasticité située au niveau des ponts. Cette élasticité, d'abord considérée comme une élasticité linéaire (FORD et al., 1977), apparaît maintenant comme étant non linéaire (FORD et al., 1981). Pour ces auteurs, la raideur instantanée mesurée au cours d'étirements sur des fibres musculaires augmente par rapport à sa valeur mesurée en relâchement. Une augmentation de raideur est également signalée par JOYCE et RACK (1969) lors d'étirements rapides du soléaire de chat au cours du plateau tétanique, par SUGI et TSUCHIYA (1981) au cours de mesures en augmentation de charge sur la fibre de muscle semi-tendineux de grenouille et par BRESSLER et DUSIK (1984), lors d'étirements au cours de la secousse (fibre de muscle semi-tendineux de grenouille).

A partir de ces deux types d'arguments, il est donc possible d'expliquer les différences de raideur observées lorsque les mesures sont réalisées en relâchement ou en étirement rapides. Le point important est maintenant de tester la structure dans l'état où elle se trouve lorsqu'on l'a amenée, par préétirements d'amplitude et de vitesse variables, à une tension supérieure à la tension tétanique maximale,  $F_0$ .

### III. ETUDE DE LA VARIABILITE DES CARACTERISTIQUES ELASTIQUES DU MUSCLE, AU-DELA de F<sub>0</sub>

Il s'agit de caractériser la structure élastique, lorsque la tension développée au niveau du muscle est supérieure à la tension isométrique maximale. On a vu (Figure 35) que d'après les données de FLITNEY et HIRST (1978), Mc MAHON (1984) et CAVAGNA et al. (1986), il est possible d'illustrer l'état des liaisons actomyosine de façons différentes suivant la vitesse à laquelle a été effectué le préétirement. Pour tester la structure dans ces différents états où la tension développée est toujours supérieure à la tension isométrique maximale, il faut imposer :

- des perturbations de faible amplitude :

Le préétirement dans certains cas atteint des valeurs élevées (de l'ordre de 7 à 8  $\Delta L/L_0$  %).

. si l'on veut tester la structure par des étirements rapides, il convient de ne pas ajouter d'étirements importants afin de : 1- ne pas léser les structures musculaires et 2- ne pas provoquer de détachements forcés des ponts actomyosine.

. si, par contre, on veut tester la structure par des relâchements rapides, il est préférable de couvrir des petites portions de la relation tension-extension, ceci afin de se situer sur la partie linéaire de la courbe.

- des perturbations rapides, afin de ne solliciter que la composante élastique série.

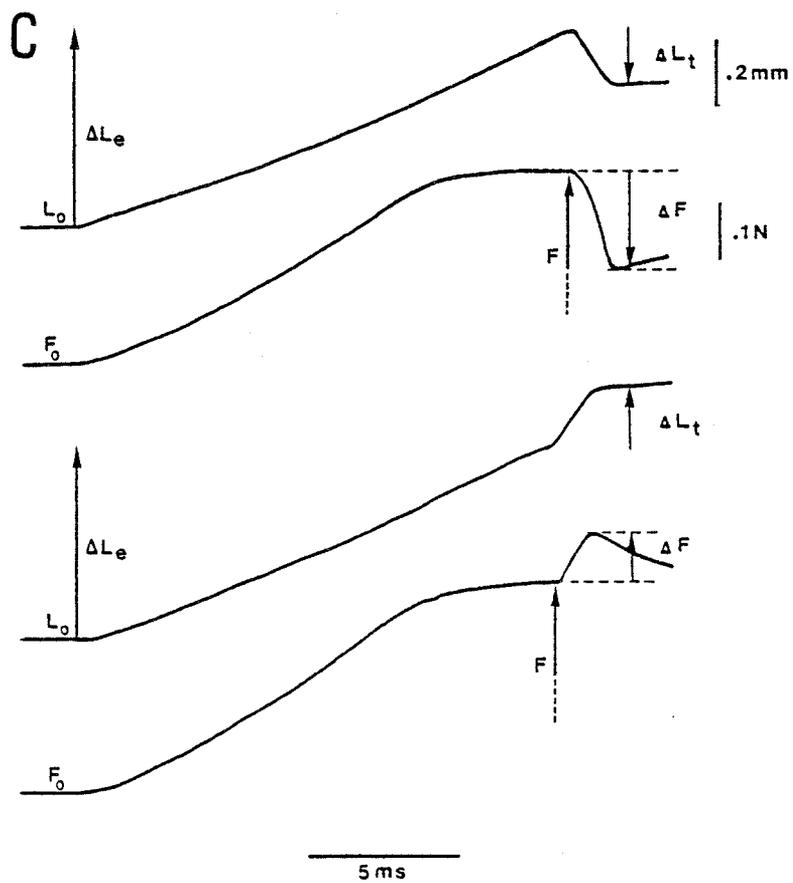
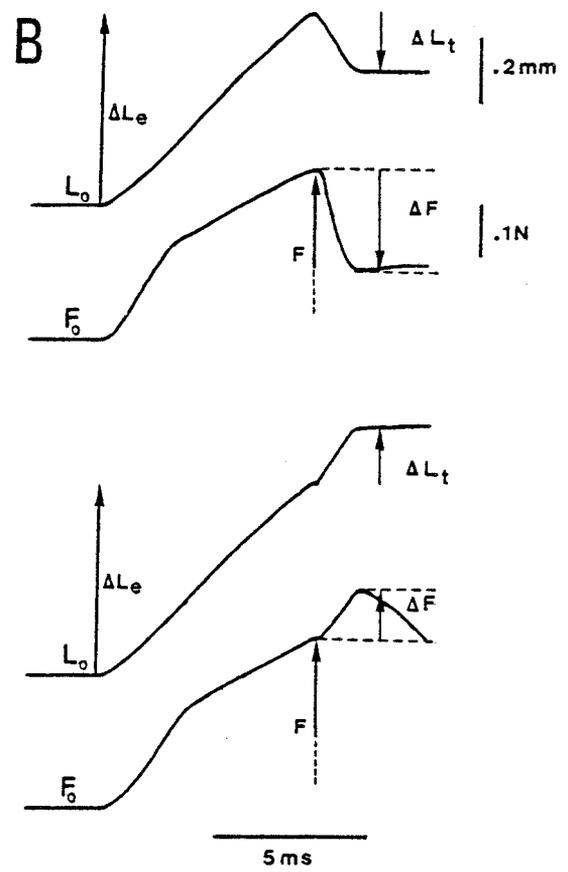
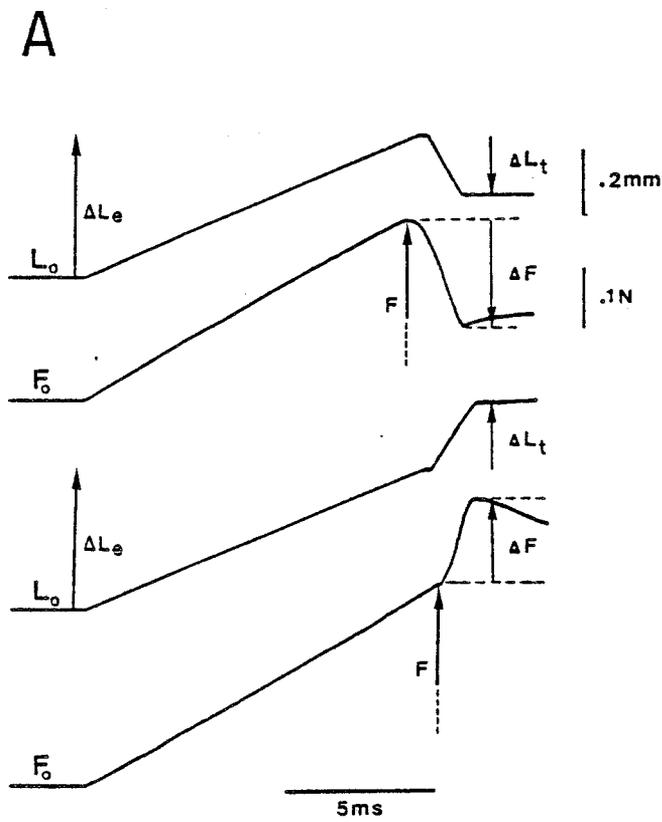


Figure 37 : Tracés expérimentaux de perturbations-test (relâchements ou étirements) appliquées au cours d'étirements d'amplitude et de vitesse variables, sur un muscle placé à  $L_0$ , et pendant une contraction tétanique.

$\Delta L_e$  : amplitude du préétirement

$\Delta L_t$  : amplitude de la perturbation-test

$$A - \Delta L_e / L_0 \% = 1.5 \quad ; \quad V = 1.31 L_0 \cdot s^{-1}$$

$$B - \Delta L_e / L_0 \% = 1.86 \quad ; \quad V = 3 L_0 \cdot s^{-1}$$

$$C - \Delta L_e / L_0 \% = 2.1 \quad ; \quad V = 1.5 L_0 \cdot s^{-1}$$

$$L_0 = 31 \text{ mm} \quad ; \quad F_0 = 6 \cdot 10^{-1} \text{ N}$$

## 1. METHODES

On amène un muscle placé à  $L_0$ , à des tensions  $F$  supérieures à  $F_0$  en imposant des préétirements d'amplitude et de vitesse variables, au cours du plateau tétanique (voir Figure 34) ; on teste alors la structure en superposant des perturbations d'amplitude faible ( $0.1$  à  $0.2$  mm, soit  $0.3 < \Delta L_t / L_0 \% < 0.5$ ) à vitesse rapide (de  $3.5$  à  $4 L_0 \cdot s^{-1}$ ), ceci dans le sens du relâchement ou de l'étirement. En fonction de l'amplitude et de la vitesse des préétirements, les perturbations sont appliquées dans différentes conditions :

- au cours d'une montée régulière de la tension (Figure 37, A)
- au cours d'une montée en deux phases : la première phase rapide de montée de la tension est suivie d'une deuxième phase d'évolution plus lente (Figure 37, B)
- au cours d'un plateau (Figure 37, C).

A chaque amplitude de perturbation est associée la variation de force correspondante. Les amplitudes des perturbations-test étant faibles, la raideur normalisée à la nouvelle tension atteinte  $F$  ( $R_F$ ) est calculée par la formule  $\Delta F / F_0 / \Delta L_t / L_0$  ; elle est exprimée en termes de raideur relative  $R_r = R_F / \text{Raideur classique}$ .

## 2. RESULTATS

Nous verrons successivement les résultats obtenus en détente-test puis en étirement-test. Nous présenterons à chaque fois des courbes obtenues à partir d'une seule préparation ; ces courbes sont représentatives de l'ensemble des résultats obtenus dans chaque cas, sur cinq préparations

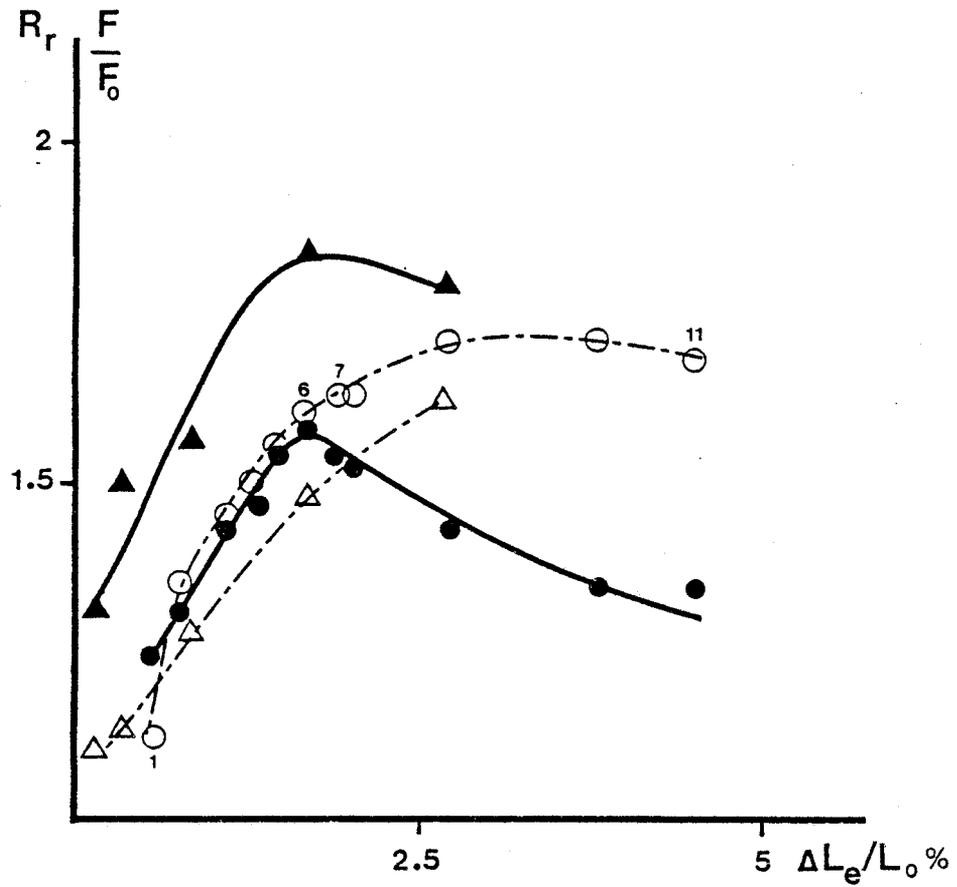


Figure 38 : Evolution de la raideur musculaire testée en détente ( $R_r$ , symboles pleins) et de la tension ( $F/F_0$ , symboles évidés), en fonction de l'amplitude des préétirements ( $\Delta L_e / L_0$  %), appliqués au cours du plateau tétanique, à deux vitesses différentes :

Triangles :  $0.86 L_0 \cdot s^{-1}$

Ronds :  $2.23 L_0 \cdot s^{-1}$

$L_0 = 37 \text{ mm}$  ;  $F_0 = 4.5 \cdot 10^{-1} \text{ N}$

identiques.

## 2.1. Modifications des propriétés élastiques, évaluées par des détente-test

### 2.1.1. Relations avec l'amplitude des préétirements

La Figure 38 indique l'évolution de la raideur musculaire en fonction de l'amplitude des préétirements ( $\Delta L_e/L_0$  %), imposés à deux vitesses différentes pendant le plateau tétanique. Il convient de rapprocher cette évolution de celle de la tension atteinte à la fin du préétirement ( $F/F_0$ ), mais également de la forme du tracé de force durant le préétirement (voir Figure 37). Il faut noter ici que la raideur relative,  $R_r$ , est toujours supérieure à 1.

- Lorsque les préétirements sont appliqués à une vitesse de  $0.86 L_0 \cdot s^{-1}$ , l'évolution de la montée de force est toujours régulière (de type A, Figure 37). La force atteinte à la fin de chaque préétirement croît avec l'amplitude, dans les limites des présentes conditions expérimentales. Et il existe une relation entre la raideur relative et l'amplitude qui indique une croissance de cette raideur, jusqu'aux environs de  $2 \Delta L/L_0$  % et ensuite une légère décroissance.

- Pour des étirements imposés à une vitesse plus élevée ( $2.23 L_0 \cdot s^{-1}$ ), il faut considérer deux cas en fonction de l'allure du tracé de force :

$$\Delta L / L_0 \% \leq 1.8$$

La montée de force au cours de l'étirement est toujours régulière (de type A, Figure 37) et la tension atteinte à la fin des préétirements ( $F/F_0$ )

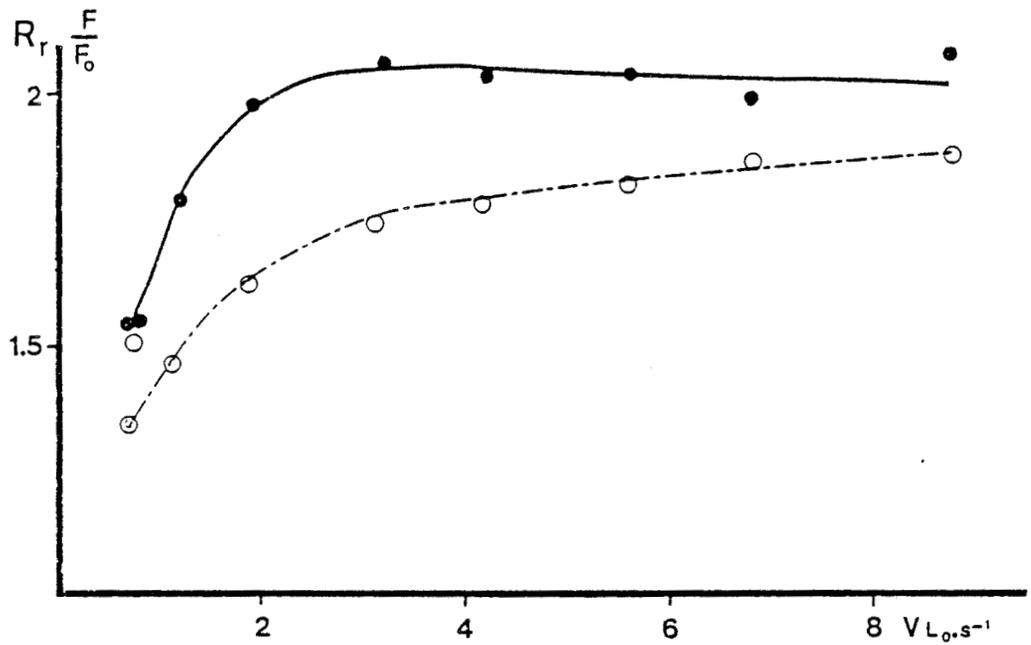


Figure 39 : Evolution de la raideur musculaire testée en détente ( $R_r$ , symboles pleins) et de la tension ( $F/F_0$ , symboles évidés) en fonction de la vitesse des préétirements ( $V L_0 \cdot s^{-1}$ ), appliqués au cours du plateau tétanique.

L'amplitude des préétirements est égale à  $1.8 \Delta L/L_0$  %.

$$L_0 = 31 \text{ mm} \quad ; \quad F_0 = 6.5 \cdot 10^{-1} \text{ N}$$

croît régulièrement avec l'amplitude (ronds évidés, 1 à 6, Figure 38). La raideur relative croît alors de façon régulière.

$$\Delta L/L_0 \% \geq 2$$

L'évolution de la tension pendant le préétirement est semblable à l'exemple B puis C, Figure 37, c'est-à-dire qu'il y a rupture de pente puis présence d'un plateau. De ce fait, la tension atteinte à la fin du préétirement n'augmente que faiblement avec l'amplitude des préétirements (ronds évidés, 7 à 11, Figure 38) et parallèlement la raideur décroît.

Donc lorsque l'amplitude du préétirement est faible, la raideur relative et la tension atteinte augmentent avec cette amplitude, quelle que soit la vitesse. Pour des amplitudes de préétirement plus élevées, la raideur relative décroît quand l'amplitude augmente alors que la tension tend à se stabiliser. Ceci s'observe surtout lorsque la vitesse du préétirement est élevée.

### 2.1.2. Relations avec la vitesse des préétirements

De l'examen de la Figure 39, il apparaît que la raideur relative est ici encore toujours supérieure à 1. Pour une amplitude donnée, on observe des évolutions différentes de la raideur relative et de la tension atteinte, suivant les valeurs de vitesse :

- pour les vitesses faibles, la raideur relative et la tension augmentent avec la vitesse (de  $0.7$  à  $2 L_0 \cdot s^{-1}$ ).
- pour les vitesses plus élevées, la raideur relative se stabilise ou décroît légèrement tandis que la tension atteinte augmente légèrement ; l'évolution

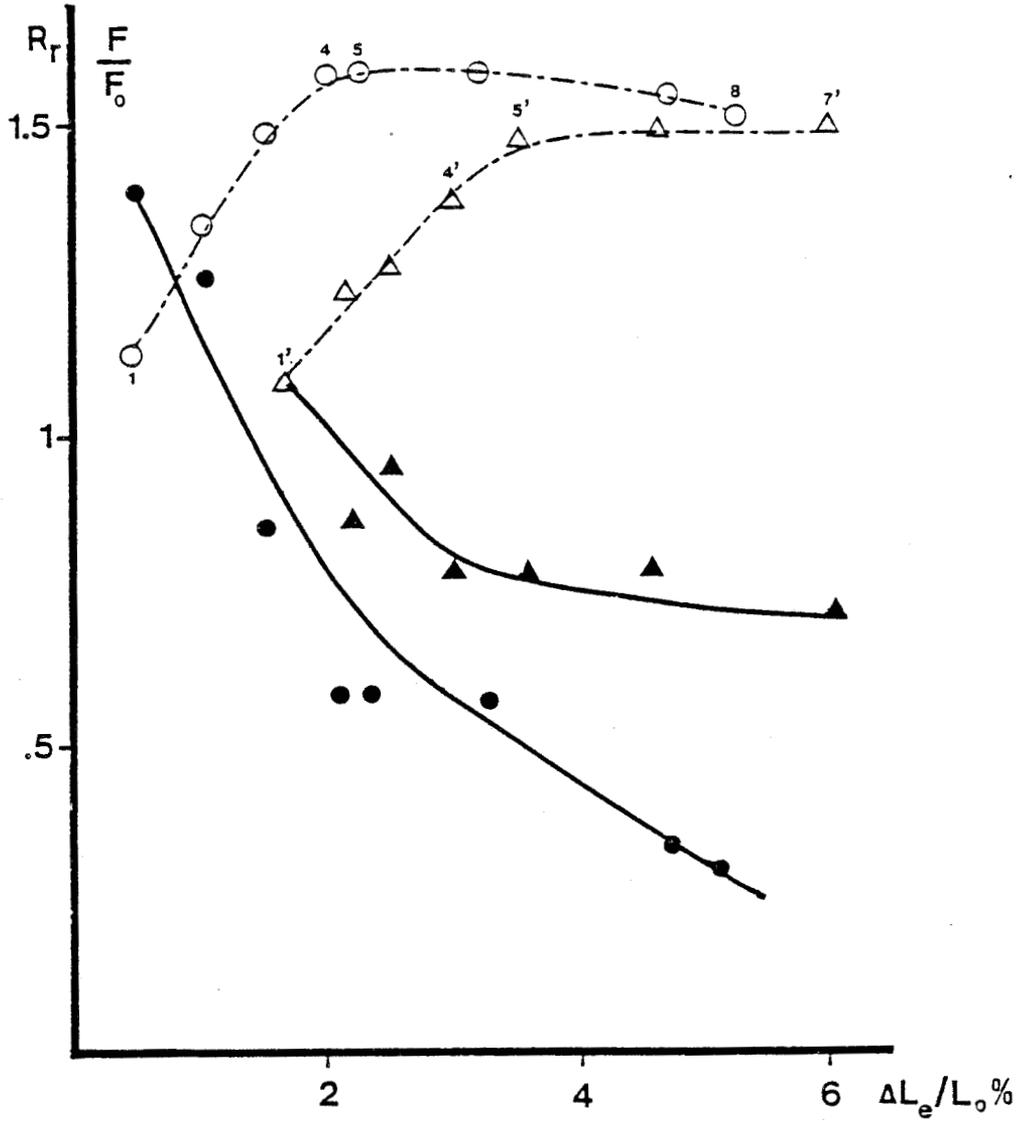


Figure 40 : Evolution de la raideur musculaire testée en étirement ( $R_r$ , symboles pleins) et de la tension ( $F/F_0$ , symboles évidés) en fonction de l'amplitude des préétirements ( $\Delta L_e/L_0$  %), appliqués au cours du plateau tétanique, à deux vitesses différentes :

Triangles :  $0.3 L_0 \cdot s^{-1}$

Ronds :  $1.25 L_0 \cdot s^{-1}$

$L_0 = 34 \text{ mm}$  ;  $F_0 = 6 \cdot 10^{-1} \text{ N}$

de la force a dans ce cas-ci une allure régulière (A, Figure 37).

Il est donc possible de conclure que pour une amplitude donnée de préétirement, la raideur relative est indépendante de la vitesse du préétirement, sauf pour des valeurs de vitesses faibles.

## 2.2. Modification des propriétés élastiques, évaluées par des étirements-test

### 2.2.1. Relations avec l'amplitude des préétirements (Figure 40)

A l'inverse de ce que l'on a observé précédemment, la valeur de la raideur, lorsque la structure est testée par un étirement, n'est pas toujours supérieure à 1. Alors que la tension,  $F/F_0$ , atteinte à la fin du préétirement augmente en fonction de l'amplitude (résultats notés 1 à 4, 1' à 5', avec une évolution régulière de la montée de tension), la raideur relative, d'abord supérieure à 1, décroît rapidement. Lorsque l'amplitude augmente, la montée de tension fait apparaître un plateau (C, Figure 37): 1)  $F/F_0$  se stabilise pour la vitesse de préétirement égale à  $0.3 L_0 \cdot s^{-1}$  (triangles évidés, 5' à 7') et la raideur relative ne décroît que très légèrement; 2) pour une vitesse égale à  $1.25 L_0 \cdot s^{-1}$ , la raideur relative continue à décroître et la tension atteinte décroît également (ronds évidés, 5 à 8).

Globalement, on peut dire que la structure présente un comportement de moins en moins raide à mesure que l'amplitude du préétirement augmente et la diminution de la raideur est moins importante quand les préétirements sont appliqués à vitesse faible.

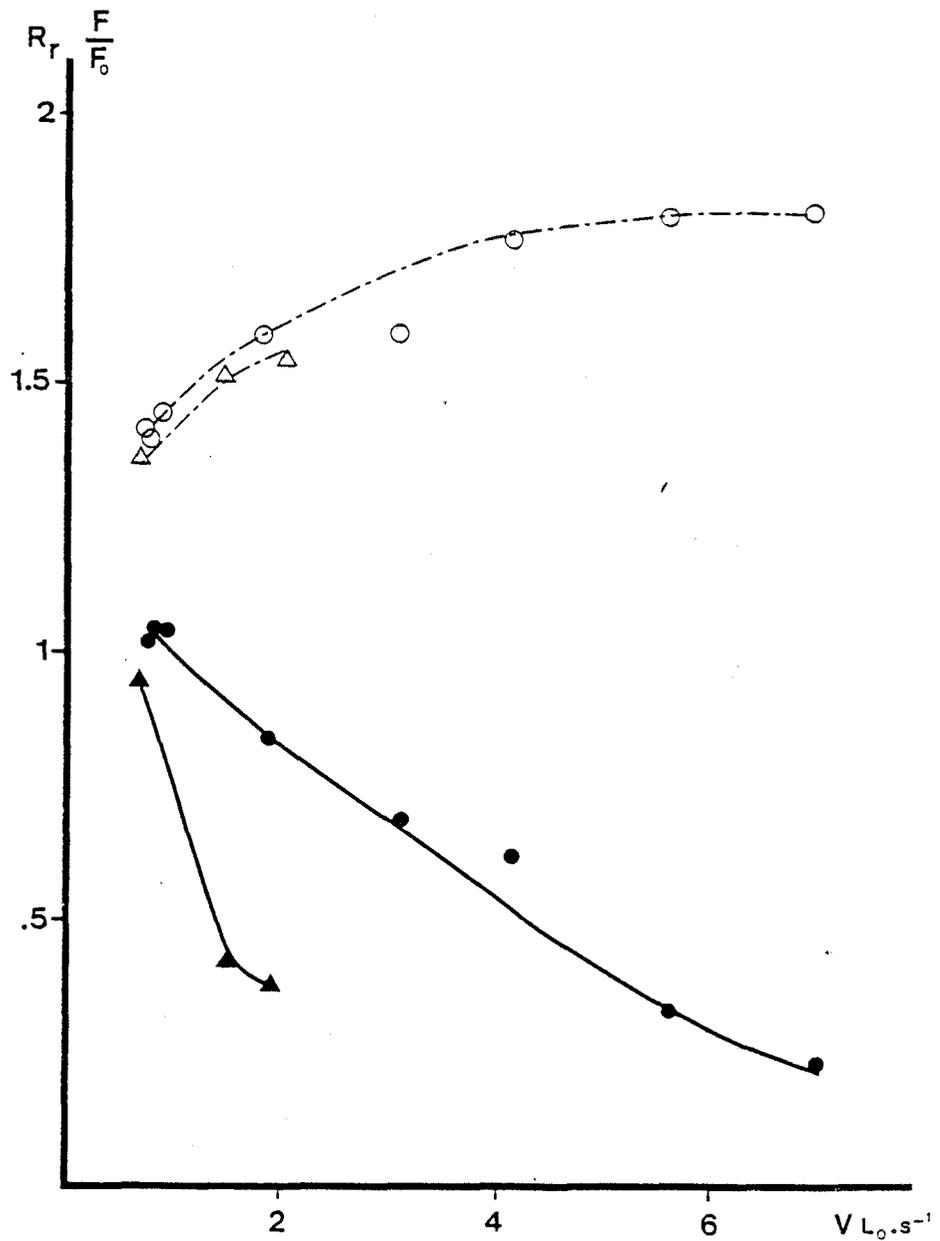


Figure 41 : Evolution de la raideur musculaire testée en étirement ( $R_r$ , symboles pleins) et de la tension ( $F/F_0$ , symboles évidés), en fonction de la vitesse des préétirements ( $V L_0 \cdot s^{-1}$ ), appliqués au cours du plateau tétanique.

Des préétirements de deux amplitudes différentes ont été imposés :

Ronds :  $\Delta L/L_0 \% = 1.3$

Triangles :  $\Delta L/L_0 \% = 3.8$

$L_0 = 31 \text{ mm}$  ;  $F_0 = 6.5 \cdot 10^{-1} \text{ N}$

### 2.2.2. Relations avec la vitesse des préétirements (Figure 41)

La raideur relative de la structure testée en étirement diminue régulièrement avec l'augmentation de la vitesse des préétirements, et la diminution est d'autant plus rapide que l'amplitude est grande :

- pour  $\Delta L_e/L_o \text{ \%} = 1.8$ , la raideur relative décroît de façon régulière quand la vitesse augmente jusqu'à  $7 L_o.s^{-1}$  ;
- pour  $\Delta L_e/L_o \text{ \%} = 3.8$ , les vitesses de préétirements ne dépassent pas  $2 L_o.s^{-1}$  (au-delà, une chute de force se produit alors que le muscle continue à être étiré, voir Figure 33). La diminution de la raideur est ici très rapide avec l'augmentation de la vitesse.

### 3. DISCUSSION ET CONCLUSION

De l'examen de l'évolution de la raideur relative en fonction de l'amplitude ou de la vitesse des préétirements, il apparaît une différence fondamentale entre les résultats obtenus avec les détentes-test et les étirements-test. Ces résultats sont obtenus sur un muscle entier c'est-à-dire, d'après le modèle retenu et discuté précédemment, une structure composée d'un élément contractile en série avec un élément élastique ; ce dernier est composite (élasticité tendineuse et élasticité localisée au niveau de la composante contractile, voir Figure 13).

Le préétirement amène le muscle à un niveau de tension supérieur à la force isométrique maximale. La composante série d'origine tendineuse est le siège d'une tension plus importante et il est bien montré (KER, 1981 ; RACK et WESTBURY, 1984 ; RACK, 1985) que les tendons deviennent plus raides lorsque la tension augmente. En ce qui concerne l'élasticité située au niveau

des ponts, l'interprétation est plus complexe. Avec l'étirement, le fragment  $S_2$  (supposé correspondre à la structure élastique, voir Figure 12) est davantage sollicité en fonction de la vitesse de l'étirement : la position de la tête de molécule de myosine à la fin de l'étirement ( $S_1$ ) sera différente (II et III, Figure 35). Si on se réfère aux résultats de HUXLEY A.F. et SIMMONS (1971), et d'après les calculs d'énergie potentielle totale (vii, Figure 12), la tendance naturelle d'une tête serait d'effectuer une rotation vers l'avant (liaisons  $M_3A_3-M_4A_4$ , A, Figure 12). Après un étirement, le mouvement des têtes va à l'encontre de cette tendance ; cela réduit l'étirement des éléments  $S_2$  et amène les éléments  $S_1$  dans une position instable.

A partir des courbes tension-extension obtenues sur la fibre isolée (voir Figure 19), la linéarité de la relation "T" entre 0.6 et 1.4  $F_0$  a amené à l'hypothèse que le fragment  $S_2$  présentait une raideur constante, qu'il soit étiré ou relâché. Cependant, COLOMO et al. (1986) montrent qu'une fibre étirée à différentes vitesses présente une raideur supérieure à celle qui est mesurée dans les conditions isométriques.

Si on retient l'hypothèse selon laquelle la raideur est un indice du nombre de ponts formés (HUXLEY A.F. et SIMMONS, 1971 ; JULIAN et SOLLINS, 1975), on peut en déduire que l'étirement a provoqué, non seulement une extension, mais également une augmentation du nombre de ponts (COLOMO et al., 1986).

. Lorsque des détente-test sont appliquées, on observe dans tous les cas une raideur relative supérieure à 1. L'étirement préalable a amené le muscle à des niveaux de tension supérieurs à  $F_0$  c'est-à-dire, comme on vient de le

voir, dans une zone où les tendons sont plus raides et où l'élasticité d'origine contractile est vraisemblablement modifiée dans le sens d'une raideur accrue. Ceci permet donc d'expliquer que la raideur est supérieure à la raideur classique.

L'évolution de la raideur en fonction de l'amplitude des préétirements (Figure 38) doit être mise en relation avec l'évolution de la tension. La raideur relative augmente en même temps que la tension atteinte, lorsque l'amplitude de l'étirement est faible. Cet étirement est absorbé par les tendons et par l'extension des éléments  $S_2$ , le degré de recouvrement des filaments au niveau des sarcomères ne varie pratiquement pas (voir FLITNEY et HIRST, 1978). Au-delà d'une certaine amplitude, la raideur diminue ; il se produit une élongation des sarcomères ("Sarcomere give", FLITNEY et HIRST, 1978) d'où un désengagement des filaments ; la diminution de raideur indique que le nombre d'éléments  $S_2$  contribuant à l'élasticité de la préparation diminue et ceci n'est pas compensé par l'augmentation de raideur des éléments restant en place et qui sont étirés.

En ce qui concerne la relation de la raideur avec la vitesse, il apparaît (à condition que l'on se limite aux amplitudes qui ne provoquent pas de "give" des sarcomères) que la raideur est indépendante de la vitesse, sauf pour les valeurs faibles. Dans ce cas, on a une augmentation de la tension avec la vitesse de l'étirement et la raideur évolue dans le même sens. Puis si la vitesse augmente, on observe toujours une montée en tension régulière (A, Figure 37) mais les tensions atteintes à la fin des préétirements se stabilisent : ceci signifie que pour une amplitude donnée, l'augmentation de vitesse n'induit plus d'augmentation du nombre de ponts et la raideur se stabilise également.

. Lorsque ce sont des étirements-test qui sont imposés à la préparation préalablement étirée, la raideur relative diminue avec l'amplitude et la vitesse des préétirements : d'abord supérieure à 1, cette raideur chute jusqu'à des valeurs de l'ordre de 0.25. Ceci peut sans doute s'expliquer par le fait que le petit étirement supplémentaire vient perturber le mode d'attachement des ponts. Deux cas peuvent être considérés :

- a. Préétirements d'amplitude et de vitesse faibles : la montée en tension pendant l'étirement se fait de façon régulière (A, Figure 37). Les tendons sont étirés et deviennent plus raides et la structure élastique des ponts est également étirée. Mais la mise sous tension n'a pas amené la structure au point critique de "give" des sarcomères et un étirement supplémentaire peut encore être supporté par les structures élastiques situées au niveau des ponts et/ou par les structures élastiques tendineuses. Le fait que ces dernières soient plus raides au-delà de  $F_0$  pourrait même expliquer que la raideur mesurée soit supérieure à la raideur classique sans faire appel à une élasticité non linéaire au niveau des éléments  $S_2$ .
- b. Amplitude et vitesse de préétirement plus importantes : l'évolution du tracé de force durant l'étirement montre une rupture de pente ou un plateau, indiquant un "give" des sarcomères (FLITNEY et HIRST, 1978). De plus, au niveau des ponts encore formés, les fragments  $S_1$  finissent par se situer à des niveaux d'énergie potentielle élevée, donc dans des positions instables. Puisque la raideur diminue lorsqu'on la mesure par un étirement-test, on peut alors supposer que ce petit étirement supplémentaire va provoquer la rupture des ponts déjà instables auparavant. La structure n'offre alors plus qu'une résistance minimale à l'allongement.

Nous pouvons donc conclure que la raideur du muscle est dépendante du sens de la perturbation-test ajoutée après un étirement initial :

- augmentation de raideur par rapport à la raideur classique dans le cas des tests en détente ;
- diminution dans le cas des tests en étirements : la raideur relative, d'abord supérieure à 1 diminue et atteint des valeurs inférieures à 1.

On peut en conclure qu'il est préférable de tester la structure élastique (lorsqu'on l'a amenée par des préétirements d'amplitude et de vitesse variables, à une tension supérieure à la tension isométrique maximale) par des tests en détente plutôt que par des tests en étirement. En effet, les tests en détente rendent mieux compte des propriétés élastiques car l'étirement-test peut amener un changement dans la structure ou dans le nombre des ponts, ce qui va fausser les résultats.

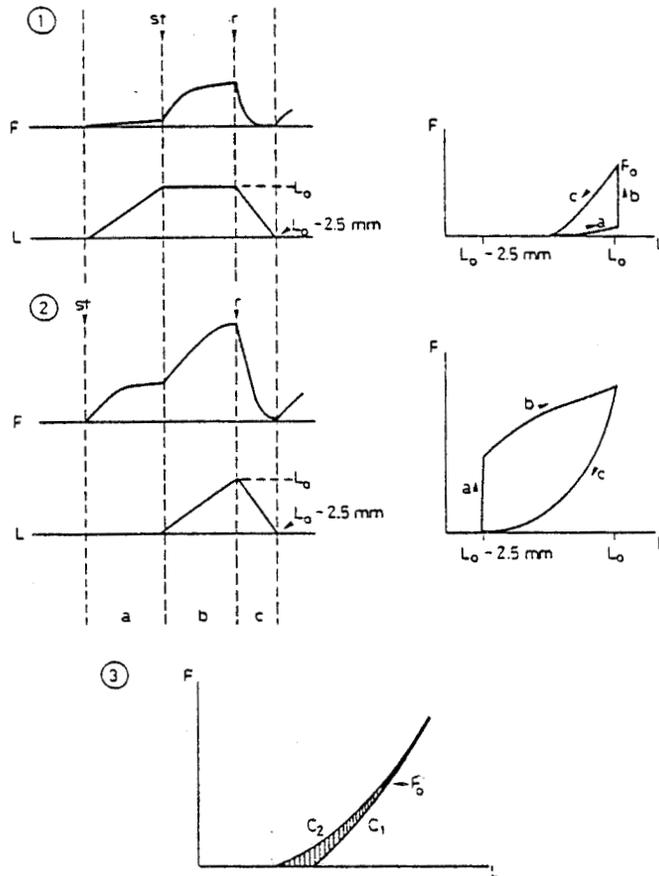


Figure 42 : Schéma de l'expérimentation de CAVAGNA et CITTERIO (1974)

L'évolution des propriétés élastiques est représentée sous forme de diagrammes Force-Longueur. Pour chaque valeur de force, l'inverse de la pente de la courbe indique la valeur de la compliance,  $C = \Delta L / \Delta F$  qui caractérise le comportement de la C.E.S.

