

# UE 5. E3 Master 1

- **Titre** : Mécanique et Biomécanique : Caractéristiques contractiles et fatigue
- **Enseignants** : R. Candau, S. Perrey
- L'objectif de ce cours est de proposer une synthèse des connaissances actuelles relatives aux caractéristiques contractiles du muscle, de sa plasticité et de sa réponse à la fatigue selon une approche moléculaire jusqu'à une approche intégrée. Ce cours fournit aux étudiants une réflexion sur la performance contractile du muscle strié squelettique (et ses facteurs sous-jacents) en rapport avec les domaines d'application naturels dans les sciences du sport.

## **Plan du cours**

- 1. En quoi les relations force-vitesse et force-longueur gouvernent la contraction musculaire et le mouvement ? Quelle est l'influence de la fatigue sur ces relations fondamentales ?**
  - .. Relation force – longueur du muscle in situ
  - .. Facteurs de variations de la relation force – longueur
  - .. Relations force-vitesse et puissance - vitesse
  - .. Application des ces relations aux exercices dynamiques
  - .. Influence de différents modes de fatigue sur ces relations
  
- 2. Quelle origine à la fatigue de la machinerie contractile ?**
  - .. fonctionnement des unités contractiles,
  - .. évènements chimiques et mécaniques,
  - .. accumulation des métabolites et fatigue de la machinerie musculaire
  
- 3. Quels peuvent être les dommages musculaires causés par l'exercice et l'immobilisation ? Quels sont les mécanismes de protéolyse ?**
  - .. Exercice de type excentrique, protéolyse et remodelage
  - .. Immobilisation consécutive à une blessure, protéolyse et remodelage
  - .. Mécanismes et voies de signalisations empruntées dans la protéolyse
  
- 4. Quels sont les mécanismes d'hypertrophie et d'hyperplasie responsables des gains de force musculaire ?**
  - .. Musculation, hypertrophie, hyperplasie
  - .. Mécanismes et voies de signalisations empruntées dans l'hypertrophie

**Durée** : 20 heures

## **Programme**

Les mercredi de 8 à 10h, amphi P1

\* Stéphane Perrey 10h En quoi les relations force-vitesse et force-longueur gouvernent la contraction musculaire et le mouvement ? Quelle est l'influence de la fatigue sur ces relations fondamentales ? 30 janv, et 6 fev, 20 fev, 12 mars, 19 mars

\* Olivier Galbès 2h Quels peuvent être les dommages musculaires causés par l'exercice et l'immobilisation ? Quels sont les mécanismes de protéolyse ? le 13 février ?

\* Robin Candau 4h, Quelle origine à la fatigue de la machinerie contractile ? 26 mars et 2 avril

\* Anne Bonnieu, 4h Quels sont les mécanismes d'hypertrophie et d'hyperplasie responsables des gains de force musculaire ?  
le 9 et 23 avril ?

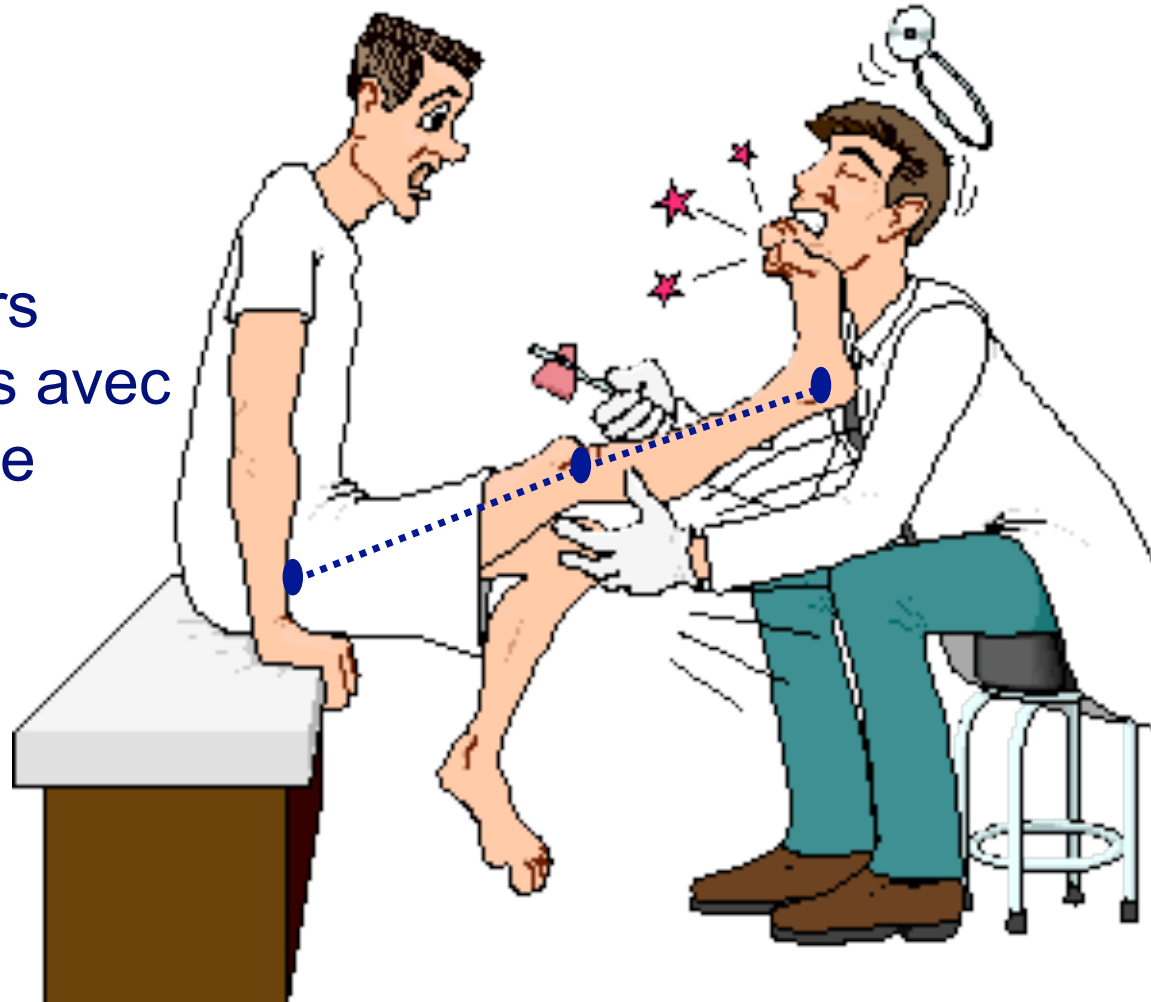
**Travail personnel** : 10 sujets d'examen sont proposés. Ces sujets doivent être travaillés par l'étudiant, sur la base du cours, des documents mis à disposition et de la bibliographie proposée. L'un de ces sujets sera posé pour l'examen terminal. En pratique 1 thème de travail pour 2h de cours assurées : sp 5, rc 2, og 1, ab 2.

## *tp* : 5 sujets

- Comment varie la relation F - lg d'un muscle à fibres parallèles ?
- Quels sont les facteurs de variation de la relation F - vitesse ?
- Les méthodes de détermination de Vmax et Pmax ? Quelles différences entre les deux ?
- Les sources de variabilité de la raideur musculaire
- Les relations mécaniques en dynamique *in situ* : comment les déterminer et quelles limites présentent-elles ?

# Les propriétés mécaniques du muscle humain *in situ*

.. et leurs  
relations avec  
la fatigue



# **I - Rappels : fonction et action musculaire**

# Propriétés fonctionnelles du muscle : un rappel

- Irritabilité = réponse à des stimuli
- Contractilité = se raccourcir
- Extensibilité = s'étirer
- Élasticité = retourner à la longueur de repos

# Fonction musculaire

- Flexibilité – état de la longueur du muscle qui se rétrécit ou qui permet des degrés de liberté de mouvement
- Force – quantité maximale de force qui peut être exercée au moyen de la tension musculaire

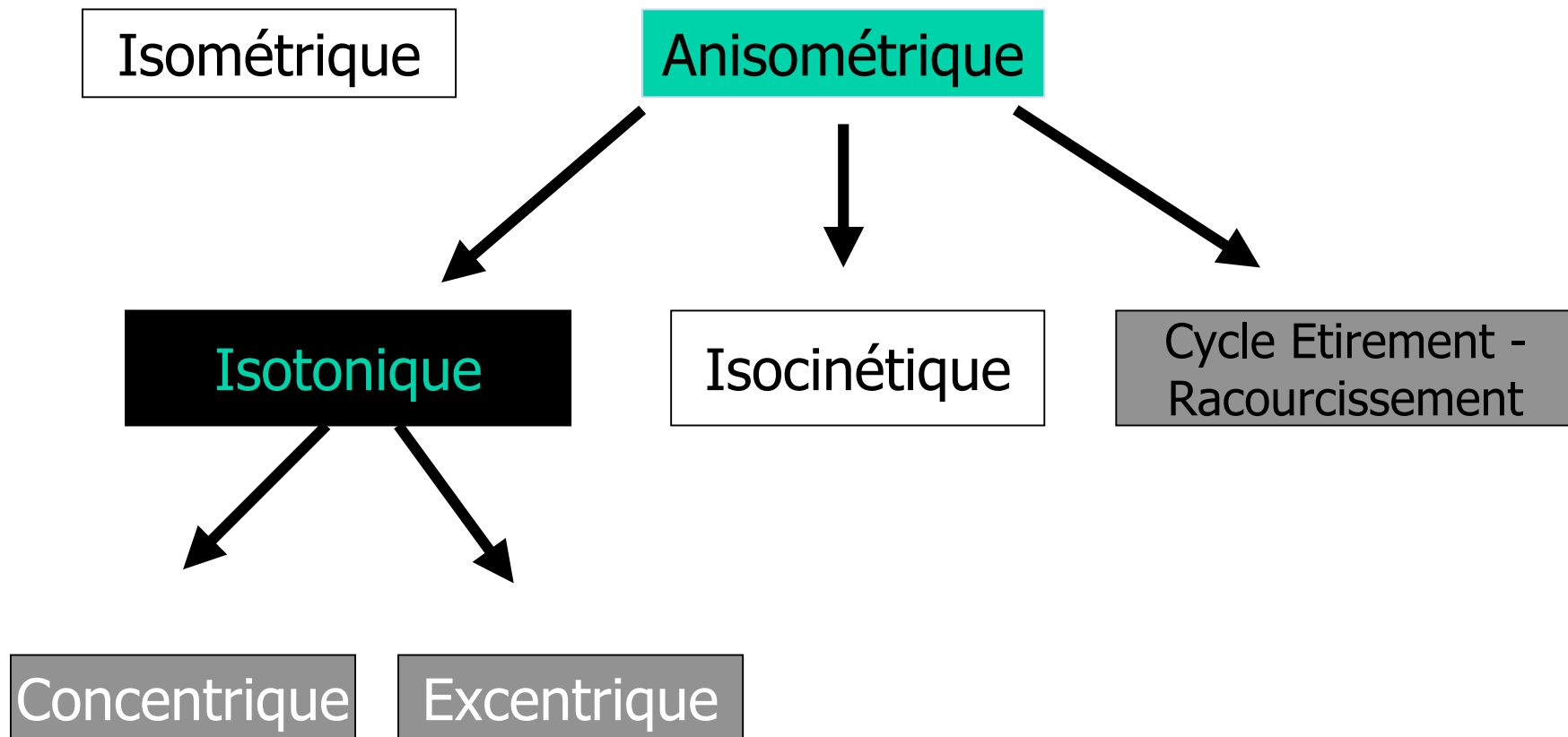
En biomécanique, force  $\cong$  tension



# Fonction musculaire

- Puissance – taux auquel la force musculaire peut être appliquée pour bouger une charge, ou taux auquel un travail physique peut être réalisé.
- Endurance – capacité des muscles à exercer une force de manière répétée ou constamment.

# Actions musculaires & mouvement



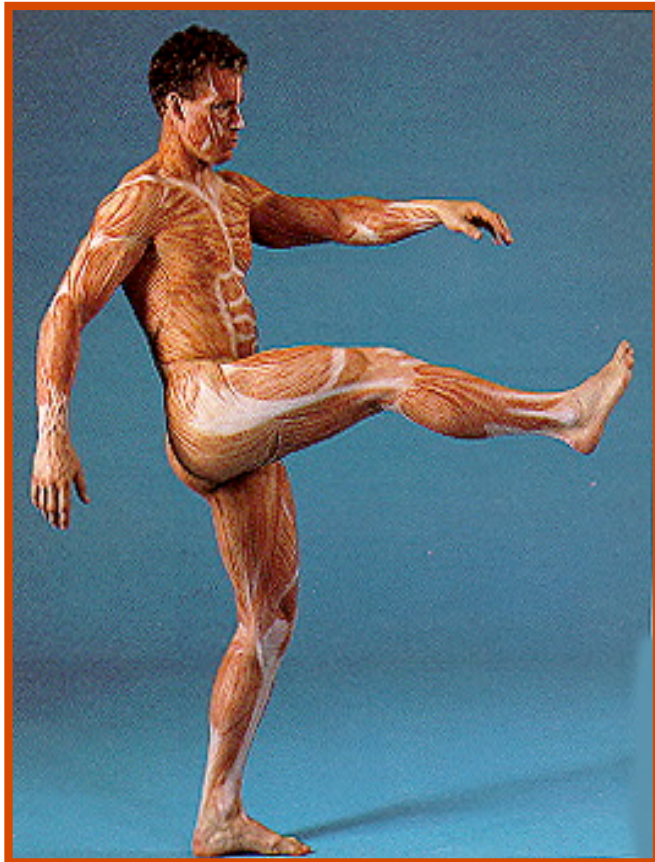
# Classification des contractions musculaires

|          | Variation              | Ancienne appellation  | Nouvelle appellation   |
|----------|------------------------|---|--|
| Tension  | sans<br>avec           |   | isotonique<br>anisotonique   |
| Vitesse  | sans<br>avec           |   | isocinétique<br>anisocinétique   |
| Longueur | sans<br>avec<br>+<br>- | isométrique<br>isotonique<br><b>excentrique</b><br>concentrique | Isométrique<br>anisométrique<br>excentr. / pliométrique<br>concentr. / miométrique |

# Types de contractions musculaires

| Type de Contraction | Définition  | Travail   |
|---------------------|---|---|
| Concentrique        | Force de contraction musculaire > résistance                                    | Travail positif ; moment musculaire et vitesse angulaire de l'articulation dans la même direction |
| Excentrique         | Force de contraction musculaire < résistance                                    | Travail négatif ; moment musculaire et vitesse angulaire de l'articulation en direction opposée   |
| Isocinétique        | Force de contraction musculaire = résistance ;<br>vitesse angulaire constante ; | Travail positif ; moment musculaire et vitesse angulaire de l'articulation dans la même direction |
| Isométrique         | Force de contraction musculaire < résistance                                    | Pas de travail mécanique<br>MAIS travail physiologique  |

# II - Relations caractéristiques de la mécanique musculaire



**Muscle idéal**


## 2-1. Le modèle à trois composantes

- Relations caractéristiques de la mécanique musculaire : comment?
- Faire appel à un **modèle opérationnel**.
- Caractéristiques du modèle :
  - Nombre restreint d'éléments assemblés de
  - Manière à simuler les propriétés d'un système biologique complexe

# Les modèles opérationnels

- 1<sup>ère</sup> tentative : Weber (1846), muscle activé comme un simple ressort subissant un étirement
- Hill (1922), ressort associé en parallèle avec un élément visqueux
- Levin et Wyman (1927), représentation du complexe tendon par une C<sup>te</sup> Élastique pure en série avec une C<sup>te</sup> Élastique amortie ...
- Hill A.V. (1938) travaux sur les phénomènes mécaniques et thermiques de la contraction musculaire > modèle de base actuel pour muscle isolé et muscle *in situ* ; système formé de 2 c<sup>tes</sup>.