En 1, le muscle est tout d'abord étiré passivement de 2,5mm (a) à la vitesse de  $2 \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$ , puis il se contracte isométriquement à  $L_0$  (b). Au cours du plateau tétanique ( $F_0$ ), il est brusquement relâché (c).

En 2, le muscle commence par développer sa tension tétanique (a). Au plateau, il est alors étiré de 2.5 mm à la vitesse de  $2 \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$  (b) puis relâché rapidement (c).

En 3, on observe que lors d'un cycle étirement-détente ( $C_2$ ), l'énergie restituée (aire sous la courbe Force-Longueur) est plus importante du fait d'une force accrue mais également à cause d'une augmentation de compliance. En translattant la courbe  $C_1$  de manière à faire coïncider les points  $F_0$ , il apparaît un gain d'énergie en isoforce représenté par l'aire hachurée, appelé "effet CAVAGNA".

( $L_0$  dans cette expérimentation, correspond à la longueur du muscle développant une tension passive de  $4 \cdot 10^{-2} \text{ N}$ ).

#### IV. LES CYCLES ETIREMENT-DETENTE ET L'UTILISATION DE L'ENERGIE POTENTIELLE

##### ELASTIQUE

Il s'agit d'étudier la phase de relâchement subséquente à un étirement porté sur un muscle en contraction ; l'amplitude des étirements et des détentes sont identiques, à la différence de ce qui vient d'être étudié. Cet enchaînement des phases ou cycle étirement-détente est tout à fait semblable à ce que l'on rencontre lors de contractions naturelles chez l'homme et notamment au cours de la marche, de la course, lors de différents sauts (THYS et al., 1972, CAVAGNA et al., 1977 ; BOSCO, 1982 ; KOMI, 1984 ; AURA et KOMI, 1986).

L'étirement provoque une augmentation de la tension au-delà de  $F_0$  (voir Figure 34) et une mise sous tension plus importante de la composante élastique série. De ce fait, la quantité d'énergie potentielle stockée est plus élevée ; celle-ci est évaluée par la surface située sous la courbe tension-extension de la composante élastique série (CAVAGNA et CITTERIO, 1974). Ainsi un cycle étirement-détente peut donc induire une augmentation de la restitution d'énergie potentielle. Ce mécanisme qui est commun à toute structure élastique peut, selon CAVAGNA et CITTERIO (1974) être concomitant d'une modification des caractéristiques de la composante élastique série. Cette modification, que l'on a appelé "effet Cavagna" (HOF et al., 1983) correspond à une augmentation de la compliance, durant la phase terminale d'un cycle étirement-détente (Figure 42) : elle est étudiée ici dans le but de rechercher les conditions expérimentales nécessaires à sa mise en évidence sur le muscle isolé. L'étude du caractère transitoire des modifications, que celles-ci aillent ou non dans le sens de "l'effet Cavagna" est également abordée.

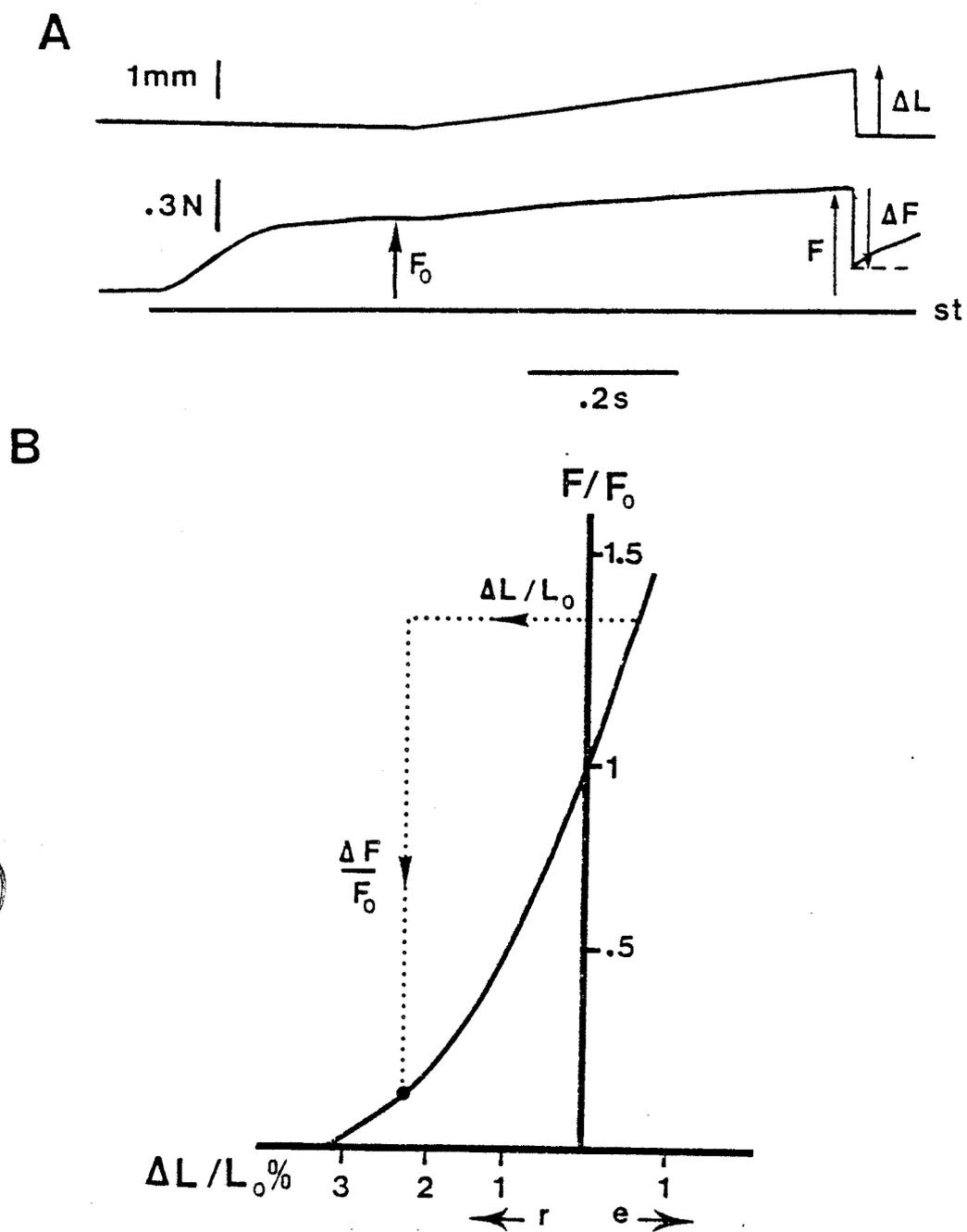


Figure 43 : Tracé expérimental d'un cycle étirement - détente (A) et premier principe du report des résultats sur la courbe tension-extension de référence (B). (explications dans le texte).

$r$  indique la zone des relâchements ;  $e$ , celle des étirements.

$$L_0 = 35 \text{ mm} \quad ; \quad F_0 = 6 \cdot 10^{-1} \text{ N}$$

1. LE GAIN D'ENERGIE REALISE LORS D'UN CYCLE ETIREMENT-DETENTE EST-IL TOUJOURS LIE A UNE AUGMENTATION DE LA COMPLIANCE MUSCULAIRE ?

1.1. Méthodes

Les variations d'élasticité musculaire sont appréciées en construisant des relations tension-extension de référence (Figure 36) à deux longueurs de muscle. En effet, la longueur initiale du muscle est choisie pour imposer une perturbation rapide, soit lorsque le muscle développe une tension passive de  $2 \cdot 10^{-3} \text{ N}$  ( $L_0$ ), soit lorsqu'il développe une tension passive de  $4 \cdot 10^{-2} \text{ N}$  ( $L_{\text{exp}} = 1.15 L_0$  : conditions expérimentales de CAVAGNA et CITTERIO, 1974). Une fois les courbes de référence établies, on impose au muscle des cycles étirement-détente, c'est-à-dire des perturbations où la variation de longueur de l'étirement est égale à celle de la détente. Ces amplitudes  $\Delta L$  variant d'un cycle à l'autre, il convient que les détentes soient toujours appliquées à partir de la même longueur. De ce fait, avant chaque stimulation, la longueur du muscle est amenée à  $L_0 - \Delta L$  ou à  $L_{\text{exp}} - \Delta L$ .

Deux types d'expérimentations sont réalisés :

1 - On impose aux muscles des cycles étirements-détente analogues à ceux décrits par CAVAGNA et CITTERIO (1974), c'est-à-dire que l'on fixe une vitesse d'étirement faible ( $0,2 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  soit environ  $0.06 L_0 \cdot \text{s}^{-1}$ ) ; la vitesse de la détente est toujours rapide ( $15 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ , soit  $4 \text{ à } 5 L_0 \cdot \text{s}^{-1}$ ) (Figures 43, A et 44, A).

2 - Pour une amplitude donnée d'étirement, on fait varier la vitesse de cet

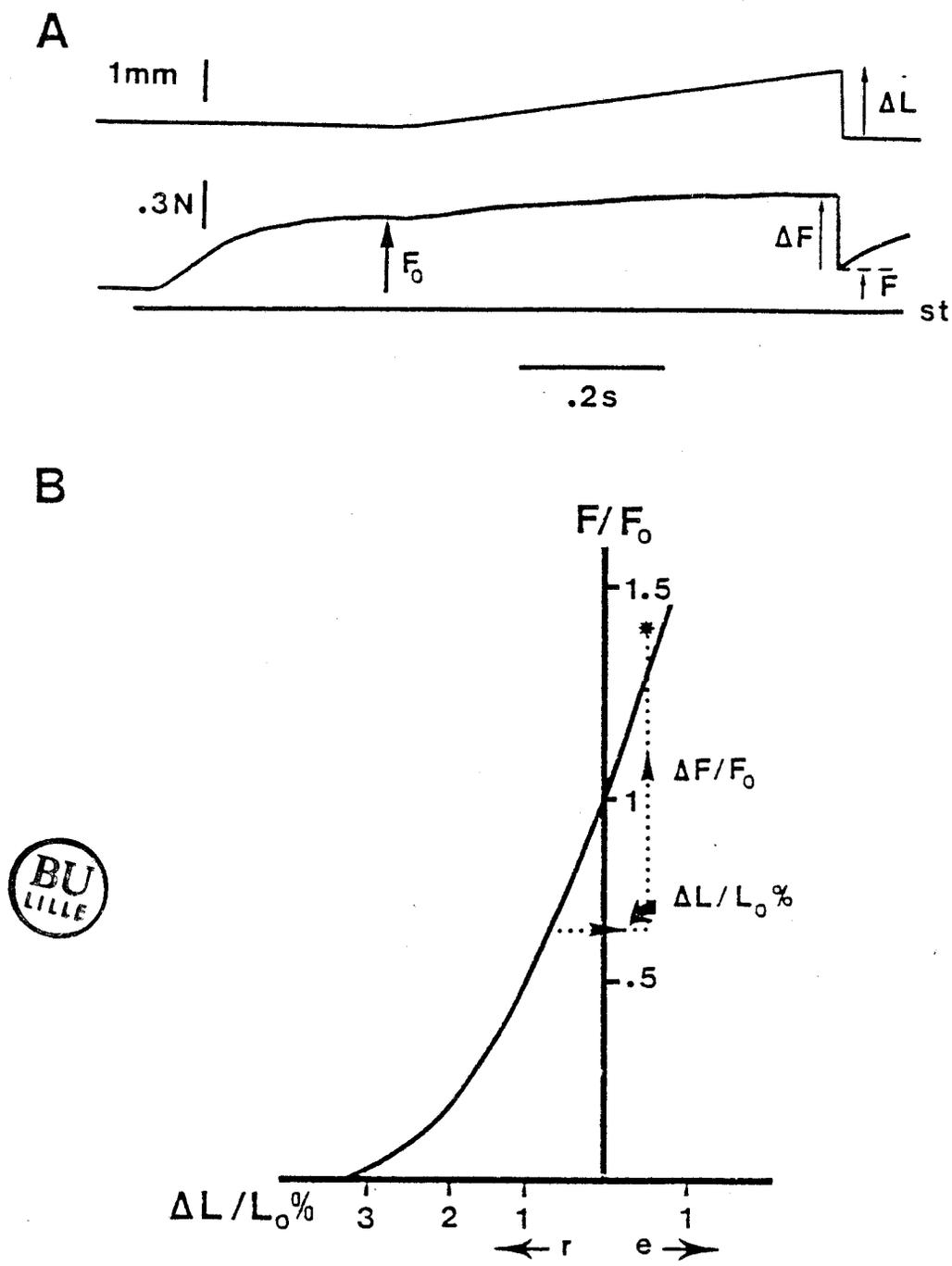


Figure 44 : Tracé expérimental d'un cycle étirement-détente (A) et deuxième principe de report des résultats sur la courbe tension-extension de référence (B). (explications dans le texte).  
 $r$  indique la zone des relâchements ;  $e$ , celle des étirements.  
 $L_0 = 35\text{ mm}$  ;  $F_0 = 6.10^{-1}\text{N}$

étirement, de façon à obtenir différentes valeurs de force au-delà de  $F_0$  (Figure 32). Au cours d'une même expérimentation, différents  $\Delta L$  sont appliqués.

L'amplitude des variations de longueur  $\Delta L$  est importante, de ce fait on ne peut pas effectuer un calcul de compliance; on utilise une représentation graphique pour l'étude des résultats et deux principes de report des résultats peuvent être appliqués :

- 1er principe

On mesure la tension  $F$  atteinte à la fin du préétirement et la chute de tension,  $\Delta F$ , consécutive au relâchement (Figure 43, A). Pour chaque détente, on repère sur la courbe de référence, le point correspondant au niveau de force atteint immédiatement avant la détente ( $F$ ), on reporte la valeur normalisée de la variation de longueur ( $\Delta L/L_0$ ) et, perpendiculairement, la valeur normalisée de la chute de force ( $\Delta F/F_0$ ). Ceci permet de comparer la valeur de la chute de force mesurée expérimentalement à celle que l'on peut déduire de la courbe de référence (Figure 43, B).

- 2ème principe

On mesure la tension résiduelle,  $F$ , à la fin du relâchement rapide (Figure 44, A). On repère sur la courbe de référence la valeur correspondante normalisée, on reporte la valeur normalisée de la variation de longueur ( $\Delta L/L_0$ ) et perpendiculairement, la valeur normalisée correspondant à la variation de tension enregistrée pendant le relâchement rapide (Figure 44, B).

- Comparaison des deux principes

La deuxième manière de procéder permet de s'affranchir des caractéristiques

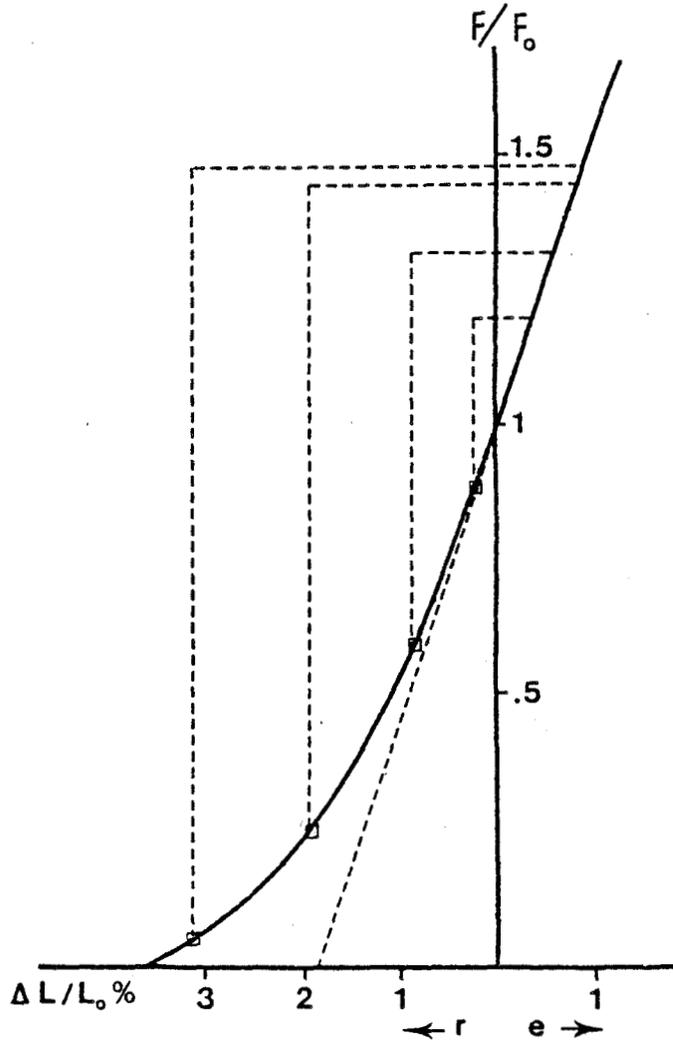


Figure 45 : Résultats des cycles étirements-détente portés sur un muscle à  $L_0$

$r$  indique la zone des relâchements ;  $e$ , celle des étirements.

$$L_0 = 35 \text{ mm} \quad ; \quad F_0 = 6 \cdot 10^{-1} \text{ N}$$

différentes de la préparation, selon que le muscle a été étiré rapidement ou lentement ; on se base en effet sur la tension résiduelle à la fin du relâchement rapide. Ce niveau de tension correspond à un point de la courbe tension-extension, à condition d'admettre que la réponse des éléments élastiques est identique, à la fin de la détente, quels que soient les paramètres du préétirement. Cependant, la première méthode est tout aussi critiquable car étirer un muscle à vitesse faible et repérer le niveau de tension atteint sur la courbe tension-extension (établie en imposant des perturbations rapides au plateau tétanique) amène à mettre en correspondance des niveaux de tension qui ne correspondent pas aux mêmes états des éléments de la composante élastique musculaire. Quoi qu'il en soit, ces deux méthodes de report de points permettent de visualiser une éventuelle modification des propriétés élastiques du muscle, consécutives à un préétirement.

## 1.2. Résultats

Les courbes présentées illustrent à chaque fois les résultats obtenus sur une préparation. Des résultats identiques ont été retrouvés sur l'ensemble des préparations, même si les valeurs de raideur classique varient d'une préparation à une autre. Comme il a été vu sur les Figures 31 et 36, il n'existe pas de différence entre les courbes tension-extension de référence obtenues à  $L_0$  et à  $L_{exp}$ .

### 1.2.1. Effets des préétirements imposés à vitesse faible

( $0.06 L_0 \cdot s^{-1}$ )

#### 1.2.1.1. Cycles étirement-détente portés sur un muscle

à  $L_0$  (Figure 45)

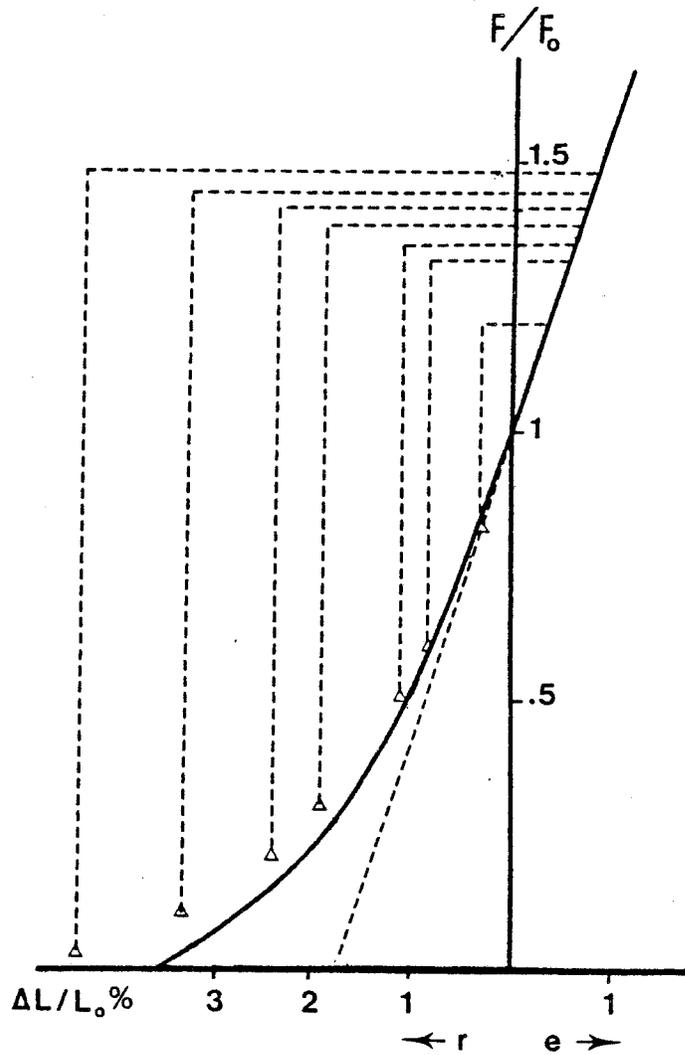


Figure 46 : Résultats des cycles étirement-détente portés sur un muscle à  $L_{exp}$  obtenus par le premier principe de report des points (voir figure 43).

$r$  indique la zone des relâchements ;  $e$ , celle des étirements.

$$L_0 = 35 \text{ mm} \quad ; \quad F_0 = 6 \cdot 10^{-1} \text{ N}$$

Les points obtenus, par le premier principe de report des résultats se situent exactement sur la courbe tension-extension de référence. Ceci confirme que la raideur est accrue pendant l'étirement ; en effet, le report des résultats se fait à partir d'une courbe de pente plus élevée, et ceci est valable pour tous les essais. Le report avec la deuxième méthode donne bien évidemment les mêmes résultats. On ne met donc pas en évidence ici d'augmentation de compliance consécutive au préétirement, dans la zone des forces faibles, telle que l'on décrit CAVAGNA et CITTERIO (1974, Figure 42).

#### 1.2.1.2. Cycles étirement-détente portés sur un muscle

à  $L_{exp}$

Lorsque la détente subséquente à un préétirement est portée sur un muscle préalablement amené à une longueur  $L_{exp}$ , on observe (Figure 46), une différence entre la courbe de référence et les points obtenus après report des résultats, dans la zone des forces faibles. Pour les petites variations de longueur, les points expérimentaux (triangles) se situent sur la courbe de référence, alors que pour les grandes perturbations, les points expérimentaux se situent au-dessus de cette courbe. Donc, dans ce cas -grandes amplitudes de perturbation appliquées sur un muscle placé au-delà de sa longueur de référence- on observe une augmentation de compliance traduisant le gain d'énergie en isoforce décrit par CAVAGNA et CITTERIO.

En utilisant le deuxième principe de report des résultats (Figure 47), on ne visualise pas de la même manière l'effet Cavagna. En effet, pour les grandes amplitudes de perturbations, on part de la zone non linéaire de la courbe tension-extension de référence, mais le point d'arrivée dans la zone

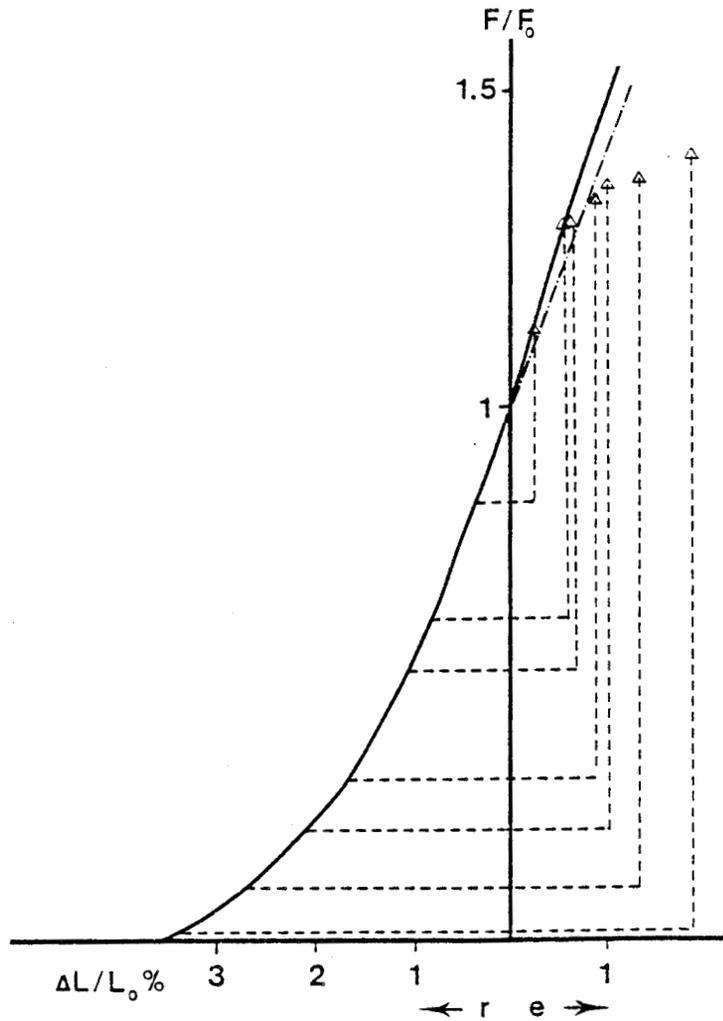


Figure 47 : Résultats des cycles étirement-détente portés sur un muscle à  $L_{exp}$  obtenus par le deuxième principe de report de points (voir figure 44).

$r$  indique la zone des relâchements ;  $e$ , celle des étirements.

$$L_0 = 35 \text{ mm} \quad ; \quad F_0 = 6 \cdot 10^{-1} \text{ N}$$

des forces supérieures à  $F_0$  indique une diminution de raideur, ce qui prouve a contrario l'existence de l'effet Cavagna.

### 1.2.2. Effet des préétirements imposés à différentes vitesses

Comme précédemment, il est nécessaire de différencier les résultats obtenus à  $L_0$  et à  $L_{exp}$ .

#### 1.2.2.1. Cycles étirement-détente portés sur un muscle à $L_0$

La Figure 48 regroupe les résultats obtenus pour deux amplitudes d'étirement. Pour une valeur de  $\Delta L/L_0$  % égale à 1.95, la chute de force mesurée expérimentalement correspond à celle que l'on peut déduire de la courbe de référence lorsque la vitesse d'étirement est de  $0,06 L_0 \cdot s^{-1}$  (●1). Ceci a déjà été décrit sur la Figure 45. La chute de force est supérieure à celle que l'on peut déduire de la courbe de référence lorsque la vitesse augmente ; les points se situent d'autant plus sous la courbe de référence que la vitesse augmente de  $0,12 L_0 \cdot s^{-1}$  à  $1,6 L_0 \cdot s^{-1}$  (●2-6). Donc pour cette gamme d'amplitude, on s'écarte de la courbe de référence, et ceci d'autant plus que la vitesse d'étirement augmente, c'est-à-dire qu'ici la raideur augmente avec la vitesse, ce qui est le résultat opposé de l'effet Cavagna.

Pour un  $\Delta L/L_0$  % égal à 3.42, les points obtenus après le report des valeurs se situent près de la courbe de référence, quelle que soit la valeur de la vitesse d'étirement (\* 1 - 6). Ceci signifie que pour les amplitudes élevées, les propriétés élastiques s'expriment à partir d'une relation tension-extension très proche de la relation de référence, même lorsque le

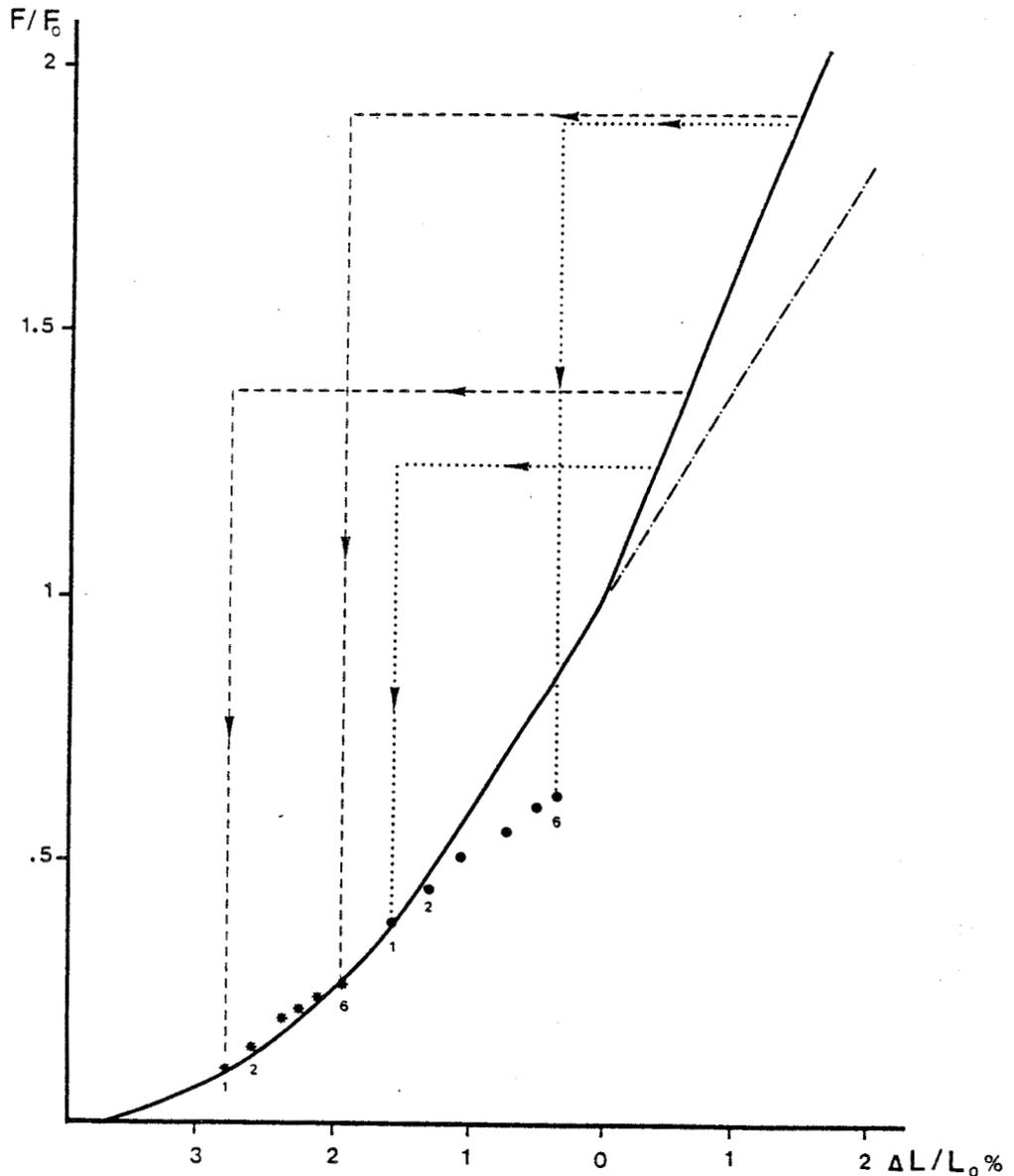


Figure 48 : Résultats des cycles étirement-détente portés sur un muscle à  $L_0$ , obtenus par le premier principe de report des points (voir Figure 43).

● :  $\Delta L/L_0 \% = 1.95$

La vitesse des étirements augmente de  $0.06 L_0 \cdot s^{-1}$  (1)  
à  $1.6 L_0 \cdot s^{-1}$  (6)

\* :  $\Delta L/L_0 \% = 3.42$

La vitesse des étirements augmente de  $0.06 L_0 \cdot s^{-1}$  (1)  
à  $2.8 L_0 \cdot s^{-1}$  (6)

$L_0 = 35,5 \text{ mm}$  ;  $F_0 = 5.2 \cdot 10^{-1} \text{ N}$

Pour la clarté de la figure, l'axe des ordonnées a été translaté depuis l'origine jusqu'au point d'extension négative maximum

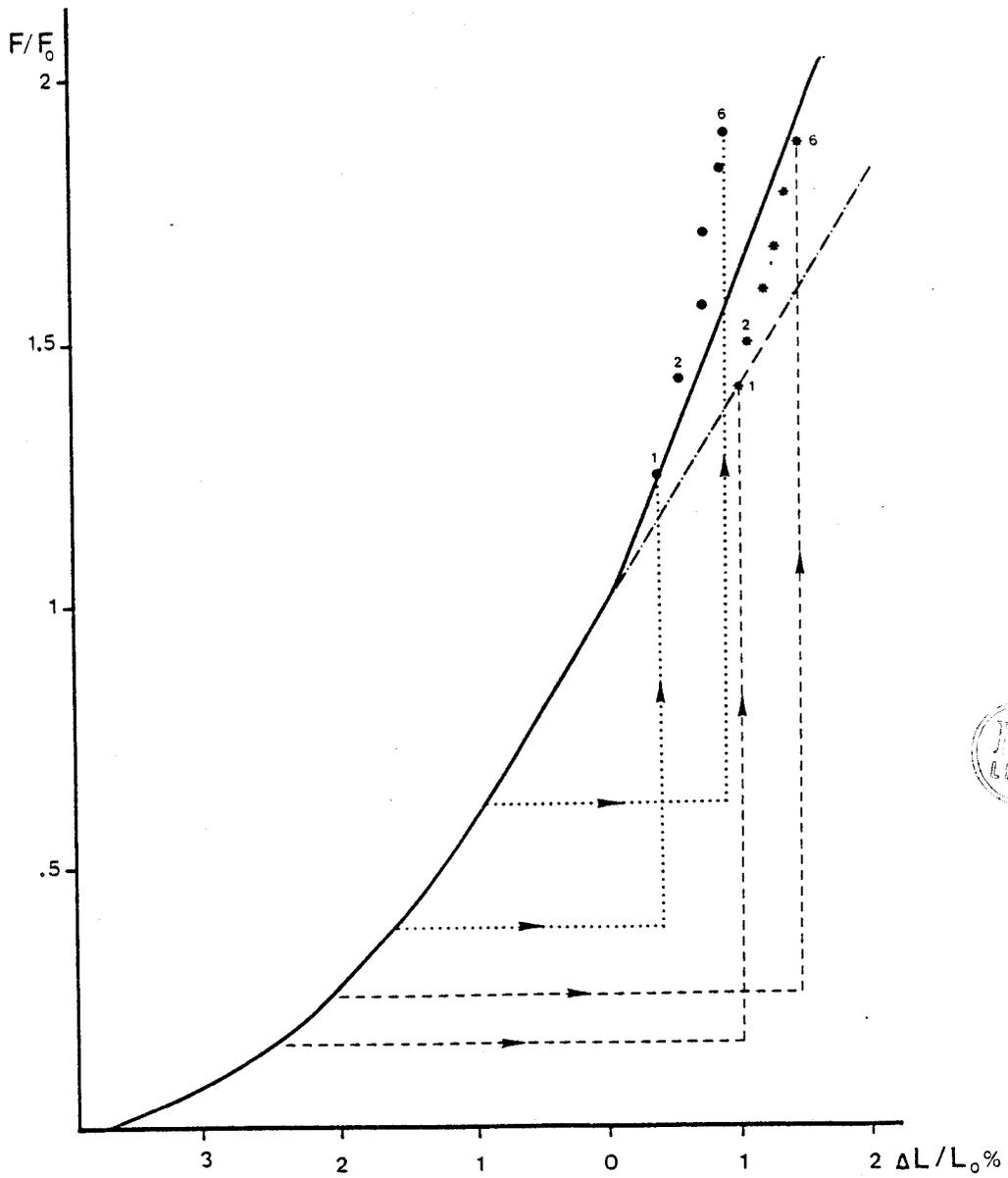


Figure 49 : Résultats des cycles étirement-détente portés sur un muscle à  $L_0$ , obtenus par le deuxième principe de report des points (voir Figure 44).

(même légende que pour la Figure 48)

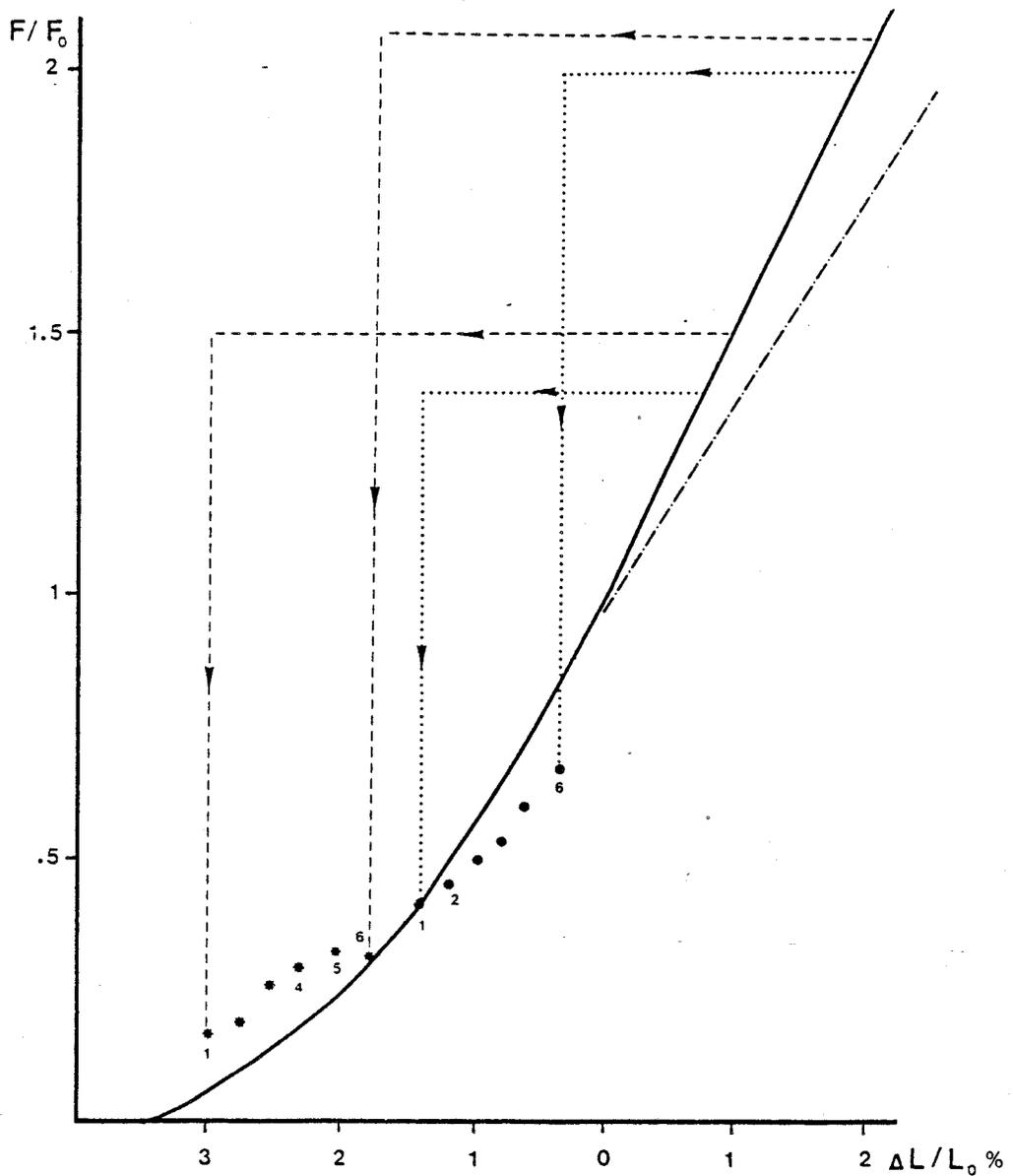


Figure 50 : Résultats des cycles étirement-détente, portés sur un muscle à  $L_{exp}$ , obtenus par le premier principe de report des points.