# Modèle de muscle à 2 c<sup>tes</sup>

- 
- The diagram on the left shows a vertical line representing a muscle model. It starts with a vertical line at the top, followed by a zigzag line representing an un-damped spring. Below the spring is a solid black rectangular block representing the contractile element. The line ends with a vertical line at the bottom.
- Ressort non amorti (**C**te **E**last. **S**érie) : explique la chute brutale de tension lorsque le muscle activé dans des conditions isométriques subit un raccourcissement rapide.
  - **C**te **C**ontractile : la vitesse de raccourcissement ne dépend que de la force musculaire.



# Achibald Vivian Hill

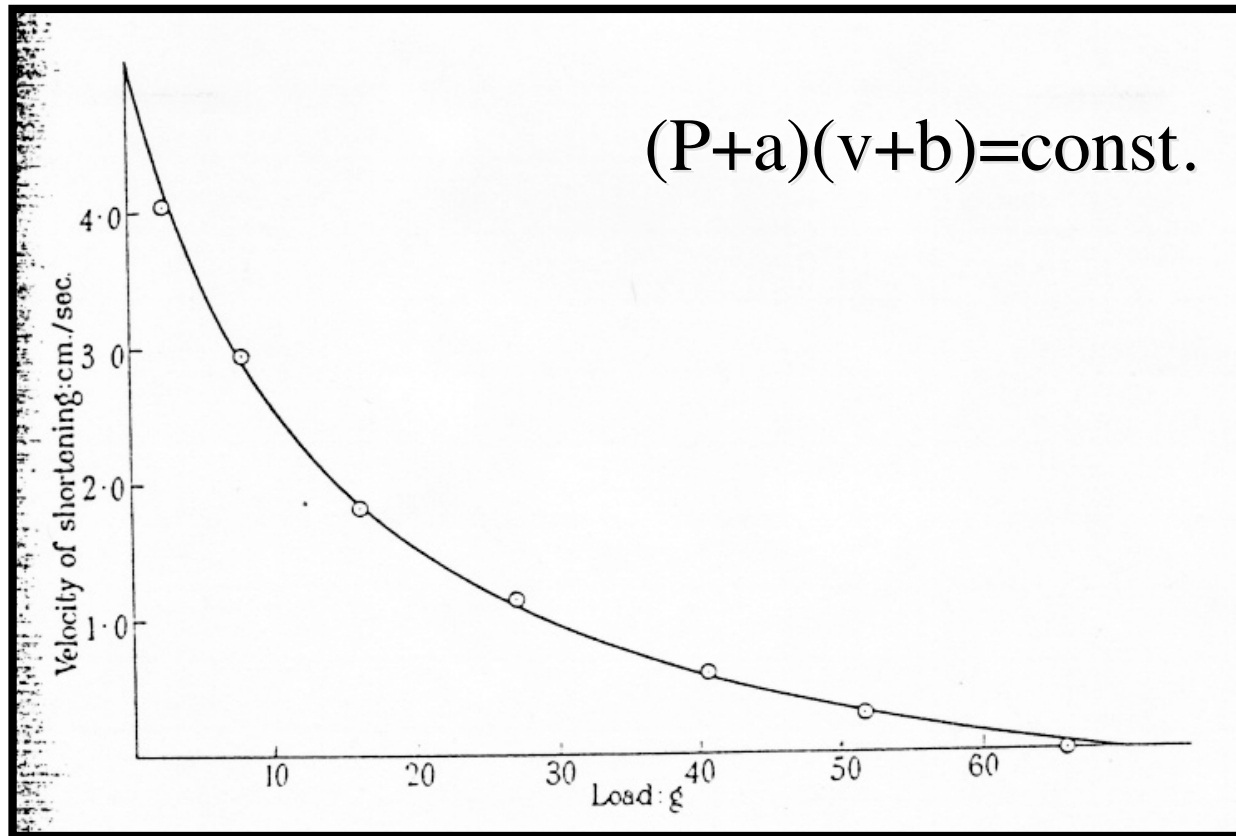


**A.V. Hill (1886-1977)**

- **Focus sur la clairance du lactate après exercice épuisant**
- **1922 – Prix Nobel pour la production de chaleur dans le muscle**
- **1938 – Relation Force-vitesse**
- **A étudié beaucoup d'athlètes**

# Relation Force-Vitesse

*“The heat of shortening and the dynamic constants of muscle”*



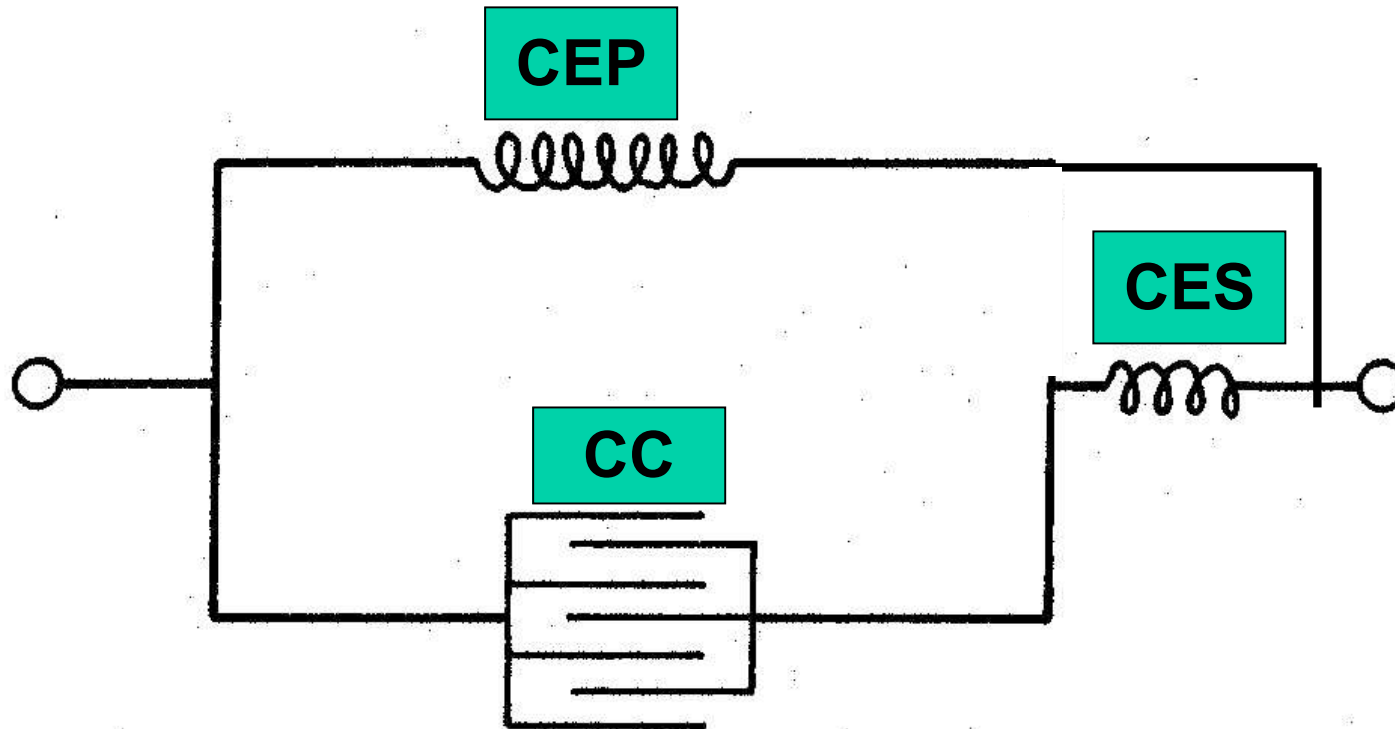
**Proc. R. Soc. London Ser. B., 126: 136-195, 1938**

# Modèle de muscle de 2 à 3 c<sup>tes</sup>

- Modèle 2 C<sup>tes</sup> rend compte du comportement mécanique du complexe muscle-tendon lorsqu'il n'apparaît pas de tension de repos !
- Mais ne convient plus lorsque le muscle est placé à une longueur élevée
- Il existe au niveau du muscle NON stimulé une tension de repos importante ; justification d'une 3<sup>ème</sup> C<sup>te</sup> : **C.E. Parallèle**

Modèle d'Aubert (1956)

Modèle de Hill (1951)



# Modélisation du comportement mécanique du muscle

- 1960 : théorie de A.F. Huxley : structure générale conservée avec comme définition retenue pour les composantes opérationnelles :
- Un **générateur de force**, intégrant les connaissances relatives aux mécanismes de la production de force au niveau des liaisons actine-myosine
- Un **amortisseur**, rendant compte de l'interaction force-vitesse

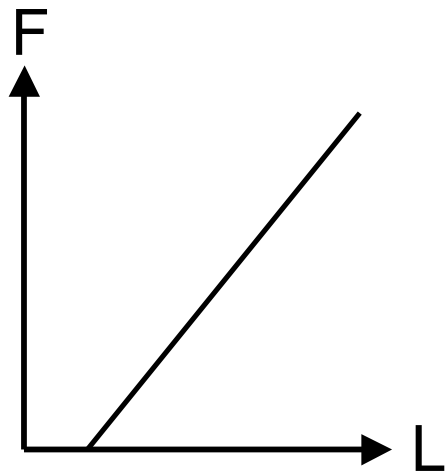
## 2-2. La relation force - longueur isométrique

- Sur muscle entier : relation obtenue en exprimant la dépendance de la production de force vis-à-vis de la longueur à laquelle le muscle est fixé.
- OR, force mesurée : résultat d'une force *active* générée par les él<sup>ts</sup> contractiles qui se somme à une force *passive* due à l'étirement de la CEP
- DONC, pour exprimer la propriété force – longueur de CC > déduire de la force totale mesurée la contribution de la CEP !

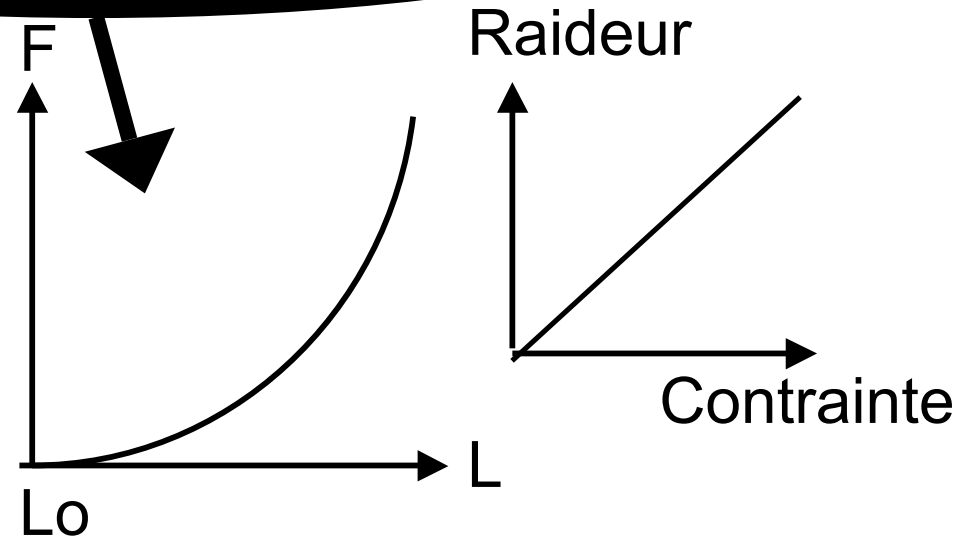
# Muscle passif

- Relation  $F$  – longueur passive du muscle *isolé* : placer le muscle inactivé à  $\neq$  longueurs puis mesurer pour chacune d'elles la force développée.
- Donc seule CEP sollicitée... car CC du modèle Hill n'est censée offrir aucune résistance à l'étirement.
- Force développée est fonction de la lg musculaire.
- Au repos : **muscle avec des propriétés élastiques MAIS n'obéit pas à la loi de Hooke, car de – en – extensible au fil de l'étirement.**
- Contribution mécanique de CEP nulle aux alentours de la lg de référence ( $L_0$ ) et augmente au fur et à mesure que l'on s'en écarte.

Relation exponentielle entre la force passive et le degré d'étirement, ce qui correspond à une évolution linéaire de la raideur avec la force passive



**Comportement Hookien**  
Pente droite : Raideur  $\Delta F/\Delta L$   
et son inverse Compliance  
( $\Delta L/\Delta F$ ) ou extensibilité



**Comportement non linéaire**  
Variation de force de + en +  
importante

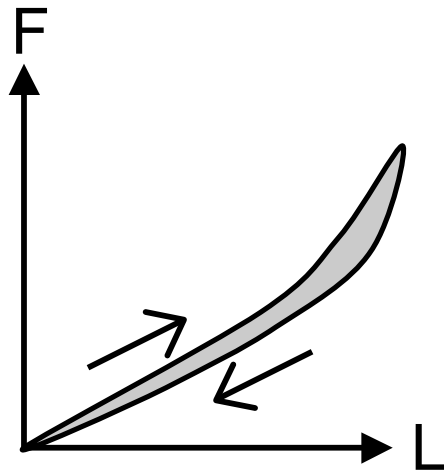


# Phénomène d'hystérésis

- La tension de repos dépend de l'amplitude de l'étirement (1), mais aussi du traitement mécanique antérieur (2) et de la vitesse d'application de la déformation (3)
- Le rapport entre l'↑ rapide de tension et la variation de  $l_g$  exprime la raideur de « *la short-range elastic component* » SREC (D.K. Hill, 1968)
- La tension constante au cours de l'étirement ↑ de façon non linéaire avec la vitesse de la perturbation : traduit un comportement visqueux & complexe !

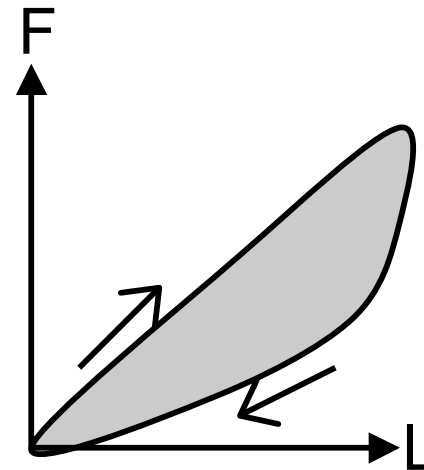
# Diagramme F-L & Hystérésis

Influence combinée du traitement mécanique antérieur + paramètres de déformation entraîne l'apparition d'un phénomène d'hystérésis sur la courbe force – longueur passive (Murphy, 1980)



**Étirements lents**

flèches : sens d'application de la perturbation



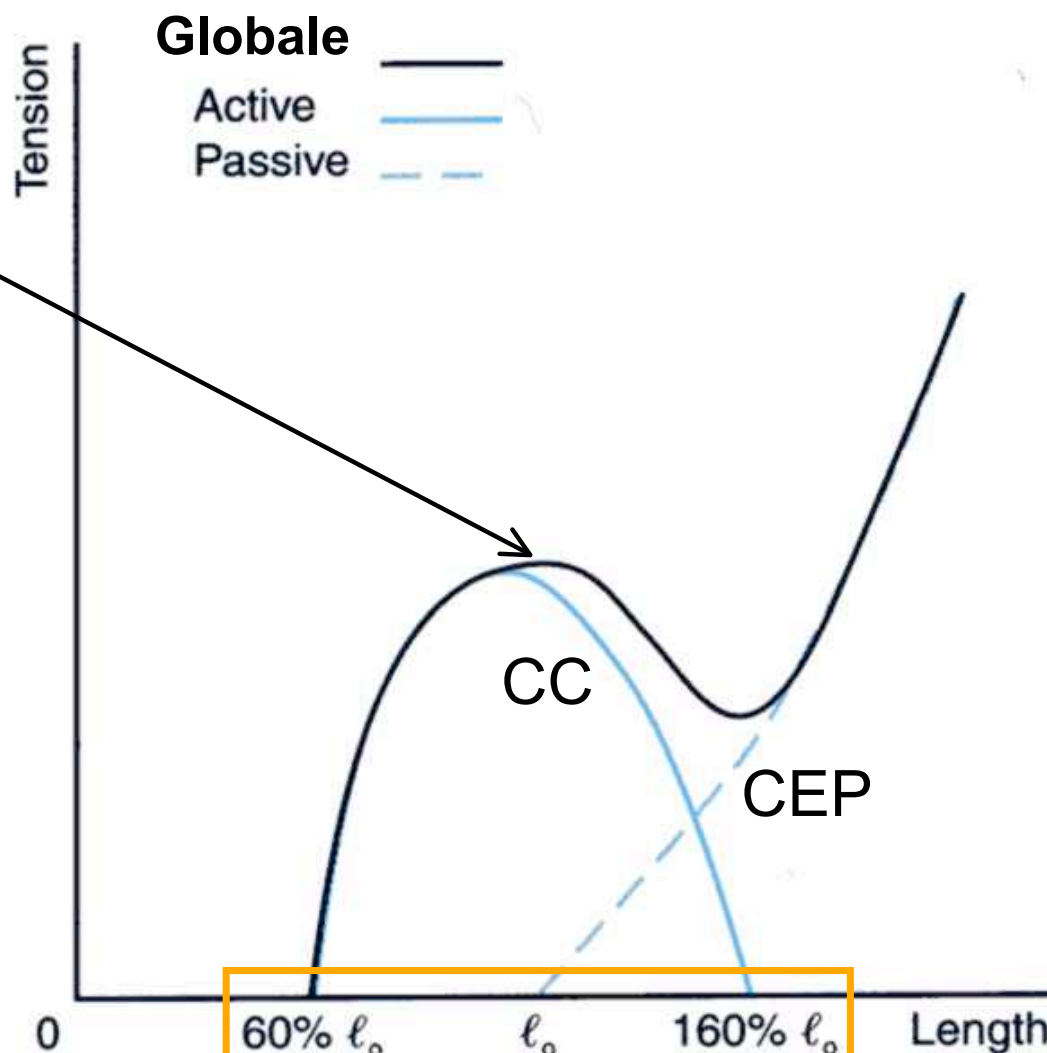
**Étirements rapides**

# Muscle actif

- Relation  $F$  – longueur active du muscle *isolé* et tétanisé : mesurer la force isométrique **maximale** développée à chaque longueur.
- La force croît avec la longueur jusqu'à  $L_0$
- Au-delà de  $L_0$ , apparition d'une tension passive altérant la forme de la relation
- Relation jusqu'à une limite, avant déchirement des structures
- Relation parabolique pour CC avec  $l_g$  optimale proche de  $L_0$  ; déduction de la  $c^{te}$  globale / CEP

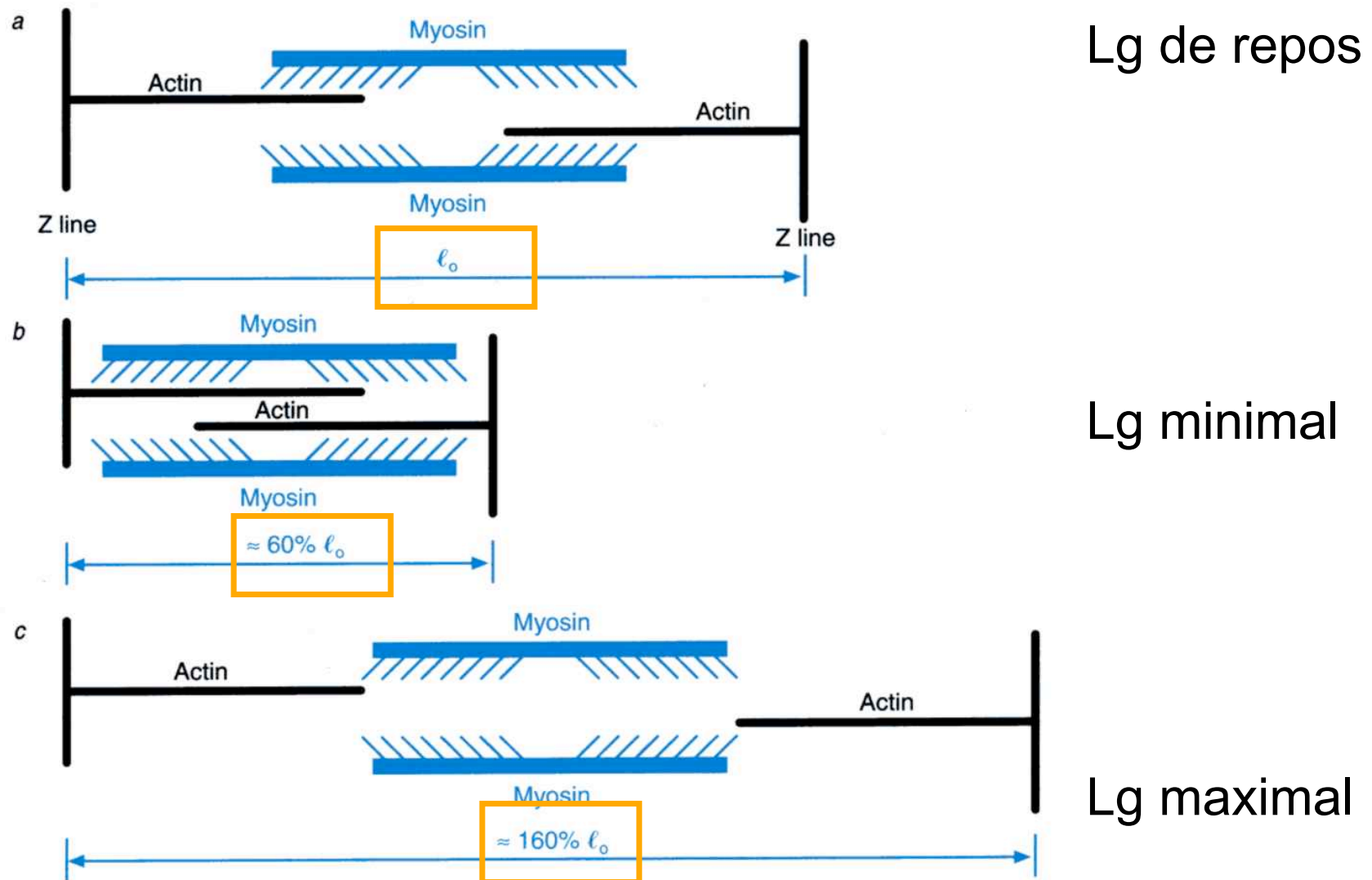
# Relation force – longueur isométrique

tension maxi à approx. 120% de la longueur de référence



*Muscle placé à  $\neq$  longueurs avant chaque mesure de force*

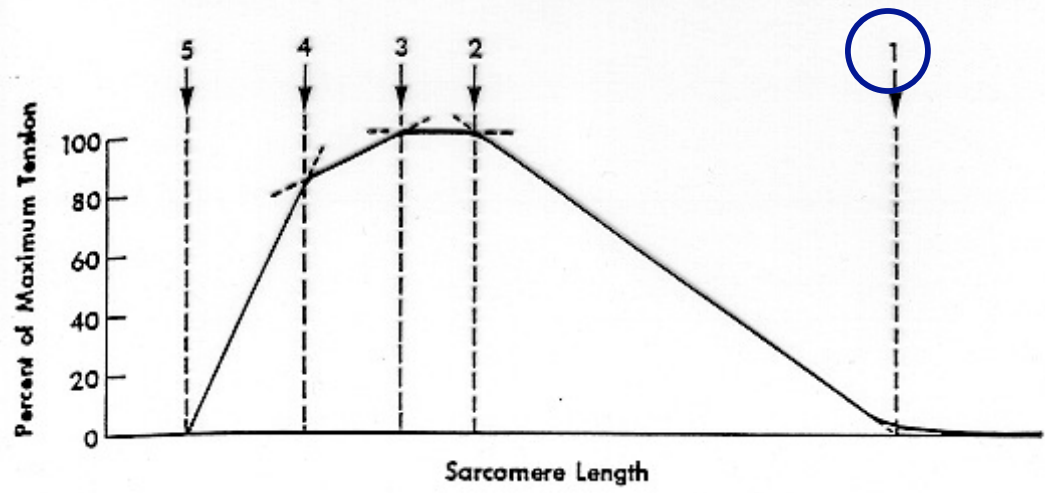
# Interprétation en termes de ponts d'union actine-myosine



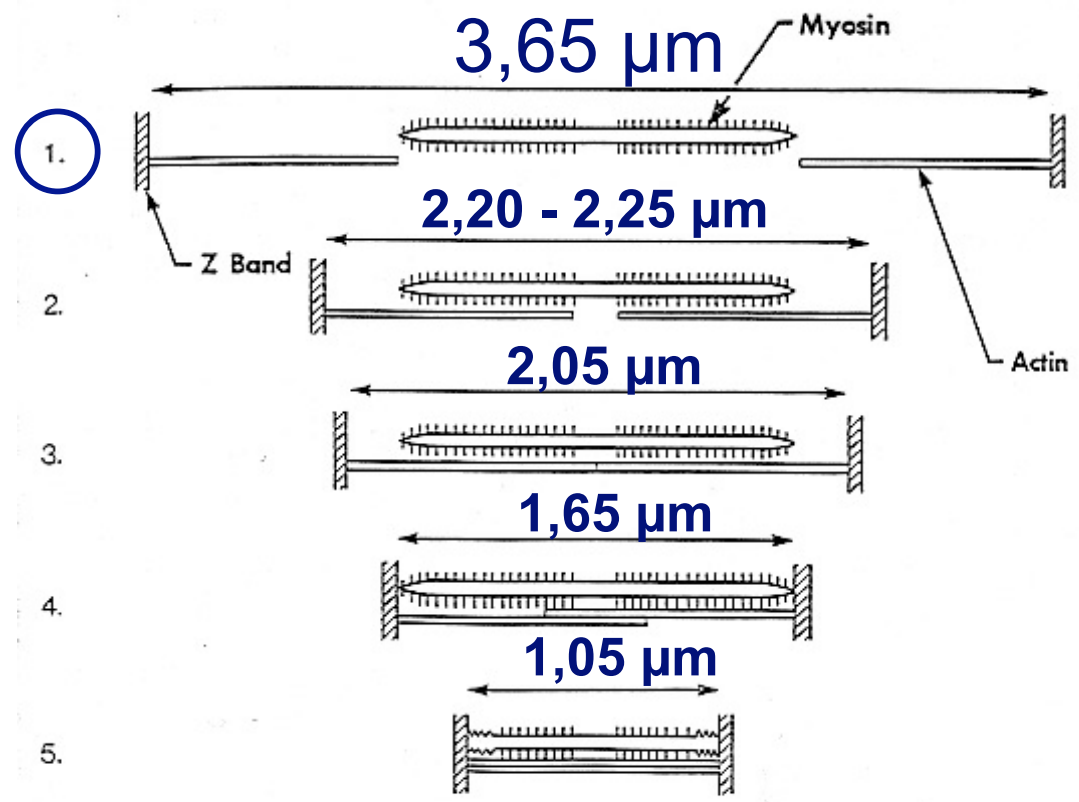
# Interprétation en termes de ponts d'union actine-myosine

Explication de la relation  $F - L$  isométrique à partir des résultats de Gordon et al. (1966)

- Théorie des filaments glissants : force générée par les ponts d'union formés entre actine et myosine, dans les zones de recouvrement des filaments.
- Tension annulée pour une longueur de sarcomère d' $\sim 3,65 \mu\text{m}$  (plus de recouvrement)
- Augmentation de tension linéaire entre  $3,6 \mu\text{m}$  et  $2,2 \mu\text{m}$  : force proportionnelle au degré de recouvrement et donc du **nombre de ponts capables** de se former
- Plateau de tension entre  $2,2 \mu\text{m}$  et  $2 \mu\text{m}$  : nombre de ponts constant
- Puis chute de tension  $< 2 \mu\text{m}$



Relation force –  
longueur en  
termes de  
filaments glissants  
(d'après Gordon  
et al., 1966)