● :  $\Delta L/L_0 \% = 2.13$

La vitesse des étirements augmente de  $0.06 L_0 \cdot s^{-1}$  (1)  
à  $2.7 L_0 \cdot s^{-1}$  (6)

\* :  $\Delta L/L_0 \% = 3.8$

mêmes vitesses d'étirements

$L_0 = 32.5 \text{ mm}$  ;  $F_0 = 5.10^{-1} \text{ N}$

muscle est étiré à grande vitesse. Ces résultats sont également représentés sur la Figure 49, en utilisant le second principe de report des résultats : pour les perturbations d'amplitude faible, on retrouve ce que l'on vient de décrire, c'est-à-dire que l'augmentation de raideur est d'autant plus importante que la vitesse d'étirement est grande. Pour les amplitudes élevées, l'écart à la relation de référence est mieux visualisé et il apparaît que : 1- la raideur est toujours inférieure à la raideur de référence ; 2- cette raideur est d'autant plus faible que la vitesse est peu élevée.

Donc, si on note une augmentation de raideur avec la vitesse, la valeur de cette raideur est moins importante lorsque les perturbations sont de grande amplitude, puisque les points se situent sous la courbe de référence au-delà de  $F_0$  et non pas au-dessus.

#### 1.2.2.2. Cycles étirement-détente sur un muscle à $L_{exp}$

De même que précédemment, lorsque les cycles sont portés sur un muscle à  $L_{exp}$ , on observe une différence suivant l'amplitude des perturbations.

La Figure 50 regroupe les résultats obtenus pour deux perturbations, de 2.13 à 3.8  $\Delta L/L_0$  %. En ce qui concerne l'amplitude de 2.13  $\Delta L/L_0$  %, la chute de force est égale à celle que l'on peut déduire de la courbe de référence lorsque la vitesse d'étirement est de  $0.06 L_0 \cdot s^{-1}$  (● 1). Puis, la chute de force devient supérieure lorsque la vitesse augmente jusqu'à  $2.7 L_0 \cdot s^{-1}$  (● 2 - 6). Ce résultat est tout à fait similaire à ce qui a été observé avec un muscle à  $L_0$ .

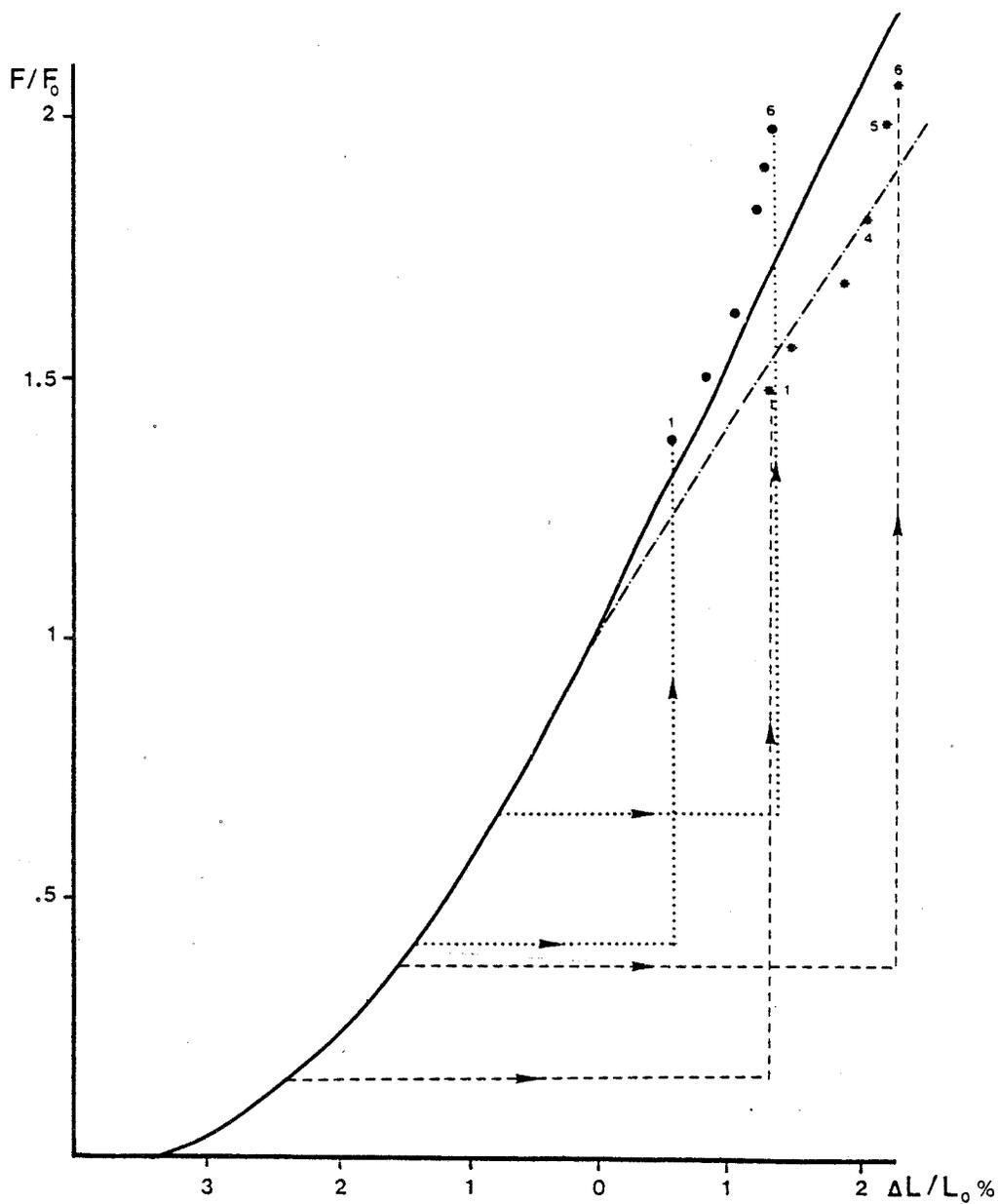


Figure 51 : Résultats des cycles étirement-détente portés sur un muscle à  $L_{exp}$ , obtenus par le deuxième principe de report des points.

(même légende que sur la figure 50)

Lorsque l'amplitude est importante, de l'ordre de  $3.8 \Delta L/L_0 \%$ , la chute de force est inférieure à la valeur déduite de la courbe de référence pour des vitesses d'étirement comprises entre  $0.06 L_0.s^{-1}$  (\*1) et  $0.6 L_0.s^{-1}$  (\*4). L'écart entre les points obtenus et la courbe de référence diminue lorsque la vitesse atteint  $1.5 L_0.s^{-1}$  (\*5) et s'annule pour une vitesse de  $2.7 L_0.s^{-1}$  (\*6). Donc pour les vitesses comprises entre  $0.06 L_0.s^{-1}$  et  $0.6 L_0.s^{-1}$ , on observe un écart à la courbe de référence qui va dans le sens prévu par l'effet Cavagna, écart qui n'est plus observé à  $2.7 L_0.s^{-1}$ .

Cette augmentation de compliance, pour les vitesses situées entre  $0.06 L_0.s^{-1}$  et  $0.6 L_0.s^{-1}$  se retrouve sur la Figure 51 puisque les points obtenus (\*1 - 4) se situent sous le prolongement de la courbe tension-extension de référence, en deçà de  $F_0$ . Les deux points obtenus avec les vitesses de 1.5 et  $2.7 L_0.s^{-1}$  (\*5-6) se situent dans la zone entre le prolongement de la courbe en deçà et la courbe au-delà de  $F_0$ . Ceci indique donc une raideur accrue mais qui n'atteint pas la valeur de la raideur classique en étirement.

### 1.3. Discussion

Les résultats permettent d'indiquer que le gain en énergie réalisé lors d'un cycle étirement-détente n'est pas toujours lié à une augmentation de la compliance musculaire. Cette augmentation de la compliance durant la phase terminale d'un cycle étirement-détente, que l'on a appelé l'effet Cavagna, n'est retrouvée que si certaines conditions expérimentales sont respectées, à savoir : 1- le muscle doit être étiré au-delà de sa longueur de référence ( $L_{exp} = 1.15 L_0$ ) ; 2- les perturbations portées sur le muscle doivent être de grandes amplitudes ( $\Delta L/L_0 \% > 2.5$ ) et imposées à vitesses

faibles ( $V = 0.06$  à  $0.08 \text{ L} \cdot \text{s}^{-1}$ ).

En fait la méthode graphique utilisée ici pour mettre en évidence la modification de raideur n'est applicable que si, au cours des préétirements effectués à différentes vitesses, les caractéristiques élastiques restent identiques. Or une diminution de la vitesse d'étirement s'accompagne d'une diminution de raideur (RACK et WESTBURY, 1974 ; voir également Figures 48 à 51). Cependant, le report de points à partir d'une relation de pente plus faible ne ferait que limiter la mise en évidence de l'effet Cavagna. Mais il faut souligner (même si l'effet Cavagna ne peut être mis en évidence que dans certaines conditions bien précises) l'intérêt que présentent les étirements. En effet, ceux-ci amènent le muscle à des tensions supérieures à la tension isométrique maximale. Il s'ensuit donc une possibilité de restitution d'énergie potentielle supérieure à celle observée lors d'une détente simple, la quantité d'énergie restituée étant liée aux modifications de la raideur contemporaine de l'étirement et à l'enchaînement des phases d'étirement et de détente.

## 2. CARACTERE TRANSITOIRE DE LA MODIFICATION DE RAIDEUR MUSCULAIRE, LIEE A L'ETIREMENT

Au cours d'un cycle étirement-détente, l'enchaînement des phases peut se faire avec des délais variables. Il est donc intéressant d'étudier l'effet de l'interposition de tels délais,  $\Delta t$ , sur les valeurs de raideur musculaire.

### 2.1. Méthodes

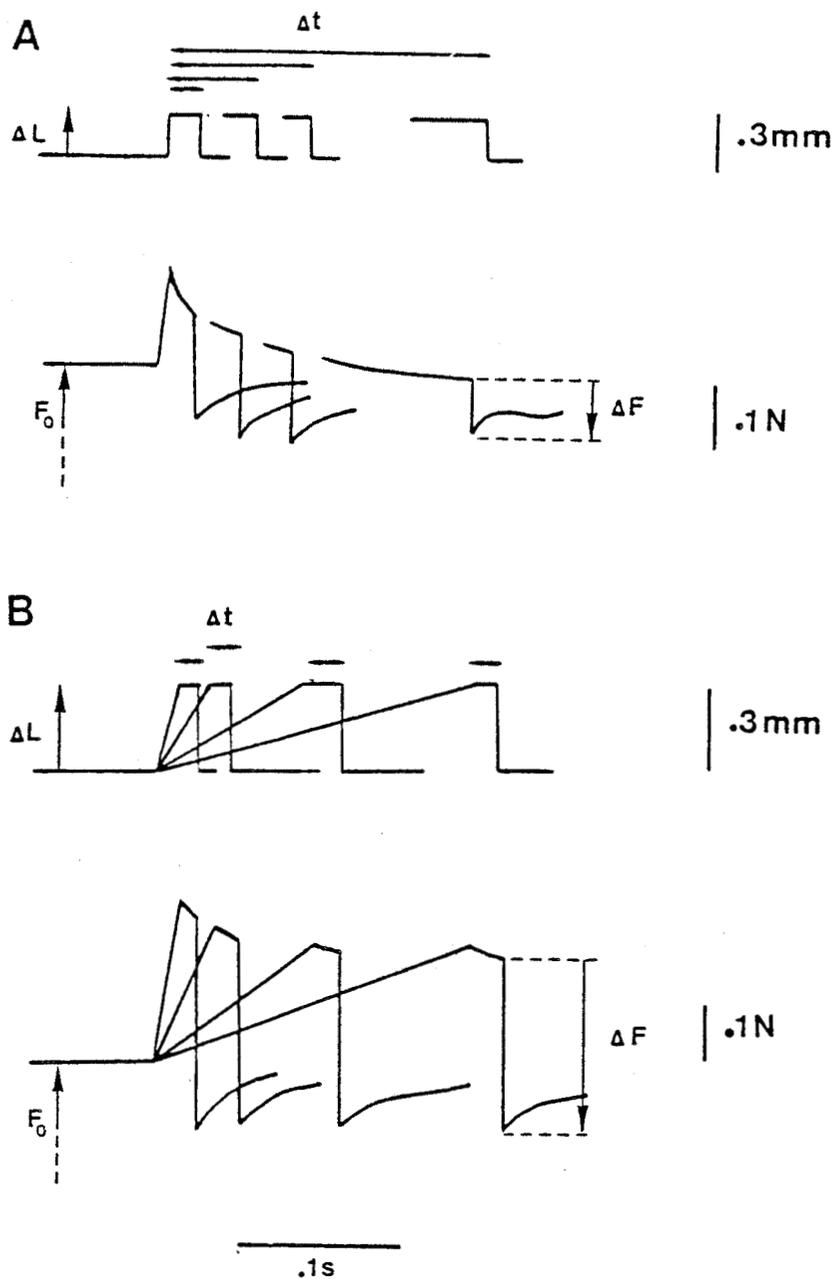


Figure 52 : Tracés expérimentaux d'étirements ( $\Delta L$ ), suivis après un intervalle  $\Delta t$  d'une détente de même amplitude.

A - étirements rapides ( $V = 4.2 L_0 \cdot s^{-1}$ ). Les détentes sont effectuées après des  $\Delta t$  variables (20 - 60 - 92 et 206 ms).

Tracés supérieurs : enregistrements des variations de longueur.

Tracés inférieurs : enregistrements des variations de force ( $\Delta F$ ).

B - étirements à différentes vitesses (0.1 - 0.24 - 0.36 - 10.59  $L_0 \cdot s^{-1}$ ).

Les détentes sont effectuées après un intervalle  $t$  égal à 20 ms.

Tracés supérieurs et inférieurs : identiques à A.

$L_0 = 36\text{ mm}$  ;  $F_0 = 7.9 \cdot 10^{-1}\text{ N}$

Des étirements ( $\Delta L$ ) sont appliqués à différentes vitesses au cours de la contraction tétanique de muscles placés à une longueur proche de  $L_0$ . Ils sont maintenus pendant un temps variable ( $\Delta t$ ) et suivis d'un relâchement rapide ( $\Delta L$ ).

Au cours d'une première série expérimentale, les étirements sont appliqués à vitesse rapide (Figure 52, A) ; différentes amplitudes sont testées ( $0.43 < \Delta L/L_0 \% < 1.72$ ) et pour chaque valeur d'amplitude, la durée de l'intervalle  $\Delta t$  varie ( $12 < \Delta t \text{ ms} < 250$ ). Au cours d'une deuxième série, la vitesse des étirements varie. Pour chaque valeur de  $\Delta L$ , on fixe une valeur de  $\Delta t$  et les  $\Delta L$  sont appliqués à différentes vitesses (Figures 52, B).

Les amplitudes d'étirement testées sont faibles ( $\Delta L/L_0 \% < 1.75$ ). Les chutes de tension ( $\Delta F$ ) consécutives aux relâchements rapides amènent à des niveaux de tension de l'ordre ou supérieur à  $0.4 F_0$ . En toute rigueur, l'amplitude du relâchement doit rester faible puisqu'il sert de test. Les modifications des propriétés élastiques en fonction de la position temporelle de la détente peuvent de ce fait être étudiées par le calcul du quotient  $\Delta F/F_0 / \Delta L/L_0$  en utilisant la détente en tant que test. Les résultats sont exprimés en terme de raideur relative = Raideur à  $F$ /raideur classique ( $F$  = force atteinte au moment du relâchement).

## 2.2. Résultats

### 2.2.1. Effets des préétirements imposés à vitesse rapide

(A, Figure 52)

La Figure 53 exprime les résultats obtenus sur une préparation.

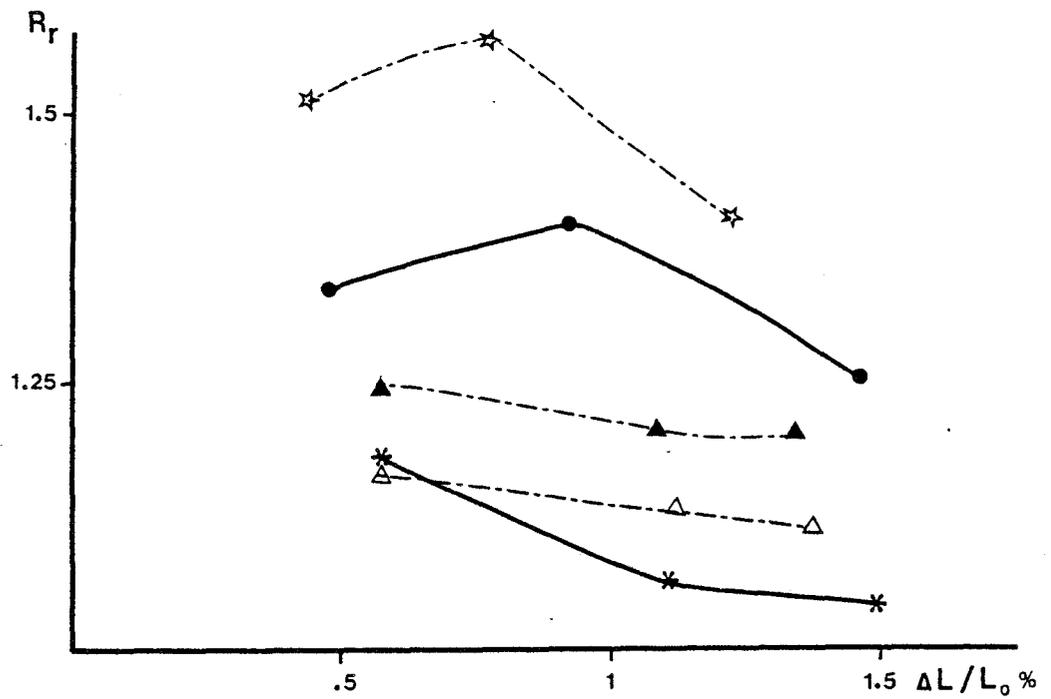


Figure 53 : Relations entre la raideur mesurée au cours de la détente subséquente à un étirement rapide ( $V = 4.2 L_0 \cdot s^{-1}$ ) et l'amplitude de la perturbation, pour différents intervalles de temps ( $\Delta t$  ms) entre l'étirement et la détente.

Le muscle est placé à  $L_0$ .

☆  $\Delta t = 16$  ms ; ●  $\Delta t = 27$  ms ; ▲  $\Delta t = 50$  ms ;

△  $\Delta t = 64$  ms ; \*  $\Delta t = 72$  ms.

$L_0 = 36$  mm ;  $F_0 = 7.9 \cdot 10^{-1}$  N

Sur cette figure, on retrouve des résultats comparables avec les précédents, à savoir que pour une vitesse donnée, on observe une diminution de la raideur avec l'amplitude. Cette augmentation de raideur est d'autant plus marquée que l'intervalle séparant l'étirement et la détente est faible. Pour une amplitude  $\Delta L/L_0 \% = 0.5$ , le muscle passe d'une raideur relative égale à 1.5 lorsque l'intervalle de temps est de 16 ms à une raideur égale à 1.18 pour un intervalle de 72 ms. La diminution de la raideur relative avec l'allongement de  $\Delta t$  s'observe également aux autres valeurs d'amplitudes testées. Des résultats identiques sont retrouvés pour l'ensemble des préparations (Figure 54). sur cette figure, on note une dispersion assez importante due : 1- à la dispersion des résultats entre les différentes préparations ; et 2- au fait qu'on ne tienne pas compte de l'amplitude des perturbations. Pour des intervalles de temps compris entre 0 et 50 ms, la raideur relative est dans la majorité des cas supérieure à 1.25. Cette valeur diminue lorsque  $\Delta t$  augmente ; elle reste de l'ordre de 1.10 pour des  $\Delta t$  compris entre 150 et 200 ms.

De l'analyse des résultats, il ressort que le muscle est d'autant plus raide que l'intervalle de temps entre l'étirement et la détente est faible : lorsque  $\Delta t$  atteint des valeurs élevées (150 à 200 ms), l'augmentation de raideur persiste, mais est plus modérée.

### 2.2.2. Effet des préétirements imposés à différentes vitesses

La Figure 55 regroupe les relations entre la raideur relative et la vitesse de l'étirement pour différents intervalles de temps ( $\Delta t$ ) entre l'étirement et la détente. La raideur augmente avec la vitesse de l'étirement

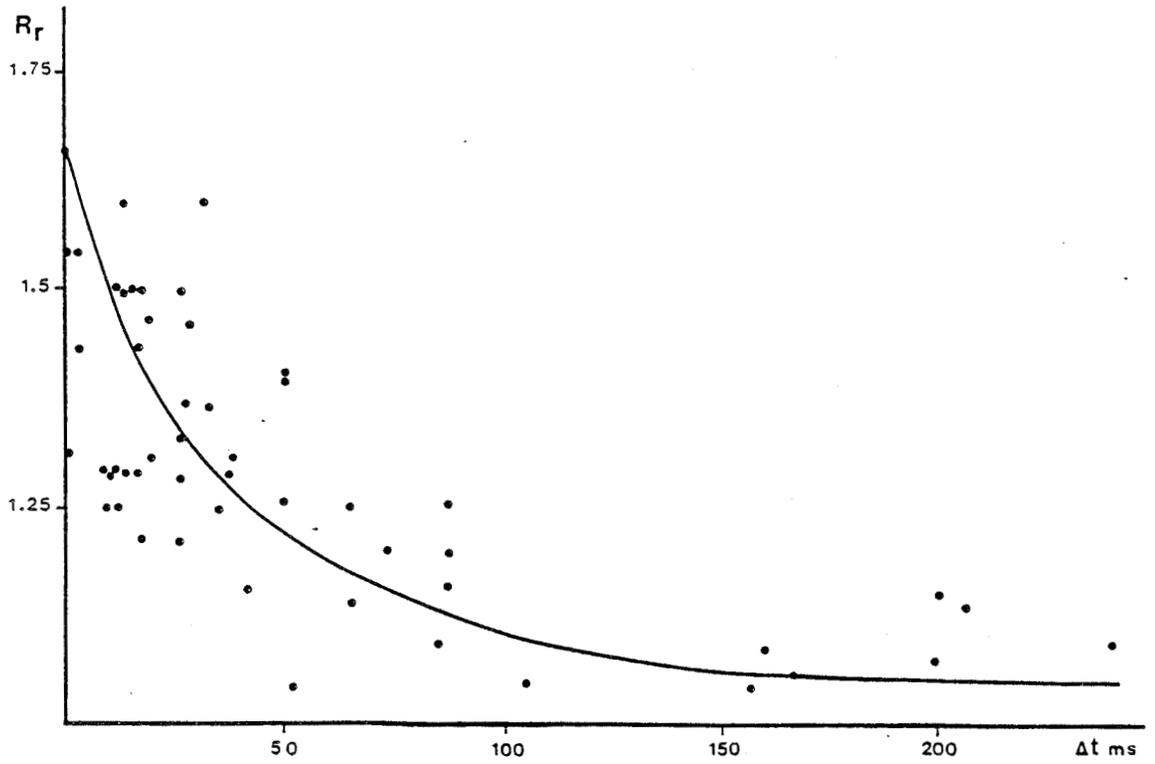


Figure 54 : Relation entre la raideur mesurée au cours de la détente subséquente à un étirement ( $4 < V < 4.3 \text{ Lo. s}^{-1}$ ) et l'intervalle de temps ( $\Delta t \text{ ms}$ ) entre l'étirement et la détente.

La figure regroupe les résultats obtenus sur les cinq préparations.

et ceci d'autant plus que  $\Delta t$  est faible. Donc, si la vitesse du préétirement influe sur la valeur de la raideur mesurée en détente, cette valeur est également dépendante de l'intervalle de temps séparant l'étirement de la détente : le muscle est d'autant plus raide que la vitesse d'étirement est importante et que le temps séparant étirement et détente est faible. Raideurs ou compliances ne sont égales aux valeurs classiques -mesures en détente au cours du plateau tétanique - que pour des perturbations ayant les caractéristiques suivantes :

- préétirement à vitesse faible ( $0.2 \text{ cm.s}^{-1}$ , soit  $0.06$  à  $0.08 L_0.s^{-1}$ )
- amplitude faible du préétirement ( $\Delta/L_0 \% < 1.10$ )
- intervalle de temps séparant le préétirement de la détente  $\Delta t > 30 \text{ ms}$ .

### 2.3. Discussion

L'importance de l'enchaînement des phases d'étirement et de détente sur la restitution d'énergie potentielle au cours de la détente apparaît nettement à l'observation des enregistrements effectués (Figure 52 ; voir également ABOIT et AUBERT, 1952 ; SUGI, 1972 ; WALKER, 1976 ; EDMAN et al., 1981, 1982) : lorsqu'un étirement est maintenu sur un muscle contracté, la tension chute. L'énergie élastique est alors dissipée en chaleur (HILL, 1961) et aucun travail supplémentaire n'apparaît pendant la phase de relâchement. De ce fait, plus l'intervalle de temps est bref, plus la restitution d'énergie potentielle est importante. De plus, nous avons vu que les modifications de la raideur sont des modifications transitoires et l'accroissement de raideur qui assure une meilleure transmission de la force ne persiste en détente que si l'enchaînement entre étirement et détente s'effectue dans un intervalle de temps dont la durée dépend des caractéristiques du préétirement (amplitude et vitesse). Une évolution vers

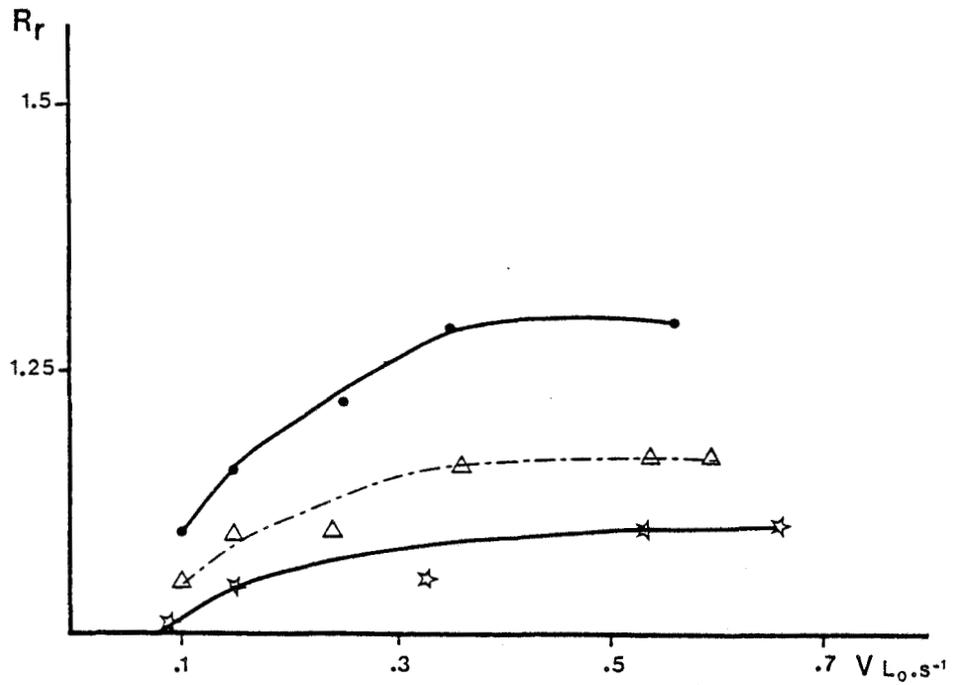


Figure 55 : Relations entre la raideur relative mesurée au cours de la détente subséquente à un étirement et la vitesse de l'étirement, pour différents intervalles de temps ( $\Delta t$  ms) entre l'étirement et la détente.

Le muscle est placé à  $L_0$  et l'amplitude des perturbations est égale à 1.07 et 1.19  $L_0$ .

•  $\Delta t = 4$  ms ;  $\Delta \Delta t = 20$  ms ; \*  $\Delta t = 32$  ms

$L_0 = 37$  mm ;  $F_0 = 5.5 \cdot 10^{-1}$  N

une compliance plus proche de la compliance classique ne s'observe que pour des intervalles élevés : mais dans ce cas, l'effet bénéfique, pour la restitution d'énergie, d'une diminution de raideur est contrebalancé par la chute de force pendant le maintien de l'étirement et la dissipation calorifique.

### 3. CONCLUSION

De l'ensemble de ces résultats, il ressort qu'un cycle étirement-détente effectué sur un muscle en contraction amène toujours une plus grande restitution d'énergie potentielle, par rapport à une détente pratiquée au plateau tétanique. La quantité d'énergie restituée est évaluée par l'aire comprise sous la courbe tension-extension. Donc la plus grande restitution a deux origines possibles : 1- l'augmentation de force due à l'étirement. Il s'agit d'une propriété commune à toutes les structures élastiques ; si elles sont amenées par un étirement à une force supérieure, elles vont stocker davantage d'énergie ; et 2- une augmentation éventuelle de la compliance dans la phase terminale du cycle étirement-détente, que l'on appelle "l'effet Cavagna" (CAVAGNA et CITTERIO, 1974 ; HOF et al., 1983). Si le point 1 est toujours observé, il n'en est pas de même pour le point 2. L'examen des Figures 45 à 51 montre bien que l'effet Cavagna n'est retrouvé que pour des grandes perturbations ( $\Delta L/L_0 \% > 2.5$ ) imposées à vitesse faible ( $V = 0.06$  à  $0.08 L_0 \cdot s^{-1}$ ) sur un muscle préalablement étiré ( $L_{exp} = 1.15 L_0$ ). De plus, si la vitesse d'étirement augmente, c'est l'effet inverse de l'effet Cavagna qui est observé, c'est-à-dire une diminution de la compliance ou une augmentation de la raideur.

Enfin, l'accroissement de raideur ou l'accroissement de compliance

ont un intérêt : lorsque la raideur augmente, la transmission de la force s'effectue dans de meilleures conditions (d'où une possibilité accrue de stockage de l'énergie) mais pour une variation de force  $\Delta F$  donnée, le déplacement est minimisé ; lorsque la compliance augmente, on obtient une meilleure restitution d'énergie potentielle. Il semblerait donc que les modifications observées au cours d'un cycle étirement-détente aillent bien dans le sens d'une augmentation de l'efficacité musculaire. En effet, une augmentation de la raideur quand le muscle est étiré va privilégier la transmission de la force, alors qu'une augmentation de la compliance dans la phase terminale d'un cycle étirement-détente va permettre une meilleure restitution d'énergie potentielle. Même si l'augmentation de compliance n'est observée que dans certaines conditions expérimentales (muscle à  $L_{exp}$ , grandes amplitudes d'étirements imposés à faible vitesse), les cycles étirement-détente n'en gardent pas moins toujours un intérêt dans certains actes moteurs. En effet, les étirements entraînent toujours, sur un muscle téτανisé, une augmentation de raideur et le développement d'une force supérieure à la force isométrique maximale  $F_0$ , ce qui accroît les possibilités de stockage d'énergie potentielle (propriété commune à toutes les structures élastiques). Et l'efficacité des phases d'étirement dans le processus de stockage de l'énergie est d'autant plus grande que, d'après une analyse de la littérature présentée par GOUBEL (1987), l'augmentation de force pendant l'étirement est peu coûteuse du point de vue énergie chimique : un étirement se fait avec une consommation d'ATP relativement réduite par rapport à la consommation durant la contraction isométrique (CURTIN et DAVIES, 1972, 1975). De plus, le processus stockage - restitution d'énergie potentielle tend vers un optimum lorsque l'enchaînement des phases d'étirement et de détente s'effectuent dans un temps très bref (CAVAGNA et al., 1968, 1985 ; BOSCO et KOMI, 1979). Si l'enchaînement n'est pas assez rapide, l'énergie élastique est alors dissipée

en chaleur (HILL, 1961). De ce fait, plus le temps séparant les phases d'étirement et de détente est court, plus la restitution d'énergie potentielle est importante ; il est montré de plus (BOSCO, 1982) que l'enchaînement des phases est favorisé par une augmentation de raideur, phénomène transitoire disparaissant rapidement après l'étirement (Figures 53 à 55).

Compte tenu de cette analyse, le problème de l'utilité de l'effet Cavagna, au cours du mouvement humain peut être envisagé ; cette étude est abordée dans le prochain chapitre après avoir vérifié si l'augmentation de raideur due à l'étirement et observée ici sur un muscle isolé, est également retrouvée sur un muscle in situ. Dans le dernier chapitre, nous nous intéresserons plus particulièrement au processus de stockage-restitution d'énergie potentielle, au cours d'exercices de sautilllements, où les cycles étirement-détente jouent un rôle important dans ce type d'exercices (KOMI, 1984).

## C H A P I T R E I I I

### EFFET DE L'ETIREMENT SUR LES CARACTERISTIQUES ELASTIQUES D'UN MUSCLE HUMAIN IN SITU

-----

	<i>Pages</i>
I. TECHNIQUES ET PROTOCOLE	74
1. DISPOSITIF ERGOMETRIQUE	74
1.1. Le bâti	
1.2. Le siège	
1.3. L'équipage mobile	
1.4. Dispositif d'étirement et de déclenchement du mouvement	
1.4.1. Description	
1.4.2. Mouvements déclenchés	
1.4.2.1. Déclenchement pendant la contraction isométrique	
1.4.2.2. Déclenchement après étirement	
2. RECUEIL DES DONNEES MECANIQUES ET ELECTROMYOGRAPHIQUES	78
2.1. Position angulaire ( $\theta$ )	
2.2. Vitesse angulaire ( $\theta'$ )	
2.3. Accélération angulaire ( $\theta''$ )	
2.4. Couple de flexion isométrique	
2.5. Activité électromyographique	
2.5.1. Détection et amplification	
2.5.2. Quantification de l'activité électromyographique	
2.6. Enregistrement des données mécaniques et électromyographiques	
3. CALCUL DES VARIABLES MECANIQUES MUSCULAIRES	83
3.1. Longueur du muscle	
3.2. Force musculaire	
3.2.1. Conditions isométriques	
3.2.2. Conditions anisométriques.	
3.3. Vitesse	
4. PROTOCOLE	84

II. RESULTATS	86
1. DESCRIPTION DES ENREGISTREMENTS ET TECHNIQUES DE CALCUL	86
1.1. Mouvements de quick-release classique	
1.2. Mouvements avec préétirement	
1.3. Normalisation des résultats.	
2. EVOLUTION DE LA RAIDEUR SUITE A UN ETIREMENT	88
3. DISCUSSION	89
III. LIMITES DE L'EFFET CAVAGNA	93
1. RAPPELS DES ETUDES SUR LE MUSCLE ISOLE	93
2. MESURES REALISEES SUR LE BICEPS BRACHII	94
2.1. Calcul des longueurs extrêmes en étirement	
2.2. Calcul des variations maximales de longueur	
3. DONNEES DE LA LITTERATURE	95
3.1. Triceps brachii	
3.1.1. Variations maximales de longueur	
3.1.2. Longueurs extrêmes en étirement	
3.2. Triceps sural	
4. DISCUSSION ET CONCLUSION	97

A partir des études sur le muscle isolé, nous avons pu mettre en évidence qu'un étirement porté durant la contraction tétanique maximale peut provoquer une augmentation de raideur.

Les techniques mises en place pour le muscle isolé sont transposées au muscle humain, étant bien entendu que l'étude des caractéristiques élastiques d'un muscle in situ nécessite de définir des hypothèses simplificatrices, tant pour le choix du mouvement que pour celui du muscle étudié (voir chapitre I, IV, 2).

Il s'agit ici d'étudier les effets de l'étirement sur les caractéristiques élastiques du biceps brachii, représentatif du groupe des fléchisseurs du coude (notion de muscle équivalent, BOUISSET, 1973). Ces caractéristiques élastiques sont bien établies dans les conditions classiques (voir figures 21 et 22) et nous cherchons à vérifier si, au cours d'un étirement, il est possible de mettre en évidence une augmentation de raideur telle qu'elle a été observée sur le muscle isolé.

Puis, nous tenterons de donner les limites de l'effet Cavagna à partir des résultats que nous avons obtenus sur le muscle isolé, sur le muscle in situ et à partir également d'une analyse de la littérature.

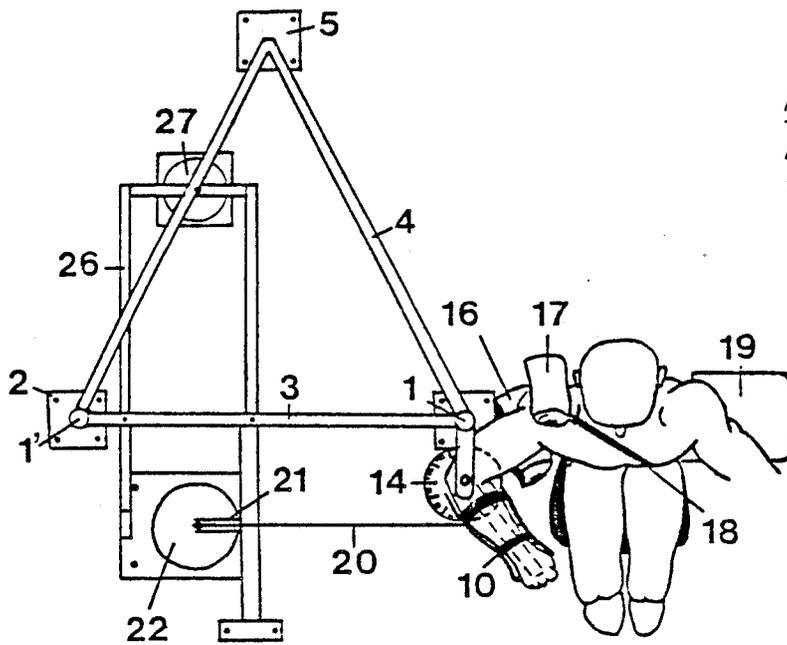


Figure 56 :  
Dispositif ergométrique :  
vue de dessus.

Figure 57 :  
Equipage mobile du dispositif  
ergométrique : vue de profil.

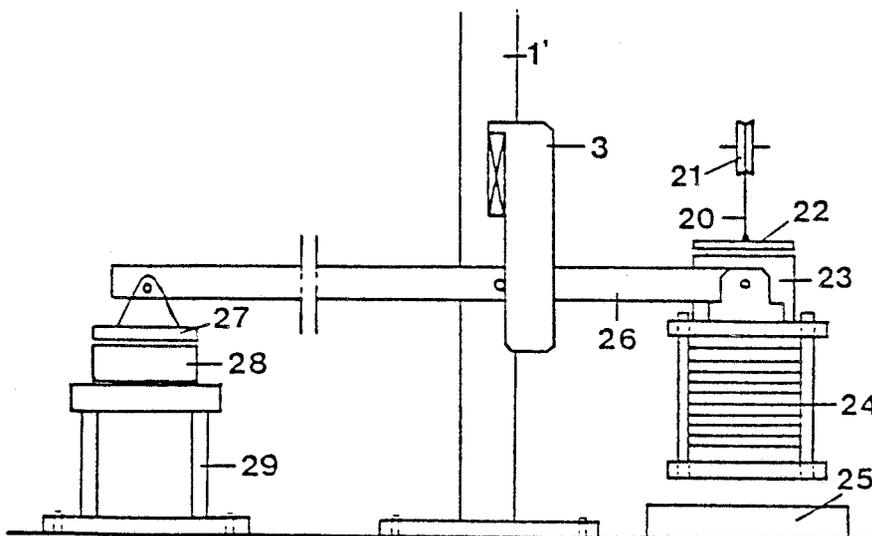
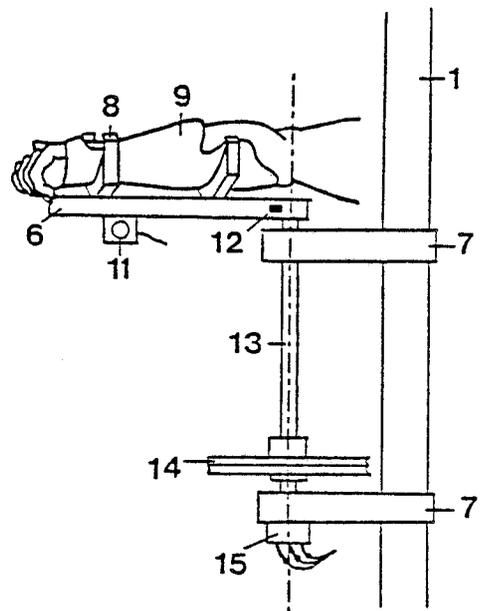


Figure 58 : Dispositif d'étirement et de déclenchement du mouvement.

## I. TECHNIQUES ET PROTOCOLE

### 1. DISPOSITIF ERGOMETRIQUE

Le dispositif mis au point par CNOCKAERT (1968) et PERTUZON (1972) a été modifié afin de pouvoir réaliser des étirements au niveau des fléchisseurs du coude.

#### 1.1. Le bâti

Il est formé d'un ensemble de deux colonnes verticales (1 et 1'), scellées au sol par des embases (2) et reliées entr'elles par deux entretoises horizontales (3). Ces deux colonnes sont maintenues par deux étais obliques (4) allant de leur sommet à une embase commune (5). Ce dispositif d'arrimage interdit toute déformation et réduit les vibrations.

#### 1.2. L'équipage mobile

La partie supérieure reçoit l'avant-bras, les capteurs d'accélération et de force. Elle est constituée d'un bras métallique en acier (6) d'une section de  $4 \text{ cm}^2$  et d'une longueur de 35 cm. Ce bras est fixé par l'intermédiaire de roulements à billes, sur un support métallique (7) porté par l'une des colonnes du bâti (1). Il supporte deux étriers en aluminium (8) qui peuvent coulisser suivant l'axe longitudinal de ce bras. Ces étriers servent à la fixation d'une attelle (9), moulée aux formes de l'avant-bras en semi-pronation. Un système de sangles en cuir (10) permet de rendre l'avant-bras et la main absolument solidaires de l'attelle. Les étriers sont déplacés jusqu'à coïncidence de l'axe de rotation de l'équipage mobile avec celui du

coude. Un accéléromètre tangentiel (11) est fixé à une distance de 22 cm de l'axe de rotation de l'équipage mobile. Des jauges de contrainte (12) sont collées à une distance de 2,5 cm de cet axe de rotation.

La partie inférieure est constituée d'une tige cylindrique en acier (13) de 2 cm de diamètre, dont l'axe longitudinal est aligné avec l'axe de rotation du levier de la partie supérieure. Une poutre en aluminium (14) de 20 cm de diamètre graduée en degrés, est solidaire de la tige cylindrique et permet un repérage précis de la position de l'articulation du coude. A sa partie inférieure, la tige est fixée, par l'intermédiaire de roulements à billes, au deuxième support métallique (7). Un goniomètre (15) est situé sur l'axe de rotation de cet ensemble mobile.

### 1.3. Le siège

Le siège est un fauteuil métallique scellé au sol. Une structure coulissante permet un réglage dans le sens latéral, antéro-postérieur et un réglage en hauteur afin de positionner le sujet par rapport à l'équipage mobile : le bras, l'avant-bras et l'épaule doivent être dans un même plan horizontal, et les axes de rotation du coude et de l'équipage mobile doivent être alignés.

Les sujets sont assis, leur dos reposant sur un large dossier. L'épaule droite est maintenue contre un support (16) par une butée appuyant sur sa partie supérieure (17). Le tronc et l'épaule sont sanglés (18) sur le dossier. Il existe également un appui pour le bras gauche (19). Cet ensemble permet d'obtenir une bonne reproductibilité de la posture du sujet et une fixation très stable de l'épaule droite.

#### 1.4. Dispositif d'étirement et de déclenchement du mouvement(Figure 58)

Les contractions étudiées dans le cadre de ce travail sont des contractions isométriques maximales de flexion du coude. Des mesures de raideur sont réalisées au cours de ces contractions ou après un étirement appliqué pendant la contraction. Il s'agit donc :

- soit de faire développer au sujet une contraction isométrique maximale et de libérer le segment durant la phase de maintien du couple.
- soit de faire développer au sujet une contraction isométrique maximale, de libérer une masse qui entraîne le segment dans le sens de l'étirement du fléchisseur équivalent puis de permettre son mouvement de flexion c'est-à-dire un raccourcissement du fléchisseur équivalent.

##### 1.4.1. Description

Pour ce faire, la poulie graduée (14) est reliée par un câble d'acier tréssé (20) à une deuxième poulie de 8 cm de diamètre (21). Le câble est solidaire d'une plaque d'acier (22) parfaitement surfacée (diamètre : 15 cm ; masse : 1.6 Kg) qui constitue la partie mobile d'un électro-aimant. Celui-ci est constitué d'une ventouse électro-magnétique BINDER MAGNETIC (23) (diamètre : 15 cm ; force maximale de maintien : 9300 N).

La ventouse est fixée à un ensemble (24) dont la masse totale est d'environ 100 Kg. Il est constitué de 11 galettes de plomb (diamètre : 24 cm ; masse moyenne d'une galette : 7.7 Kg) et d'un dispositif de maintien de ces masses (masse du dispositif : 15 Kg). Des cales renforcées de mousse très dense (25) limitent la course en descente à 12 cm, ce qui correspond à une

variation de 30 degrés au niveau de l'articulation du coude. Cet ensemble est maintenu par un système de bras articulés (26) fixés à l'entretoise (3) reliant les deux colonnes du bâti. A l'extrémité du bras articulé est fixée une plaque d'acier (27) parfaitement surfacée constituant la partie mobile d'une deuxième ventouse électro-magnétique (28) (diamètre : 8 cm ; force maximale de maintien , 2400 N), posée sur un support fixé au sol (29).

#### 1.4.2. Mouvements déclenchés

L'ensemble de ce dispositif permet de mesurer la raideur musculaire dans les deux situations décrites précédemment.

##### 1.4.2.1. Déclenchement pendant la contraction isométrique

Le sujet développe une contraction maximale. Celle-ci est isométrique; en effet, l'ensemble 24 représente un poids supérieur à la force maximale développable à une distance de 10 cm de l'axe de rotation du coude (POULAIN (1985) avec le même dispositif ergométrique mesure des couples maximaux de 100 N.m après entraînement, 90 N.m avant entraînement). Lorsque la force maximale est atteinte, l'expérimentateur coupe le circuit d'alimentation de la ventouse électro-magnétique (23), ce qui permet le déclenchement du mouvement. On réalise de cette façon, des mouvements de quick-release classiques.

##### 1.4.2.2. Déclenchement après étirement

On demande au sujet de développer une contraction isométrique

maximale. Lorsque celle-ci est atteinte, l'expérimentateur coupe l'alimentation de la ventouse électro-magnétique 28. L'ensemble 24 peut alors descendre ; par l'intermédiaire du câble (20) et de la poulie (14), il entraîne l'équipage mobile. Le biceps brachii subit un étirement ; le circuit de la ventouse électro-magnétique 23 est alors ouvert, ce qui provoque comme précédemment le déclenchement du mouvement de flexion. L'intervalle de temps séparant les coupures des circuits d'alimentation des ventouses est réglé par l'expérimentateur ; le réglage de cette durée permet de faire varier l'amplitude des étirements, l'amplitude maximum appliquée pendant les expérimentations correspond à un déplacement angulaire de l'ordre de 30 degrés. Le dispositif permet des étirements plus importants ; nous nous sommes volontairement limités à cette gamme de valeurs : 1- dans le souci de ne pas imposer des contraintes excessives aux muscles et de garder à l'étirement un caractère non traumatique (l'étirement a lieu durant une contraction maximale) ; et 2- afin de rester dans une position angulaire, au niveau de l'articulation qui ne soit pas inférieure à 30 degrés de flexion ; en effet, en deçà de 30 degrés, les équations caractéristiques du fléchisseur équivalent (voir le point 3) ne sont plus valables, compte tenu de la géométrie musculo-squelettique de l'articulation du coude.

## 2. RECUEIL DES DONNEES MECANQUES ET ELECTROMYOGRAPHIQUES

Les variables mécaniques mesurées au niveau du dispositif ergométrique sont considérées comme étant celles du segment déplacé. Il est donc essentiel d'assujettir efficacement l'avant-bras et le dispositif de reproduction du mouvement.

### 2.1. Position angulaire ( $\theta$ )

donc essentiel d'assujettir efficacement l'avant-bras et le dispositif de Un potentiomètre goniométrique (15 ; MCB, résistance nominale : 1000 ohms) est placé sur l'axe de rotation de l'équipage mobile. Ce potentiomètre est à réponse linéaire et délivre une tension électrique proportionnelle à la valeur de l'angle. Le goniomètre est étalonné en utilisant la poulie graduée (14) fixée sur l'axe de rotation de l'équipage mobile.

### 2.2. Vitesse angulaire ( $\theta'$ )

Elle est obtenue par différentiation continue du signal potentiométrique. Il s'agit d'une différentiation au moyen d'un ensemble de circuits RC dont les constantes de temps ont été choisies de façon à n'introduire qu'un déphasage négligeable (gamme de vitesse : 8 à 11 rad.s<sup>-1</sup> ; constante de temps : 15 ms).

### 2.3. Accélération angulaire ( $\theta''$ )

Elle est mesurée grâce à un accéléromètre ACB à variation de mutuelle inductance, de type monoaxial horizontal. Le capteur détecte des accélérations tangentielles ; on obtient les valeurs d'accélération angulaire en divisant les accélérations tangentielles par la distance séparant l'accéléromètre de l'axe de rotation (22 cm). Le capteur est étalonné en le soumettant à l'action de la pesanteur ( $\pm 1$  g).

On notera que la mesure de l'accélération angulaire correspond au facteur d'inertie près, à la mesure du couple compte tenu de la relation  $C = I\theta''$ , où C désigne le couple en Newton-mètre (N.m), I, l'inertie en m<sup>2</sup>.Kg et  $\theta''$

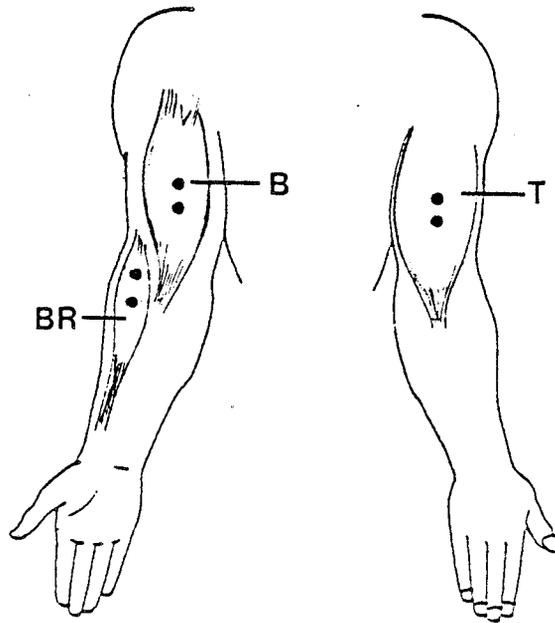


Figure 59 : Localisation des électrodes de surface pour la détection de l'activité EMG du biceps brachii (B), du brachioradialis (BR) et du triceps brachii (T).

l'accélération angulaire en  $\text{rad.s}^{-2}$ .

#### 2.4. Couple de flexion isométrique

Le couple est défini par la force ( $f$ ) développée à une distance ( $d$ ) connue de l'axe de rotation du coude. Il est exprimé par la relation  $C = fd$  où  $f$  est exprimée en Newtons (N),  $d$  en mètres (m) et  $C$  en N.m.

La force développée est mesurée grâce à 4 jauges de contraintes (12, Figure 57) collées à une distance de 2,5 cm de l'axe de rotation du coude. Ces jauges mesurent la déformation du bras métallique en acier. Elles sont montées dans un pont de Wheatstone (pont de mesure Automation Industries B.V.) ; le signal de sortie amplifié et enregistré.

Le couple est mesuré à partir de l'amplitude d'une déviation enregistrée, par référence à un étalonnage établi avec des masses connues. Le calibrage est fait en moyennant les résultats de deux séries réalisées l'une en présentant les masses de façon croissantes, l'autre de façon décroissantes. Les masses sont reliées à la poulie de l'ensemble mobile (14, Figure 56 et 57) par le câble (20) passant sur la poulie de renvoi (21).

#### 2.5. Activité électromyographique (EMG)

##### 2.5.1. Détection et amplification

L'enregistrement de l'activité électromyographique est réalisé par une technique non-invasive, à l'aide d'électrodes de surface, recueillant

l'activité électrique globale du muscle. Les électromyogrammes de surface sont détectés et enregistrés pour trois des muscles (Figure 59) croisant l'articulation du coude : le biceps brachii (B), -fléchisseur localisé dans le bras- ; le brachioradialis (BR), fléchisseur localisé dans l'avant-bras ; le triceps (T), extenseur.

Les électrodes utilisées sont des électrodes de surface BECKMAN. Elles sont constituées d'une pastille d'argent chloruré sertie dans une cupule en matière plastique ; la cupule est remplie d'un gel électrolytique puis fixée sur la peau grâce à une collerette bi-adhésive. La détection est bipolaire. Pour un même muscle, les deux électrodes sont distantes de 3 cm. Préalablement à la pose des électrodes, la peau est poncée afin d'éliminer la couche cornée de l'épiderme puis dégraissée à l'aide d'un mélange éther-alcool ; ce traitement permet d'obtenir une résistance inter-électrodes toujours comprise entre 500 et 5000 ohms.

Les électrodes sont orientées longitudinalement par rapport à l'axe des muscles (Figure 59) et sont disposées : sur le corps charnu du biceps ; en position médiane sur la longue portion du triceps ; sur le brachioradialis près de son insertion humérale. Le sujet est ensuite relié à la terre au moyen d'une électrode fixée au poignet gauche et garnie de gel électrolytique.

Les signaux recueillis par les électrodes sont dirigés vers l'entrée d'un préamplificateur ; son impédance d'entrée est très importante, de l'ordre de 10 mégohms, donc très supérieure aux valeurs les plus importantes de résistance inter-électrodes. Les signaux sont ensuite dirigés vers un amplificateur. Préamplificateurs et amplificateurs sont de type ECEM.

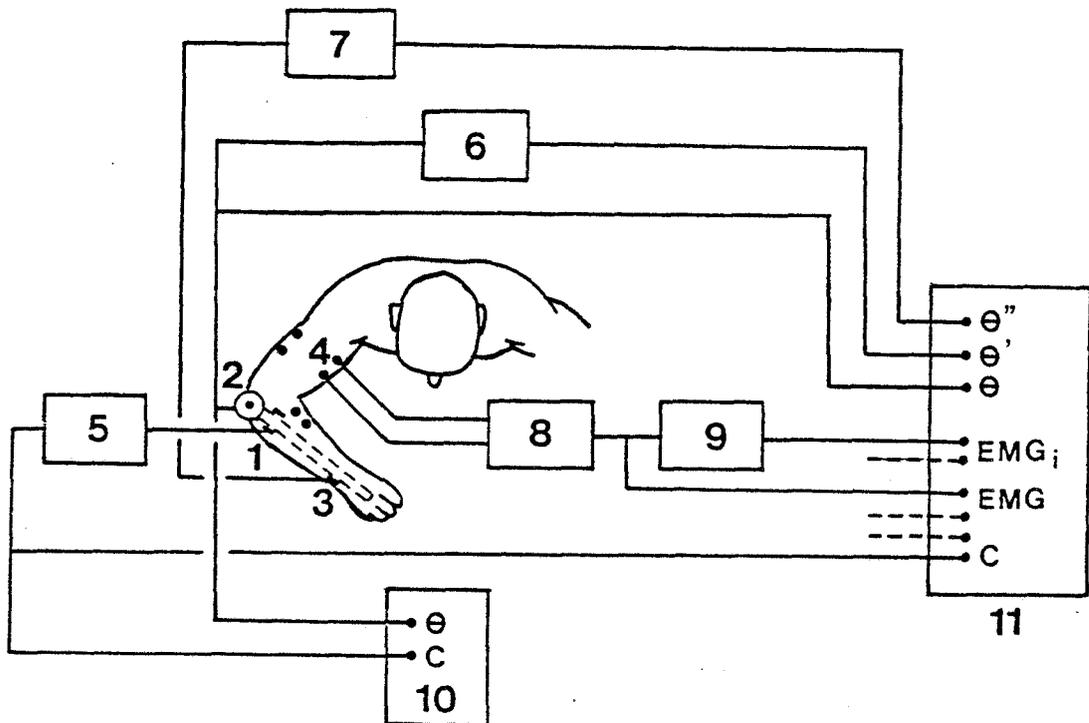


Figure 00 : Schéma général des chaînes de mesure et d'enregistrement des variables mécaniques et électromyographiques.

1. Jauges de contrainte ; 2. Goniomètre ; 3. Accéléromètre ;
4. Détection des électromyogrammes ; 5. Pont de mesure de la force ; 6. Circuit de calcul de la vitesse angulaire  $\theta'$  ;
7. Mesure de l'accélération angulaire  $\theta''$  ; 8. Amplification des signaux électromyographiques ; 9. Intégration des EMG ;
10. Oscilloscope pour contrôle du mouvement ; 11. Enregistreur graphique.

### 2.5.2. Quantification de l'activité électromyographique

L'activité électromyographique est quantifiée grâce à une intégration du signal. Seuls les EMG du biceps rachii et du brachioradialis ont été intégrés ; la détection simultanée de ces deux fléchisseurs permet de s'assurer d'une constance dans leur degré de participation relative. Les EMG du triceps ne sont pas quantifiés ; l'activité de ce muscle est détectée uniquement dans le but de valider les conditions choisies d'exécution du mouvement.

L'intégration est réalisée par un dispositif constitué essentiellement par un condensateur monté en contre-réaction sur un étage amplificateur. Les potentiels musculaires préalablement redressés (redressement équipotentiel, double alternance), chargent ce condensateur. Celui-ci se décharge automatiquement pour un niveau de charge prédéterminé. Les activités électriques intégrées sont ainsi obtenues sous forme d'impulsions ou "pips", comptabilisables par unité et par dizaine ; leur nombre est proportionnel à la surface totale de l'électromyogramme global. Cette intégration est utilisée ici comme simple moyen de contrôle de la participation relative des fléchisseurs explorés ; l'enregistrement des "pips" d'intégration n'a pas été reporté sur les figures 63 et 64.

### 2.6. Enregistrement des signaux mécaniques et électromyographiques

L'enregistrement est effectué au moyen d'un enregistreur graphique (GOULD ES 1000). L'enregistrement est réalisé à une vitesse de 250 mm/s.

Le schéma général de l'ensemble des chaînes de mesure et

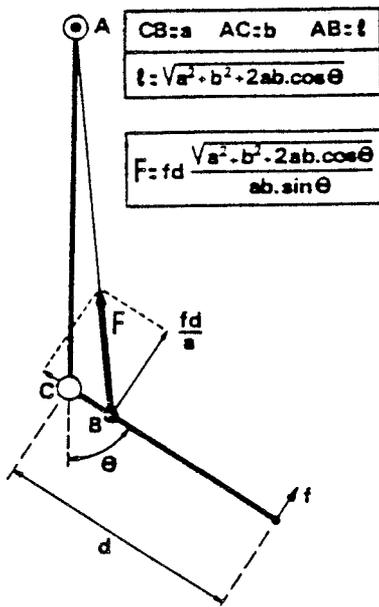


Figure 61 :

Schéma de calcul de la longueur et de la force du fléchisseur équivalent en contraction isométrique.

D'après PERTUZON, 1972

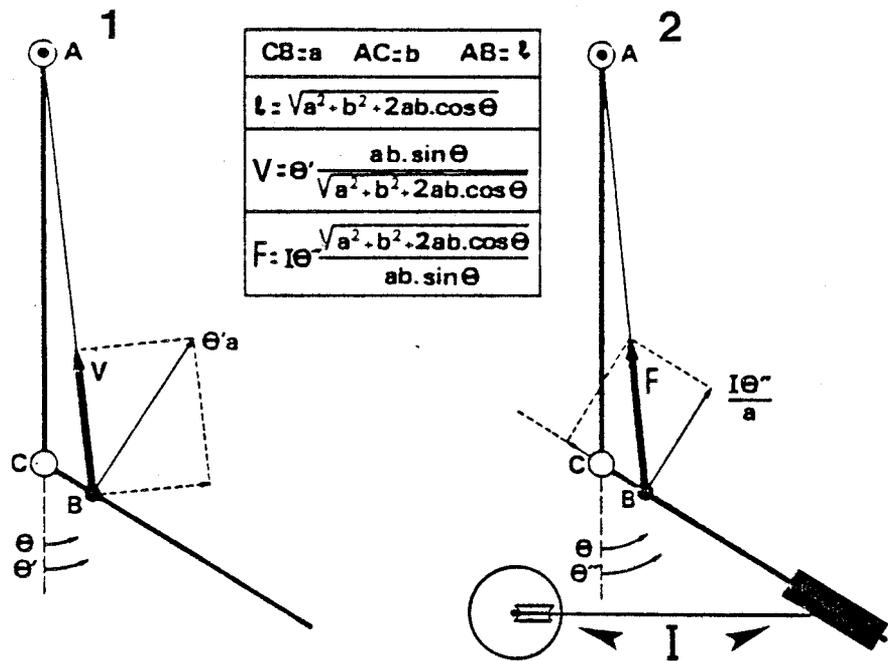


Figure 62 :

1. Schéma de calcul de la vitesse de raccourcissement du fléchisseur équivalent en contraction anisométrique.
2. Schéma de calcul de la force du fléchisseur équivalent en contraction anisométrique, lorsque sont impliquées à la fois des inerties dans des rotations et des masses dans des translations verticales. (voir les Figures 56 et 58).

D'après PERTUZON, 1972.

d'enregistrement est représenté à la figure 60.

### 3. CALCUL DES VARIABLES MECANIQUES MUSCULAIRES

Les variables mécaniques enregistrées au cours du mouvement ( $\theta$ ,  $\theta'$ ,  $\theta''$ ) permettent, à partir de relations trigonométriques simples, de calculer la longueur, la vitesse et la force musculaires du biceps brachii considéré comme fléchisseur équivalent (PERTUZON, 1972).

#### 3.1. Longueur du muscle

Bras, avant-bras et fléchisseur équivalent sont assimilés à un triangle déformable ; il suffit de connaître la longueur de deux côtés ainsi que la position angulaire de l'avant-bras pour calculer la longueur du troisième côté

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

a et b représentent les distances entre les points d'insertion du biceps brachii et l'axe épitrochlée-épicondyle de l'humérus. Elles sont exprimées en fonction de d, distance entre l'axe épitrochlée-épicondyle et l'apophyse styloïde radiale

$$a = 0.18 d \quad b = 1.17 d$$

La mesure d sur chaque sujet permet ainsi d'individualiser la géométrie du système biceps - bras - avant-bras (PERTUZON et BOUISSET, 1971).

#### 3.2. Force musculaire

##### 3.2.1. Conditions isométriques (Figure 61)

Pendant le maintien de la contraction, la force développée par le fléchisseur équivalent (F exprimée en Newtons) est calculée à partir du couple mesuré au poignet :  $C = f.d$  où f est la force développée et d la distance entre l'axe du coude et le point d'application de la force :

$$F = f.d \frac{1}{\text{absin}\theta} = C \frac{1}{\text{absin}\theta}$$

### 3.2.2. Conditions anisométriques (Figure 62)

Dès que le mouvement est déclenché, le couple fd doit être remplacé par le produit  $I\theta''$ .

$$F = I\theta'' \frac{1}{\text{absin}\theta}$$

I est l'inertie totale opposée au déplacement ( $\text{m}^2.\text{Kg}$ ) et  $\theta''$  est l'accélération angulaire ( $\text{rad.s}^{-2}$ ). La valeur de I calculée tient compte de l'inertie du système qui est en rotation et des masses en déplacement linéaire, suivant un axe vertical.

### 3.3. Vitesse (Figure 62)

La vitesse d'étirement ou de raccourcissement musculaire est mesurée à partir de la vitesse angulaire  $\theta'$ , exprimée en  $\text{rad.s}^{-1}$  :

$$V = \theta' \frac{\text{absin}\theta}{1}$$

## 4. PROTOCOLE

Cinq sujets ont fait l'objet de l'expérimentation. Les sujets sont assis ; l'angle de l'articulation est fixé à 75 degrés, c'est-à-dire à l'angle correspondant à la position d'équilibre de l'articulation du coude (PERTUZON et LESTIENNE, 1973). A cet angle, la longueur calculée du fléchisseur équivalent est considérée comme la longueur de référence ( $L_0$ ). Les sujets doivent développer un couple de flexion isométrique maximum sans y associer d'effort de pronation ou de supination (CNOCKAERT et al., 1975, 1976). Plusieurs essais sont réalisés, l'expérimentateur repère sur l'écran de l'oscilloscope le niveau maximum atteint. Les sujets reçoivent comme consigne d'atteindre et de maintenir le niveau au cours de chaque essai.

A 75 degrés, les sujets réalisent trois mouvements de quick-release classiques (voir point 1.4.2. déclenchement pendant la contraction isométrique). Puis les déclenchements sont réalisés après étirement. Deux autres angles, 60 et 90 degrés, sont ensuite explorés. Après avoir déterminé les valeurs des couples maximum aux angles considérés, les mesures sont réalisées, comme à 75 degrés, en quick-release classique et après étirement. Un temps de repos au moins égal à deux minutes est ménagé entre deux contractions successives afin d'éviter l'apparition de la fatigue.

Au cours des séries expérimentales, les mouvements retenus doivent répondre aux critères suivants : 1) le couple est un couple maximum (vérification à l'aide d'un repère sur l'écran de l'oscilloscope) ; 2) le couple est stable au moment du déclenchement pendant la contraction isométrique ; 3) l'amplitude des électromyogrammes des fléchisseurs est constante jusqu'au moment du déclenchement ou pendant l'étirement et jusqu'au déclenchement.

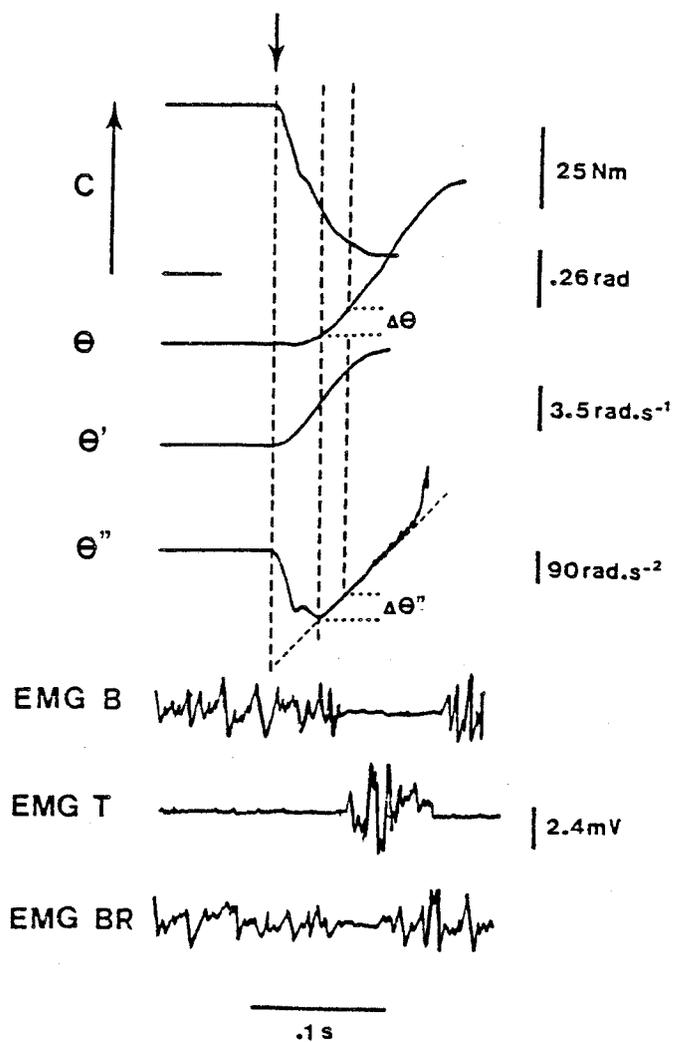


Figure 63 : Tracés expérimentaux d'un mouvement de quick-release.  
de haut en bas:

- $C$  : Couple
- $\theta$  : Déplacement angulaire
- $\theta'$  : Vitesse angulaire
- $\theta''$  : Accélération angulaire
- EMG : électromyogrammes globaux du biceps (B), du triceps (T)  
et du brachioradialis (BR)

La flèche indique le moment du déclenchement du mouvement.

## II. RESULTATS

### 1. DESCRIPTION DES ENREGISTREMENTS ET TECHNIQUE DE CALCUL

#### 1.1. Mouvements de quick-release classiques (Figure 63)

Lors de l'essai, le sujet développe un couple isométrique maximum de flexion. Le déclenchement a lieu quand le plateau est atteint. Dès que le mouvement est déclenché, la valeur du couple décroît ; ceci signifie que la force décroît au fur et à mesure que le muscle se raccourcit. Les valeurs de force correspondant aux couples maximum présentent de légères variations d'un essai à un autre ; mais compte-tenu des critères énoncés précédemment pour valider les essais, les valeurs ne sont jamais éloignées entre elles de plus de 5 pour cent de la valeur la plus élevée. Sitôt le déclenchement du mouvement, l'accélération ( $\theta''$ ) s'élève rapidement et atteint, compte-tenu du temps de réponse du capteur, une valeur maximale à partir de laquelle elle décroît. En fait, l'accélération est maximale au moment du déclenchement ; sa valeur peut être obtenue par extrapolation du tracé dans la phase décroissante.

L'enregistrement de la vitesse angulaire indique que celle-ci varie, selon les sujets et les essais entre 8 et 11  $\text{rad.s}^{-1}$ . La vitesse de raccourcissement musculaire est comprise entre 0.32 et 0.44  $\text{m.s}^{-1}$  (1.07 à 1.45  $L_0.s^{-1}$ ). Ces vitesses sont de l'ordre de 50 pour cent de la vitesse maximale de raccourcissement (PERTUZON , 1972). On peut néanmoins faire l'hypothèse que, au moins dans la phase initiale qui suit le déclenchement, le début du raccourcissement musculaire correspond à la détente de la composante élastique série, avant que des réarrangements puissent avoir lieu entre les

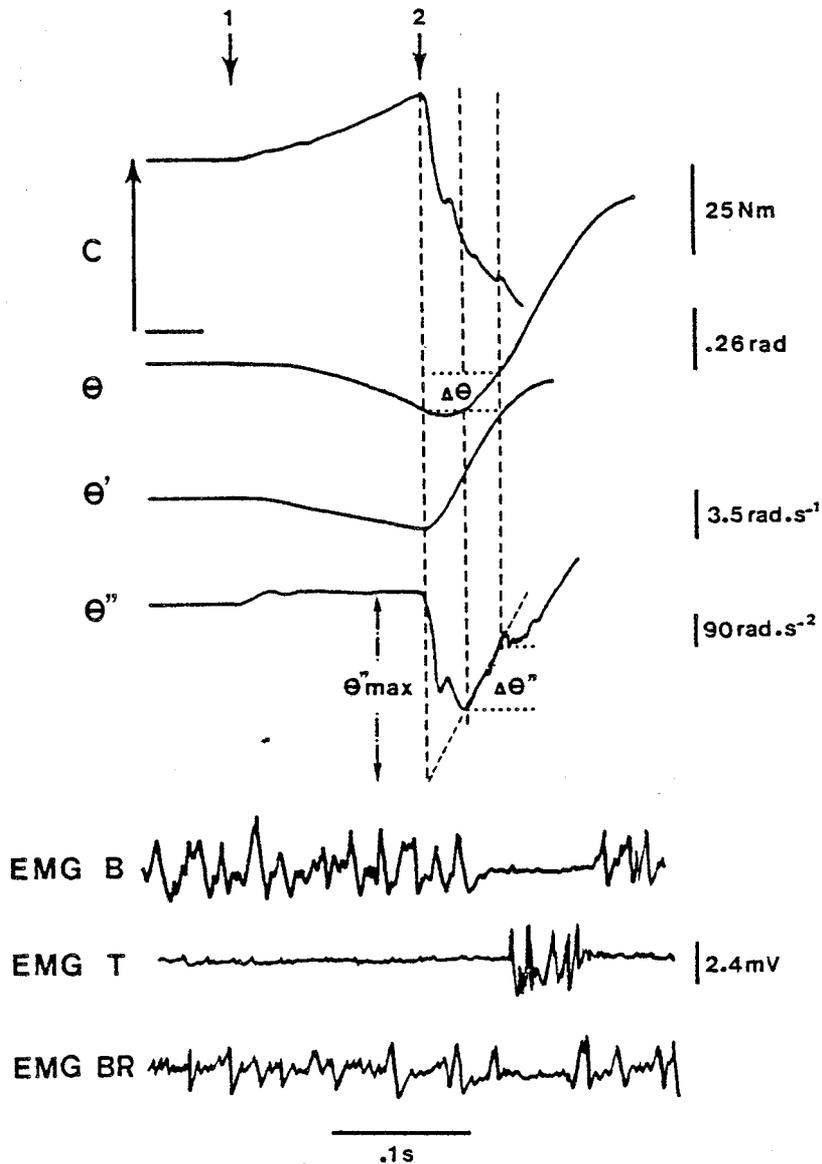


Figure 64 : Tracés expérimentaux d'un mouvement de quick-release après étirement.

Même légende que pour la Figure 63

La flèche 1 indique le début de l'étirement

La flèche 2 indique le moment du déclenchement du mouvement

composantes élastique série et contractile. La raideur du fléchisseur équivalent peut donc être calculée pendant cette phase, à partir des mesures de  $\Delta\theta$  (variation de déplacement angulaire) et  $\Delta\theta''$  (variation d'accélération mesurée pendant la phase décroissante de l'accélération). La mesure peut se poursuivre au moins jusqu'à l'apparition de la bouffée d'activité apparaissant sur le tracé électromyographique du triceps (réflexe d'étirement, LIDDEL et SHERRINGTON, 1924, NICHOLS et HOUK, 1976) ; on peut également observer sur les tracés électromyographiques la défaciliation réflexe des fléchisseurs (réflexe d'unloading, ANGEL et al., 1965) qui apparaît dans un délai moyen de 40 ms.

Grâce aux équations décrites Figure 61,  $\Delta\theta$  est transformé en variation de longueur du muscle et  $\Delta\theta''$  en variation de force au niveau du muscle ; la raideur est calculée par le rapport  $\Delta F/\Delta L$ .

### 1.2. Mouvements avec préétirement (Figure 64)

L'étirement a lieu quand le couple isométrique de flexion est stable. La force isométrique maximum développée par le muscle est calculée comme précédemment ; le calcul de la force atteinte à la fin de l'étirement est réalisé à l'aide de la valeur maximum de l'accélération, obtenue par extrapolation du tracé ( $\theta''_{max}$ ). Différentes amplitudes d'étirement sont appliquées pendant la contraction maximale ; le maximum correspond à un déplacement angulaire de 30 degrés, soit une variation de longueur musculaire comprise entre 15 et 16 mm suivant les sujets (de l'ordre de 5.4  $\Delta L/L_0$  %).

Il apparaît sur les enregistrements que l'accélération pendant l'étirement est pratiquement constante (30  $\text{rad.s}^{-2}$ ). La vitesse angulaire est

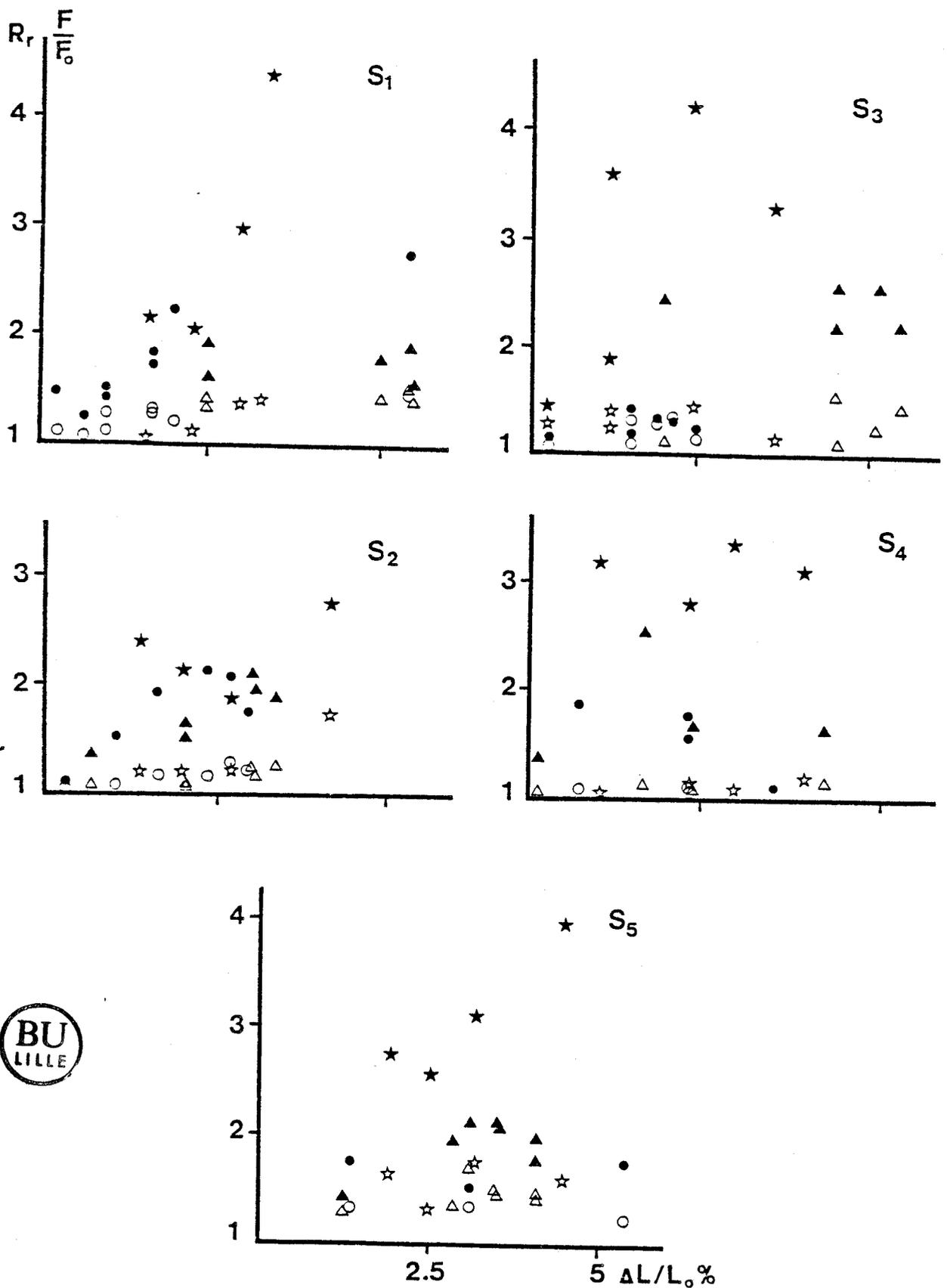


Figure 65 : Evolution de la raideur musculaire ( $R_r$ , symboles pleins) et de la tension ( $F/F_0$ , symboles évidés), en fonction de l'amplitude des préétirements ( $\Delta L/L_0 \%$ ) pour différents angles de l'articulation.