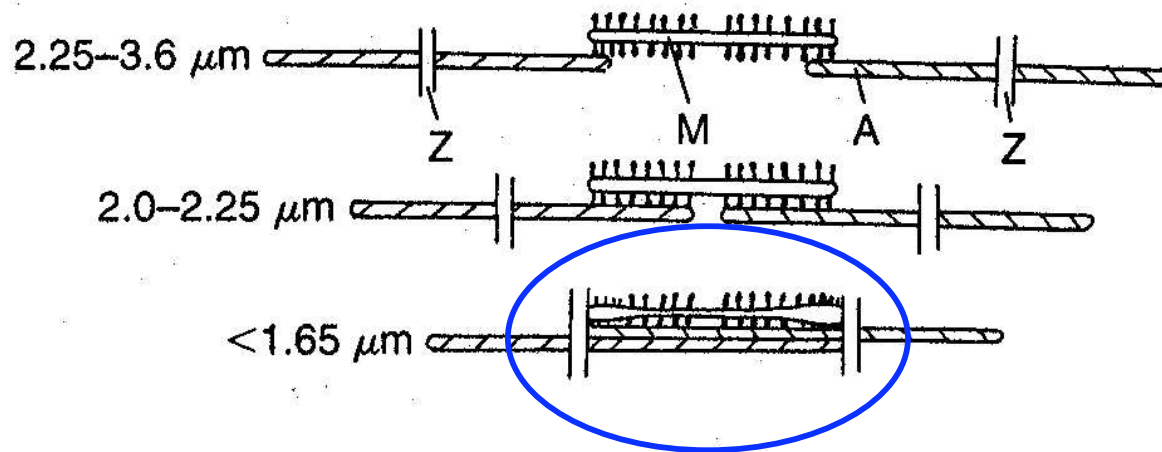
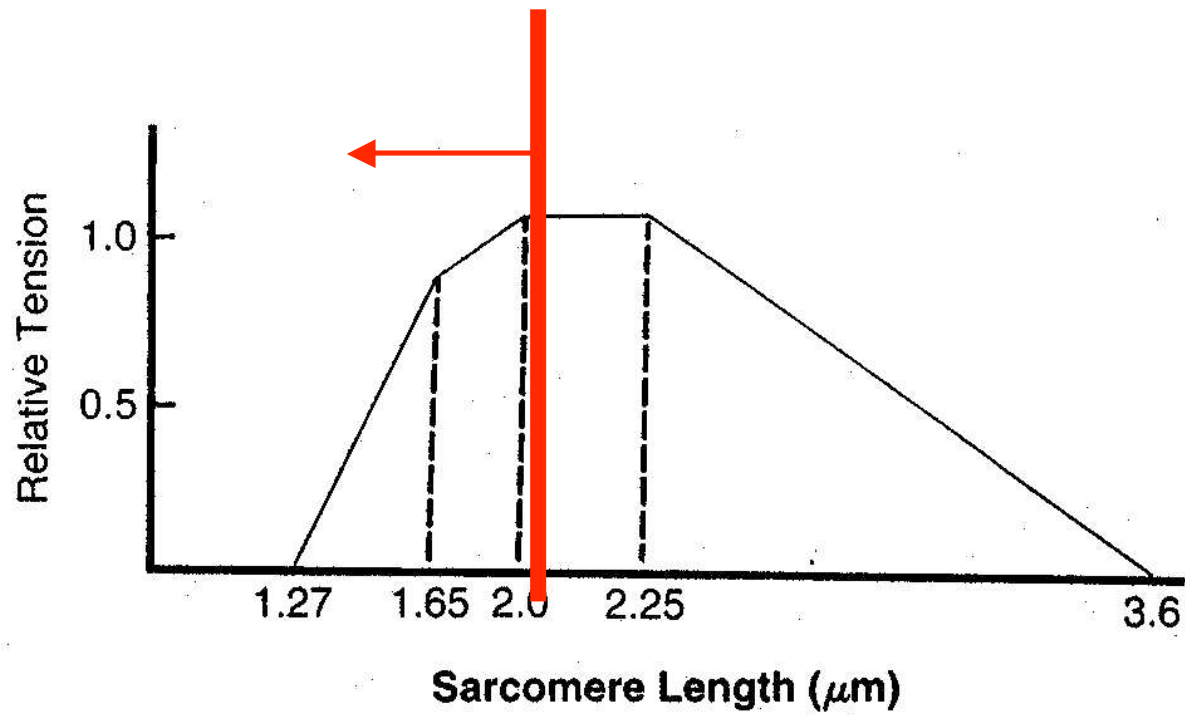


# Chute de tension observée $< 2 \mu\text{m}$ causes possibles

Causes morphologiques : à partir de cette  $l_g$  les filaments fins ne peuvent que se chevaucher

- De  $2 \mu\text{m}$  à  $1,65 \mu\text{m}$  les portions d'actine se chevauchants interfèrent entre elles =  $\downarrow$  nombre de ponts d'union
- A partir de  $1,65 \mu\text{m}$  : extrémité des filaments épais (myosine) en butée contre les lignes Z : compression de ces filaments, donc accélère la chute de force





# Chute de tension observée $< 2 \mu\text{m}$ causes possibles

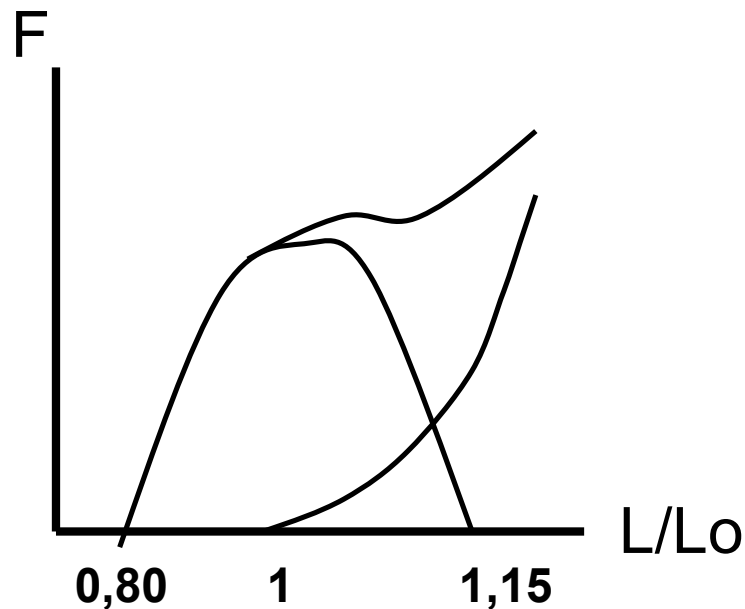
## Réduction du couplage excitation-contraction (Taylor et Rüdel, 1970)

- Avec un volume de fibre constant, l'écartement des myofilaments s'accompagne d'une élongation des tubules T (et de leur capacité de transmission du PA)

# Variabilité en f(type de muscle)

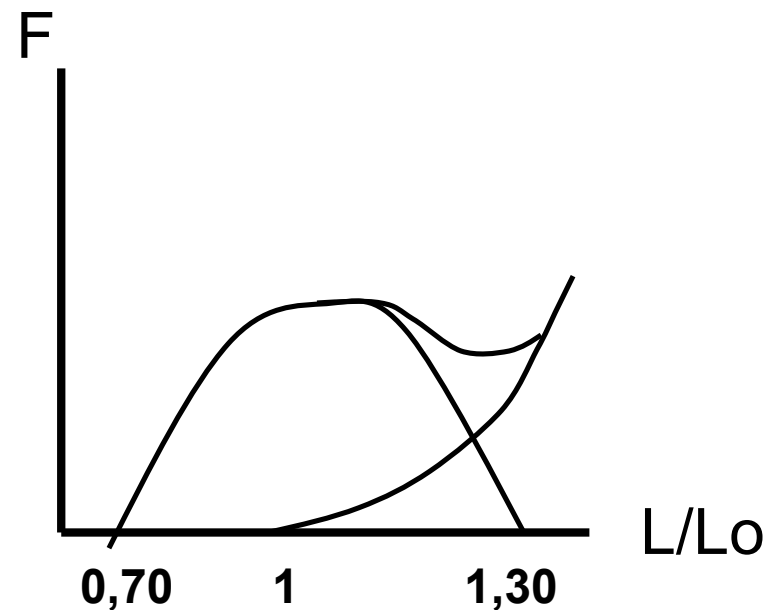
- $\forall$  une gde variabilité de courbes F-L globale
- Attribuée à la *quantité* et à la *distribution* du tissu conjonctif (Wilkie, 1968) qui :
  - > Influence l'allure de la relation F-L passive, et la lg à partir de laquelle la tension de repos se développe
- Ex : *soleus* de chat : tension passive dès les courtes longueurs (Gareis *et al.*, 1992)
- Pente de la relation passive (raideur) fonction de la richesse du muscle en tissu conjonctif
- RQ : Muscle riche en Fibres I + de collagène / muscle riche en Fibres II (Kovanen *et al.*, 1980)

# Relation F-L de 2 muscles avec une typologie similaire



*Gastrocnemius medialis*, muscle penné ; fibres courtes, tissu conjonctif important

**Courbe : évolution globale monotone croissante**



*Semi membranosus*, muscle fin à fibres parallèles

**Courbe : évolution globale avec un seul maximum**

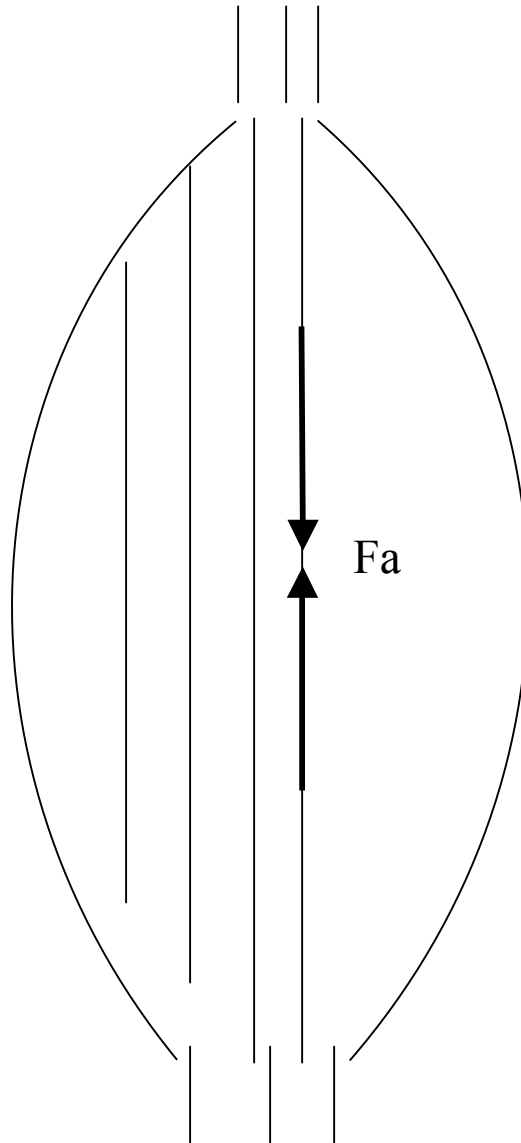
RAPPEL

# Effet de l'architecture musculaire sur la contraction

- Muscle fusiforme
  - Fibres parallèles à l'axe longitudinal du muscle
  - Beaucoup de sarcomères faits de longues myofibrilles
  - Exemple: muscle *sartorius*
    - Force de contraction sur l'axe longitudinal du muscle  $\cong \Sigma$  de la force de contraction de toutes les fibres musculaires
    - Tend à avoir des sections transversales plus faibles

(voir figure)

# Arrangement de la fibre fusiforme



$F_a$  = force de contraction des fibres musculaires parallèles à l'axe longitudinal du muscle

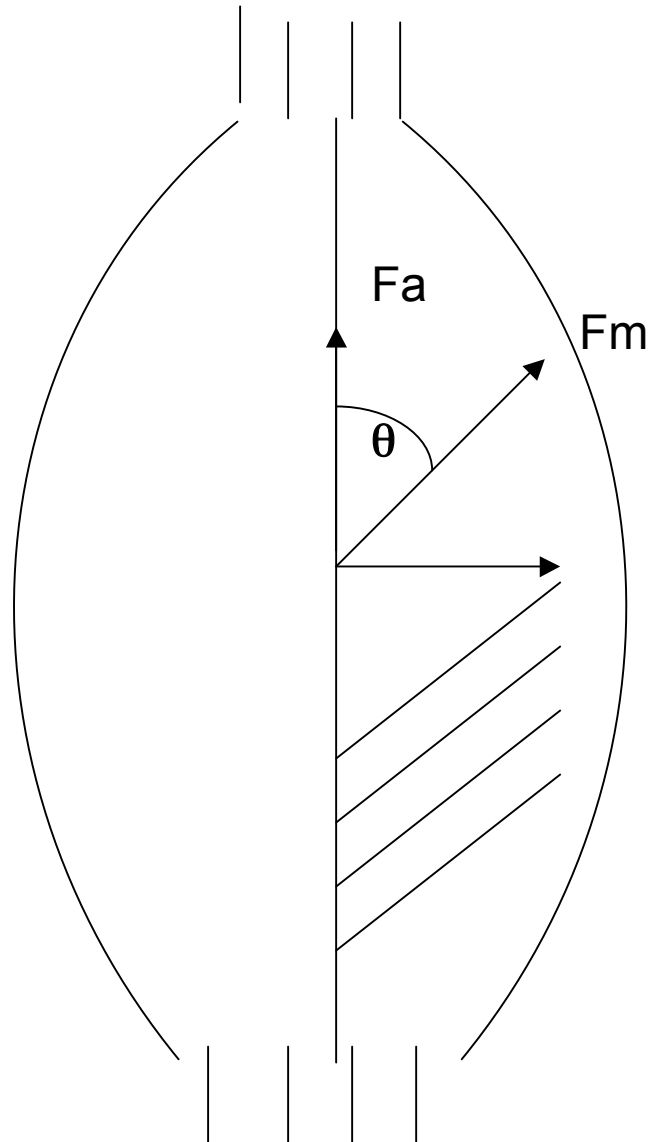
$\Sigma F_a$  = somme de toutes les fibres musculaires contractées parallèles à l'axe longitudinal du muscle

RAPPEL

# Effet de l'architecture musculaire sur la contraction

- Muscle penné
  - Fibres arrangées obliquement / à l'axe longitudinal du muscle (angle pennation)
  - Uni-, bi-, et multi-penné
  - Avantage pour la force de contraction
  - Exemple: *rectus femoris* (bi-penné)
  - Tend à avoir une section transversale plus large

# Arrangement des fibres pennées



$F_a$  = force de contraction des fibres musculaires parallèle à l'axe longitudinal du muscle

$F_m$  = force de contraction des fibres musculaires

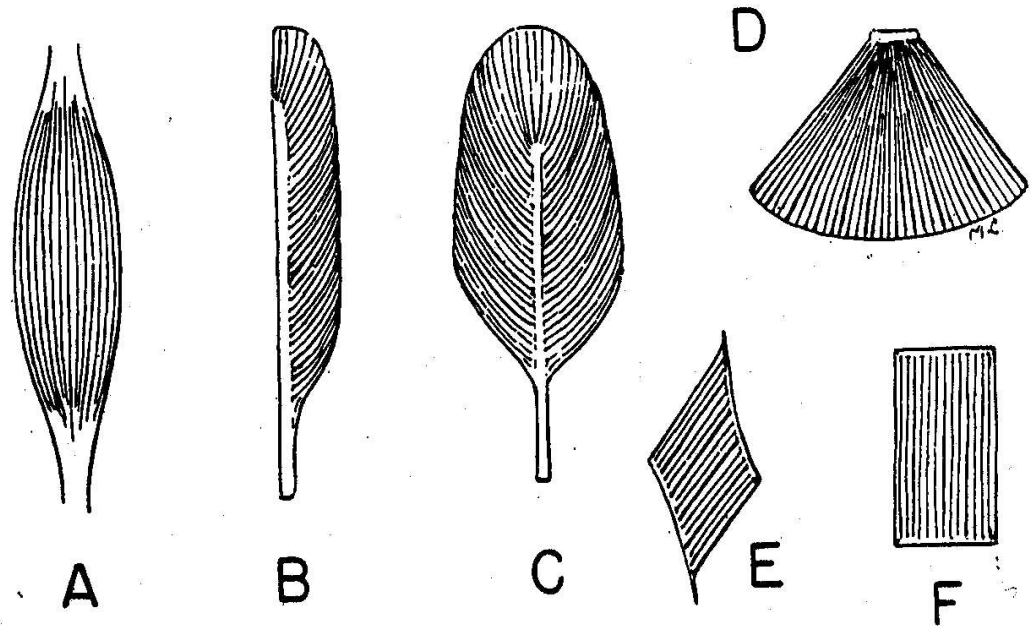
$\theta$  = angle de pennation

$$F_a = (\cos \theta)(F_m)$$

$\Sigma F_a$  = somme de toutes les fibres musculaires contractées parallèles à l'axe longitudinal du muscle



Figure 2-3 Examples of muscles of different shapes and internal structure. *A*, Fusiform or spindle. *B*, Penniform. *C*, Bipenniform. *D*, Triangular or fanshaped. *E*, Rhomboidal. *F*, Rectangular.



# Conséquences structure musc.

- A force ou élongation =, raideur CEP d'un muscle *soleus* ~2 x plus importante que celle d'un muscle *rectus femoris* (Kovanen *et al.*, 1984)
- Woledge *et al.* (1985) : sur fibre et muscle isolés, relation F-L active : ~ allure parabolique
- ! Diff. sur la largeur du plateau de F : de 100 à 140 %  
Lo pour certaines fibres
- Suivant les muscles, allure parabolique ≠ due à indice de pennation (ou d'architecture) qui influe sur la forme de la relation (Woittiez *et al.* 1983)
- Indice = lg moy de la fibre placée à la lg optimale du muscle divisée par cette lg optimale ; indice d'autant + faible que le muscle a une pennation importante

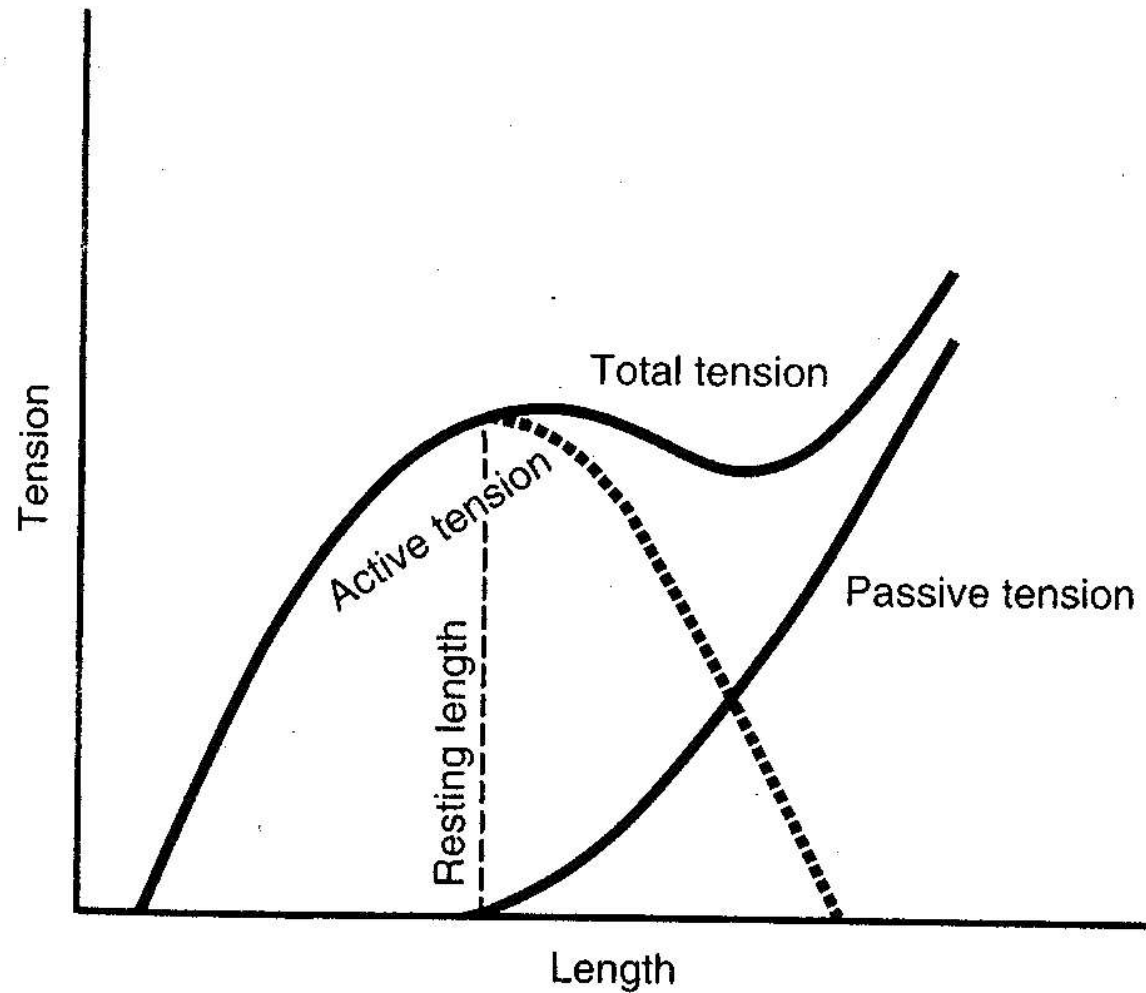
# Structure du muscle et relation $F - L$ active

- Pour un muscle penné avec fibres courtes /  $l_0$  du muscle : effet d'une modification de  $l_0$  externe sur la production de force **plus marqué** / à un muscle avec fibres //
- *Gastrocnemius* : relation  $F - L$  relativement étroite et annulation de tension à  $\sim 115\% L_0$  ;
- *Semi-membranosus* (indice pennation élevé) : relation  $F - L$  plus large et annulation de tension à  $130\% L_0$
- Pourquoi cette différence ?
  - Types de fibres : pas systématiquement
  - Aponévroses : variation entre les muscles

# Cas des muscles posturaux

- *Soleus* (muscle lent) : gamme étendue de lgs pour lesquelles la  $F_{max}$  reste  $\sim$  alors que muscle rapide avec optimum pour une plage étroite de lg
- Pour le *soleus* (m. postural) : développement d'une  $F$  optimale pour une gamme importante de positions articulaires
- Efficacité dans la fonction posturale renforcée par le développement d'une tension *passive* (sans consommation d'E chimique) dès les faibles longueurs (Gareis *et al.*, 1992)

# Bilan : La relation force – longueur isométrique



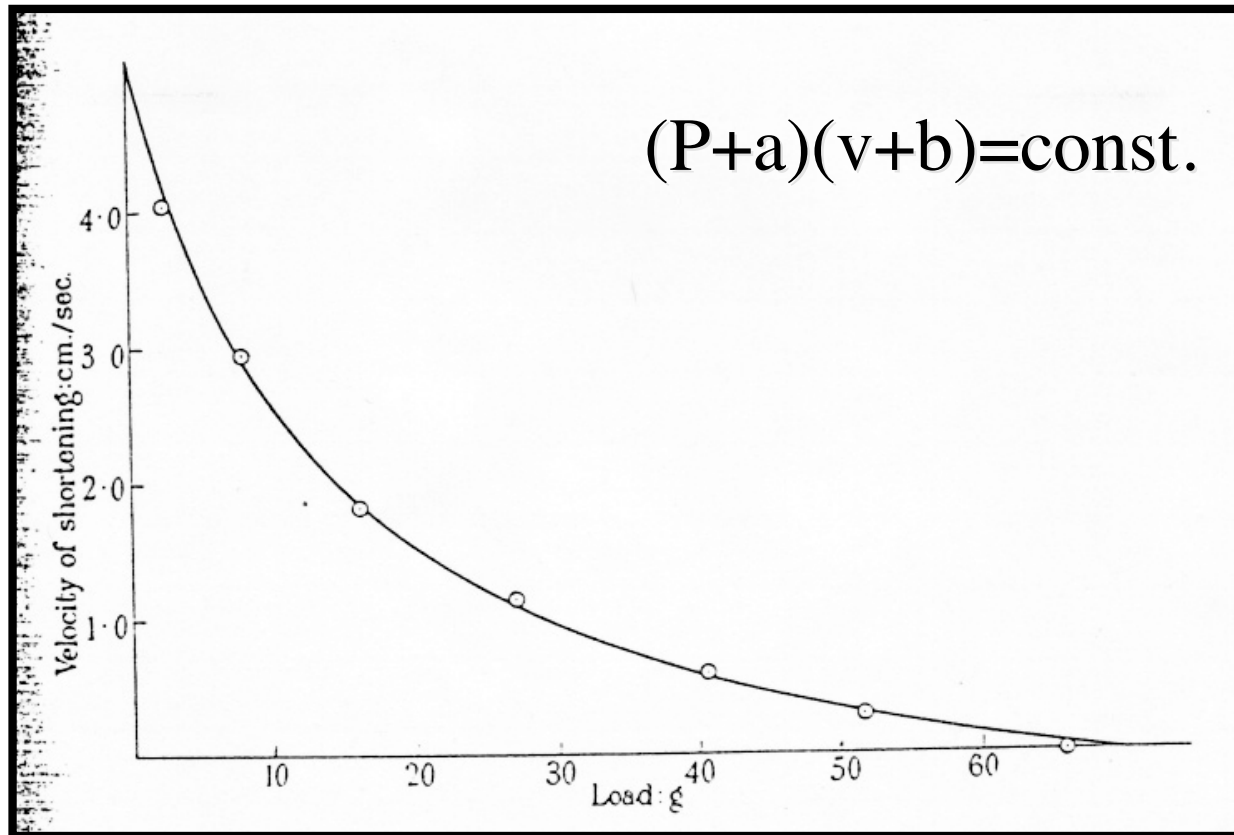
## 2-3. La relation force – vitesse isotonique

- Relation exprimant le fait que la vitesse à laquelle un muscle se raccourcit dépend de la force qui lui est opposée
- Procédure classique : tétaniser un muscle dans des conditions isométriques puis lui permettre de se raccourcir contre une charge constante
- Ainsi, la CES ne subit plus de variation de contrainte et ne participe pas aux changements de longueur !
- Expression propriété F – V de CC : s'affranchir de la participation de la CEP en plaçant le muscle à une  $l_g =$  ou  $<$  à  $L_o$

# La vitesse maximale de raccourcissement

- Relation  $F - V$  permet d'apprécier la  $V_{it}$  maximale de raccourcissement d'un muscle (extrapolation)
- Que la contraction soit isotonique ou isocinétique, il s'agit d'associer les  $\neq$  valeurs de  $F$  et de  $V$  mesurées à l'état d'équilibre.
- Les couples  $F - V$  s'ajustent à une hyperbole appelée relation force – vitesse de A.V. Hill (1938)
- L'augmentation de vitesse de raccourcissement entraîne une diminution de la production de force

# Relation Force-Vitesse hyperbolique



**A.V. HILL Proc. R. Soc. London Ser. B., 126: 136-195, 1938**



# Relations $F - V$ et $P - F$

- Un muscle possédant une relation  $F - V$  très incurvée développe une Puissance faible
- Comme la  $P$  maxi est obtenue généralement par une force et une vitesse moyennes, toutes les fibres d'un muscle vont contribuer à son élaboration
- $P$  max paramètre considéré comme plus représentatif de la mécanique du muscle que  $V$  max ;  $P_b$  de l'exclusion de certaines fibres qui ne suivent pas le raccourcissement imposé

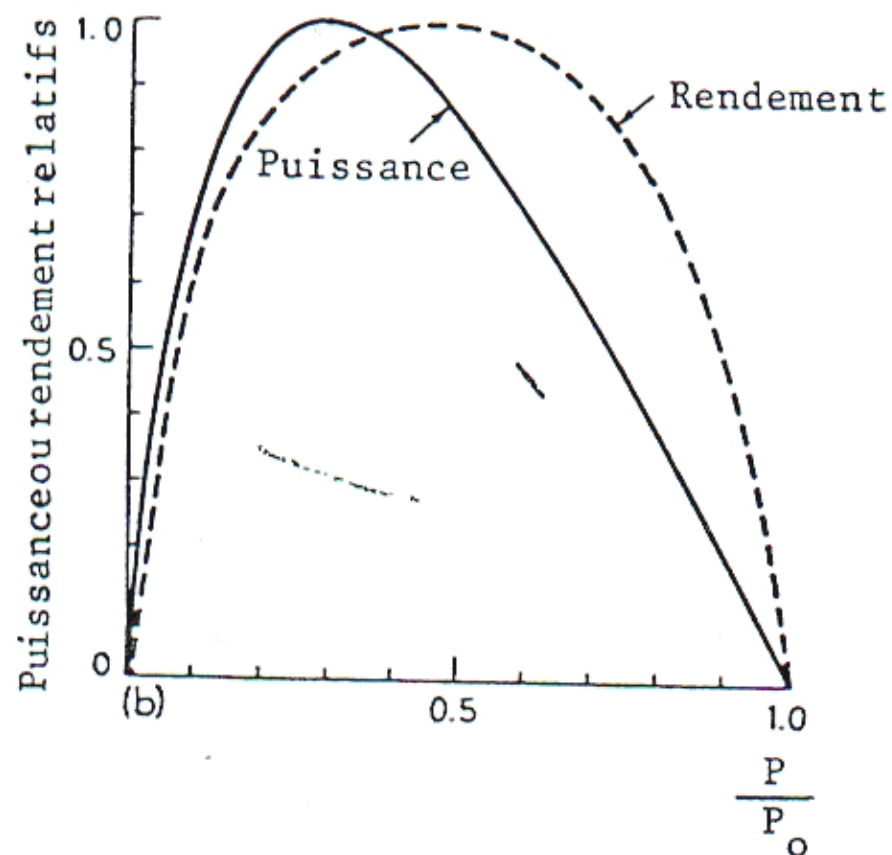
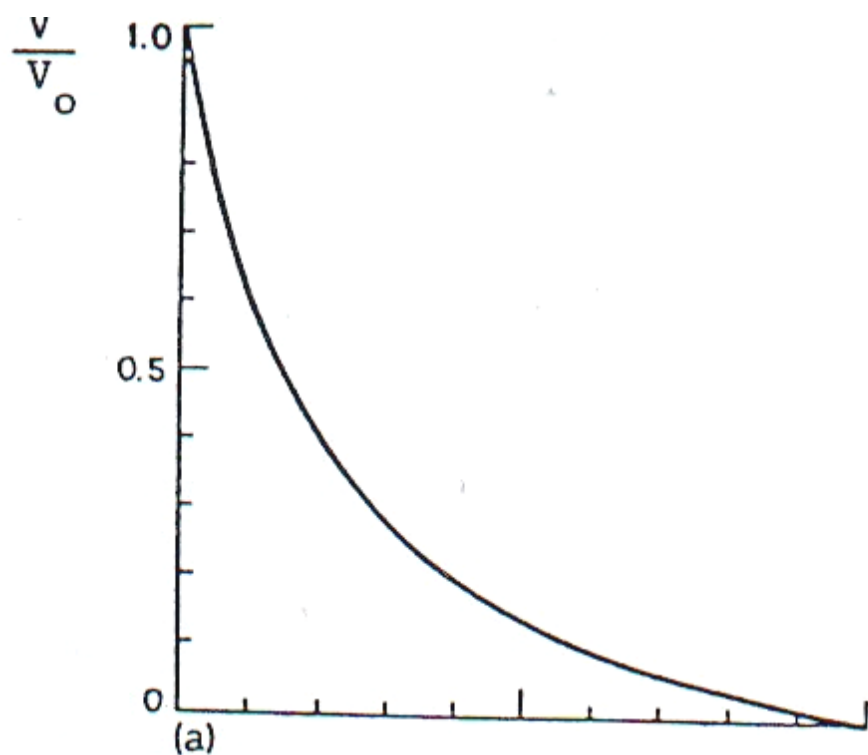


Fig. 4

Relations force-vitesse (a) et puissance ou rendement relatifs-force (b)

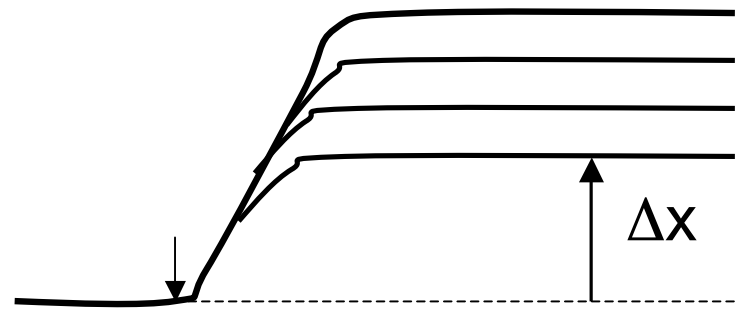
$V/V_0$  : vitesse de raccourcissement normalisée par rapport à la vitesse maximale.