étoiles : 60 degrés ; ronds : 75 degrés ; triangles : 90 degrés ;  
 S1-S5 : sujets 1 à 5

régulièrement croissante ; en fonction de l'amplitude des étirements, les vitesses angulaires sont comprises entre 2 et  $3.6 \text{ rad.s}^{-1}$ , soit des vitesses d'étirement musculaire variant entre  $0.08$  et  $0.14 \text{ m.s}^{-1}$  ( $0.27$  à  $0.47 L_0.s^{-1}$ ).

Lorsque le mouvement de quick-release est déclenché, on retrouve sur les enregistrements la même description que précédemment.

### 1.3. Normalisation des résultats

Chaque sujet est caractérisé par une raideur qui est prise comme valeur de référence ; il s'agit de la moyenne des valeurs calculées à partir des mouvements de quick-release à 75 degrés. Par analogie avec les mesures réalisées sur le muscle isolé de grenouille, on appelle cette valeur, la raideur classique, normalisée par rapport à  $F_0/L_0$  ;  $F_0$  est la force isométrique maximale développée au niveau du muscle au cours de chaque essai et  $L_0$  est la longueur de référence du muscle, calculée à 75 degrés, position d'équilibre de l'articulation.

Après étirements aux différents angles considérés, la raideur calculée pour chaque essai est également normalisée par rapport à  $F_0/L_0$ . On exprimera alors la raideur relative ( $R_r$ ) par le rapport entre cette valeur et la raideur classique à 75 degrés.

## 2. EVOLUTION DE LA RAIDEUR SUITE A UN ETIREMENT

Les valeurs de raideur relatives sont exprimées en fonction de l'amplitude des étirements, aux trois angles considérés. Sur la Figure 65 sont regroupés les résultats obtenus par chacun des cinq sujets. On

représente ainsi les relations obtenues entre l'amplitude des étirements ( $\Delta L/L_0$  %) et d'une part les forces atteintes à la fin du préétirement ( $F/F_0$ ), d'autre part, les valeurs de raideur relative ( $R_r$ ).

L'étirement pendant la contraction maximale provoque une augmentation de force (entre 1.02 et 1.6  $F_0$ ).

Il apparaît que la raideur relative est toujours supérieure à 1, ce qui signifie que la raideur mesurée lorsque le muscle est étiré est plus grande que celle mesurée dans les conditions de référence. Donc, quand un muscle développe une force supérieure à la force isométrique maximale, sa composante élastique série est toujours plus raide que dans les conditions de référence.

De l'examen des résultats, il ne peut pas être déduit de relations reproductibles d'un sujet à l'autre entre la raideur relative et l'amplitude de l'étirement. Pour les valeurs obtenues aux différents angles de l'articulation du coude, on constate que les valeurs mesurées à 60 degrés sont dans l'ensemble, les plus élevées ( $2 \leq R_r \leq 4$ ). Ces valeurs plus élevées ne sont pas imputables à un problème de normalisation : en effet, la présentation des résultats en valeurs brutes (Raideur en N/m) ou en valeurs relatives par rapport à la raideur mesurée en quick-release à l'angle considéré ne modifie pas ces constatations. Par contre, il apparaît que les valeurs mesurées pour les angles de 75 et 90 degrés sont plus faibles ( $R_r \leq 2.5$ ) et indépendantes de la valeur de l'angle.

### 3. DISCUSSION

De l'exposé des résultats, il ressort qu'un étirement porté sur un muscle in situ en contraction provoque toujours une augmentation de la force et une augmentation de la raideur. Dans cette discussion, les limites méthodologiques de l'étude et l'influence de la longueur de mesure sont abordées, ainsi que le problème de l'élasticité musculaire et le contrôle réflexe. Enfin, les explications exposées dans le deuxième chapitre (Elasticité série du muscle isolé) sont reprises pour tenter d'expliquer l'augmentation de raideur observée.

#### **- Limites méthodologiques de l'étude**

Les relations établies entre l'amplitude de l'étirement et d'une part la force atteinte à la fin du préétirement et d'autre part, les valeurs de raideur relative sont plus semblables d'une préparation à une autre, sur le muscle isolé que d'un sujet à un autre, dans le cas du muscle humain in situ. Ceci est dû vraisemblablement au fait qu'au cours des expérimentations sur muscle isolé, il est beaucoup plus aisé de contrôler les paramètres, tant de stimulation que d'amplitude ou de vitesse.

Lorsque l'on veut transposer la technique à l'articulation du coude, il est bien certain qu'il existe une certaine variabilité du système ; il n'y a pas une aussi bonne reproductibilité des essais dans le cas du muscle in situ. Si un sujet doit réaliser deux fois le même essai, il peut apparaître des variations dans les niveaux de force atteints ; ces niveaux légèrement différents peuvent être dus à une variabilité selon les essais, de la commande au sein du groupe des fléchisseurs.

Le problème de la vitesse d'étirement peut également être invoqué pour expliquer les différences observées entre les sujets. Dans la

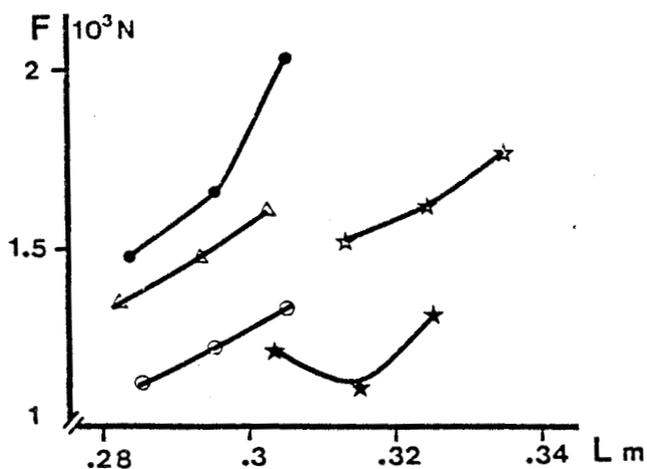


Figure 66 : Relations entre la force isométrique du fléchisseur équivalent ( $F$  en newtons) et sa longueur ( $L$  en mètres), mesurées sur les cinq sujets.

(● : sujet 1 ; Δ : sujet 2 ; ☆ : sujet 3 ; ○ : sujet 4 ; ★ : sujet 5).

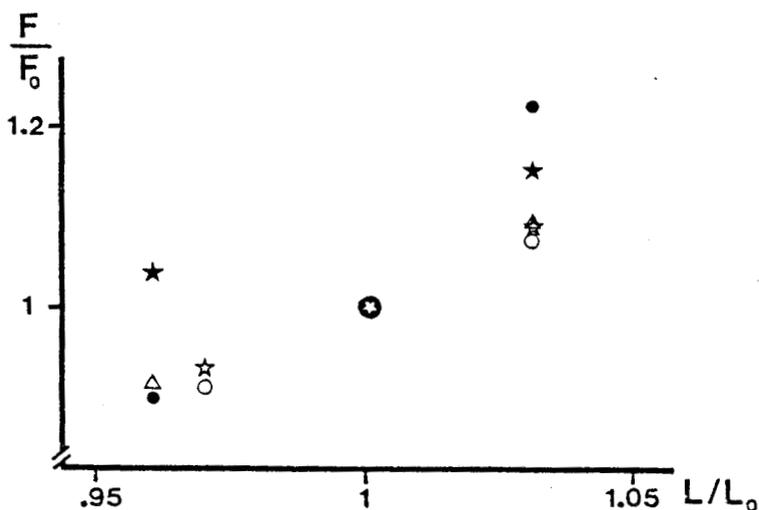


Figure 67 : Relations entre la force isométrique normalisée du fléchisseur équivalent ( $F/F_0$ ) et la longueur normalisée ( $L/L_0$ ), mesurées sur les cinq sujets.

Même légende que pour la figure 66.



description des enregistrements, on a vu que la variation d'angle appliquée à l'articulation du coude est du type parabolique, c'est-à-dire que la vitesse angulaire est régulièrement croissante. Il n'est donc pas possible avec ce type d'appareillage de contrôler séparément les paramètres d'amplitude et de vitesse (si l'amplitude augmente, la vitesse maximum atteinte lors de l'étirement augmente également).

#### - Influence de la longueur de mesure

Pour les cinq sujets, les valeurs de raideur apparaissent les plus élevées pour un angle de l'articulation du coude de 60 degrés ; les valeurs pour 75 et 90 degrés sont tout à fait comparables. Nous avons tenté d'expliquer ces valeurs élevées par les valeurs de forces isométriques maximales développées par le fléchisseur équivalent et par les variations de tension liées à l'étirement. Pour cela, les relations entre la force isométrique maximale et la longueur du fléchisseur équivalent aux trois angles considérés ont été tracées (Figures 66 et 67). Les valeurs maximum sont atteintes pour un angle de 60 degrés ; les écarts entre les forces mesurées à 90 et 75 degrés, et ceux entre les forces mesurées à 75 et 60 degrés sont du même ordre. De plus, la Figure 65 montre que le surcroît de force dû à l'étirement n'est pas en relation avec l'angle de l'articulation. Et les valeurs maximales de raideur normalisée, mesurées en quick-release aux différents angles (tableau 1), ne sont pas trouvées, en fonction des sujets, pour les mêmes angles de l'articulation. Il n'est donc pas aisé, dans l'état actuel des expérimentations, d'expliquer les valeurs plus élevées de raideur à 60 degrés.

#### - Elasticité et contrôle réflexe

L'étude porte sur un muscle équivalent in situ. Un muscle in situ est

<div style="text-align: right;">sujets</div> <div style="text-align: left;">θ degrés</div>	1	2	3	4	5
60	8.46	9.7	7.05	8.71	8.60
75	7.99	9.33	6.38	8.24	9.54
90	9.01	8.85	9.37	7.30	7.96

Tableau 1 : Valeurs moyennes de la raideur normalisée ( $R L_0 / F_0$ ) mesurées par des mouvements de quick-release aux différents angles de l'articulation ( $\theta$ ), pour les cinq sujets

inclus dans un système de contrôle (motor servo : HOUK, 1979 ; HOUK et RYMER, 1981) ; les auteurs définissent la raideur dans un tel système comme le rapport entre le gain (dans le sens dynamique) dans le circuit des fuseaux neuromusculaires et le gain dans le circuit des organes tendineux de Golgi (NICHOLS et HOUK, 1976). Cette raideur est régulée, et un muscle présentant le réflexe d'étirement présente une raideur plus grande que celle d'un muscle stimulé (voir la revue de la littérature proposée par NICHOLS et HOUK, 1976). La régulation de cette raideur ainsi définie intervient certainement dans les mesures réalisées ici, mais les expérimentations que nous avons effectuées ne nous permettent pas de discuter plus à fond de sa participation. De plus, il faut souligner que les mesures effectuées l'ont été durant des contractions maximales ; le niveau de commande et donc l'activité des motoneurones  $\alpha$  et  $\gamma$  peut être considérée comme maximum. L'étirement est provoqué durant cette activité maximale ; il se produit alors que les motoneurones  $\alpha$  et  $\gamma$  sont fortement sollicités. S'il existe une augmentation des influx facilitateurs sur les motoneurones  $\alpha$ , il n'est pas possible de la mettre en évidence ici à l'examen des EMG ou des EMG intégrés ; les EMG du biceps brachii ne font pas apparaître, avec les techniques que nous possédons, de modifications des niveaux d'activité donc de modifications réflexes dues à l'étirement.

#### - Augmentation de raideur d'un muscle équivalent in situ

S'il n'est pas possible de discuter plus à fond du contrôle réflexe dans l'augmentation de la raideur, les différents points développés dans le deuxième chapitre (III.3.) peuvent par contre être repris pour expliquer la raideur accrue.

Le fléchisseur équivalent résiste à l'étirement avec une augmentation de tension. Les tendons présentent alors une raideur plus importante (KER,

1981 ; RACK et WESTBURY, 1984 ; RACK, 1985) de même que les fibres musculaires (COLOMO et al., 1986). Du fait que la tension est encore croissante au moment du déclenchement (Figure 64), l'augmentation de raideur des tendons pourrait à elle seule rendre compte de l'accroissement de raideur observée au niveau du système musculotendineux (CECCHI et al., 1984).

Il reste à souligner que les résultats ne vont pas dans le sens d'une augmentation de compliance (voir CAVAGNA et CITTERIO, 1974), qui peut se situer éventuellement plus tard au cours de la détente. Compte-tenu des limites mises en évidence sur le muscle isolé pour observer l'effet Cavagna, et à partir des valeurs mesurées ici (longueurs initiales et amplitudes de l'étirement), nous allons aborder maintenant la recherche de l'effet Cavagna, au cours du mouvement chez l'homme ; les données expérimentales seront complétées par une analyse des données de la littérature.

### III. LIMITES DE L'EFFET CAVAGNA

#### 1. RAPPELS DES ETUDES SUR LE MUSCLE ISOLE

Ce que nous avons appelé l'effet Cavagna correspond au gain d'énergie en isoforce, représenté par l'aire hachurée sur la courbe 3, Figure 42. Ce gain en isoforce (CAVAGNA et CITTERIO, 1974) est obtenu durant des cycles étirement-détente : les étirements sont imposés à vitesse faible ( $2 \text{ mm.s}^{-1}$  soit  $0.05 L_0 \text{.s}^{-1}$ ) mais sont de grande amplitude ( $2.5 \text{ mm}$  soit  $7 \Delta L/L_0 \%$ ) ; ces étirements sont immédiatement suivis par des raccourcissements rapides. La longueur du muscle, lorsque débutent les raccourcissements, correspond à une longueur telle qu'il développe une tension de repos de  $4.10^{-2} \text{ N}$  ( $L_{\text{exp}} = 1.15$

$L_0$ ). CAVAGNA et al. (1981) montrent que le gain d'énergie en isoforce augmente avec la vitesse et l'amplitude de l'étirement ; le gain optimum est obtenu pour une vitesse de l'ordre de  $0.75 L_0.s^{-1}$  et une amplitude  $\Delta L/L_0 \% = 5$ .

Nous avons repris cette étude de l'effet Cavagna sur le muscle isolé, en choisissant deux longueurs initiales de muscle : les étirements sont imposés sur des muscles développant soit une tension passive de  $2.10^{-3}N$ , la longueur est alors proche de  $L_0$ , soit une tension passive de  $4.10^{-2}N$ , à  $L_{exp}$ . De l'examen des Figures 45 à 47, il ressort que l'effet Cavagna n'est retrouvé que pour des amplitudes  $\Delta L/L_0 \% \geq 2.5$ , imposées à un muscle préalablement étiré ( $L_{exp} = 1.15 L_0$ ).

A partir des données restrictives mises en évidence sur le muscle isolé, le problème de l'effet Cavagna est réenvisagé ici à partir des données obtenues sur le biceps brachii et à partir d'une analyse de la littérature, dans le but d'évaluer son intérêt au cours de gestes naturels ou de gestes sportifs.

## 2. MESURES REALISEES SUR LE BICEPS BRACHII

D'après la modélisation du fléchisseur équivalent (PERTUZON, 1972 - Figures 61 et 62), il est possible de calculer les valeurs extrêmes en étirement et les variations de longueur maximales. Ce calcul est effectué à partir des données recueillies au cours des expérimentations précédemment décrites.

Pour le calcul, nous limiterons les angles de l'articulation du coude,

sujets	$L_{et}/L_o$	$\Delta L_{max}/L_o \%$
1	1.09	19.3
2	1.08	19.2
3	1.08	19.4
4	1.08	19.3
5	1.08	19

Tableau 2 : Variations de longueur, au niveau du biceps brachii, considéré comme fléchisseur équivalent.

$\theta$ , à 30 degrés (limite extrême proche de l'extension complète) et 120 degrés (proche de la flexion complète) ; en effet, en deçà de 30 degrés, les équations caractéristiques du fléchisseur équivalent ne sont plus valables compte-tenu de la géométrie musculo-squelettique de l'articulation du coude, et au-delà de 120 degrés, le contact entre le bras et l'avant-bras ne garantit plus le calcul de la force.

### 2.1. Longueurs extrêmes en étirement ( $L_{et}$ )

Elle correspond à une position de l'articulation fixée à 30 degrés. Elle est normalisée par rapport à la longueur de référence :  $L_{et}/L_o = L_{30}/L_{75}$ ,  $L_{30}$  et  $L_{75}$  étant les longueurs du muscle à 30 et 75 degrés ; les valeurs obtenues sont rassemblées dans le tableau 2.

### 2.2. Variations maximales de longueur

Elles sont calculées par la différence entre les longueurs à 30 et 120 degrés ; elles sont ramenées à la longueur de référence et exprimées en pour cent ( $\Delta L_{max}/L_o \% = (L_{30} - L_{120})/L_{75}$ ,  $L_{120}$  étant la longueur du muscle à 120 degrés). Dans ce cas-ci, on considère un  $\Delta L_{max}$  appliqué à une longueur inférieure à la longueur de référence à 75 degrés (voir tableau 2).

## 3. DONNEES DE LA LITTERATURE

Des calculs de longueurs in situ peuvent être effectués à partir de mesures réalisées sur le triceps brachii (CNOCKAERT et PERTUZON, 1974) et sur le triceps sural (GRIEVE et al., 1978).

### 3.1. Triceps brachii

A partir du modèle du système musculo-squelettique du triceps brachii (CNOCKAERT et PERTUZON, 1974), on applique la formule proposée par VAN HOECKE (1980) :

$$L_T = \frac{m\theta^2}{2} + n\theta + p$$

$L_T$  : longueur du triceps à l'angle  $\theta$  considéré ( $L_T$  en mètres,  $\theta$  en radians).

$m$  et  $n$  : coefficients exprimés en fonction de  $d$  (distance de l'apophyse styloïde radiale à l'axe du coude).

$$m = -5.54 \cdot 10^{-2} d + 5.9 \cdot 10^{-5}$$

$$n = 1.44 \cdot 10^{-1} d - 5.79 \cdot 10^{-5}$$

$p$  : Longueur du triceps pour  $\theta = 0$

Cette longueur ne peut pas être définie anatomiquement sur les sujets, in vivo. On exprimera alors les longueurs, calculées en pour cent de la longueur du segment, en termes de différence par rapport à la longueur de référence obtenue pour la position d'équilibre de l'articulation. La longueur du segment correspond à la valeur de AC ( $AC = b$ , Figure 61 et 62).

#### 3.1.1. Variations maximales de longueur

Elles sont calculées par différence entre les longueurs dans les positions expérimentales extrêmes de flexion et d'extension ( $\Delta L = L_{120} - L_{30}$ ) ramenées à la longueur du segment et exprimées en pour cent ( $\Delta L_{\max} / L_s \%$ ). Pour les différents sujets, les valeurs sont comprises entre 9.6 et 9.7.

#### 3.1.2. Longueurs extrêmes en étirement

Elles correspondent à une position de l'articulation proche de la flexion complète, soit 120 degrés. Il n'est évidemment pas possible de connaître cette valeur puisque le terme  $p$  (longueur du triceps pour  $\theta = 0$ ) n'est pas connu. On écrit donc que  $L_{et} = L_{120}$  et on exprime cette longueur par l'équation  $L_{et} = L_{75} + (L_{120} - L_{75})$ .  $L_{120} - L_{75}$  est la variation entre la longueur à 120 degrés et la longueur de référence à 75 degrés que l'on ramène à la longueur du segment ( $\Delta L'/L_s$ ). Pour les différents sujets, les valeurs calculées et exprimées en pour cent sont égales à 3.3 soit  $L_{120} - L_{75} = \Delta L'/L_s \% = 3.3 L_s$  et  $L_{et} = L_o + 3.3 L_s$ .

### 3.2. Triceps sural

GRIEVE et al. (1978) ont réalisé des mesures de longueur du triceps sural sur huit cadavres. Toutes les variations de longueur sont exprimées en termes de différence par rapport à la longueur de référence obtenue quand les articulations du genou et de la cheville sont maintenues à 90 degrés. Les résultats sont ensuite normalisés en exprimant chaque valeur en pour cent de la longueur du segment,  $L_s$  (longueur de la jambe mesurée entre les centres de rotation des articulations du genou et de la cheville). Les positions extrêmes d'étirement sont de l'ordre de 4 %  $L_s$  et les variations de longueur maximales sont estimées à 12.5 %  $L_s$  (voir également MERO et KOMI, 1987).

## 4. DISCUSSION ET CONCLUSION

Il apparaît que les variations maximales de longueur ne constituent pas une contrainte à l'observation de l'effet Cavagna, dans la mesure où elles sont supérieures à celles appliquées sur le muscle isolé (muscle isolé :  $\Delta L/L_o \% \leq 6$  ; muscle humain : le maximum est observé au niveau du biceps

brachii et  $\Delta L_{\max} / L_0$  % est compris entre 19 et 19.4). Par contre, les positions extrêmes d'étirement sont inférieures à celles requises sur le muscle isolé pour observer l'effet Cavagna (muscle isolé :  $L_{\text{exp}} = 1.15 L_0$  ; muscle humain, d'après les calculs effectués sur les trois muscles considérés : 8 à 9 pour cent au maximum).

De l'ensemble de ce travail, il ressort que les conditions expérimentales nécessaires pour retrouver l'effet Cavagna (c'est-à-dire une augmentation de compliance ; voir 1 : Rappels des études sur le muscle isolé) sont difficilement compatibles avec les amplitudes limitées d'un mouvement naturel ou d'un geste sportif (VAN INGEN SCHENAU et al., 1985) ; de plus, ceux-ci ne se réalisent pas à l'aide de contractions téaniques maximales (HOF et al., 1983).

Il n'en reste pas moins vrai que les phases de préétirement gardent tout leur intérêt dans certains actes moteurs. En effet, de tels étirements entraînent toujours le développement d'une force supérieure à la force développée dans des conditions isométriques (augmentation d'origine mécanique et réflexe, BOSCO et al., 1982a) ; de plus, le surcroît de force est peu coûteux d'un point de vue énergétique (GOUBEL, 1987). Il s'ensuit donc une possibilité de stockage d'énergie potentielle supérieure à celle stockée lors d'une contraction isométrique et restituée durant la phase concentrique. Et un optimum dans le processus stockage-restitution d'énergie est obtenu lorsque l'enchaînement des phases d'étirement et de détente s'effectue dans un temps très bref (CAVAGNA et al., 1968, 1985 ; BOSCO et KOMI, 1979). Une phase de préétirement entraîne donc une amélioration de la capacité de travail du muscle, même si cette amélioration ne peut pas toujours être reliée à une augmentation de la compliance musculaire comme le laisserait prévoir la généralisation des résultats de CAVAGNA et al. (1981).

## C H A P I T R E I V

### UTILISATION DE L'ENERGIE ELASTIQUE STOCKEE AU NIVEAU DES MUSCLES DE LA JAMBE



-----

	<i>Pages</i>
I. TECHNIQUES ET PROTOCOLE	103
1. LA PLATE-FORME DE MESURE	
1.1. Description générale	
1.2. Montage	
1.3. Les capteurs	
1.4. Grandeurs mesurées	
2. RECUEIL DES DONNEES MECANQUES ET ELECTROMYOGRAPHIQUES	105
2.1. Déplacement angulaire	
2.1.1. Potentiomètre du genou	
2.1.2. Potentiomètre de la cheville	
2.1.3. Mise en place et enregistrement	
2.2. Activités électromyographiques	
3. ACQUISITION ET TRAITEMENT DES DONNEES	108
3.1. Acquisition des données	
3.2. Visualisation des acquisitions	
3.3. Traitement des données	
4. PROTOCOLE	111
II. RESULTATS	112
1. DESCRIPTION DES ENREGISTREMENTS	
2. EVOLUTIONS DES DIFFERENTES CARACTERISTIQUES DES SAUTILLEMENTS EN FONCTION DE LA FREQUENCE	113
2.1. Force de réaction au sol	
2.2. Hauteur des sauts	
2.3. Variations angulaires au niveau de la cheville	
2.4. Evolutions des activités électromyographiques	

3. EFFICACITE DES CONTRACTIONS MUSCULAIRES

118

3.1. Méthode de calcul

3.2. Relations entre efficacité et fréquence

3.3. Discussion

III. CONCLUSION

127

Durant les phases de contractions musculaires avec étirement (travail excentrique), le muscle est le siège d'un processus de stockage d'énergie potentielle ; cette énergie peut se dissiper en chaleur ou être utilisée durant un raccourcissement actif subséquent (travail concentrique). Dans ce cas, le travail réalisé par le muscle durant le raccourcissement (travail "positif") proviendrait : 1- de la transformation, par la partie contractile du muscle, de l'énergie chimique en énergie mécanique et 2- de l'énergie mécanique préalablement stockée dans le muscle et les tendons durant la phase d'étirement (travail "négatif") (voir par ex., CAVAGNA et al., 1971 ; ASMUSSEN et BONDE-PETERSEN, 1974 ; GOLLHOFER et al., 1984 ; THYS, 1987).

Lors de certaines activités (marche, course, sautilllements), les phases de contraction excentrique et concentrique s'enchaînent à différentes fréquences. De nombreuses études portant sur la marche et la course réalisées par MARGARIA et son équipe (CAVAGNA et al., 1963, 1964, 1976 ; THYS et al., 1972, 1975 ; CAVAGNA et KANEKO, 1977) indiquent que le rendement du travail positif réalisé pendant un exercice -exprimé par le rapport entre le travail positif réalisé par les muscles et l'énergie chimique consommée par ces muscles- est plus important dans la course (de 0.45 à 0.70-0.80, augmentation liée à la vitesse) que dans la marche (maximum de 0.35-0.40). Le rapport plus important mesuré lors de la course et l'augmentation avec la vitesse de course indiquent selon ces auteurs, que le travail positif fourni par les muscles provient surtout de l'énergie mécanique stockée durant la phase de travail négatif, et pour une part relativement réduite, de la transformation d'énergie chimique par la partie contractile ; l'augmentation avec la vitesse de course peut s'expliquer par l'enchaînement plus rapide des phases de travail positif et négatif, c'est-à-dire un intervalle de temps qui diminue

entre la flexion et l'extension des articulations, d'où une moindre perte d'énergie potentielle. Les résultats de FUNATO et al. (1985) vont dans le même sens. Ils étudient des mouvements de flexion et d'extension des genoux à différentes cadences ; ils montrent que le rendement mécanique -exprimé par le rapport entre la puissance mécanique moyenne et la puissance métabolique moyenne- augmente avec la fréquence des mouvements. Pour ces auteurs, cela peut s'expliquer par une meilleure restitution d'énergie élastique stockée dans les muscles pendant l'étirement (contraction excentrique).

Nous nous proposons ici d'étudier le problème de stockage-restitution d'énergie élastique au niveau des muscles de la jambe en faisant effectuer aux sujets des sautillements sur une plate-forme de force et ceci à différentes fréquences. Le mouvement réalisé par les sujets pendant la phase de suspension peut être considéré comme un mouvement de type balistique (FUKASHIRO et KOMI, 1987), l'essentiel du processus de stockage-restitution se produisant pendant la phase d'appui. On se retrouve là dans une situation analogue à celle rencontrée sur le muscle isolé à propos des cycles étirement-détente. Ces cycles jouent donc un rôle important dans cette sorte de sauts (KOMI, 1984 ; FUKASHIRO et KOMI, 1987), et nous nous proposons de voir s'il existe une fréquence de sautillements pour laquelle l'utilisation de l'énergie élastique stockée serait optimale.

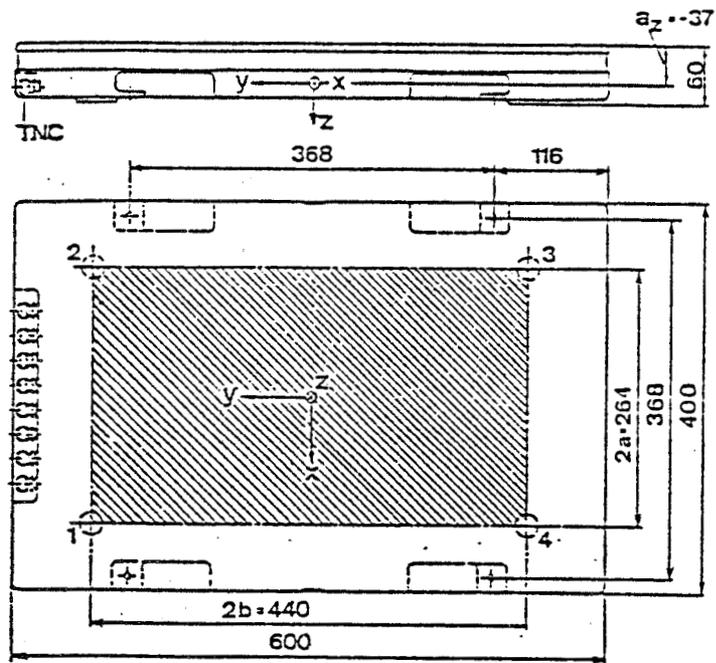


Figure 68 : Dimensions de la plate-forme de mesure.

La surface de mesure ( $240 \times 264 \text{ mm}^2$ ) est indiquée par la partie hachurée.

La position des capteurs est indiquée en 1, 2, 3 et 4.

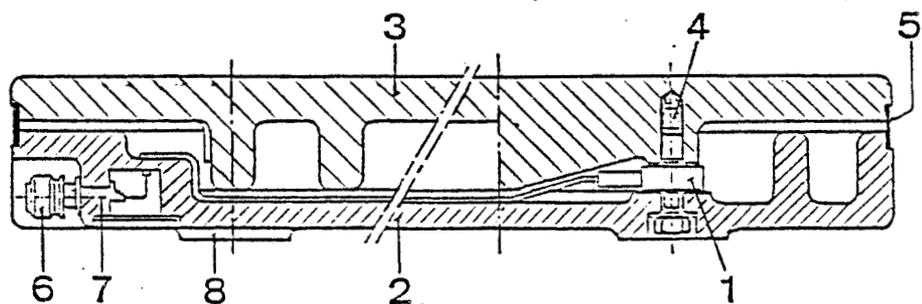


Figure 69 : Coupe transversale de la plate-forme de mesure (voir texte)

## I. TECHNIQUES ET PROTOCOLE

### 1. LA PLATE-FORME DE MESURE

#### 1.1. Description générale

La plate-forme KISTLER (Type 9261A) est équipée d'une plaque supérieure en fonte d'aluminium. Ses dimensions sont indiquées sur la Figure 68. La Figure 69 représente une vue en coupe de la plate-forme. Quatre éléments de mesure de force à trois composantes (1) sont montés sous précontrainte entre la plaque de base (2) et la plaque supérieure (3) au moyen de boulons (4). Le volume compris entre les deux plaques est hermétiquement clos au moyen d'un joint spécial en caoutchouc (5). Sur l'un des côtés se trouvent huit connecteurs (6). Les commutateurs (7) peuvent être actionnés de l'extérieur et permettent d'établir toutes les combinaisons possibles pour mesurer jusqu'à trois composantes de force et trois composantes de moment (Figure 72). La plate-forme possède quatre faces d'appui (8) concentriques aux quatre capteurs de mesure.

#### 1.2. Montage (Figure 70)

Du fait de sa grande sensibilité, la plate-forme (1) doit être montée sur un soubassement très rigide. Il s'agit d'un bloc de béton de  $1 \text{ m}^3$  (8), désolidarisé du bloc de béton d'origine (des plaques de polystyrène sont intercalées entre les deux blocs). Un bâti-support de montage (2) en acier galvanisé au feu est scellé dans le béton. La plate-forme repose sur le bâti par quatre faces d'appui circulaires (6), disposées concentriquement par rapport aux éléments de mesure de force ; un jeu de cales en tôle mince (7)

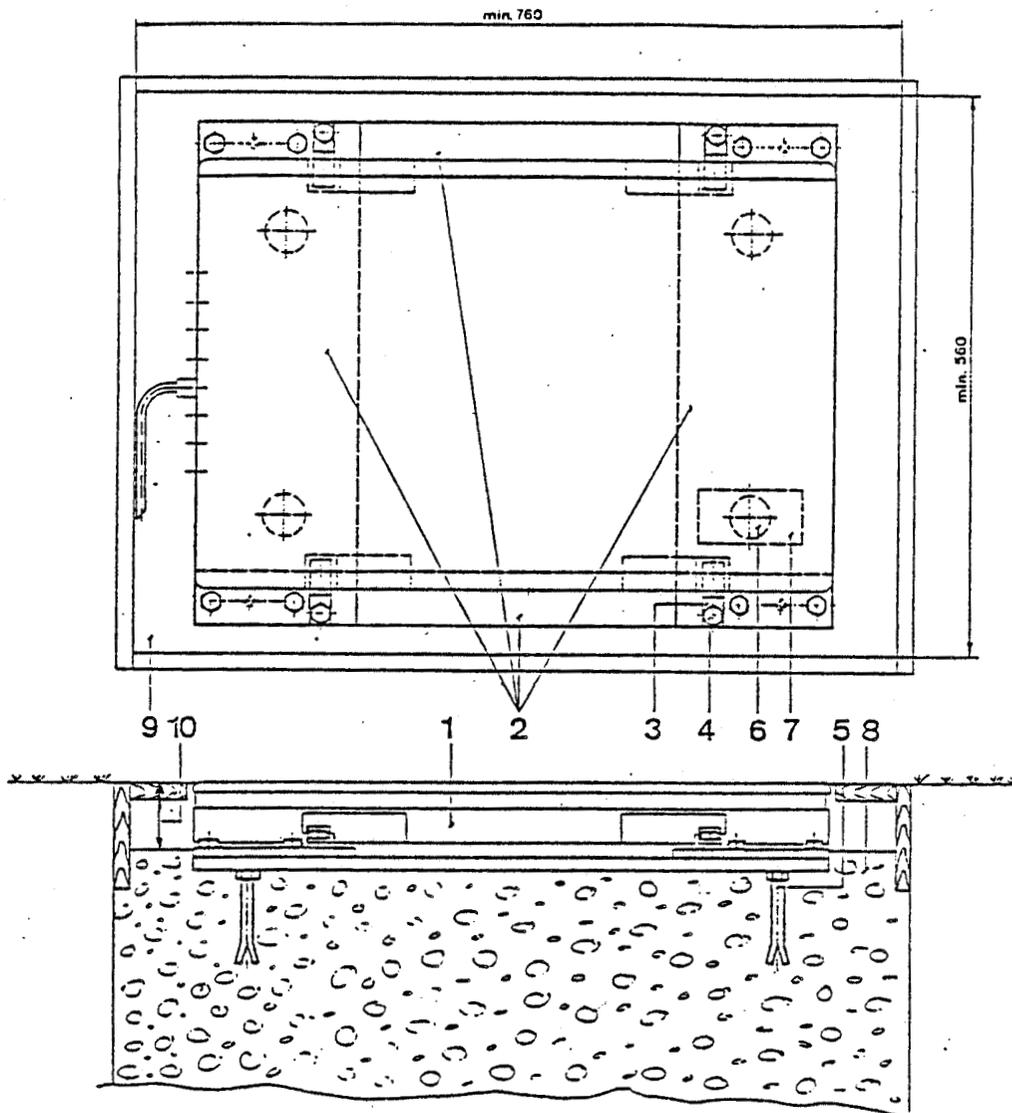


Figure 70 : Montage de la plate-forme de mesure.

- 1 Plate-forme de mesure 9261A
- 2 Bâti de montage
- 3 Conrière de maintien
- 4 Vis de montage avec rondelles
- 5 Goujon scellé avec écrou à 6 pans
- 6 Face d'appui de la plate-forme (diamètre : 40 mm)
- 7 Cale de compensation des inégalités de la face d'appui
- 8 Socle en béton
- 9 Canal pour les câbles de connexion
- 10 Hauteur minimale 60 mm



permet d'obtenir une stabilité parfaite. Un canal (9) est aménagé sur un côté pour permettre le passage du câble de connexion ; il s'agit d'un câble à gaine de protection métallique qui relie la plate-forme à des amplificateurs de charge. La fréquence de résonance de la plate-forme est de 570 Hz.

### 1.3. Les capteurs

Quatre capteurs piézo-électriques sont incorporés aux quatre coins de la plate-forme. Chaque capteur est composé de 6 rondelles de quartz. Selon leur plan de coupe, les rondelles répondent différemment aux sollicitations mécaniques. Certaines ne sont sensibles qu'à la pression (effet longitudinal) ou au cisaillement dans une direction (effet de cisaillement) (Figure 71, A). Les rondelles sensibles à la pression mesurent les composantes de force  $F_z$  ; les rondelles sensibles au cisaillement mesurent les composantes de force  $F_x$  et  $F_y$ . Un même capteur de force à trois composantes comporte deux paires de rondelles de quartz sensibles au cisaillement pour  $F_x$  et  $F_y$  et une seule paire sensible à la pression pour  $F_z$  (Figure 71, B).

### 1.4. Grandeurs mesurées

Au moyen des quatre capteurs piezo-électriques, la plate-forme peut mesurer (Figure 72) :

- les trois composantes  $F_x$ ,  $F_y$  et  $F_z$  de la force appliquée  $F$ .
- les deux coordonnées  $a_x$  et  $a_y$  du point d'application de la force.
- le moment résultant sur l'axe  $z$ ,  $M'_z$

Dans les expérimentations présentées dans ce chapitre, seule la composante suivant l'axe vertical,  $F_z$ , est prise en compte.

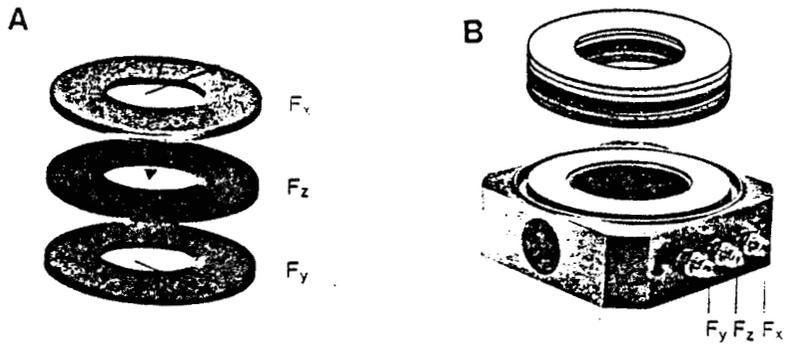


Figure 71 :

A - Éléments constitutifs de base du capteur piézoélectrique, mesurant les trois composantes,  $F_x$ ,  $F_y$  et  $F_z$  de la force appliquée.

B - Composition d'un capteur incorporé à la plate-forme

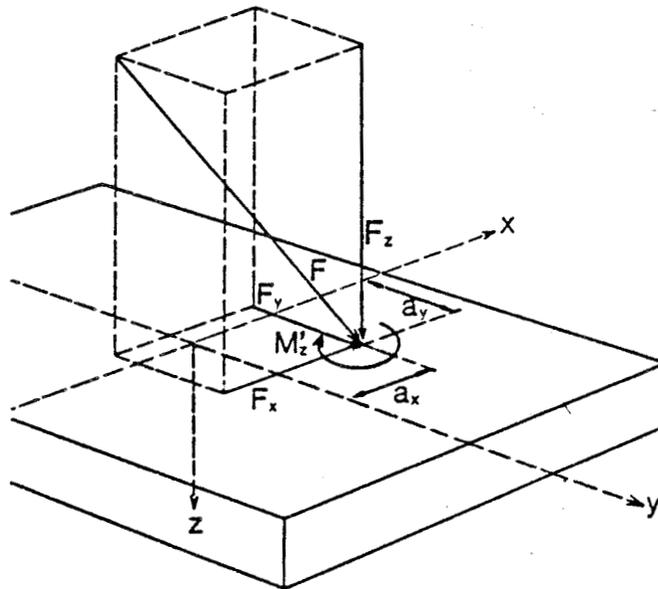


Figure 72 : Grandeurs mesurées (voir texte)

La plate-forme est reliée par un câble spécial à une unité électronique (KISTLER, Type 9805) qui transforme en tensions électriques les charges électriques engendrées par les capteurs de la plate-forme. Les signaux de sortie analogiques des amplificateurs de charge sont transmis, par l'intermédiaire d'une carte de conversion analogique-numérique à un micro-ordinateur (Apple IIe). Ils sont enregistrés simultanément sur un enregistreur graphique GOULD, ES 1000 (voir Figure 75).

## 2. RECUEIL DES DONNEES MECANIQUES ET ELECTROMYOGRAPHIQUES

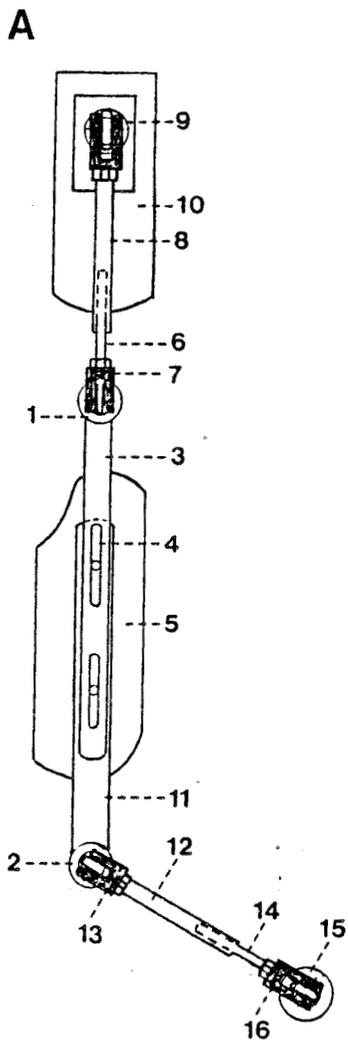
### 2.1. Déplacement angulaire ( $\theta$ )

Afin de connaître les variations d'angle au niveau des articulations du genou et de la cheville, on utilise deux potentiomètres (1 et 2, Figure 73), positionnés au niveau de la jambe droite.

#### 2.1.1. Potentiomètre du genou (1)

Il est solidaire de deux tiges :

- une tige descendante (3), fixe, munie de deux rainures (4) et fixée à une attelle (5) moulée à la forme du mollet (Scotch Cast, 3M).
- une tige montante (6), solidaire de la partie mobile du potentiomètre par l'intermédiaire d'une articulation (7). Ce montage permet d'éviter que d'éventuels mouvements dans des plans autres que le plan de rotation du goniomètre ne détériorent ce dernier. Sur la tige (6) vient coulisser une tige creuse (8) reliée, grâce à un système articulé (9), à une attelle (10) qui se place sur la cuisse.



*Figure 73 :*

*A - Schéma des goniomètres sur les attelles (voir texte)*

*B - Sujet appareillé*

### 2.1.2. Potentiomètre de la cheville (2)

Il est également solidaire de deux tiges :

- une tige montante (11), fixe, munie de deux rainures et fixée à l'attelle (5). Le jeu des deux rainures sur les tiges (3 et 11) permet d'adapter le système aux dimensions du sujet.
- une tige descendante (12), solidaire de la partie mobile du potentiomètre. Ici encore, le montage se fait par l'intermédiaire d'une articulation (13). Cette tige (12) est creuse et reçoit une autre tige (14) solidaire d'une ventouse (15) par le jeu d'une articulation (16). Les articulations (13 et 16) sont prévues, comme précédemment pour éviter que d'éventuels mouvements dans les plans autre que le plan de rotation du goniomètre ne détériorent ce dernier.

### 2.1.3. Mise en place et enregistrement

Les attelles sont installées sur le sujet en position debout selon des repères précis et comparables d'un sujet à un autre (RAINAUT et LOTTEAU, 1974). Les potentiomètres sont placés dans un plan frontal sur l'axe transversal du genou en position d'extension complète et face au bord antérieur de la malléole externe, le pied étant en rotation externe physiologique de 15 degrés environ. Les attelles sont fixées à l'aide de larges bandes adhésives (Elastoplaste) sur la cuisse et la jambe ; la ventouse est fixée de la même façon sur la chaussure du sujet. L'appareil devient alors intimement solidaire des segments de membre, et les artéfacts dus aux déplacements parasites sont éliminés au maximum en entourant l'ensemble d'une large bande élastique (Coeban) (cette bande n'est pas en

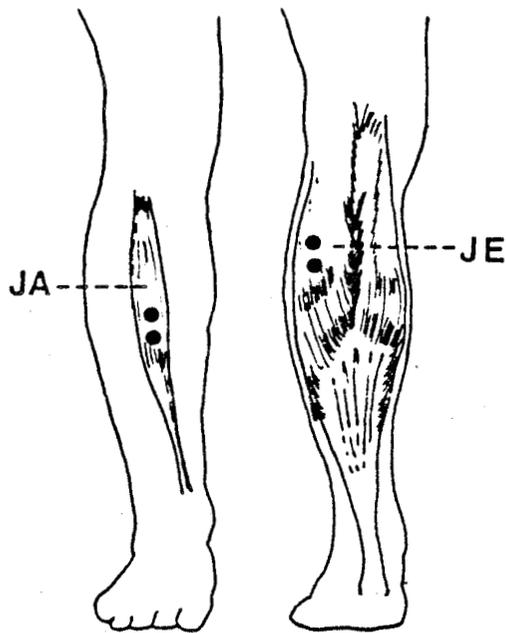


Figure 74 : Localisation des électrodes de surface pour la détection de l'activité EMG du jambier antérieur (JA) et du jumeau externe (JE).

place, sur la photo (Figure 73, B) afin de laisser le dispositif apparent). Les coulisses (8 et 12) et les systèmes articulés (7,13 et 15) permettent de maintenir l'appareil dans un plan frontal strict et d'éliminer les composantes de rotation. Ainsi, la situation angulaire d'une articulation polycentrique est enregistrée grâce à la mobilité dans un seul plan d'un appareil monocentrique (RAINAUT et LOTTEAU, 1974).

Les signaux sont amplifiés, puis transmis par l'intermédiaire d'une carte de conversion analogique-numérique à un micro-ordinateur (Apple IIe). Ils sont enregistrés simultanément sur un enregistreur graphique GOULD, ES 1000 (Figure 75).

## 2.2. Activité électromyographique (EMG)



La technique de détection est la même que celle décrite au chapitre précédent. Les électromyogrammes de surface ont été détectés et enregistrés pour deux muscles de la jambe gauche :

- le jumeau externe : muscle bi-articulaire à la fois fléchisseur du genou et extenseur de la cheville (ou fléchisseur plantaire) ; le jumeau externe est l'un des trois corps musculaires du triceps sural.
- le jambier antérieur ; muscle fléchisseur de la cheville et en même temps supinateur et adducteur du pied.

Les électrodes sont orientées longitudinalement par rapport à l'axe des muscles (Figure 74). Le sujet est ensuite relié à la terre, au moyen d'une électrode garnie de gel électrolytique fixée au poignet gauche.

Les signaux recueillis par les électrodes sont dirigés vers des

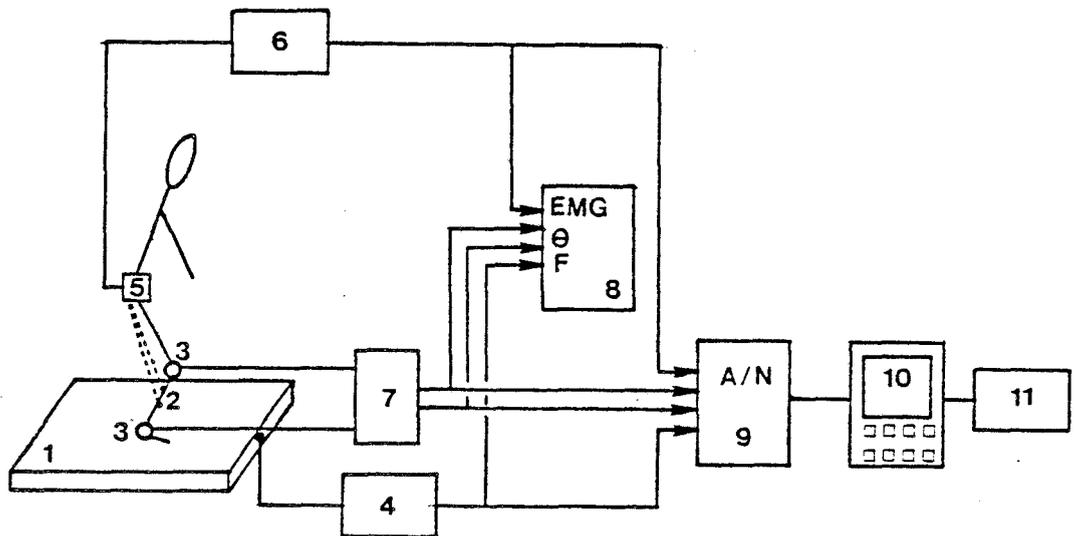


Figure 75 : Schéma général du dispositif expérimental

1. Plate-forme de mesure de la force ;
2. Electrodes ;
3. Goniomètres ;
4. Unité électronique de mesure et conditionnement des forces ;
5. Préamplificateurs (EMG) ;
6. Amplificateurs (EMG) ;
7. Alimentation et amplification (goniomètres) ;
8. Enregistreur graphique ;
9. Carte de conversion analogique-numérique ;
10. Micro-ordinateur Apple IIe ;
11. Imprimante.

préamplificateurs, à entrée différentielle, constitué chacun de trois amplificateurs opérationnels. Ils sont regroupés sur deux circuits imprimés et contenus dans un boîtier (10 cmX8 cmX2.5 cm) fixé à la ceinture du sujet pendant l'expérimentation. Le boîtier est réuni aux amplificateurs par un câble de 6 m à 12 conducteurs blindés (la longueur du câble pourrait atteindre 100 m sans altération des caractéristiques du signal transmis grâce à l'impédance de sortie très faible, 100  $\Omega$ ). L'étage d'entrée des amplificateurs est un adaptateur d'impédance ; sa capacité d'entrée réduite permet d'accepter des longueurs de câble importantes. Le gain total peut varier de 100 à 100 000 ; huit valeurs de réglage sont prévues pour les filtres passe-haut et passe-bas : de 0.5 à 100 Hz et de 50 à 10 000 Hz à -6dB.

Les signaux de sortie sont transmis par l'intermédiaire d'une carte de conversion analogique-numérique à un ordinateur (Apple IIe). Ils sont enregistrés simultanément sur un enregistreur graphique GOULD, ES 1000 (Figure 75).

### 3. ACQUISITION ET TRAITEMENT DES DONNEES

Un logiciel possédant plusieurs parties que l'on peut considérer comme indépendantes a été mis au point pour le micro-ordinateur Apple IIe (MANUS, 1986 ; KACZMAREK, 1987). Il permet l'acquisition des signaux analogiques, mais aussi la visualisation, la gestion et le traitement de ces acquisitions.

#### 3.1. Acquisition des données

Les signaux analogiques sont dirigés vers une carte de conversion

analogique-numérique (CAD 16V 12B). L'acquisition est réalisée pendant deux secondes. La fréquence minimale d'échantillonnage est fonction du signal ; les fréquences choisies pour les EMG, les signaux de force et les signaux goniométriques sont respectivement 500 Hz, 100 Hz et 50 Hz. Le programme d'acquisition est écrit en langage assembleur.

### 3.2. Visualisation des acquisitions

Dès que le sujet a réalisé un essai, la visualisation des signaux acquis permet de juger si cet essai est correct et les amplifications convenablement choisies. Dans l'affirmative, les signaux sont stockés sur disquettes.

Le logiciel permet d'acquérir 16 signaux de mesure. Le micro-ordinateur ne peut faire qu'une acquisition séquentielle. Il existe donc un décalage temporel entre la première et la n<sup>ième</sup> acquisition. Une carte base de temps (carte TBGU) est implantée dans le micro-ordinateur, afin d'avoir une base de temps qui serve de référence lors de l'acquisition.

Le programme de visualisation permet d'effectuer au préalable, un rephasage de tous les signaux. Au maximum, quatre signaux peuvent être visualisés simultanément.

### 3.3. Traitement des données

Il est réalisé à l'aide de sous-programmes, réutilisables ultérieurement pour d'autres traitements.

Les traitements réalisés sont :

- le choix d'un signal parmi tous les signaux enregistrés lors d'un essai.-
- le choix des bornes afin de limiter le traitement d'un signal à deux bornes.
- le découpage d'un signal : le signal est découpé suivant une ordonnée fixée par l'expérimentateur et le sous-programme donne les intersections du signal avec cette ordonnée. Il donne de plus les coordonnées des maximum et minimum du signal compris entre les deux bornes de traitement.
- le calcul de courbe intégrale : La courbe intégrale est calculée par la méthode des trapèzes et sa valeur en chaque point est mémorisée. Lorsque l'on veut connaître la valeur de l'intégrale, entre deux bornes de temps  $t_1$  et  $t_2$ , on fait la différence entre les ordonnées de la courbe intégrale, aux deux bornes choisies.

Ce calcul permettra :

1. le traitement du signal de force

\* calcul de l'impulsion

$$I = \int_{t_1}^{t_2} F_z(t).dt$$

\* impulsion moyenne ( $I_M$ )

$$I_M = 1/t_2 - t_1 \int_{t_1}^{t_2} F_z(t).dt$$

2. Le traitement du signal EMG

L'intégration est réalisée après redressement du signal. L'EMG intégré ( $EMG_i$ ) est exprimé en unités arbitraires (u.a) et l'EMG intégré moyen  $mEMG_i$  entre les deux bornes de temps  $t_1$  et  $t_2$  est exprimé en unités arbitraires par seconde.

Sujets	Poids N	Taille m	Discipline dominante
1	686	1.77	Basket
2	833	1.80	Lancer
3	676	1.78	Gymnastique
4	745	1.80	Sprinter
5	676	1.85	Demi-fond

Tableau 3 : Caractéristiques des sujets.

#### 4. PROTOCOLE

Cinq sujets ont fait l'objet de l'expérimentation. Leurs caractéristiques anthropométriques sont rassemblées dans le tableau 3.

L'expérimentation commence par la mise en place des électrodes, suivant la technique décrite précédemment et par la mesure de la résistance inter-électrodes (toujours inférieure à 5 K  $\Omega$ ). On procède ensuite à la mise en place des goniomètres. Le sujet ainsi appareillé est alors pesé. Puis l'expérimentateur décrit le déroulement de l'expérimentation et le sujet réalise plusieurs essais. L'un des essais est enregistré ; les signaux sont visualisés sur l'écran de l'ordinateur afin de vérifier si les gains des amplificateurs sont correctement choisis.

Puis les sujets doivent réaliser plusieurs séries de sautilllements, à fréquence déterminée ; celle-ci est indiquée à l'aide d'un métronome. On demande aux sujets de maintenir le corps en position verticale, en veillant surtout à fixer les articulations de la hanche et des genoux ; les bras sont le long du corps et les sujets doivent sautiller en évitant toute crispation au niveau des épaules. Ces différentes consignes permettent de s'assurer que la force est produite ou absorbée uniquement au niveau des muscles de l'articulation de la cheville (KOMI, 1984).

Plusieurs essais préliminaires permettent à l'expérimentateur de vérifier si les sautilllements sont convenablement réalisés. Ensuite les sujets doivent travailler à la fréquence imposée. Pour chaque fréquence, les sujets apprennent à maintenir le rythme demandé ; après cet apprentissage (4 ou 5 essais espacés d'une minute), un essai est enregistré. Les

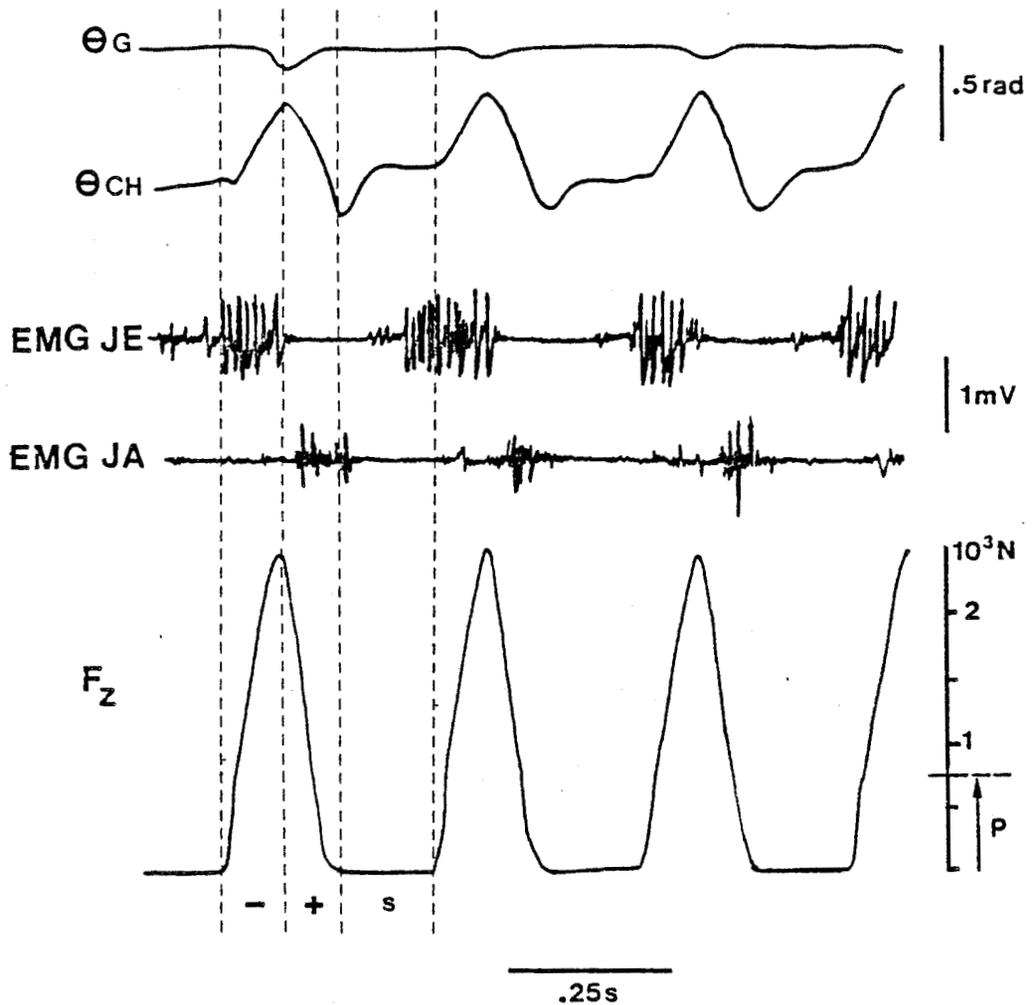


Figure 76 : Tracés expérimentaux obtenus pour une fréquence de sautilllements de 3 Hz.

De haut en bas :

$\theta_G - \theta_{CH}$  : Enregistrements goniométriques des articulations du genou et de la cheville.

EMG : Electromyogrammes globaux du jumeau externe (JE) et du jambier antérieur (JA).

$F_z$  : Enregistrement des forces de réaction au sol, selon l'axe vertical.

P : Poids du sujet.

- : Phase de travail excentrique

+ : Phase de travail concentrique

s : Phase de suspension



différentes fréquences imposées sont égales à 2, 2.5, 3, 3.5, 4 et 4.5 Hz, le temps d'acquisition est de 2 secondes (c'est-à-dire que suivant la fréquence, on réalise l'acquisition des signaux sur 4 à 8 sautillements).

Dans ce type d'expérimentation, il est courant d'employer le terme de fréquence et d'exprimer la fréquence des sautillements en Hertz (voir par exemple FUNATO et MIYASHITA, 1987 ; MONONEN et al., 1988) ; il est évident qu'il ne s'agit pas ici de mouvements véritablement périodiques et le terme de fréquence doit être pris dans le sens de cadence ou de rythme.

## II. RESULTATS

### 1. DESCRIPTION DES ENREGISTREMENTS

La Figure 76 donne un exemple d'enregistrement obtenu pour une fréquence de sautillements de 3 Hz.

Les enregistrements du goniomètre de la cheville et de la plate-forme de force (on ne tient compte que des réactions au sol dans l'axe vertical,  $F_z$ ) permettent de distinguer trois phases sur l'ensemble des tracés dont les caractéristiques varient avec la fréquence :

- une phase de réception pendant laquelle le jumeau externe est étiré, alors que son activité EMG est importante ; il s'agit d'une phase de travail excentrique (notée - sur la Figure 76) correspondant à une flexion de la cheville (voir Figure 77A et B, 1-2-3). La force augmente rapidement et atteint un maximum à la fin de cette phase.

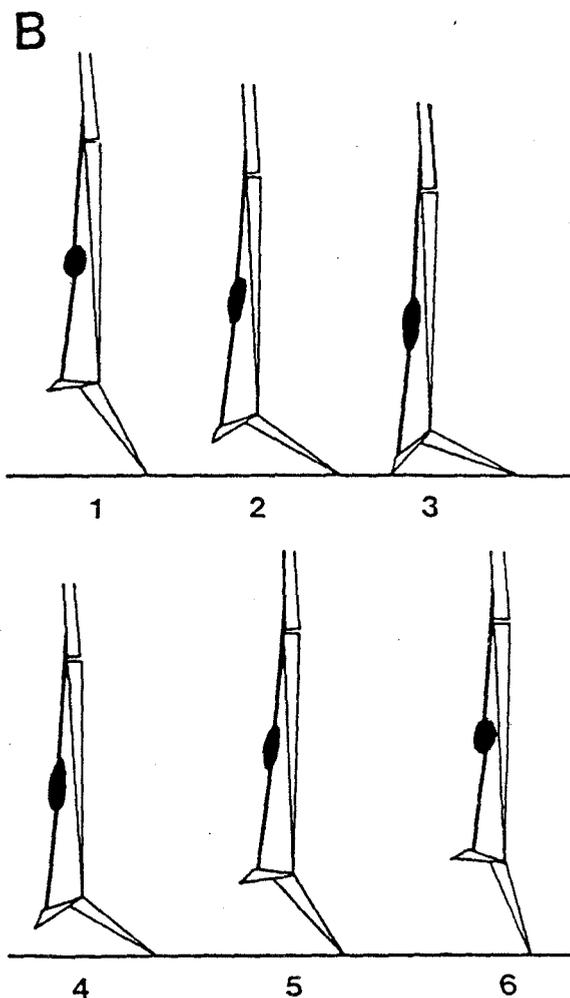
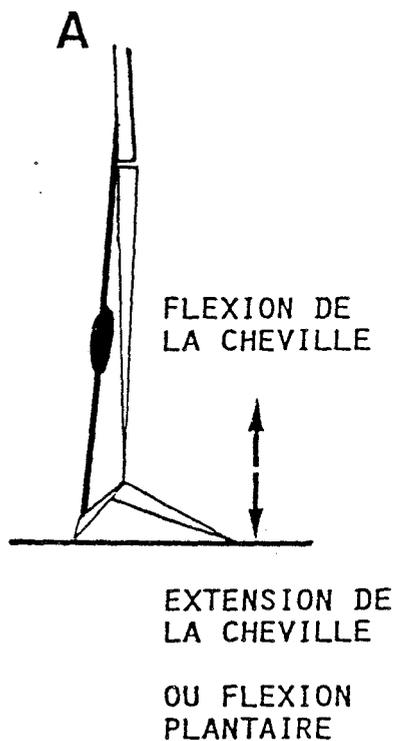


Figure 77 :

- A - Représentation schématique des mouvements de flexion et d'extension de la cheville.
- B - Représentation schématique des mouvements de la cheville et des longueurs du jumeau externe pendant la phase de contact des sautilllements.
  - 1 - 2 - 3 : phase de réception  
flexion de la cheville, le jumeau est étiré : phase de travail excentrique.
  - 4 - 5 - 6 : phase de propulsion  
extension de la cheville ou flexion plantaire ; le jumeau se raccourcit : phase de travail concentrique.

Dessiné d'après WOODBURY et al., 1965

- une phase de propulsion pendant laquelle le jumeau se raccourcit (Figure 77, 4-5-6) ; il s'agit d'une phase de travail concentrique (+, Figure 76). L'activité EMG du jumeau durant cette phase est variable suivant la fréquence. Pendant cette phase se produit une extension de la cheville encore appelée flexion plantaire (Figure 77, A). La force diminue jusqu'à s'annuler.
  
- une phase de suspension. Le sujet a quitté la plate-forme, la force  $F_z$  est nulle. La durée de cette phase et donc la hauteur atteinte par le sujet sont fonction de la fréquence des sautilllements. Si l'on observe l'EMG du jumeau, on remarque qu'une première partie de la phase de suspension est caractérisée par une absence d'activité ; cette activité débute environ à la moitié du temps de suspension (phase de préactivation, FUNATO et MIYASHITA, 1987 ; MONONEN et al., 1988). Il apparaît sur l'enregistrement gononiométrique de la cheville, une variation angulaire dès le début de la phase de suspension (observation retrouvée pour l'ensemble des sujets) : ceci signifie qu'en début de suspension, alors que le jumeau externe est inactif, il se produit une première phase d'étirement ; celle-ci peut être attribuée à l'action du jambier antérieur qui est encore activé au début de cette phase de suspension.

Sur l'ensemble des cycles de sautilllements, on note l'activité alternée du jumeau externe et du jambier antérieur.

## 2. EVOLUTION DES DIFFERENTES CARACTERISTIQUES DES SAUTILLEMENTS EN FONCTION DE LA FREQUENCE

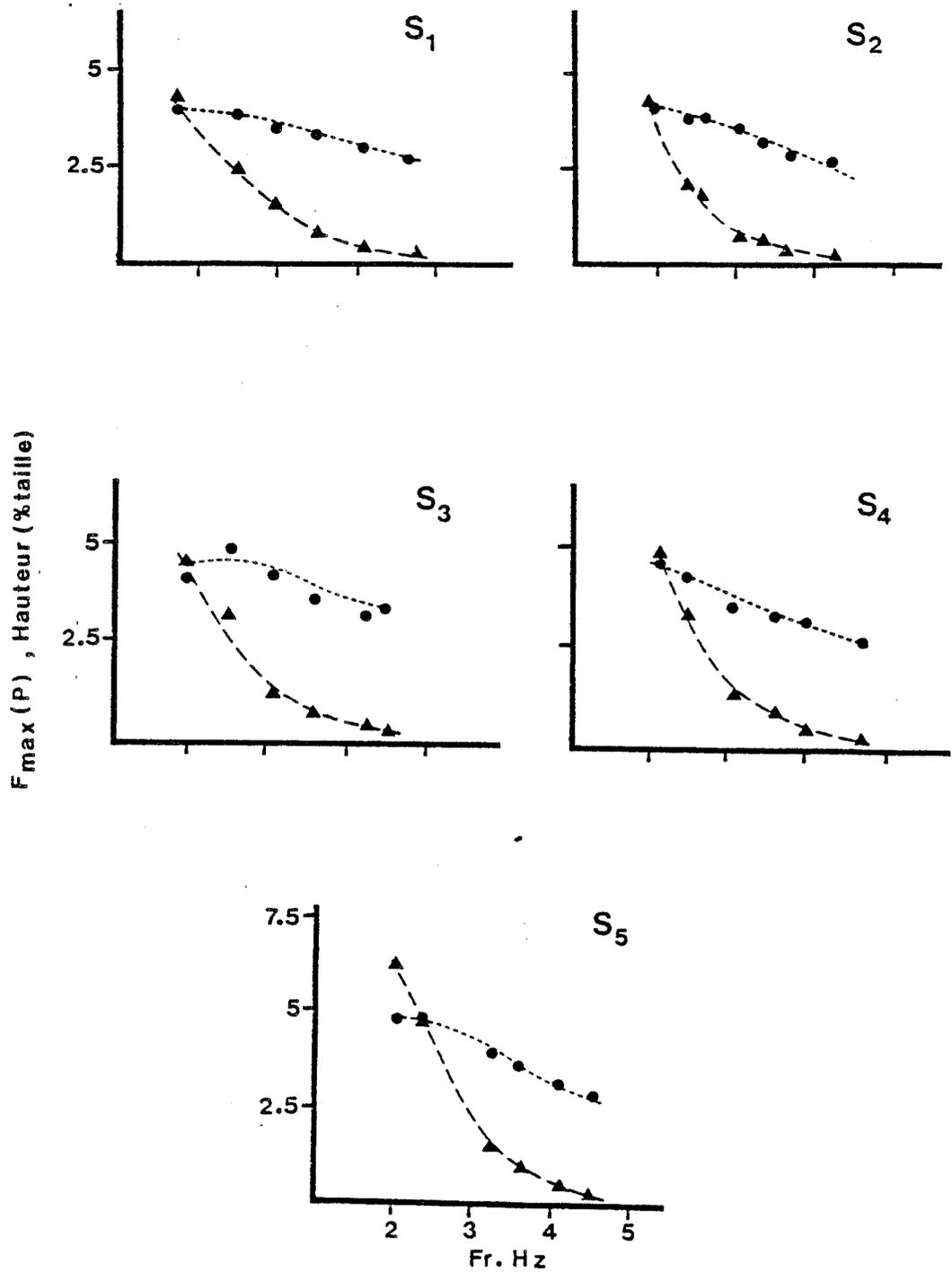


Figure 78 : Evolution de la force maximale  $F_z$  enregistrée au niveau de la plate-forme de mesure (●) et de la hauteur de saut (▲) en fonction de la fréquence des sautilllements.

S<sub>1</sub> - S<sub>5</sub> : sujets 1 à 5

La force maximale est exprimée en multiple de poids de corps.

La hauteur de saut est exprimée en pour cent de la taille.

En fonction des fréquences imposées (2 - 2.5 - 3 - 3.5 - 4 - 4.5 Hz), les caractéristiques de l'ensemble des signaux enregistrés et des valeurs calculées évoluent. Il s'agit de la force de réaction au sol, de la hauteur de saut, de la variation angulaire au niveau de la cheville et des activités EMG.

### 2.1. Force de réaction au sol (Figure 78)

On mesure, pour chaque fréquence, le maximum de la force enregistrée par la plate-forme de mesure ( $F_z$ , Figure 76). Le maximum est atteint à la fin de la phase de travail excentrique. Cette valeur est exprimée en multiple de poids de corps.

De 4 - 5 fois le poids de corps pour les fréquences basses (environ 3300 N), la force maximale décroît régulièrement pour tous les sujets ; elle atteint des valeurs égales à 2.5 - 3 fois le poids de corps (de l'ordre de 2000 N) quand la fréquence des sautilllements atteint 4.5 Hz.

### 2.2. Hauteurs des sauts (Figure 78)

Celle-ci est déterminée à partir de la durée de la phase de suspension,  $t_s$  (ASMUSSEN et BONDE-PETERSEN, 1974) ;  $t_s$  peut être subdivisée en deux temps  $t_1$  et  $t_2$ . On fait l'hypothèse que  $t_1 = t_2 = t_s/2$  et que pendant  $t_1$ , le centre de gravité du sujet s'élève d'une distance  $H$  ; la même distance  $H$  est parcourue vers le bas pendant  $t_2$ . Cette hypothèse n'est pleinement vérifiée que si le sauteur se réceptionne dans la même attitude que celle qu'il avait au décollage : on fait donc ici une approximation puisqu'on a vu (Figure 76,  $\theta_{CH}$ ) qu'il y avait une modification de l'angle au niveau de la

cheville pendant la phase de suspension. Cette approximation permet néanmoins de pouvoir suivre l'évolution de la hauteur avec la fréquence, du fait des variations importantes de cette hauteur.

Pendant la phase de montée du centre de gravité, les équations du mouvements sont :

$$\gamma_z = -g \quad (1) \quad \gamma_z : \text{accélération suivant l'axe Z}$$

$g$  : accélération de la pesanteur

$$v_z = -gt_1 + v_i \quad (2) \quad v_z : \text{vitesse suivant l'axe Z}$$

$v_i$  : vitesse initiale au moment de l'envol

$$Z = -1/2 gt_1^2 + v_i t_1 + Z_i \quad (3) \quad Z : \text{position du centre de gravité}$$

$Z_i$  : position initiale du centre de gravité au moment de l'envol

A l'apogé de la trajectoire,  $v_z = 0$  ; de l'équation (2), on obtient :

$$v_i = gt_1 \quad (4)$$

Des équations (3) et (4), on obtient :

$$H = Z - Z_i = 1/2 gt_1^2 \quad \text{or} \quad t_1 = t_s/2 \quad \text{d'où} \quad H = 1/8 g t_s^2$$

La hauteur calculée est exprimée en pour cent de la taille du sujet.

Il apparaît nettement (Figure 78) que la hauteur des sauts diminue avec la fréquence des sautilllements : de 4.2 à 5.5 pour cent à 2 Hz (8 à 10 cm), cette hauteur n'est plus que de 0.2 pour cent (3 à 4 mm) lorsque la fréquence est de l'ordre de 4.5 Hz.

### 2.3. Variations angulaires au niveau de la cheville (Figure 79)

Lorsque les fréquences imposées sont basses (2 - 2.5 Hz), les

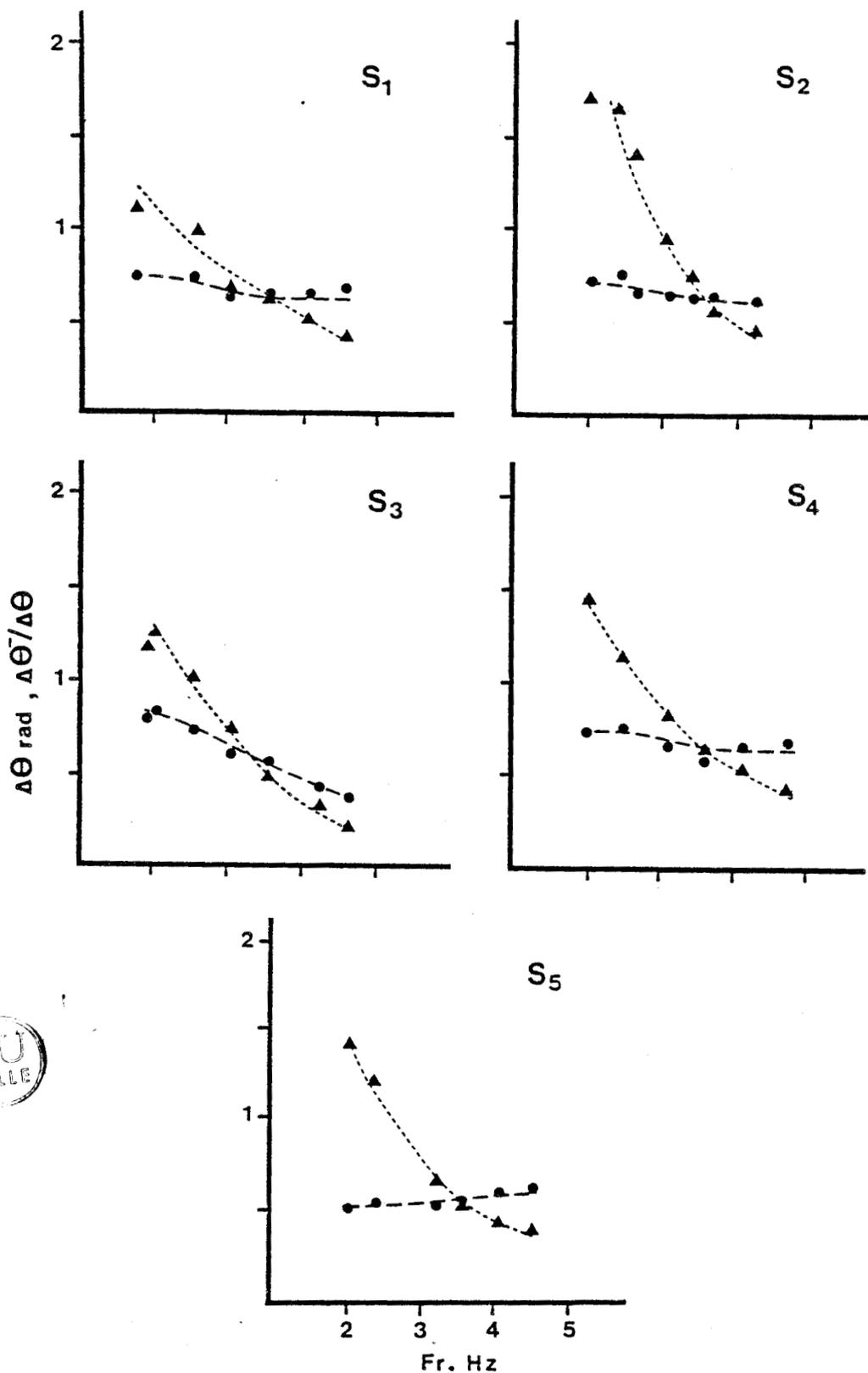


Figure 79 : Evolution de la variation angulaire au niveau de la cheville ( $\Delta\theta$  en radians  $\blacktriangle$ ) et du rapport  $\Delta\theta^-/\Delta\theta$  ( $\bullet$ ) en fonction de la fréquence des sautilllements.

S<sub>1</sub> - S<sub>5</sub> : sujets 1 à 5

$\Delta\theta^-$  : variation angulaire au niveau de la cheville pendant la phase de travail excentrique.

variations ( $\Delta\theta$ ) sont de l'ordre de 1.2 et 1.6 radians ; celles-ci se réduisent au fur et à mesure que la fréquence augmente. Quand les sujets sautillent à 4.5 Hz, les variations ne sont plus que de 0.4 radians.