$P/P_0$  : force normalisée par rapport à la force isométrique maximale.

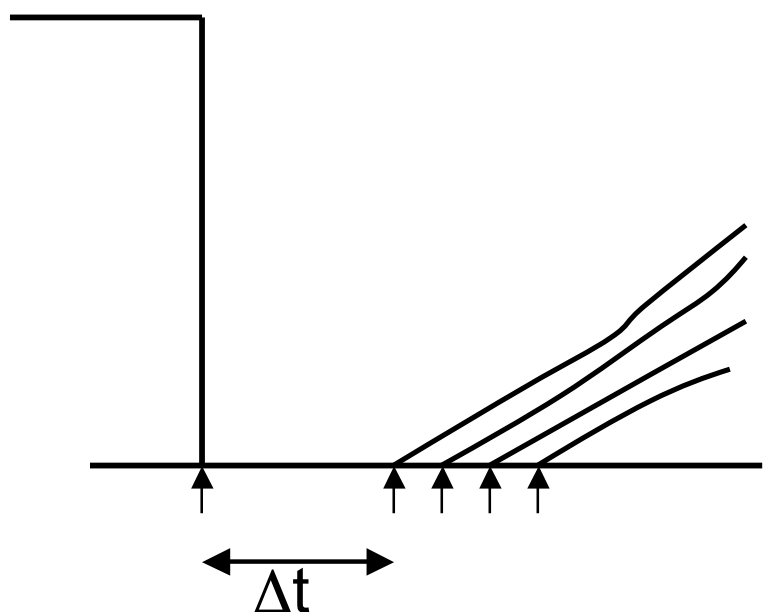
Résultats obtenus sur le sartorius de grenouille par HILL (1964).

# Appréciation de $V_{max}$ de raccourcissement : « slack test »

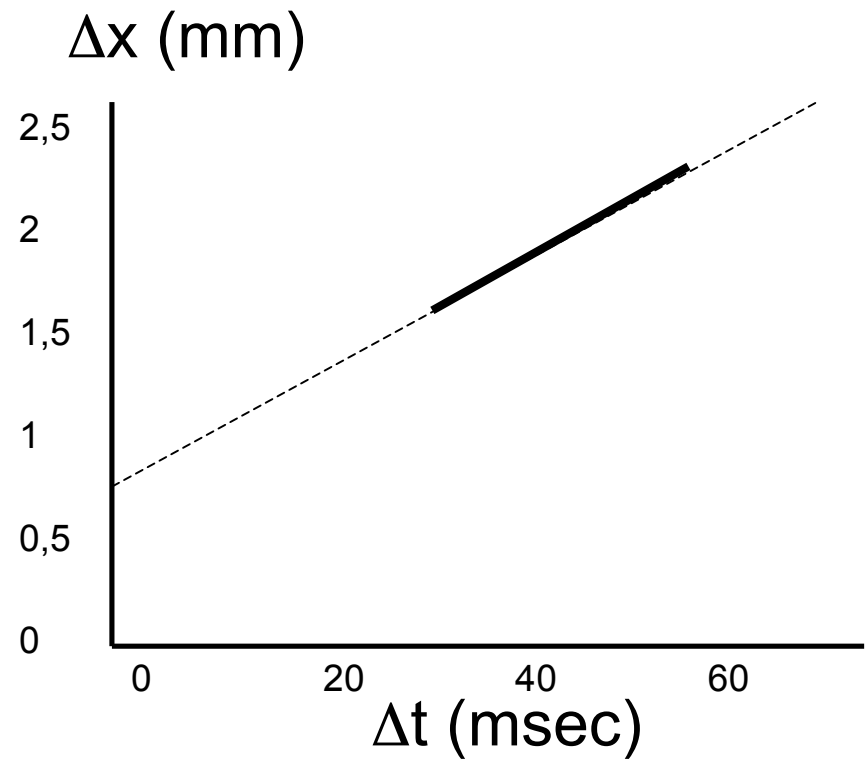
- Deuxième méthode qui évite la construction d'une relation  $F - V$  : Edman (1979) test sur fibre isolée
- Test réalisé en appliquant à une fibre téтанisée isométriquement, une série de détentes rapides d'amplitude variable ( $\Delta x$ ) et suffisante pour annuler la production de force en relâchant complètement la fibre (slack)
- On mesure alors le temps nécessaire ( $\Delta t$ ) pour que la fibre compense le « slack » : c-à-d plus flasque et qui développe à nouveau une tension
- Pendant  $\Delta t$ , on admet que la fibre se raccourcit contre une charge nulle ; pente  $\Delta x / \Delta t$  expression de  $V_0 =$  vit de raccourcissement max sans charge



Variations de longueur imposées



Variations consécutives de force



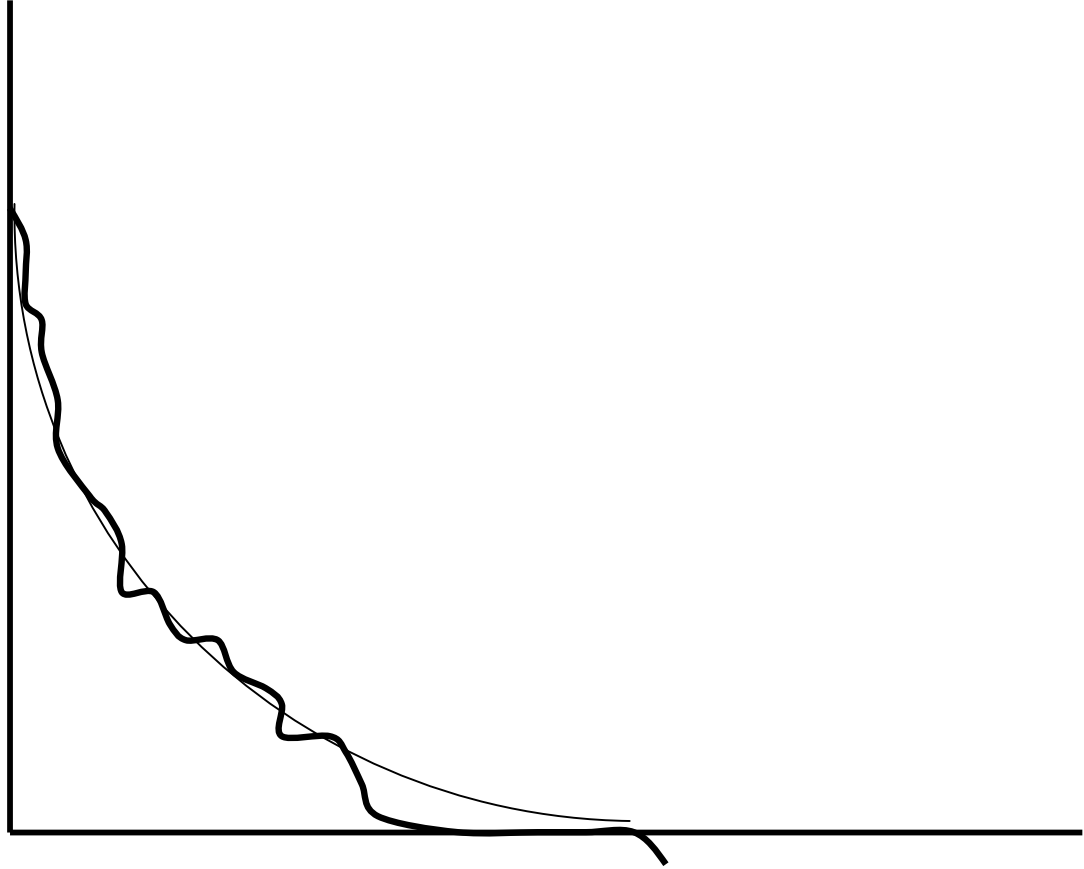
Relation  $\Delta x - \Delta t$  permettant le calcul de  $V_0$

# Comparaison des 2 méthodes

- Sur fibre isolée, Edman (1979)  $V_0$  : peu différent de  $V_{max}$  calculée par extrapolation de la relation  $F - V$  de Hill ; confirmé par la suite
- Sur muscle entier : pas d'égalité car  $V_{max}$  dépend des relations  $F-V$  de toutes les fibres présentes dans le muscle alors que le calcul de  $V_0$  apprécie essentiellement la vit de raccourcissement sous charge nulle des fibres les + rapides (hypothèse que ces fibres sont les premières à développer une force après le « slack »)
- *Soleus* de rat  $V_0 > V_{max}$  de 60%
- *Soleus* de cochon d'inde  $V_{max} = V_0$  car muscle homogène (100% de fibres I)

# Secteurs extrêmes relation F-V

- La qualité de l'ajustement hyperbolique dépend en grande partie de la gamme de F explorées
- Si gamme limitée à 0,4 – 0,8  $Po$  : points bien ajustés à une hyperbole
- *différent* si gamme étendue vers F faibles (V importantes) et vice-versa
- ! Cas de vitesses faibles (0,8  $Po$  et  $Po$ ) :  $Po$  se trouve surestimée de ~30%
- ! Cas des vitesses importantes (<5% de  $Po$ ) : zone influencée par les fibres les + rapides



# Variabilité de la relation F-V

- De tous les paramètres,  $V_{max}$  le plus sensible aux variations de température
  - La sensibilité de  $V_{max}$  à la température s'accroît lorsque la température diminue
- Influence de la longueur des sarcomères
  - Pour une  $l_0$  de sarcomères élevée ( $> 2,7 \mu\text{m}$ ), l'augmentation de  $V_0$  est liée à l'apparition d'une tension passive ; Edman « cette force passive agirait comme une force externe motrice sur l'appareil contractile et tendrait à augmenter  $V_0$  »



# Variabilité de la relation F-V

- Influence du type de fibres
  - La vitesse de raccourcissement d'une fibre musculaire dépend de l'activité ATPasique de sa myosine (Barany, 1967)
  - L'hétérogénéité de structure de la protéine contractile ATPase doit entraîner des différences de vitesse observables sur muscle et fibre isolés.
  - Depuis 1964 (Close), vit raccourc d'un muscle rapide >  $\sim X 2$  à celle d'un muscle lent.
- Autres facteurs d'influence sur vit raccourc musculaire : taille, architecture du muscle, âge et fatigue.

# Autres facteurs

- La vitesse de raccourcissement est considérée comme inversement proportionnelle à la racine cubique du poids  
 $V = M^{-0,33}$  (Hill, 1950)
  - Influence de l'hétérogénéité musculaire : influence de la taille plus prononcée pour les fibres de type I ( $M^{-0,179}$ ) que pour les fibres de type IIB ( $M^{-0,073}$ ) ; Rome *et al.* (1990).
- Cas de l'angle de pennation : à vit de raccourci de sarcomère identique,  $V$  du muscle penné  $< V$  muscle à fibres // mais...  
 $F_{\max}$  isométrique  $>$  pour le muscle penné.

## 2-4. La relation tension - extension

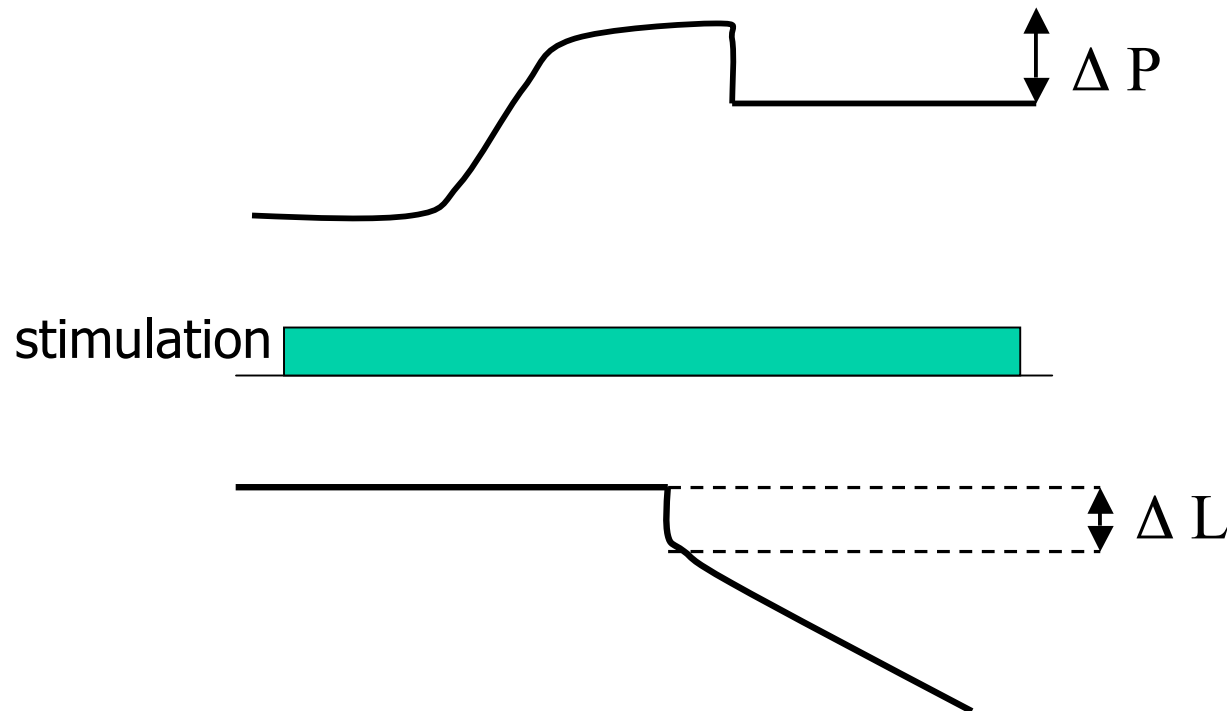
- Lorsqu'un muscle préalablement maintenu dans un état de contraction isométrique a la possibilité de se raccourcir rapidement, on observe :
- des variations rapides de longueur et/ou de tension qui, en termes de modèle à 3 composantes, sont attribuables à la **détente de la CES**.
- Principe de la détente rapide « quick release » ou « controlled release »