La variation d'angle reflétant le raccourcissement du jumeau externe se fait toujours de façon continue et ceci pour tous les sujets et à toutes les fréquences (voir Figure 76). Par contre, la variation reflétant l'étirement de ce muscle se produit toujours en deux temps : 1-au début de la phase de suspension et attribuée à l'action du jambier antérieur, qui est activé au début de cette phase alors que le jumeau externe est inactif ; et 2-pendant la phase de travail excentrique, lorsque le jumeau externe est fortement activé. Il y aurait donc un premier étirement passif suivi d'un deuxième étirement du jumeau externe alors en activité. Le rapport  $\Delta\theta^-/\Delta\theta$  ( $\Delta\theta^-$  : variation angulaire pendant la phase de travail excentrique ;  $\Delta\theta$  : variation angulaire totale) est relativement constant : 50 à 60 pour cent de la variation d'angle se produit pendant l'activité musculaire du jumeau et le rapport varie peu avec la fréquence (un seul sujet,  $S_3$ , montre une décroissance de ce rapport avec la fréquence).

Une étude plus poussée avec enregistrements goniométrique et cinématographique simultanés devrait nous permettre d'approcher les variations de longueur musculaire. En effet, les enregistrements goniométriques ne peuvent pas à eux seuls être utilisés pour évaluer les variations de longueur musculaire : même si les attelles sont solidarisées le mieux possible avec la jambe, il peut toujours exister des mouvements parasites au niveau des branches du goniomètre, surtout aux fréquences de sautilllements élevées. Les enregistrements effectués ici n'ont été réalisés que dans le but de pouvoir séparer dans le temps les différentes phases de la

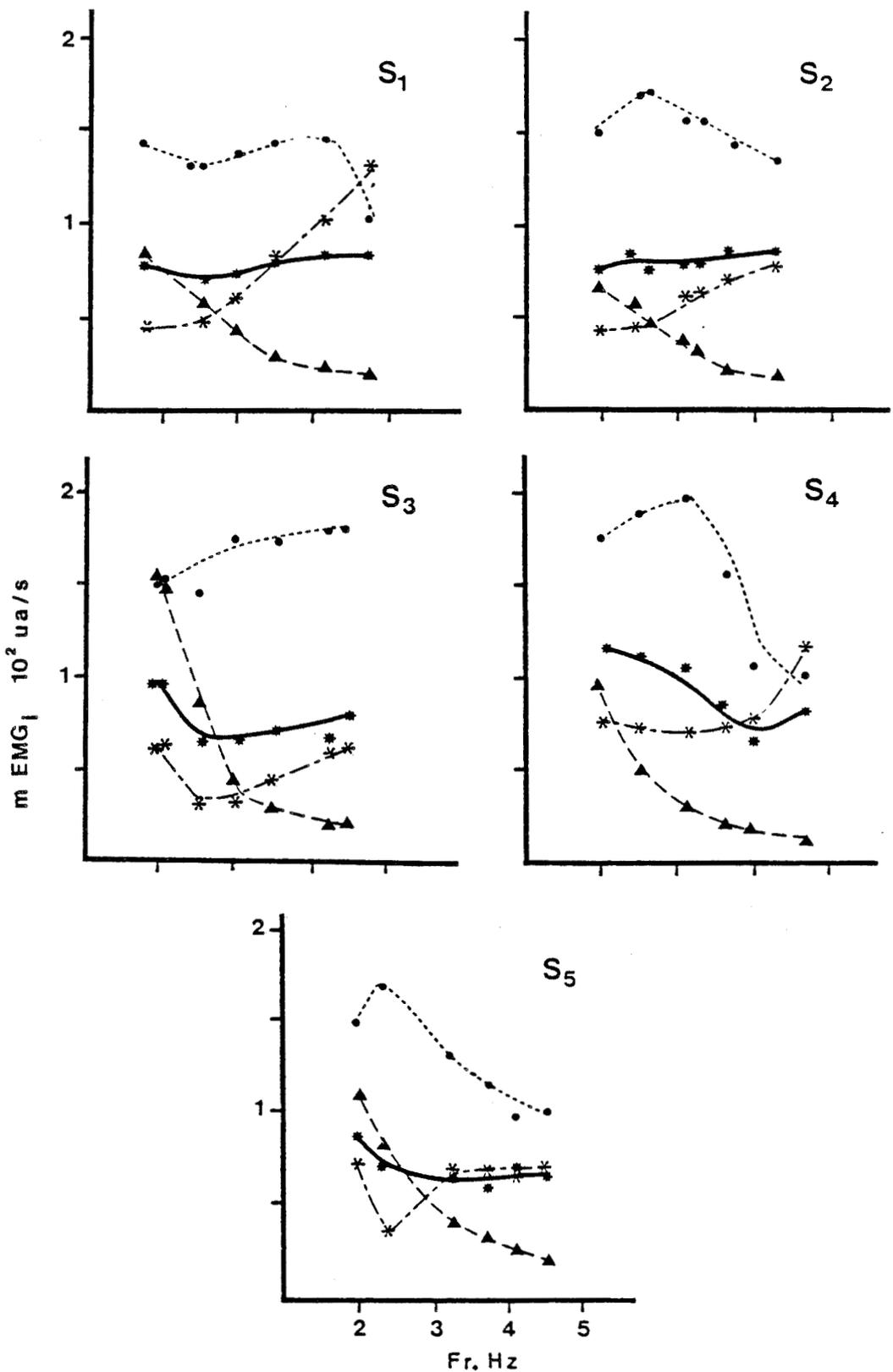


Figure 80 : Evolution des EMG intégrés moyens du jumeau externe, calculés sur l'ensemble du signal ( $mEMG_i^t$  \*), les phases de travail excentrique ( $mEMG_i^-$  ●), concentrique ( $mEMG_i^+$  ▲) et les phases de suspension ( $mEMG_i^s$  \*) en fonction de la fréquence des sautilllements.

S<sub>1</sub> - S<sub>5</sub> : sujets 1 à 5

contraction (excentrique, concentrique, suspension). Mais en première approximation, il est possible de dire que l'amplitude des cycles étirement-détente au cours des sautilllements diminue quand la fréquence augmente, puisque les variations angulaires sont moins importantes aux fréquences élevées qu'aux fréquences basses.

#### 2.4. Evolutions des activités électromyographiques (Figure 80)

Les électromyogrammes du jumeau externe sont redressés, intégrés et on calcule l'EMG intégré moyen ( $mEMG_i$ ). Pour chaque fréquence, cet  $mEMG_i$  est calculé sur le plus grand nombre de périodes complètes durant les deux secondes d'acquisition (appelé  $mEMG_i$  total :  $mEMG_i^t$ ). Puis on moyenne l'ensemble des  $mEMG_i$  (voir Figure 76) calculés pendant les phases de contraction excentrique ( $mEMG_i^-$ ), concentrique ( $mEMG_i^+$ ) et les phases de suspension ( $mEMG_i^s$ ). L'ensemble des résultats pour les cinq sujets et pour les différentes fréquences imposées est regroupé sur la Figure 80.

Les  $mEMG_i^t$  se situent pour tous les sujets aux alentours de 80 u.a/s. Pour deux des sujets ( $S_1 - S_2$ ), ils sont relativement constants même quand la fréquence varie. Les sujets  $S_3$  et  $S_5$  montrent des  $mEMG_i^t$  qui diminuent (de 95 à 65 u.a/s) quand la fréquence augmente de 2 à 3 Hz, puis ils se maintiennent constants aux environs de 70 u.a/s. L'évolution est un peu différente pour le sujet  $S_4$  : la diminution est régulière de 2 à 4 Hz (de 110 à 70 u.a/s) puis on note une légère remontée (de 70 à 80 u.a/s) pour la fréquence la plus élevée.

L'évolution des  $mEMG_i^+$  est la même pour l'ensemble des sujets : les valeurs sont importantes pour les fréquences basses (de 70 à 140 u.a/s),

elles diminuent rapidement pour devenir très faibles à partir de 3 Hz (40 u.a/s). Cette diminution se poursuit jusqu'à 20 u.a/s à 4.5 Hz. Pour les fréquences de 3.5 à 4.5 Hz, il ne subsiste que peu d'activité électromyographique pendant les phases de travail concentrique pendant lesquelles se produit le raccourcissement du jumeau externe.

Par contre, pendant les phases de travail excentrique, l'activité est élevée (de 150 à 200 u.a/s en fonction des sujets). Même si les évolutions avec les fréquences diffèrent d'un sujet à l'autre, l'activité électromyographique reste toujours supérieure à 100 u.a/s.

Enfin pendant les phases de suspension, on note toujours une augmentation de l'EMG intégré moyen ( $mEMG_i^s$ ) à partir de 2.5 Hz. La valeur de l'augmentation est de 40 u.a/s pour les sujets  $S_2$  à  $S_5$ , elle est de 80 u.a/s pour le sujet  $S_1$ . Il apparaît donc que l'activité électromyographique préparatoire à la réception augmente avec la fréquence de 2.5 à 4.5 Hz et ceci pour tous les sujets.

### 3. EFFICACITE DES CONTRACTIONS MUSCULAIRES

L'efficacité des contractions musculaires est recherchée en mettant en relation le rapport  $I_M$  (impulsion moyenne) sur  $mEMG_i^t$  (EMG intégré moyen total) avec la fréquence des sautilllements. Ce rapport représente l'inverse d'un "coût électrique de la force" (du fait qu'il n'y a pas de mesures de dépenses énergétiques le terme d'efficacité employé ici n'est pas à prendre dans le sens de "efficiency" ou "effectiveness" qui se traduisent par rendement ; pour une étude de ces différents termes, voir CAVANAGH et KRAM, 1985). BACH et al. (1983) quant à eux, définissent le rapport  $I_M/mEMG_i$  comme

le gain d'un système (le sujet réalisant des sautilllements par mouvements de l'articulation de la cheville est considéré comme un système où le signal d'entrée est l'activité musculaire,  $mEMG_i$ , et où le signal de sortie est l'impulsion moyenne  $I_M$  ; le rapport  $I_M/mEMG_i$  peut être alors assimilé au gain du système).

### 3.1. Méthode de calcul

A partir de l'ensemble des résultats, on met en évidence une fréquence, pour chaque sujet à laquelle on observe une plus grande efficacité des contractions musculaires. Cette efficacité est recherchée à partir de :

- l'impulsion moyenne ( $I_M$ )

Elle est calculée entre deux bornes  $t_1$  et  $t_2$ , c'est-à-dire le début et la fin d'un nombre entier de périodes comprises dans les deux secondes d'acquisition des signaux. Elle est exprimée en unités arbitraires par seconde.

- l'activité musculaire

Il s'agit de l'activité du jumeau externe : l'hypothèse est faite que la force exercée au sol durant les sautilllements est due principalement à la contraction des extenseurs de la cheville ou fléchisseurs plantaires (FUKASHIRO et KOMI, 1987) et on considère l'activité du jumeau externe comme représentant l'activité de ces muscles. L'EMG intégré moyen est calculé entre  $t_1$  et  $t_2$ , sur le plus grand nombre de périodes complètes durant les deux secondes d'acquisition ; il s'agit de l'EMG intégré moyen total ( $mEMG_i^t$ ).

### 3.2. Relations entre efficacité et fréquence

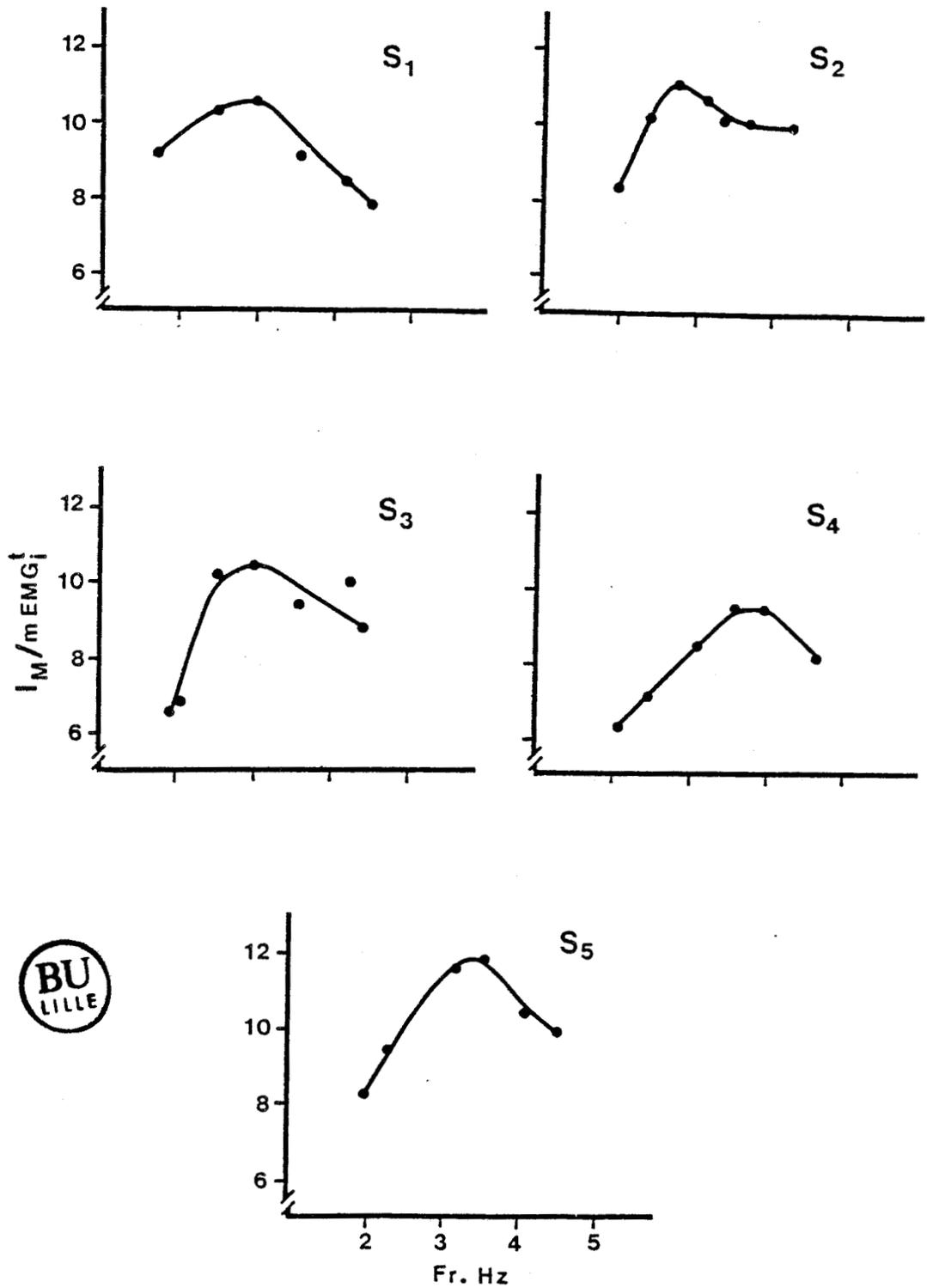


Figure 81 : Relations entre le rapport  $I_M/mEMG_i^t$  et la fréquence de sautilllements.

$I_M$  : impulsion moyenne ;  $mEMG_i^t$  : EMG intégré moyen total.

S<sub>1</sub> - S<sub>5</sub> : sujets 1 à 5

Sur la figure 81, est regroupé l'ensemble des relations  $I_M/mEMG_i^t = f$  (Hz). Pour chaque sujet (de  $S_1$  à  $S_5$ ), il apparaît un optimum pour une fréquence comprise entre 2.75 Hz et 3.75 Hz. Cette fréquence est appelée "fréquence optimale". Aux fréquences basses, le rapport  $I_M/mEMG_i^t$  est faible (6.5 à 8 ; seul  $S_1$  présente une valeur plus élevée, égale à 9), ce qui représente un coût électrique de la force élevé. Quand la fréquence augmente, le rapport augmente ; à l'optimum il se situe entre 9.5 et 11 ; donc, entre 2.75 et 3.75 Hz, le coût électrique de la force est au minimum. Au-delà de la fréquence optimale, le rapport indiquant l'efficacité des contractions diminue.

### 3.3. Discussion

La mise en évidence d'un optimum dans les relations entre efficacité et fréquence va dans le même sens que les résultats de FUNATO et MIYASHITA (1987) et MONONEN et al. (1988), à la différence près que leurs sujets présentent tous un rapport optimum à une fréquence proche de 3 Hz. Même s'il existe ici une dispersion en fonction des sujets, il apparaît néanmoins un optimum pour une fréquence déterminée. Ceci signifie qu'à cette fréquence, il se produit une combinaison favorable des différentes caractéristiques des sautilllements : force développée par le muscle, amplitude de l'étirement, raideur musculaire, enchaînement des phases de contraction excentrique et concentrique ; ces caractéristiques sont déduites de l'ensemble des enregistrements et des calculs effectués, des hypothèses énoncées et des résultats obtenus sur le muscle isolé.

- Force exercée au sol

On admet (FUKASHIRO et KOMI, 1987) que les extenseurs de la cheville sont les principaux (peut être même les seuls) à contribuer à l'action de rebond lors des sautilllements. On fait l'hypothèse que la force exercée au sol reflète la force développée par ces muscles. A l'observation de la Figure 78, il apparaît que la force maximale  $F_z$  (mesurée à la fin de la phase de contraction excentrique) décroît avec la fréquence des sautilllements. On peut donc en déduire d'après l'hypothèse posée, que la force développée au niveau du jumeau externe diminue également (sans que l'on puisse évaluer ici, ni la force développée, ni sa variation). A partir de ce qui a été montré sur le muscle isolé - sartorius de grenouille, Figures 31 et 36- ou sur un muscle pseudo isolé-biceps brachii chez l'homme, Figure 22 (GOUBEL et PERTUZON, 1973)- on sait que la raideur diminue lorsque la force développée par le muscle diminue. Aux fréquences basses, la force est plus importante qu'aux fréquences élevées : d'où une raideur pendant la phase de travail excentrique qui diminue quand la fréquence augmente.

- Amplitude de l'étirement et activité musculaire pendant la phase excentrique.

La Figure 79 nous a permis de déduire que l'amplitude des cycles étirement-détente diminue avec la fréquence des sautilllements. L'étirement est donc important aux fréquences basses et il se produit sur un muscle dont l'activité électromyographique est élevée ( $mEMG_1^-$ , Figure 80). A partir des résultats obtenus sur le muscle isolé (voir Figure 34), il apparaît qu'un étirement au cours d'une contraction élève le niveau de tension développée par le muscle.

En outre, se produit une activité réflexe du fait de l'étirement (DIETZ et al., 1979 ; PEROT et VAN HOECKE, 1986). Comme il est suggéré par ANTONI et al. (1979), cité par BOSCO et al. (1981), cette réponse réflexe sur un

muscle en contraction induirait une force très élevée à la fin de la phase excentrique. Aux fréquences basses, on a donc un étirement important, une force et une raideur élevée à la fin de la phase de contraction excentrique. Avec l'augmentation de la fréquence, l'amplitude des étirements diminue de même que la force et l'activité électromyographique ( $mEMG_i^-$ , Figure 80) ; à cela, on peut associer une diminution de la raideur.

#### - Activité musculaire pendant la phase de suspension

L'activité musculaire du jumeau pendant la phase de suspension ( $mEMG_i^s$ ) augmente quand la fréquence passe de 2.5 à 4.5 Hz, alors que dans le même temps l'amplitude des étirements diminue.

Quelle que soit la fréquence, le muscle est toujours actif au moment de l'impact du pied, en fin de période de suspension (voir Figure 76). Cette préactivation est également retrouvée dans la course (DIETZ et al., 1979), la marche et le saut (MELVILL JONES et WATT, 1971 ; ASMUSSEN et BONDE-PETERSEN, 1974) ou la chute (DIETZ et al., 1981). Cette préactivation musculaire pourrait être préprogrammée et provenir des centres nerveux supérieurs (MELVILL JONES et WATT, 1971) ; des informations en provenance de l'appareil vestibulaire (MELVILL JONES et WATT, 1971) et visuel (DIETZ et al., 1981) réguleraient cette préactivation. Du fait de celle-ci, le muscle est actif et sa raideur est importante au moment de l'impact (MERO et KOMI, 1987 ; GOLLHOFER, 1987, VIITASALO et AURA, 1987).

La valeur plus faible de  $mEMG_i^s$  aux fréquences basses et donc une raideur plus faible, lorsque l'amplitude de l'étirement est importante, peut être interprétée comme une adaptation de la raideur du système musculo-tendineux au moment de l'impact et cette adaptation est considérée fonctionnellement comme une protection du système (GOLLHOFER, 1987 ; SCHMIDTBLEICHER et al., 1988). L'effet bénéfique, pour le stockage d'énergie potentielle, d'un

grand étirement aux fréquences basses est contrebalancé par une raideur relativement faible. Lorsque la fréquence augmente, la raideur augmente mais cette fois l'amplitude de l'étirement diminue.

Parallèlement à ces évolutions, on note la diminution de la force développée lorsque la fréquence augmente (voir paragraphes précédents). L'ensemble de ces phénomènes jouent donc sur le processus de stockage de l'énergie potentielle qui évolue avec la fréquence : en effet, la quantité d'énergie élastique stockée dépend de la force atteinte à la fin de l'étirement, de l'amplitude de l'étirement et de la raideur du muscle. Se pose maintenant le problème de la restitution de cette énergie potentielle, liée à l'enchaînement des phases et également à la raideur musculaire.

#### - Enchaînement des phases

Parallèlement aux évolutions de force, de raideur et d'amplitude, on a également une évolution de l'enchaînement des phases ou temps de couplage entre les phases de travail excentrique et concentrique (BOSCO et al., 1981, 1982b ; AURA et KOMI, 1987 : ces auteurs définissent le temps de couplage comme la durée pendant laquelle l'angle d'une articulation ne varie pas, entre la phase de préétirement -excentrique- et la phase de raccourcissement -concentrique-). Au fur et à mesure que la fréquence augmente, le temps de couplage diminue (AURA et KOMI, 1987).

Ce délai entre les phases d'étirement et de raccourcissement est d'une grande importance dans les cycles étirement-détente. En effet, il faut se rappeler que lorsqu'un muscle est soumis à un étirement et maintenu à la nouvelle longueur, la tension chute pendant le maintien (voir Figure 52 ; voir également ABOIT et AUBERT, 1952). L'énergie élastique est alors dissipée en chaleur (HILL, 1961) et aucun travail supplémentaire n'est développé pendant le raccourcissement subséquent. De ce fait, plus le temps

de couplage est court, plus la restitution d'énergie élastique est importante. Ceci est bien montré par THYS et al. (1972) dans la comparaison des exercices sans rebond et avec rebond ; si le muscle peut se relâcher (exercices sans rebond, la flexion et l'extension des genoux étant séparées par des intervalles de 1.5 s), l'énergie élastique est dissipée en chaleur et les auteurs montrent un rendement mécanique plus grand lors des exercices avec rebond (où la phase de travail positif suit immédiatement la phase de travail négatif). Dans ce cas, on a une meilleure restitution de l'énergie élastique stockée pendant la phase d'étirement. Et pour THYS et al. (1975), lors de sauts verticaux de petites amplitudes, la contribution de l'énergie élastique est de l'ordre de 1/2 à 2/3 du travail positif total (voir également AURA et KOMI, 1987 ; FUKASHIRO et KOMI, 1987).

Il a été montré également que les modifications des caractéristiques élastiques du fait d'un préétirement sont des phénomènes transitoires (voir Figure 54, voir également CAVAGNA et al., 1981). L'augmentation de raideur due à l'étirement provoque de plus, une transition plus rapide entre les phases excentriques et concentriques (BOSCO et al., 1981). On a donc une évolution des temps de couplage pendant les sautilllements du fait de la fréquence imposée et des modifications de raideur musculaire. L'hypothèse a été émise également qu'un temps de couplage plus court que la durée de vie des ponts amène à une meilleure utilisation de l'énergie potentielle (BOSCO, 1982).

#### - Activité musculaire pendant la phase de travail concentrique

Au cours d'un sautilllement,  $mEMG_1^+$  est inférieur à  $mEMG_1^-$ . Ces résultats sont en accord avec ceux de FUNATO et MIYASHITA (1987). La raideur est donc plus faible (compliance plus élevée) pendant les phases de travail concentrique, quelle que soit la fréquence. Cette activité ( $mEMG_1^+$ ) diminue

quand la fréquence augmente (Figure 80). Ceci est associé à une diminution de la force développée par le muscle en début de phase de travail concentrique (la force  $F_z$  mesurée en fin de travail excentrique est équivalente à celle mesurée en début de travail concentrique). Pendant ces phases de travail, on a donc une raideur musculaire qui diminue ou une compliance qui augmente ; ceci va dans le sens de l'amélioration de la restitution d'énergie potentielle.

Cette observation n'est pas en contradiction avec les études réalisées sur le muscle isolé (voir chapitre II, IV, 1-3) et avec l'établissement des limites de l'effet Cavagna (Chapitre II, III, 4) : l'effet Cavagna est recherché sur le muscle isolé par des cycles étirement-détente appliqués à un muscle stimulé maximale, la stimulation étant encore maximale pendant la détente. Les limites restrictives à la mise en évidence d'un gain d'énergie en isoforce ne s'appliquent donc que si l'activité musculaire est constante pendant l'ensemble du cycle étirement-détente, ce qui n'est pas toujours vérifié au cours de gestes complexes où s'enchaînent les phases d'allongement et de raccourcissement.

En résumé, et à l'examen de l'évolution des différents mécanismes cités, il ressort que l'optimum dans l'efficacité des contractions musculaires est la conséquence de la combinaison favorable de différents mécanismes qui n'évoluent pas dans le même sens.

Auparavant, il convient de souligner que l'on met en évidence la même évolution de raideur musculaire, dans un cycle étirement-détente tel qu'il se produit au cours d'un sautillement et dans un cycle étirement-détente appliqué à un muscle isolé. Dans les deux cas, la raideur est d'abord élevée au moment de l'étirement (ce qui favorise le stockage de l'énergie

potentielle élastique) puis celle-ci diminue lorsque le muscle se raccourcit ; on a donc une augmentation de la compliance (qui favorise la restitution d'énergie élastique).

Aux fréquences basses, l'amplitude de l'étirement est importante, la raideur est élevée ; ces conditions vont dans le sens d'une meilleure transmission de force et de ce fait, d'un meilleur stockage de l'énergie lors de l'étirement, mais le temps de couplage entre phases excentriques et concentriques ne favorise pas la restitution.

Par ailleurs, aux fréquences élevées, les EMG pendant les phases de suspension augmentent (pour les fréquences entre 2.5 et 4.5 Hz) donc la raideur reste élevée au moment de la réception ; mais pendant la phase de travail excentrique, la force maximale atteinte diminue quand la fréquence augmente, de même que les EMG.

Si la raideur reste élevée au moment du contact avec le sol, et ceci pour toutes les fréquences, elle diminue pendant la phase de contraction excentrique, d'autant plus que la fréquence augmente ; de plus l'amplitude des étirements diminue également, d'où un moindre stockage d'énergie potentielle ; mais le temps de couplage devient alors favorable à une moindre perte et l'augmentation de compliance pendant la phase de contraction concentrique favorise la restitution d'énergie potentielle. Il existe donc un compromis entre ces différents mécanismes qui amène à un optimum pour une fréquence déterminée.

Les fréquences optimales mises en évidence sont à rapprocher des fréquences de résonance mesurées par BACH et al. (1983). Ces auteurs demandent aux

sujets de rebondir sur la plate-forme de mesure, en maintenant les extenseurs de la cheville en état de contraction. Les fréquences mesurées sont égales à  $3.33 \pm 0.15$  Hz. Un deuxième rapprochement peut également être fait avec la cadence spontanément adoptée par les sujets lorsqu'on les laisse libres de choisir la hauteur de saut et la fréquence ; les sujets testés par MONONEN et al. (1988) choisissent des fréquences égales à  $2.96 \pm 0.4$  Hz. Ces auteurs en concluent que le "système nerveux jouerait un rôle important dans la régulation de la raideur musculaire" (voir également MELVILL JONES et WATT, 1971 ; DIETZ et al., 1979 ; GOLLHOFER et al., 1984 ; GOLLHOFER, 1987). Mais pour MONONEN et al., (1988), cette fréquence choisie pourrait surtout refléter "une économie lors des sautilllements", c'est-à-dire en fait une meilleure utilisation du processus de stockage-restitution d'énergie élastique.

### III. CONCLUSION

De l'ensemble des résultats, on peut déduire que la combinaison de l'évolution de plusieurs facteurs permet aux sujets d'atteindre un optimum dans la performance lors de la réalisation de gestes complexes ; ici, pour les sautilllements, cette conjonction préférentielle se produit par des fréquences situées entre 2.75 et 3.75 Hz.

Puisqu'il est bien admis que dans ce type d'exercice, les cycles étirement-détente ont un rôle important (KOMI, 1984 ; FUNATO et MIYASHITA, 1987 ; FUKASHIRO et KOMI, 1987), il est possible de conclure que l'ensemble des facteurs intervenant (force, activité électromyographique, amplitude des étirements, raideur, enchaînement des phases excentriques et concentriques)

se combinent de telle sorte qu'à une fréquence déterminée, l'efficacité des contractions est optimum. Ceci signifie que chaque sujet présente une fréquence de sautilllements pour laquelle le processus de stockage-restitution d'énergie élastique est le plus efficace. Il n'est pas possible dans l'état actuel des expérimentations de faire la part relative des différents facteurs intervenant et de déterminer quel est celui qui est prépondérant pour la détermination de cet optimum, d'autant plus que ces facteurs sont liés entre eux.

Il serait intéressant de pouvoir corrélérer ces résultats avec l'amplitude de l'étirement nécessaire pour obtenir l'efficacité optimale. Ceci nécessite un enregistrement goniométrique tel qu'il a été réalisé ici mais couplé avec un enregistrement cinématographique, afin de disposer de séries de mesures complémentaires. Les résultats de tels enregistrements associés à ceux de GRIEVE et al. (1978) et VAN HOECKE (1980) devrait permettre d'obtenir l'évolution de la variation de longueur musculaire avec la fréquence (voir également ELNER et al., 1972 ; GURFINKEL et SHINK, 1973, cités par GOLLHOFER et al., 1984 ; MERO et KOMI, 1987).

De plus, l'examen des fréquences optimales avec la discipline des sujets (voir tableau 2) peut nous faire penser à une influence de l'entraînement et notamment si on observe les résultats du sujet  $S_4$  ; il s'agit du sujet qui dans notre expérimentation montre un optimum à des fréquences élevées (3.6 et 4 Hz). Ce sujet est entraîné dans le domaine de la vitesse (sprinter). A partir de là, il pourrait être envisagé d'étudier l'influence de l'entraînement sur l'efficacité des contractions musculaires aussi bien par des études transversales -en sélectionnant trois catégories de sujets : sprinters, coureurs de longues distances et sujets sédentaires- ou

des études longitudinales -mise au point d'un protocole d'entraînement, suivi par des sujets polyvalents comme les étudiants en Education Physique et Sportive. Il serait possible de s'inspirer des résultats de STEBEN et STEBEN (1981) pour lesquels l'augmentation des performances après entraînement par des exercices avec cycles étirement-détente "peut être attribuée à un phénomène élastique plutôt qu'à un phénomène réflexe". Il serait également intéressant de connaître la fréquence de résonance de chaque sujet, car il est suggéré (CHAPMAN, 1985) que le "concept de résonance pourrait amener des indications quant à l'aptitude d'un athlète pour une activité donnée. La possibilité pour des athlètes d'avoir des propriétés musculaires et anthropométriques amenant à une fréquence de résonance appropriée pour une épreuve donnée d'athlétisme est séduisante et devrait requérir davantage d'attention".

Ce travail a été entrepris dans le but d'essayer de mieux comprendre les modifications des propriétés élastiques musculaires lorsque le muscle subit un étirement. En effet, au cours des gestes naturels ou au cours des gestes sportifs, les contractions sont le plus souvent complexes et on observe durant ces contractions des phases d'étirement (contractions excentriques) suivies par des phases de raccourcissement (contractions concentriques). Cet enchaînement des phases est appelé couramment "cycles étirement-détente". Il nous a paru intéressant d'aborder ce problème en premier lieu par des études sur le muscle isolé : une préparation isolée permet de travailler en contrôlant de façon stricte les conditions de contractions et permet également d'isoler et de contrôler les différents paramètres de l'étirement (amplitude et vitesse). Les évolutions ou les modifications des propriétés élastiques mises en évidence permettent d'expliquer des phénomènes globaux observés lorsque l'on étudie des muscles en place. Cette approche à partir d'expérimentations sur des préparations isolées apparaît comme nécessaire à la compréhension de mécanismes englobant un grand nombre de muscles, mécanismes que l'on ne peut aborder que de manière indirecte et périphérique.

Les études et les interprétations présentées dans ce travail sont basées sur la modélisation du muscle réalisée à partir du modèle de HILL sur lequel sont venues se greffer les connaissances de l'ultrastructure des myofibrilles. Ce modèle se compose d'une composante contractile (ce générateur de force correspond aux liaisons ou ponts réalisées entre les filaments composant la myofibrille), d'une composante élastique en série avec cette composante contractile. Sur un muscle entier, la composante élastique série est composite et correspond à l'élasticité située dans le tendon et à l'élasticité localisée au niveau des liaisons actomyosine ; la première est

qualifiée de passive par opposition à la seconde directement liée au mécanisme générateur de force. Une troisième composante, la composante élastique parallèle, complète ce modèle. Les conditions dans lesquelles ont été réalisées nos expérimentations permettent dans la plupart des cas de ne pas en tenir compte. En effet, la composante élastique parallèle n'intervient que pour des longueurs supérieures à la longueur de référence.

Les études des effets des paramètres de l'étirement appliqué à un muscle isolé ont permis de vérifier que la tension atteinte à la fin d'un étirement porté au cours de la contraction tétanique est dépendante de la vitesse et de l'amplitude de cet étirement. Si l'on teste la structure musculaire aux différentes tensions atteintes, il apparaît que, dans la plupart des cas, le muscle présente une raideur accrue. Deux facteurs interviennent pour expliquer cette augmentation de raideur :

1. le comportement des tendons qui répondent au comportement commun aux différents matériaux biologiques c'est-à-dire une augmentation de raideur concomitante de l'élévation de tension ; ce comportement peut donc expliquer une partie de l'augmentation de raideur.
2. l'accroissement de la raideur des structures élastiques localisées au niveau des ponts actomyosine (voir Figure 19 ; à partir de ce type de résultats obtenus sur des fibres isolées, l'hypothèse a été émise que la raideur est un indice du nombre de ponts formés).

Dans certains cas pourtant, on constate une diminution de la raideur. Cette observation est réalisée lorsque l'on impose un étirement-test au cours du préétirement ; l'étirement-test doit alors perturber le mode d'attachement entre les filaments et il se produit sans doute un désengagement au niveau

des filaments puisque l'on observe une chute de la raideur.

La structure musculaire, par sa constitution (composante contractile en série avec une composante élastique), peut stocker de l'énergie :

1. pendant la contraction (la composante contractile est activée et étire la composante élastique série) ;
2. pendant l'étirement appliqué durant la contraction ; le stockage est plus important et l'énergie pourra être éventuellement restituée pendant la phase de raccourcissement subséquent.

Un cycle étirement-détente (tel qu'il est porté sur un muscle isolé, c'est-à-dire au cours d'une contraction tétanique maximale) peut donc entraîner une augmentation de la restitution d'énergie potentielle, mais ceci n'est pas toujours concomitant d'une augmentation de la compliance musculaire durant la phase terminale d'un cycle (effet Cavagna). En effet, nous avons montré que les caractéristiques élastiques du muscle évoluent de façon complexe allant dans le sens d'une augmentation de l'efficacité musculaire :

1. pendant l'étirement, la raideur est augmentée d'où une possibilité accrue de stockage de l'énergie (augmentation de raideur observée aussi bien sur le muscle isolé que sur le muscle in situ).
2. durant la phase terminale d'un cycle étirement-détente, et dans des conditions précises de longueur initiale et d'amplitude du préétirement, on peut observer une augmentation de la compliance qui permettra une plus grande restitution d'énergie potentielle.