# Détente rapide

- Principe : Relâcher brusquement un muscle ou une fibre maintenu au préalable en isométrie (vers  $\sim L_0$ ) pour éviter la participation de la CEP
- Au cours de cette contraction : CES est étirée par CC qui se raccourcie. Donc
- Toutes  $\Delta$  de paramètres mécaniques après perturbation attribuables à la CES (peu amortie et qui ne demande qu'à se détendre)
- La CC activée présente une gde résistance à l'étirement

# Détente rapide (1)

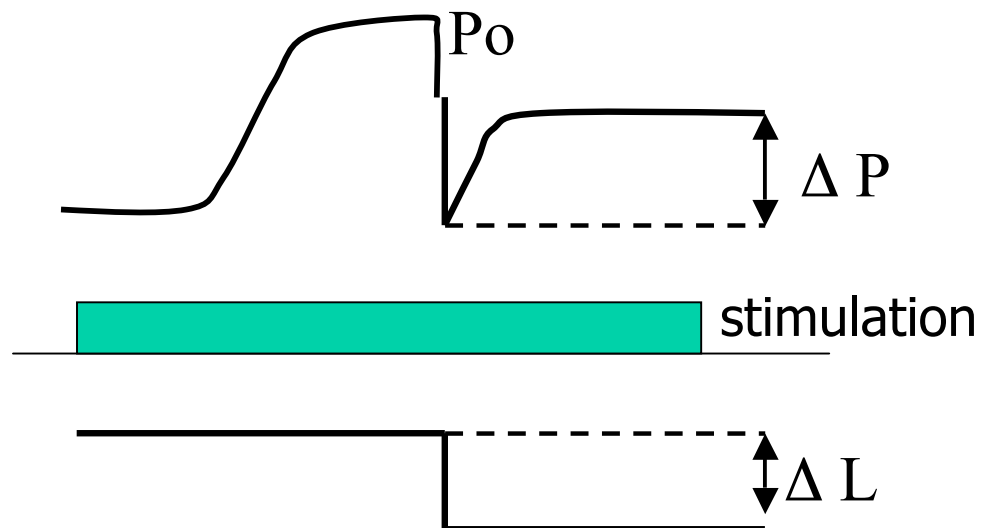
- Deux situations expérimentales :
  - Détente élastique par réduction de la charge imposée (quick release ou échelon de tension)
    - Association d'une phase précoce de  $\Delta$  de longueur à la réduction de la tension



La détente ( $\Delta L$ ) est suivie d'un raccourcissement isotonique

# Détente rapide (2)

- Deux situations expérimentales :
  - Détente élastique par raccourcissement du muscle d'une certaine valeur (controlled release ou échelon de longueur)
    - Association de la chute brutale de tension musculaire au raccourcissement imposé



La chute de tension ( $\Delta P$ ) est suivie d'un redéveloppement à la nouvelle longueur

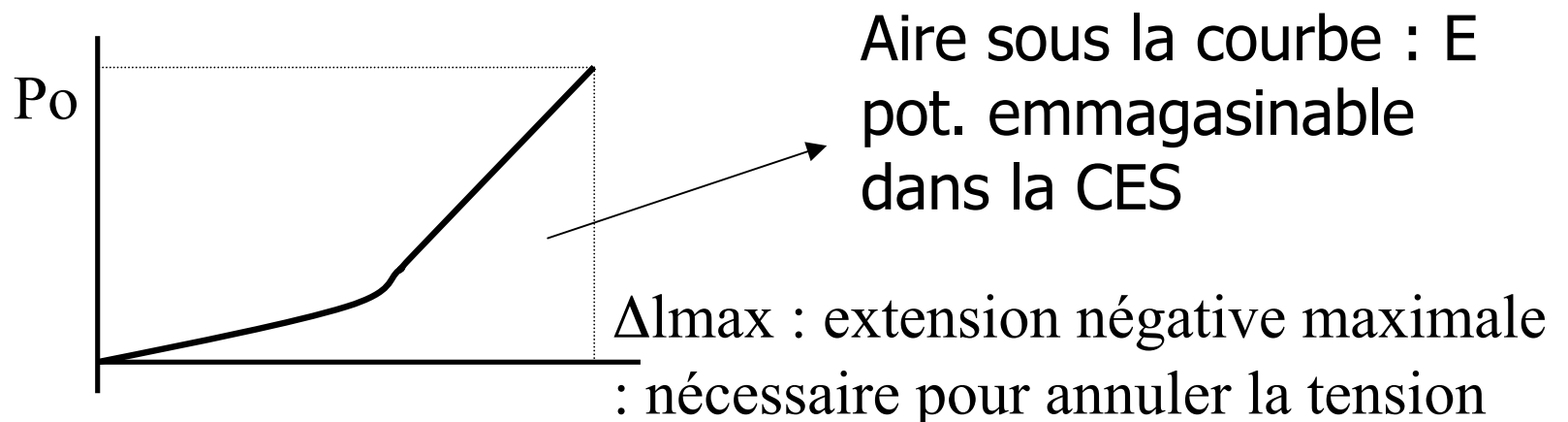
# Détente rapide

- Quelque soit la méthode utilisée, résultats exprimés en termes de raideur ( $R = \Delta P / \Delta L$ ) ou d'extensibilité ou compliance ( $C = \Delta L / \Delta P$ )
- Les relations traduisant la variation de l'un ou l'autre de ces coefficients d'élasticité se présentent sous la forme de :
  - courbes tension – détente (tension – extension :  $P/P_0 = f(\Delta L/L_0)$ )
  - Courbes contrainte – déformation (stress-strain : stress =  $P \cdot \text{cm}^{-2}$  et strain =  $\Delta L/L_0$ )

# Élasticité du complexe muscle - tendon

## La relation tension –extension du complexe muscle – tendon

- Mesures réalisées en détente, soit dans des extensions négatives
- Courbes de natures exponentielles indiquant une croissance de la raideur avec la force





## Autres méthodes d'évaluation de la raideur

- Relation tension – extension est une caractéristique de la CES ; pour s'affranchir de la référence au modèle à 3 composantes,  
∇ d'autres approches de la raideur du muscle en activité :
- Raideur dynamique évaluée par l'étirement : consiste à imposer au muscle tétanisé des étirements sous forme cyclique (sinusoïdaux) ou de rampe : mesure d'une raideur incrémentale
- Calcul dans :
  - des conditions de stabilité avec l'expression du rapport entre la variation de tension et l'amplitude de l'étirement ayant induit cette variation (raideur statique) ou dans
  - des conditions transitoires avec l'expression du rapport entre les incréments de force et de longueur (raideur dynamique incrémentale)

# Variabilité de la raideur musculaire

- $\forall$  diff facteurs susceptibles d'influencer la raideur musculaire :
  - La longueur du muscle
  - Le type de muscle
  - La température
  - La fatigue
- Relation tension –extension dépend-elle de la longueur du muscle ?
  - Non pour le *sartorius* de grenouille pour des  $l_g < 1,25 L_o$  ; au-delà les variations observées sont dues à l'élasticité de la CES et de la CEP (due à l'importance de l'étirement)
  - Pour de faibles longueurs, la raideur de la fibre musculaire reste élevée malgré une diminution de la force
  - Sur muscle entier : résultats contradictoires dus à l'angle de pennation (Ettema et Huijing, 1994)

- Relation tension –extension dépend-elle du type de muscle?
  - étude comparative relations tension-extension *tibialis anterior* & *soleus* (Wells, 1965) : à contrainte = CES muscle riche en FI présente une raideur + importante muscle riche en FII
  - Entraînement ou inactivité : un enrichissement du muscle en FI s'accompagne d'une ↑ de raideur de CES alors enrichissement du muscle en FII : ↑ compliance

- Relation tension – extension dépend-elle de la température ?
  - Majorité : lors d'une variation de température, la raideur n'évolue pas // à la force
  - Pour 0 à 20°C, peu d'évolution de la raideur CES
- Relation tension – extension dépend-elle de la fatigue ?
  - Edman et Lou (1990) : la production de force est largement affectée par l'activation fréquente alors que la raideur l'est beaucoup moins ; ex pour une ↓ de 25% de force, correspond une ↓ de 9% de la raideur
    - Déficit de force lors de la fatigue ne serait donc que partiellement imputable à une ↓ du nombre de pont d'union attachés ; il y aurait également pour ces ponts une ↓ de capacité à produire de la force

# Le cycle étirement- détente (CED)

- Constat : dans les activités naturelles, le + souvent, le raccourcissement commence alors que muscle en contraction a déjà été étiré par une force générée par un groupe musculaire antagoniste.
- Le muscle subit un CED qui améliore le rendement mécanique (Bosco et al., 1992)
- Amélioration classiquement attribuée à un processus de stockage-restituion d'Epot élastique au niveau de la CES du complexe muscle-tendon
- **Cette énergie dépend à la fois de la force produite par le muscle et de la raideur de la CES**

# *La phase d'étirement*

- 1 - Surproduction de force** : lorsque un muscle actif est étiré, il résiste à l'étirement en développant une force  $>$  à la force isométrique maximale  $P_0$  ;
- Surproduction de force décrite sur muscle entier & fibre isolée ;
  - La force atteinte à la fin de l'étirement dépend à la fois de l'amplitude et de la vitesse de la perturbation mécanique
    - À vitesse modérée : la force croît rapidement puis reste constante ou croît – rapidement dans la deuxième partie de l'étirement
    - À vitesse d'étirement importante : pic de force suivi d'une chute alors que l'étirement se poursuit : la vitesse de reformation des ponts n'est pas suffisante pour maintenir la production de force (effet « slip » Sugi, 1972)

# *La phase d'étirement*

Le supplément de force lié à l'étirement peut provenir :

- D'un accroissement relatif du nombre de ponts attachés (Colomo et al., 1986)
- D'une augmentation de la force développée par chaque pont (Cavagna et al., 1985)
- Les deux hypothèses

# *La phase d'étirement*

**2 – La modification de la raideur** : Puisque sollicitée par une Force + importante, la CES doit emmagasiner au cours de la *phase d'étirement* + d'énergie potentielle / à une contraction isométrique

> Mécanisme commun à toute structure de ressort

**OR** pour le muscle : plus complexe !

car la raideur de la CES évolue au cours de l'étirement

↑ de raideur provient du caractère hétérogène de la CES qui sur muscle entier comprend aussi bien à des structures tendineuses que des ponts d'union



# *La phase d'étirement*

**3 – conséquences énergétiques** : lorsqu'un muscle tétanisé est étiré, le surcroît de force développée entraîne un stockage additionnel d'Epot élastique dans la CES : stockage peu coûteux en termes d'énergie chimique car :

Au cours de l'étirement la consommation d'ATP est moindre qu'en contraction isométrique : quel mécanisme pour l'épargne d'ATP?

- *si étirement important* : rupture mécanique des ponts d'union avant que leur cycle attachement-détachement ne soit terminé : création de nouveaux ponts avec les sites d'actine suivants sans consommation d'ATP (Goldsprink, 1977)

# *La phase d'étirement*

## **3 – conséquences énergétiques : quel mécanisme pour l'épargne d'ATP?**

- *si présence de muscle riche en F I* : la durée de vie des ponts d'union est relativement longue / à la durée de la phase d'étirement (Bosco, 1982)
- l'énergie potentielle stockée dans les ponts d'union ne sera restituable au cours de la détente que si ces ponts restent attachés ; s'ils se détachent, énergie dissipée sous forme de chaleur (White, 1997)

# *La phase de détente*

## Restitution d'énergie potentielle :

Lorsqu'un muscle téτανisé est autorisé à se raccourcir immédiatement après une contraction isométrique, l'Epot préalablement stockée dans sa CES est restituée et participe au travail + réalise par le muscle au cours de son raccourcissement (Cavagna et al., 1986)

Quantité d'E mécanique élastique appréciée par l'aire sous la courbe tension – extension !

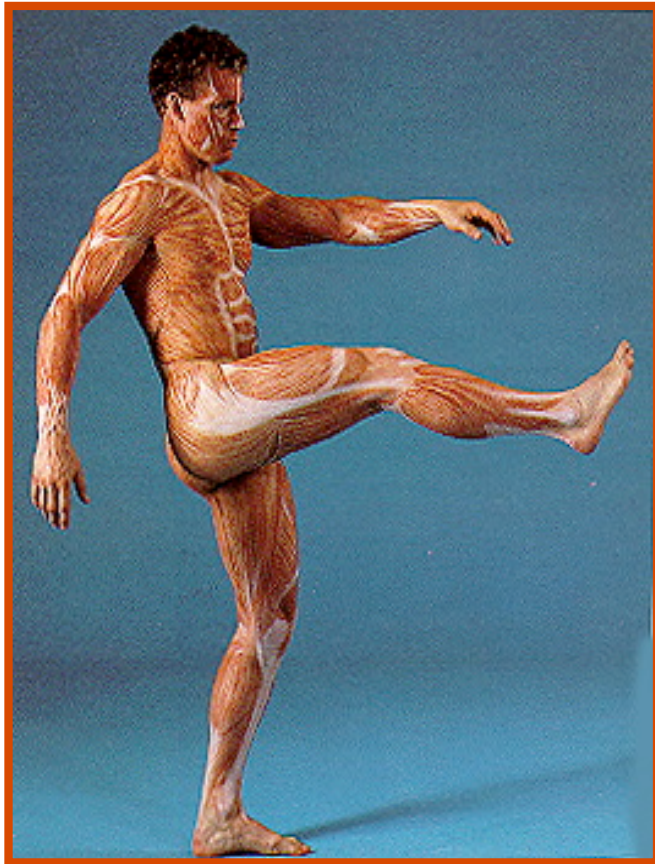
Effet + d'un CED sur la restitution d'Epot, 2 origines :

- stockage + important lié à la surproduction de force
- amélioration effective de la restitution liée à la diminution de raideur en **détente**

# *Intérêt du Cycle Étirement Détente*

- une  $\uparrow$  de raideur de CES à *l'étirement* est un avantage car elle permet une meilleure transmission de la force développée par la CC ;
- le temps de couplage (délai étirement-raccourcissement) s'en trouvera réduit (Bosco et al., 1981), et favorise en retour la restitution d'Epot élastique en minimisant sa dissipation sous forme de chaleur
- l'efficacité musculaire est augmentée, d'autant + que l' $\uparrow$  de force durant l'étirement est peu coûteuse en termes d'E chimique

# III – Propriétés mécaniques du muscle humain *in situ*



- Étude généralement abordée en s'intéressant à des mouvements **volontaires**
- Variables mécaniques mesurées au niveau de l'articulation mobilisée : obtention de relations périphériques
- > Vérification des relations caractéristiques sur le muscle isolé avec données fournies par l'étude biomécanique du mouvement
- ! Les propriétés mécaniques se manifestent au travers de la complexité des systèmes musculo-articulaires ....
- ....de fait seuls des mouvements simples (mono-articulaire permettent une étude quantitative des propriétés mécaniques du muscle humain *in situ*