Les conditions relativement restrictives mises en évidence sur le muscle isolé pour observer l'effet Cavagna et les études réalisées sur le muscle in situ laissent penser que l'augmentation de compliance, favorisant

une plus grande restitution d'énergie, ne se produit que rarement au cours des mouvements naturels ou des gestes sportifs, si on considère que le muscle garde une activité constante pendant toute la durée du cycle. Or, il a été montré par l'observation des activités musculaires pendant les sautilllements, que ceci n'est pas toujours réalisé : pendant la phase de raccourcissement du muscle, l'activité est parfois très faible et de ce fait, la compliance augmente. Néanmoins, qu'il y ait ou non augmentation de compliance, dans la phase terminale d'un cycle étirement-détente, les préétirements gardent tout leur intérêt dans certains actes moteurs. En effet, de tels étirements entraînent toujours le développement d'une force supérieure à la force isométrique maximale (augmentation d'origine mécanique sur le muscle isolé d'origine mécanique et réflexe pour le muscle in situ). Il s'ensuit donc une possibilité de stockage puis de restitution d'énergie mécanique supérieure à celle obtenue au cours d'une simple contraction concentrique. Cette restitution reste cependant liée à l'enchaînement des phases de contraction excentrique et concentrique. Si l'enchaînement ne s'effectue pas suffisamment rapidement, l'énergie est dissipée en chaleur et il a été montré de plus que les modifications des propriétés élastiques du muscle sont des phénomènes transitoires. Lorsque l'on étudie le problème du stockage-restitution d'énergie potentielle, comme dans le cas des sautilllements par exemple, il apparaît qu'un optimum dans l'efficacité des contractions musculaires est obtenu quand est réalisée une combinaison favorable de différents mécanismes (force, raideur, activité électromyographique, amplitude de l'étirement, enchaînement des phases de contraction excentrique et concentrique) n'évoluant pas tous dans le même sens. Ce processus de stockage-restitution d'énergie potentielle semble influencé par le type d'entraînement suivi par les sujets. Des études ultérieures devraient nous permettre de préciser si cette hypothèse est vérifiée.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBOTT, B.C. et AUBERT, X.M. (1952)**  
The force exerted by active striated muscle during and after change of length.  
*J. Physiol., London, 117, 77-86.*
- ABRAHAMS, M. (1967)**  
Mechanical behaviour of tendon *in vitro*. A preliminary report.  
*Med. Biol. Engng., 5, 433-443.*
- AGARWAL, G.C. et GOTTLIEB, G.L. (1977a)**  
Oscillation of the human ankle joint in response to applied sinusoidal torque at the foot.  
*J. Physiol., London, 268, 151-176.*
- AGARWAL, G.C. et GOTTLIEB, G.L. (1977b)**  
Compliance of the human ankle joint.  
*J. Biomech. Engng., 99, 166-170.*
- AKAZAWA, K., FUJII, K. et KASAI, F. (1969)**  
Analysis of muscular contraction mechanism by visco elastic model.  
*Technology reports of the Osaka University, 19, 577-595.*
- ALDESTEIN, R.S. et KLEE, C.B. (1980)**  
Regulation and kinetics of the actin-myosin-ATP interaction.  
*Ann. Rev. Biochem., 49, 921-956.*
- AMEMIYA, Y., SUGI, H. et HASHIZUME, H. (1979)**  
X-ray diffraction studies on the dynamic properties of cross-bridges in skeletal muscle.  
*In : Cross-bridge mechanism in muscle contraction, SUGI H. et POLLACK G. Eds., University Park Press, Baltimore, 425-443.*
- ANGEL, R.W., EPPLER, W. et LANNONE, A. (1965)**  
Silent period produced by unloading of muscle during voluntary contraction.  
*J. Physiol., London, 180, 864-870.*
- ANTONI, M., SCHMIDTBLEICHER, D. et DIETZ, V. (1979)**  
Möglichkeit der schnellen Innervationskorrektur beim Laufen durch den spinalen Dehnungsreflex.  
*Leistungssport, 9, 428-432.*
- ASMUSSEN, E. et BONDE-PETERSEN, F. (1974)**  
Storage of elastic energy in skeletal muscles in man.  
*Acta Physiol. Scand., 91, 385-392.*
- AUBERT, X. (1956)**  
Le couplage énergétique de la contraction musculaire.  
*Arscia Ed., Brussels.*
- AURA, O. et KOMI, P.V. (1986)**  
Effects of prestretch intensity on mechanical efficiency of positive work and on elastic behavior of skeletal muscle in stretch-shortening cycle exercise.  
*Int. J. Sports Med., 7, 137-143.*

- AURA, O. et KOMI, P.V. (1987)**  
Coupling time in stretch-shortening cycle : influence on mechanical efficiency and elastic characteristics of leg extensor muscles.  
*In : Biomechanics X-A, JONSSON B. Ed., Human Kinetics Publishers, Champaign, Illinois, 507-512.*
- AVIS, F.J., TOUSSAINT, H.M., HUIJING, P.A. et VAN INGEN SCHENAU, G.J. (1986)**  
Positive work as a function of eccentric load in maximal leg extension movements.  
*Eur. J. Appl., 55, 562-568.*
- BACH, T.M., CHAPMAN, A.E. et CALVERT, T.W. (1983)**  
Mechanical resonance of the human body during voluntary oscillations about the ankle joint.  
*J. Biomechanics, 16, 85-90.*
- BAHLER, A.S. (1967)**  
Series elastic component of mammalian skeletal muscle.  
*Am. J. Physiol., 213, 1560-1564.*
- BAILDON, R.W. et CHAPMAN, A.E. (1983)**  
A new approach to the human muscle model.  
*J. Biomechanics, 16, 803-809.*
- BARDEN, J.A. et MASON, P. (1982)**  
Series elasticity in frog muscle as revealed by optical diffraction.  
*Aust. J. Biol. Sci., 35, 617-627.*
- BENDALL, J.R. (1969)**  
Muscles, molecules and movement.  
*Heinemann Educational Books, London.*
- BLANGE, T., KAREMAKER, J.M. et KRAMER, A.E. (1972)**  
Elasticity as an expression of cross-bridge activity in rat muscle.  
*Pflügers Arch., 336, 277-288.*
- BOSCO, C. (1982)**  
Stretch-shortening cycle in skeletal muscle function, with special reference to elastic energy and potentiation of myoelectrical activity.  
*Studies in Sport, Physical Education and Health, 15, 1-64.*
- BOSCO, C. et KOMI, P.V. (1979)**  
Potentiation of the mechanical behaviour of the human skeletal muscle through prestretching.  
*Acta Physiol. Scand., 106, 467-472.*
- BOSCO, C., KOMI, P.V. et ITO, A. (1981)**  
Prestretch potentiation of human skeletal muscle during ballistic movement.  
*Acta Physiol. Scand., 111, 135-140.*
- BOSCO, C., VIITASALO, J.T., KOMI, P.V. et LUHTANEN, P. (1982a)**  
Combined effect of elastic energy and myoelectrical potentiation during stretch-shortening cycle.  
*Acta Physiol. Scand., 114, 557-565.*

- BOSCO, C., ITO, A., KOMI, P.V., LUHTANEN, P., RAHKILA, P., RUSKO, H. et VIITASALO, J.T. (1982b)**  
 Neuromuscular function and mechanical efficiency of human leg extensor muscles during jumping exercises.  
*Acta Physiol. Scand.*, 114, 543-550.
- BOUISSET, S. (1973)**  
 EMG and muscle force in normal motor activities.  
 In : *New developments in EMG and clinical neurophysiology*, DESMEDT J.E. Ed., Karger Basel, 1, 547-583.
- BRESSLER, B.H. et CLINCH, N.F. (1974)**  
 The compliance of contracting skeletal muscle.  
*J. Physiol., London*, 237, 477-493.
- BRESSLER, B.H. et CLINCH, N.F. (1975)**  
 Cross-bridges as the major source of compliance in contracting skeletal muscle.  
*Nature, London*, 256, 221-222.
- BRESSLER, B.H. et DUSIK, L.A. (1984)**  
 A comparison of muscle stiffness measurements obtained with rapid releases or stretches of frog semitendinosus fibres.  
 In : *Contractile mechanisms in muscle*, POLLACK, G.H. and SUGI, H., Eds., *Advances in Experimental Medicine and Biology*, Plenum Press, New York and London, 170, 601-604.
- BUCHTHAL, F. et KAISER, E. (1951)**  
 The rheology of the cross striated muscle fibre.  
*Dan. Biol. Med.*, 21, 1-318.
- BUCHTHAL, F. et ROSENFALCK, P. (1957)**  
 Elastic properties of striated muscle.  
 In : *Tissue Elasticity*, REWINGTON, J.W. Ed., Waverly Press, Washington, 73-97.
- CAVAGNA, G.A. (1970)**  
 The series elastic component of frog gastrocnemius.  
*J. Physiol., London*, 206, 257-262.
- CAVAGNA, G.A. (1977)**  
 Storage and utilization of elastic energy in skeletal muscle.  
 In : *Exercise and Sport Science Reviews*, HUTTON, R.S. Ed., Santa Barbara Journal Publication, 5, 89-129.
- CAVAGNA, G.A. et CITTERIO, G. (1974)**  
 Effect of stretching on the elastic characteristics and the contractile component of frog striated muscle.  
*J. Physiol., London*, 239, 1-14.
- CAVAGNA, G. et KANEKO, M. (1977)**  
 Mechanical work and efficiency in level walking and running.  
*J. Physiol., London*, 268, 467-481.

- CAVAGNA, G.A., CITTERIO, G. et PACINI, P. (1981)  
Effects of speed and extent of stretching on the elastic properties of active frog muscle.  
*J. Exp. Biol.*, 91, 131-143.
- CAVAGNA, G.A., DUSMAN, B. et MARGARIA, R. (1968)  
Positive work done by a previously stretched muscle.  
*J. Appl. Physiol.*, 24, 21-32.
- CAVAGNA, G., HEGLUND, N.C. et TAYLOR, C.R. (1977)  
Mechanical work in terrestrial locomotion : two basic mechanisms for minimizing energy expenditure.  
*Am. J. Physiol.*, 233, R243-R261.
- CAVAGNA, G.A., KOMAREK, L. et MAZZOLENI, S. (1971)  
The mechanics of sprint running.  
*J. Physiol., London*, 217, 709-721.
- CAVAGNA, G.A., SAIBENE, F.P. et MARGARIA, R. (1963)  
External work in walking.  
*J. Appl. Physiol.*, 18, 1-9.
- CAVAGNA, G.A., SAIBENE, F.P. et MARGARIA, R. (1964)  
Mechanical work in running.  
*J. Appl. Physiol.*, 19, 249-252.
- CAVAGNA, G.A., THYS, H. et ZAMBONI, A. (1976)  
The sources of external work in level walking and running.  
*J. Physiol., London*, 262, 639-657.
- CAVAGNA, G.A., KOMAREK, L., CITTERIO, G. et MARGARIA, R. (1971)  
Power output of the previously stretched muscle.  
*In : Biomechanics II, WARTENWEILLER J. et al., Eds., Karger Basel*, 159-167.
- CAVAGNA, G.A., MAZZANTI, M., HEGLUND, N.C. et CITTERIO, G. (1985)  
Storage and release of mechanical energy by active muscle : a non-elastic mechanism ?  
*J. Exp. Biol.*, 115, 79-87.
- CAVAGNA, G.A., MAZZANTI, M., HEGLUND, N.C. et CITTERIO, G. (1986)  
Mechanical transients initiated by ramp stretch and release to  $P_o$  in frog muscle fibers.  
*Am. J. Physiol.*, 251, C571-C579.
- CAVANAGH, P.R. et KRAM, R. (1985)  
The efficiency of human movement. A statement of the problem.  
*Med. Sci. Sports and Exercise*, 17, 304-308.
- CECCHI, G., GRIFFITHS, P.J. et TAYLOR, S. (1982)  
Muscular contraction : kinetics of cross-bridge attachment studied by high-frequency stiffness measurements.  
*Science*, 217, 70-72.

- CECCHI, G., GRIFFITHS, P.J. et TAYLOR, S. (1984)**  
 The kinetics of cross-bridge attachment and detachment studied by high frequency stiffness measurements.  
*In : Contractile mechanisms in muscle, POLLACK G.H. and SUGI H., Eds., Advances in experimental Medicine and Biology, Plenum Press, New York and London, 170, 641-655.*
- CHAPMAN, A.E. (1985)**  
 The mechanical properties of human muscle.  
*In : Exercise and Sport Science Review, TERJUNG R.L. Ed., Mac Millan, New York, 13, 443-501.*
- CNOCKAERT, J.C. (1968)**  
 Etude de l'organisation d'un mouvement simple de va et vient. Application à la recherche d'un mouvement optimal.  
*D.E.S., Univ. Sci. Lille.*
- CNOCKAERT, J.C. (1976)**  
 Recherche des conditions optimales d'exécution de mouvements simples à partir de critères biomécaniques et électromyographiques.  
*Thèse Doctorat d'Etat, Univ. Lille.*
- CNOCKAERT, J.C. et PERTUZON, E. (1974)**  
 Sur la géométrie musculo-squelettique du triceps brachii. Application à la détermination dynamique de la compliance.  
*Eur. J. Appl. Physiol., 32, 149-158.*
- CNOCKAERT, J.C., LENSEL, G. et PERTUZON, E. (1975)**  
 Relative contribution of individual muscles to the isometric contraction of a muscular group.  
*J. Biomechanics, 8, 191-197.*
- CNOCKAERT, J.C., LENSEL, G. et PERTUZON, E. (1976)**  
 Les synergies musculaires dans la flexion isométrique du coude.  
*C.R. Soc. Biol., 170, 606-614.*
- COLOMO, F., LOMBARDI, V. et PIAZZESI, G. (1986)**  
 The relation between force, stiffness and velocity of lengthening in "tendon-free" segments of frog single muscle fibres.  
*J. Physiol., London, 377, 90P.*
- CROWE, A., VAN ATTEVELDT, H. et GROOTHEDDE, H. (1980)**  
 Simulation studies of contracting skeletal muscles during mechanical stretch.  
*J. Biomechanics, 13, 333-340.*
- CURTIN, N.A. et DAVIES, R.E. (1972)**  
 Mechanical and chemical properties of muscle during stretching of activated frog skeletal muscle.  
*Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 37, 619-625.*
- CURTIN, N.A. et DAVIES, R.E. (1975)**  
 Very high tension with very little ATP breakdown by active skeletal muscle.  
*J. Mechanochem. Cell. Motil., 3, 147-174.*

- CURTIN, N.A., GILBERT, C., KRETZSCHMAR, K.M. et WILKIE, D.R. (1974)**  
The effect of the performance of work on total energy output and metabolism during muscular contraction.  
*J. Physiol., London, 238, 455-472.*
- DIETZ, V., NOTH, J. et SCHMIDTBLEICHER, D. (1981)**  
Interaction between pre-activity and stretch reflex in human triceps brachii during landing from forward falls.  
*J. Physiol., London, 311, 113-125.*
- DIETZ, V., SCHMIDTBLEICHER, D. et NOTH, J. (1979)**  
Neuronal mechanisms of human locomotion.  
*J. Neurophysiol., 42, 1212-1222.*
- EASTWOOD, J.C. et FLITNEY, F.W. (1983)**  
Cross-bridge deformation and transparency changes during stretch of isolated active frog's muscle.  
*J. Physiol., London, 342, 55-56P.*
- EDMAN, K.A., ELZINGA, G. et NOBLE, M.I. (1978)**  
Enhancement of mechanical performance by stretch during tetanic contractions of vertebrate skeletal muscle fibres.  
*J. Physiol., London, 281, 139-155.*
- EDMAN, K.A.P., ELZINGA, G. et NOBLE, M.I. (1979)**  
The effect of stretch of contracting skeletal muscle fibers.  
*In : Cross-bridge mechanism in muscle contraction, SUGI H. and POLLACK G., Eds., University Park Press, Baltimore, 297-310.*
- EDMAN, K.A.P., ELZINGA, G. et NOBLE, M.I.N. (1981)**  
Critical sarcomere extension required to recruit a decaying component of extra force during stretch in tetanic contractions of frog skeletal muscle fibers.  
*J. Gen. Physiol., 78, 365-382.*
- EDMAN, K.A., ELZINGA, G. et NOBLE, M.I. (1982)**  
Residual force enhancement after stretch of contracting frog single muscle fibers.  
*J. Gen. Physiol., 80, 769-784.*
- EISENBERG, E. et HILL, T.L. (1978)**  
A cross-bridge model of muscle contraction.  
*Prog. Biophys. Mol. Biol., 33, 55-82.*
- EISENBERG, E. et HILL, T.L. (1985)**  
Muscle contraction and free energy transduction in biological systems.  
*Science, 227, 999-1006.*
- ELNER, A., POPOV, K. et GURFINKEL, V. (1972)**  
Changes in stretch reflex system concerned with the control of postural activity of human muscle.  
*Agressiologie, 13D, 19-23.*

- FENN, W.D. et MARSCH, B.S. (1935)**  
Muscular force at different speeds of shortening.  
*J. Physiol., London, 85, 277-297.*
- FLITNEY, F.W. et HIRST, D.G. (1978)**  
Cross-bridge detachment and sarcomere "give" during stretch of active frog's muscle.  
*J. Physiol., London, 276, 449-465.*
- FORD, L.E., HUXLEY, A.F. et SIMMONS, R.M. (1976)**  
The instantaneous elasticity of frog skeletal muscle fibres.  
*J. Physiol., London, 260, 28P.*
- FORD, L.E., HUXLEY, A.F. et SIMMONS, R.M. (1977)**  
Tension responses to sudden length change in stimulated frog muscle fibres near slack.  
*J. Physiol., London, 269, 441-515.*
- FORD, L.E., HUXLEY, A.F. et SIMMONS, R.M. (1981)**  
The relation between stiffness and filament overlap in stimulated frog muscle fibres.  
*J. Physiol., London, 311, 219-251.*
- FOWLER, W.S. et CROWE, A. (1976)**  
Effect of temperature on resistance to stretch of tortoise muscle.  
*Am. J. Physiol., 231, 1349-1356.*
- FOX, E.L. et MATTHEWS, D.K. (1984)**  
Bases physiologiques de l'activité physique.  
*Décarie Ed., Montréal et Vigot Ed., Paris.*
- FUKASHIRO, S. et KOMI, P.V. (1987)**  
Joint moment and mechanical power flow of the lower limb during vertical jump.  
*Int. J. Sports Med., 8 (suppl.), 15-21.*
- FUNATO, K. et MIYASHITA, M. (1987)**  
Relationship between EMG in gastrocnemius and reaction forces during rhythmic hoppings.  
*In : Biomechanics X-A, JONSSON B. Ed., Human Kinetics Publishers, Champaign, Illinois, 295-301.*
- FUNATO, K., OHMICH, H. et MIYASHITA, M. (1985)**  
Electromyographic analysis on utilization of elastic energy in human leg muscles.  
*In : Biomechanics IX-A, WINTER D.A. et al. Eds., Human Kinetics Publishers, Champaign, Illinois, 60-64.*
- FUNG, Y.C. (1981)**  
Biomechanics. Mechanical properties of living tissues.  
*Springer-Verlag, New York.*

- GASSER, H. et HILL, A.V. (1924)**  
The dynamics of muscular contraction.  
*Proc. Roy. Soc. B*, 96, 398-437.
- GOLDMAN, Y.E. (1987)**  
Kinetics of the actomyosine ATPase in muscle fibers.  
*Ann. Rev. Physiol.*, 49, 637-654.
- GOLDMAN, Y.E. et BRENNER, B. (1987)**  
Special topic : molecular mechanism of muscle contraction.  
*Ann. Rev. Physiol.*, 49, 629-636.
- GOLDSPINK, G. (1978)**  
Energy turnover during contraction of different types of muscles.  
In : *Biomechanics VI-A*, ASMUSSEN E. et JORGENSEN K. Eds., Baltimore :  
University Park Press, 27-39.
- GOLLHOFER, A. (1987)**  
Innervation characteristics of M. gastrocnemius during landing on different  
surfaces.  
In : *Biomechanics X-B*, JONSSON B. Ed., Human Kinetics Publishers,  
Champaign, Illinois, 701-706.
- GOLLHOFER, A., SCHMIDTBLEICHER, D. et DIETZ, V. (1984)**  
Regulation of muscle stiffness in human locomotion.  
*Int. J. Sports Med.*, 5, 19-22.
- GORDON, A.M., HUXLEY, A.F. et JULIAN, F.J. (1966)**  
The variation in isometric tension with sarcomere length in vertebrate  
muscles fibres.  
*J. Physiol., London*, 184, 170-192.
- GOUBEL, F. (1974)**  
Les propriétés mécaniques du muscle au cours du mouvement sous-maximal.  
*Thèse Doctorat d'Etat, Univ. Sci., Lille.*
- GOUBEL, F. (1978)**  
Muscular compliance during isometric contraction.  
*J. Physiol., Paris*, 74, 609-615.
- GOUBEL, F. (1987)**  
Muscle mechanics : fundamental concepts in stretch-shortening cycle.  
In : *Medicine and Sport Science*, HEBBELINCK M. and SHEPHARD R.J. Eds.,  
Karger Basel, 26, 24-35.
- GOUBEL, F. et PERTUZON, E. (1973)**  
Evaluation de l'élasticité du muscle *in situ* par une méthode de  
quick-release.  
*Arch. Int. Physiol. Bioch.*, 81, 697-707.
- GRIEVE, D.W., PHEASANT, S. et CAVANAGH, P.R. (1978)**  
Prediction of gastrocnemius length from knee and ankle joint posture.  
In : *Biomechanics VI-A*, ASMUSSEN E. and JORGENSEN K. Eds., University  
Park Press, Baltimore, 405-412.

- GURFINKEL, V. et SHINK, M. (1973)**  
 The control of posture and locomotion.  
*In : Motor Control, GYDIKOV A. et al. Eds., Plenum Press, New York,*  
 217-234.
- HAINAUT, K. (1971)**  
 Introduction à la biomécanique.  
*Presses universitaires de Bruxelles.*
- HALPERN, W. et ALPERT, N.R. (1971)**  
 A stochastic signal method for measuring dynamic mechanical properties of muscle.  
*J. Appl. Physiol., 31, 913-925.*
- HAUGEN, P. et STEN-KNUDSEN, O. (1987)**  
 The time course of the contractile force measured during a twitch under fixed sarcomere length.  
*J. Muscle Research and Cell Motility, 8, 173-187.*
- HILL, A.V. (1922)**  
 The mechanism of muscular contraction.  
*Physiol. Rev., 2, 310-341.*
- HILL, A.V. (1938)**  
 The heat of shortening and the dynamic constants of muscle.  
*Proc. Roy. Soc. B, 126, 136-195.*
- HILL, A.V. (1950)**  
 The series elastic component of muscle.  
*Proc. Roy. Soc. B, 137, 273-280.*
- HILL, A.V. (1951)**  
 The influence of temperature on the tension developed in an isometric twitch.  
*Proc. Roy. Soc. B, 139, 349-354.*
- HILL, A.V. (1961)**  
 The heat produced by a muscle after the last shock of a tetanus.  
*J. Physiol., London, 159, 518-545.*
- HOF, A.L. et VAN DEN BERG, J.W. (1981)**  
 EMG to force processing. I-An electrical analogue of the HILL muscle model.  
*J. Biomechanics, 14, 747-758.*
- HOF, A.L., GEELEN, B.A. et VAN DEN BERG, J.N. (1983)**  
 Calf muscle moment, work and efficiency in level walking ; role of series elasticity.  
*J. Biomechanics, 16, 523-537.*
- HOOLEY, C.J., Mc CRUM, N.G. et COHEN, R.E. (1980)**  
 The viscoelastic deformation of tendon.  
*J. Biomechanics, 13, 521-528.*
- HOUK, J.C. (1979)**  
 Regulation of stiffness by skeletomotor reflexes.  
*Ann. Rev. Physiol., 41, 99-114.*

- HOUK, J.C. et RYMER, N.Z. (1981)**  
 Neural control of muscle length and tension.  
*In : Handbook of Physiology, The nervous system II, BROOKS V.B. Ed., American Physiological Society, Bethesda, 257-323.*
- HUBBARD, R.P. et SOUTAS-LITTLE, R.W. (1984)**  
 Mechanical properties of human tendon and their age dependance.  
*Transactions of the ASME, 106, 144-150.*
- HUXLEY, A.F. (1957)**  
 Muscle structure and theories of contraction.  
*Prog. Biophys., 7, 255-318.*
- HUXLEY, A.F. (1974)**  
 Review Lecture : Muscular contraction.  
*J. Physiol., London, 243, 1-45.*
- HUXLEY, A.F. et NIEDERGERKE, R. (1954)**  
 Interference microscopy of living muscle fibres.  
*Nature, London, 173, 971-973.*
- HUXLEY, A.F. et SIMMONS, R.M. (1970)**  
 A quick phase in the series elastic component of striated muscle demonstrated in isolated muscles fibres from the frog.  
*J. Physiol., London, 208, 52P.*
- HUXLEY, A.F. et SIMMONS, R.M. (1971)**  
 Proposed mechanism of force generation in striated muscle.  
*Nature, 233, 533-538.*
- HUXLEY, H.E. (1969)**  
 The mechanism of muscular contraction.  
*Science, 164, 1356-1366.*
- HUXLEY, H.E. et HANSON, J. (1954)**  
 Changes in the cross-striations of muscle during contraction and stretch and their structural interpretation.  
*Nature, 173, 978-987.*
- JEWELL, B.R. et WILKIE, D.R. (1958)**  
 An analysis of the mechanical components in frog's striated muscle.  
*J. Physiol., London, 143, 515-540.*
- JOYCE, G.C. et RACK, P.M.H. (1969)**  
 Isotonic lengthening and shortening movements of cat soleus muscle.  
*J. Physiol., London, 204, 475-491.*
- JOYCE, G.C., RACK, P.M.H. et WESTBURY, D.R. (1969)**  
 The mechanical properties of cat soleus muscle during controlled lengthening and shortening movements.  
*J. Physiol., London, 204, 461-474.*

- JULIAN, F.J. et MORGAN, D.L. (1981)**  
Variation of muscle stiffness with tension during tension transients and constant velocity shortening in the frog.  
*J. Physiol., London, 319, 193-203.*
- JULIAN, F.J. et SOLLINS, M.R. (1974)**  
The variation of muscle stiffness with speed of steady shortening.  
*Fed. Proc., 33, 1334.*
- JULIAN, F.J. et SOLLINS, M.R. (1975)**  
Variation of muscle stiffness with force at increasing speeds of shortening.  
*J. Gen. Physiol., 66, 287-302.*
- KACZMAREK, P. (1987)**  
Traitement informatique de données biomécaniques.  
*Rapport de projet de 3e année, E.U.D.I.L.*
- KER, R.F. (1981)**  
Dynamic tensile properties of the plantaris tendon of the sheep.  
*J. exp. Biol., 93, 283-302.*
- KOMI, P.V. (1984)**  
Physiological and biomechanical correlates of muscle function : effets of muscle structure and stretch-shortening cycle on force and speed.  
*In : Exercice and Sport Science Reviews, TERJUNG R.L. ED., Collamore Press, Lexington, 12, 81-121.*
- LENSEL, G. (1978)**  
Etude et essai d'interprétation de la relation entre la compliance et la tension musculaire.  
*Thèse 3e cycle, Univ. Lille I.*
- LENSEL, G., et GOUBEL, F. (1987a)**  
Muscular compliance and human movement : limits of the "Cavagna effect".  
*In : Biomechanics X-A, JONSSON B. Ed., Human Kinetics Publishers, Champaign, Illinois, 497-500.*
- LENSEL, G. et GOUBEL, F. (1987b)**  
La restitution d'énergie potentielle élastique est-elle toujours accompagnée d'une variation de la raideur musculaire ?  
*Science et Motricité, 2, 23-28.*
- LENSEL, G. et GOUBEL, F. (1988)**  
Series elasticity in contracted muscle during stretching.  
*Biomechanics XI, sous presse.*
- LEVIN, A. et WYMAN, J. (1927)**  
The viscous elastic properties of muscle.  
*Proc. Roy. Soc. B, 101, 218-243.*
- LIDDELL, E.G. et SHERRINGTON, C.S. (1924)**  
Reflexes in response to stretch (myotatic reflexes).  
*Proc. Roy. Soc. B, 96, 212-242.*

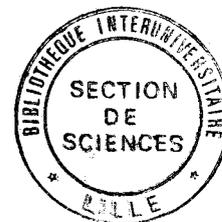
- LUFF, A.R. et PROSKE, U. (1976)**  
 Properties of motor units of the frog sartorius muscle.  
*J. Physiol., London, 258, 673-685.*
- MA, S.P. et ZAHALAK, G.I. (1985)**  
 The mechanical response of the active human triceps brachii muscle to very rapid stretch and shortening.  
*J. Biomechanics, 18, 585-598.*
- MACKENTHUN, R. (1979)**  
 Amplificateur d'asservissement.  
*Electronique et applications industrielles, 262, 55.*
- MANUS, P. (1986)**  
 Logiciel d'acquisition et de traitement de signaux analogiques.  
 Applications à la biomécanique.  
*Rapport de projet de 3e année, E.U.D.I.L.*
- MASHIMA, H., AKAZAWA, K., KUSHIMA, M. et FUJII, K. (1972)**  
 The force load velocity relation and the viscous-like force in the frog skeletal muscle.  
*Jap. J. Physiol., 22, 103-120.*
- Mc MAHON, T.A. (1984)**  
 Muscles, reflexes and locomotion.  
*Princeton University Press, Princeton, New Jersey.*
- MELVILL JONES, G. et WATT, D.G. (1971)**  
 Observations on the control of stepping and hopping movements in man.  
*J. Physiol., London, 219, 709-727.*
- MERO, A. et KOMI, P.V. (1987)**  
 Electromyographic activity in sprinting at speeds ranging from sub-maximal to supra-maximal.  
*Med. Sci. Sports Exerc., 19, 266-274.*
- MONONEN, H.V., KOMI, P.V. et GOLLHOFER, A. (1988)**  
 Preferred frequency of hopping : a strategy of the neuromuscular system to minimize effort.  
*Biomechanics XI, sous presse.*
- MOREL, J.E. et PINSET-HARSTROM, I. (1975)**  
 Ultrastructure of the contractile system of striated skeletal muscle and the process of muscular contraction. I-Ultrastructure of the myofibrill and source of energy.  
*Biomedicine, 22, 88-96.*
- NICHOLS, T.R. et HOUK, J.C. (1976)**  
 Improvements in linearity and regulation of stiffness that results from actions of stretch reflex.  
*J. Neurophysiol., 39, 119-142.*
- PARMIGGIANI, F. et STEIN, R.B. (1981)**  
 Non linear summation of contractions in cat muscles. II-Later facilitation and stiffness changes.  
*J. Gen. Physiol., 78, 295-311.*

- PARMIGGIANI, F., SOTGIU, M.L. et FAVA, E. (1984)**  
 A study of the relationship between muscle length, tension-time area and stiffness in cat areflexic soleus.  
*J. Physiol., Paris, 79, 353-356.*
- PEROT, C. et VAN HOECKE, J. (1986)**  
 Influence des propriétés physiques des matériaux sportifs sur la réponse du muscle à l'étirement.  
*J. Biophys. Bioméca., 10 (suppl. 1), 67-68.*
- PERTUZON, E. (1972)**  
 La contraction musculaire dans le mouvement volontaire maximal.  
*Thèse Doctorat d'Etat, Univ. Sci., Lille.*
- PERTUZON, E. et BOUISSET, S. (1971)**  
 Maximum velocity of movement and maximum velocity of muscle shortening.  
*In : Biomechanics II, WARTENWEILLER J. et al. Eds, Karger Basel, 170-173.*
- PERTUZON, E. et LESTIENNE, F. (1973)**  
 Détermination dynamique de la position d'équilibre d'une articulation.  
*Int. Z. Angew. Physiol., 31, 315-325.*
- POTTER, E.W. et GERGELY, J. (1974)**  
 Troponin, tropomyosin and actin interactions in the Ca regulation of muscle contraction.  
*Biochemistry, 13, 2697.*
- POULAIN, P. (1985)**  
 Modifications des propriétés mécaniques du muscle humain après entraînement de la force.  
*Thèse de 3e cycle, Univ. Lille I.*
- RACK, P.M. (1966)**  
 The behaviour of a mammalian muscle during sinusoidal stretching.  
*J. Physiol., London, 183, 1-14.*
- RACK, P.M. (1985)**  
 Stretch reflexes in man : the significance of tendon compliance.  
*In : Feedback and motor control in invertebrates and vertebrates, BARNES W.J. and GLADDEN, M.H. Eds., Croom Helm Ltd., London, 217-229.*
- RACK, P.M. et WESTBURY, D.R. (1974)**  
 The short range stiffness of active mammalian muscle and its effect on mechanical properties.  
*J. Physiol., London, 240, 351-375.*
- RACK, P.M. et WESTBURY, D.R. (1984)**  
 Elastic properties of the cat soleus tendon and their functional importance.  
*J. Physiol., London, 347, 479-495.F*
- RAINAUT, J.J. et LOTTEAU, J. (1974)**  
 Telemetrie de la marche. Goniométrie du genou.  
*Rev. Chirurg. Orthoped., 60, 97-107.*

- RUEGG, R.E. (1971)**  
 Mechanochemical energy coupling.  
*In : Limiting factors of physical performance, KEUL Ed., Georg Thieme Verlag, Stuttgart.*
- SCHMIDTBLEICHER, D., GOLLHOFER, A. et FRICK, U. (1988)**  
 Effects of a stretch-shortening typed training on the performance capability and innervation characteristics of leg extensor muscles.  
*Biomechanics XI, sous presse.*
- SCHOENBERG, M. (1985)**  
 Equilibrium muscle cross-bridge behaviour. Theoretical considerations.  
*Biophys. J., 48, 467-475.*
- SCHOENBERG, H., WELLS, J.B. et PODOLSKY, R.J. (1974)**  
 Muscle compliance and the longitudinal transmission of mechanical impulses.  
*J. Gen. Physiol., 64, 623-642.*
- SIMMONS, R.M. et JEWELL, B.R. (1974)**  
 Mechanics and models of muscular contraction.  
*In : Recent Advances in Physiology, LINDEN R.J. Ed., Jard A. Churchill Ltd., 9, 87-147.*
- SMITH, R.S. et OVALLE, W.K. (1973)**  
 Varieties of fast and slow extrafusal muscle fibres in amphibian hind limb muscles.  
*J. Anat., 116, 1-24.*
- SQUIRE, J. (1981)**  
 The structural basis of muscular contraction.  
*Plenum Press, New York.*
- STEBEN, R.E. et STEBEN, A.H. (1981)**  
 The validity of the stretch-shortening cycle in selected jumping events.  
*J. Sports Med., 21, 28-37.*
- STIENEN, G.J. et BLANGE, T. (1980)**  
 A quantitative analysis of the force transients of skeletal muscle in response to quick changes in length.  
*In : Cardiac Dynamics, BAAN J. et al. Eds., Martinus Nijloff Publishers, The Hague, 69-78.*
- STIENEN, G.J. et BLANGE, T. (1981)**  
 Local movement in stimulated frog sartorius muscle.  
*J. Gen. Physiol., 78, 151-171.*
- STIENEN, G.J., BLANGE, T. et SCHNERR, M. (1978)**  
 Tension responses of frog sartorius muscle to quick ramp-shaped shortenings and some effects of metabolic inhibition.  
*Pflügers Arch., 376, 97-104.*
- SUGI, H. (1972)**  
 Tension changes during and after stretch in frog muscle fibres.  
*J. Physiol., London, 225, 237-253.*

- SUGI, H. et TSUCHIYA, T. (1981)**  
Isotonic velocity transients in frog muscle fibres following quick changes in load.  
*J. Physiol., London, 319, 219-238.*
- SUGI, H., AMEMIYA, Y. et HASHIZUME, H. (1977)**  
X-ray diffraction of active frog skeletal muscle before and after a slow stretch.  
*Proc. Japan Acad., 54B, 559-564.*
- SZENT-GYORGYI, A. (1953)**  
Chemical physiology of contraction in body and heart muscle.  
*Academic Press, New York.*
- THYS, H. (1987)**  
Elasticité et rendement du geste sportif.  
*Science et Motricité, 1, 22-26.*
- THYS, H., FARAGGIANA, T. et MARGARIA, R. (1972)**  
Utilization of muscle elasticity in exercise.  
*J. Appl. Physiol., 32, 491-494.*
- THYS, H., CAVAGNA, G.A. et MARGARIA, R. (1975)**  
The role played by elasticity in an exercise involving movements of small amplitude.  
*Pflügers Archiv., 354, 281-286.*
- TSUCHIYA, T., SUGI, H. et KOMETANI, K. (1979)**  
Isotonic velocity transients and enhancement of mechanical performance in frog skeletal muscle fibers after quick increases in load.  
*In : Cross-bridge mechanism in muscle contraction, SUGI H. and POLLACK G. Eds., University Park Press, Baltimore, 226-240.*
- VAN ATTEVELDT, H. et CROWE, A. (1980)**  
Active tension changes in frog skeletal muscle during and after mechanical extension.  
*J. Biomechanics, 13, 323-331.*
- VAN HOECKE, J. (1980)**  
Géométrie musculo-squelettique et propriétés mécaniques du muscle.  
*Thèse 3e cycle, Univ. Techn., Compiègne.*
- VAN INGEN SCHEAU, G.J., BOBBERT, M.F., HUIJING, P.A. et WOITTEZ, R. (1985)**  
The instantaneous torque-angular velocity relation in plantar flexion during jumping.  
*Med. Sci. Sports Exerc., 17, 422-426.*
- VIITASALO, J.T. et AURA, O. (1987)**  
Myoelectrical activity of the leg extensor musculature before ground contact in jumping.  
*In : Biomechanics X-B, JONSSON B. Ed., Human Kinetics Publishers, Champaign, Illinois, 695-700.*

- VINCKEN, M.H., GIELEN, C.C. et DENIER VAN DER GON, J.J. (1983)  
 Intrinsic and afferent components in apparent muscle stiffness in man.  
*Neuroscience*, 9, 529-534.
- WALKER, S.M. (1976)  
 Lengthening contraction and interpretation of active state tension in the  
 isometric twitch response of skeletal muscle.  
*Am. J. Phys. Med.*, 55, 192-204.
- WEBER, E.F. (1846)  
 Muskelbewegung.  
*Handwörterbuch der Physiologie*.
- WHITE, D. et THORSON, J. (1973)  
 The kinetics of muscle contraction.  
*Progr. Biophys. Mol. Biol.*, 27, 173-255.
- WILKIE, D.R. (1950)  
 The relation between force and velocity in human muscle.  
*J. Physiol., London*, 110, 249-280.
- WILKIE, D.R. (1956)  
 The mechanical properties of muscle.  
*Brit. Med. Bull.*, 12, 177-182.
- WONG, A.Y.K. (1971)  
 Mechanics of cardiac muscle, based on Huxley's model : mathematical  
 simulation of isometric contraction.  
*J. Biomechanics*, 4, 529-540.
- WOODBURY, J.W., GORDON, A.M. et CONRAD, J.T. (1965)  
 Muscle.  
*In : Physiology and Biophysics, RUCH J. AND PATTON H. Eds., Saunders,*  
*Philadelphia*, 113-152.
- YAGI, N. et MATSUBARA, I. (1984)  
 Cross-bridge movements during a slow length change of active muscle.  
*Biophys. J.*, 45, 611-614.
- ZAHALAK, G.I. et HEYMAN, S.J. (1979)  
 A quantitative evaluation of the frequency-response characteristics of  
 active human skeletal muscle *in vivo*.  
*J. Biochem. Eng.*, 101, 28-37.
- ZEFIROV, A.L., REZVYAKOV, N.P., POLETAEV, G.I., ULUMBEKOV, E. et VOLOV, E.M.  
 (1978)  
 Electrophysiological, morphometric and histochemical characteristics of  
 muscle fibers of the frog sartorius muscle.  
*Bull. Exp. Biol. Med.*, 86, 1270-1274.



## RESUME

Le but de ce travail est d'essayer d'expliquer les modifications des propriétés élastiques d'un muscle soumis à l'étirement. Les études et les interprétations sont basées sur la modélisation du muscle réalisée à partir du modèle de HILL sur lequel sont venues se greffer les connaissances de l'ultrastructure des myofibrilles.

Lorsqu'un muscle est étiré, il développe une tension supérieure à la tension isométrique maximale. Si l'on teste la structure à cette tension, il apparaît que, dans la plupart des cas, le muscle présente une raideur accrue. Cette augmentation peut s'expliquer : 1- par le comportement des tendons qui répondent au comportement commun aux différents matériaux biologiques, c'est-à-dire un accroissement de la raideur concomitante de l'élévation de tension ; 2- par l'augmentation de la raideur des structures élastiques localisées au niveau des liaisons actomyosine.

Le muscle, de par sa constitution, peut stocker de l'énergie, pendant une contraction et pendant un étirement appliqué durant la contraction ; dans ce cas, le stockage est plus important et l'énergie pourra être éventuellement restituée pendant la phase de raccourcissement subséquent (cycle étirement-détente). Pendant de tels cycles, les caractéristiques élastiques du muscle évoluent de façon complexe : 1- pendant l'étirement, la raideur est augmentée (augmentation de raideur observée aussi bien sur le muscle isolé que sur le muscle in situ) d'où une possibilité accrue de stockage de l'énergie ; 2- durant la phase terminale d'un cycle étirement-détente, il est possible d'observer une augmentation de compliance qui permettra une plus grande restitution d'énergie potentielle.

Le processus de stockage-restitution d'énergie potentielle, au cours d'activités complexes passe par un optimum quand se réalise une combinaison favorable de mécanismes liés entre eux et qui influent sur le stockage ou sur la restitution de l'énergie potentielle, à savoir la force développée par le muscle, l'activité électromyographique de ce muscle, sa raideur et l'enchaînement des phases d'étirement et de raccourcissement.

## MOTS-CLEFS

Muscle strié ; Elasticité série ; Etirement ; Raideur ou Compliance ; Cycle étirement-détente ; Stockage-restitution d'énergie potentielle élastique.