# 3-1. Les évaluations périphériques

## 311 - Utilisation d'ergomètres :

- Dispositifs très variés... dont deux à distinguer : guide-mouvement et avec motorisation
- Dans tous les cas : posture générale du sujet fixée en laissant s'effectuer que le mouvement étudié

## Les guide-mouvements

- Dispositifs qui permettent la mesure de variables cinématiques et mécaniques articulaires au cours du mouvement volontaire (contraction ni isométrique, ni isotonique)

- Variables musculaires calculées sur la base d'une modélisation du système musculo-squelettique
- Articulation du coude la + étudiée car modélisation simple
- Appareils munis de capteurs : mesure du couple externe et du déplacement angulaire (et dérivées)

### Dispositifs motorisés

- Dispositifs avec contrôle de la vitesse d'exécution du mouvement : isocinétique (introduit par Hislop et Perrine, 1967)
- Principalement le groupe des muscles extenseurs du genou



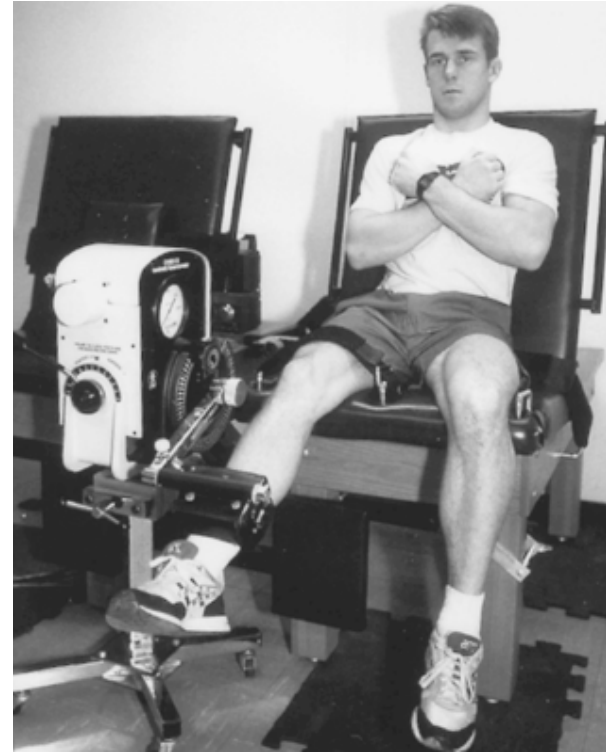
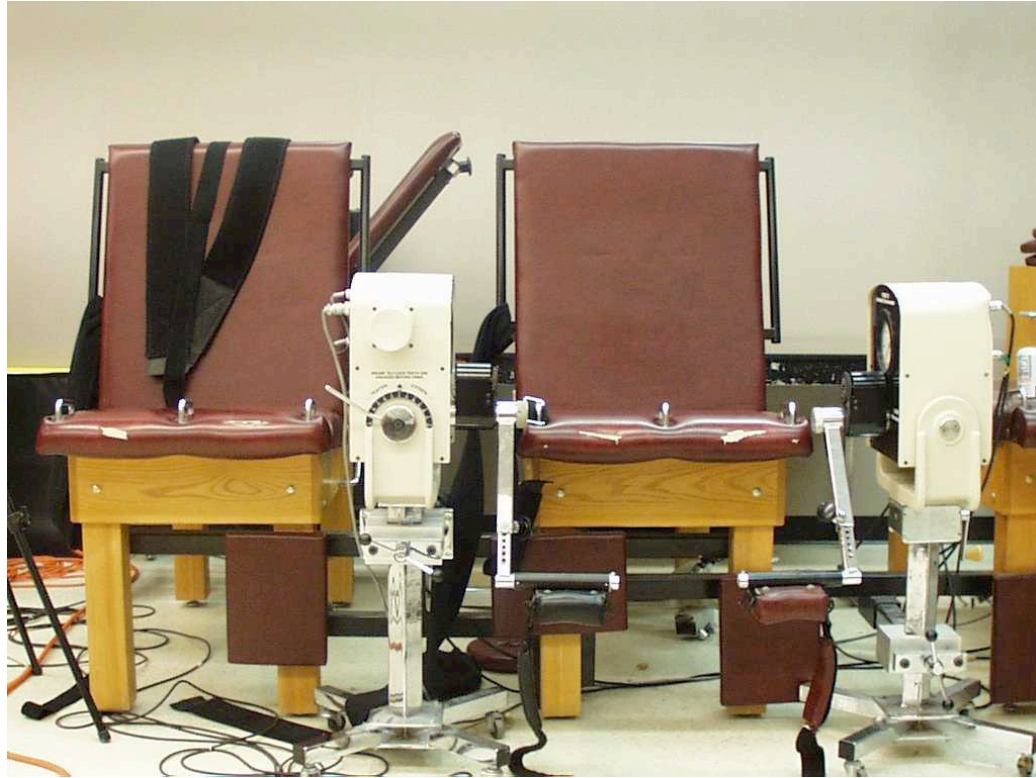
## 312 - La relation couple – angle

Reflet périphérique des variations de  $F$  des muscles en fonction de leur longueur

- Analogie au muscle isolé : couple passif et actif

**Couple passif** : peu de travaux ;

- Consiste à mesurer un couple passif dans des conditions purement statiques, ou à déterminer l'évolution d'un couple élastique passif suite à un mouvement très lent à vitesse constante
- Résultats : évolution non linéaire du couple avec l'angle articulaire



**Couple actif** : relation en conditions isométriques en mesurant pour diff. angles articulaires le couple externe développé ;

- Afin d'obtenir un niveau constant d'excitation musculaire, recours à la CMV le + souvent (si s/s maximale – étude via EMG) : coude & genoux
- Relation couple – angle pas le simple reflet de la relation force-longueur car forme très dépendante des variations du bras de levier des muscles
- Valeurs de couples les plus élevées aux angles voisins de  $90^\circ$

## 313 - La relation couple – vitesse angulaire

Reflet périphérique des variations de  $F$  des muscles en fonction de leur vitesse de raccourcissement

- Majorité des études sur muscle humain *in situ* : mouvements exécutés à vitesse angulaire constante avec groupe musculaire en CMV
- Articulation la + étudiée : le genou
- / au modèle de Hill , problèmes :
- 1- Mouvement isocinétique n'implique pas automatiquement un raccourcissement musculaire à vitesse constante ; tout dépend de la géométrie musculo-squelettique (bras de levier qui devrait évoluer linéairement avec l'angle pour assurer un isocinétisme musculaire) ;

Pas le cas des fléchisseurs du coude dont le bras de levier évolue paraboliquement avec l'angle articulaire

- 2 – le couple évolue constamment au cours du mouvement isocinétique, entraînant une modification permanente de la force musculaire ; situation différente sur muscle isolé où force et vitesse sont simultanément constantes
- 3 – sur muscle isolé avec application d'un téтанos : respect d'une condition d'activation maximale du muscle ... pas vérifié au cours du mouvement isocinétique car le recrutement des UM peut varier selon les conditions d'exécution du mouvement

- 4 – le couple mesuré au cours du mouvement isocinétique est supposé égal à la force développée par le groupe musculaire agoniste ;  
vrai si les moments mesurés sur l'ergomètre sont égaux aux moments résultants au niveau de l'articulation ; Herzog (1988) différences entre ces 2 moments de l'ordre de 17%

\*\*

Malgré ces remarques & difficultés d'interprétation,  
relation couple – vitesse angulaire grande utilité  
dans les effets d'une rééducation

Relation couple – angle sensible à la typologie  
musculaire

## 3-2. Du mouvement au muscle

### 321 – Modélisation de la géométrie musculo-articul :

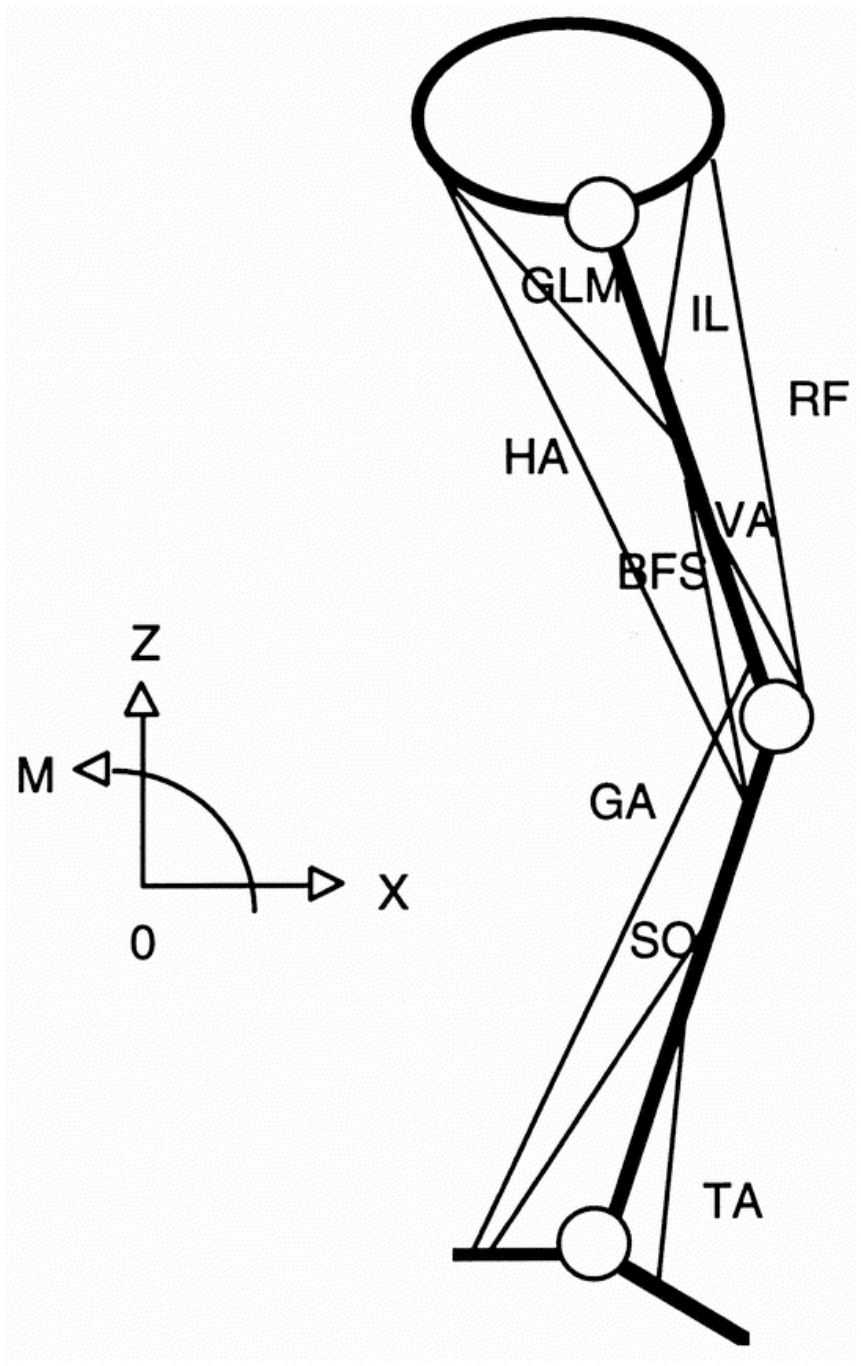
- Pour interpréter les relations périphériques (3-1.) en termes de relations musculaires, nécessaire d'approcher la cinématique musculaire et d'apprécier la force développée par un muscle particulier au sein de son groupe agoniste.

### Variables cinématiques du muscle

- Pour un système articulaire actionné par un groupe musculaire il est possible d'apprécier la longueur et la vitesse de chaque muscle

- Depuis Wilkie (1950) hypothèses suivantes retenues :
  - ✓ Le segment mis en mouvement est assimilable à une tige rigide
  - ✓ L'axe de rotation de l'articulation est fixe
  - ✓ Les forces de frottement articulaire sont négligeables
  - ✓ Les insertions des muscles sur les pièces osseuses sont ponctuelles
- **Ainsi**, de l'analyse géométrique de la fig géométrique définie par la ligne joignant les insertions d'un muscle et l'axe de rotation de l'articulation, possible de déduire les variables cinématiques de ce muscle





- Appréciation des points d'insertion musculaire via étude préliminaire sur cadavres et/ou clichés radio
- Proposition d'équation empirique associant une distance insertion-axe de rotation à une donnée anthropométrique

### Évaluation de la force musculaire

Pb : tout couple au niveau d'une articulation résulte de l'action conjuguée de plusieurs muscles agonistes voire antagonistes ; valeur de couple donnée mais impossible de calculer la force développée par un muscle particulier : infinité de solutions

Deux types de méthodes :

- 1 - Méthode réductionniste : consiste à réduire le groupe musculaire à l'un des agonistes dont l'action est considérée comme représentative ; grp musc représenté par un « **muscle équivalent** »
- Conditions de la validité du concept : hypothèses précédentes + considérer la participation des antagonistes comme négligeable en considérant que
  - le niveau d'excitation du muscle équivalent est représentatif de ceux de ses agonistes ; EMG employée pour vérifier la constance d'activité des agonistes & absence d'activation des antagonistes

2 - Méthode avec critères d'optimisation : consiste à estimer les forces entre les différents muscles en utilisant soit :

- Un critère EMG : contribution relative de chacun des muscles qui est fonction de l'énergie du signal EMG
- Un critère anatomique : la force maximale développée par un muscle est pple à sa surface de section ; préférable d'évaluer une section physiologique plutôt qu'anatomique

*Cas muscle penné* : section physiologique

nb de fibres x section de chaque fibre = (masse du muscle x densité musculaire<sup>-1</sup> x distance entre les tendons<sup>-1</sup>) x sin (angle pennation)

## 322 – Propriétés contractiles :

- **Relation F – longueur** : allure semblable à celle établie sur muscle isolé ; résultats Pertuzon et al; (1971) sur fléchisseurs et extenseurs  
>>Il en ressort que les variations de longueur musculaire au cours du mouvement naturel sont largement suffisantes pour induire des modifications dans la production de force
- L'utilisation du concept de muscle équivalent conduit à des résultats cohérents ; soulignons que
  - La force développée par ce muscle fictif est la résultante de la contribution de chaque muscle du groupe
  - La variation de la force résultante avec l'angle articulaire est déterminée par les relations F – longueur de chacun des muscles

- **Relation F – vitesse** : application du concept de muscle équivalent pour transformer une relation couple-vitesse angulaire d'un grp en contraction max en une relation F – vitesse comparable à celle d'un obtenu sur muscle isolé et tétanisé maxi
- Comparaison hasardeuse dans la mesure où la relation couple-vitesse est déterminée avec mouvement à vitesse angulaire constante ; ceci n'implique pas que la vitesse de raccourcissement du muscle soit constante !
- Pour le coude en flexion : vitesse cste de raccourcissement des fléchisseurs qu'autour de la position moyenne de l'articulation en conditions isocinétiques

## Conséquences de la relation F – vitesse au niveau de l'accomplissement du geste

- Lorsque la vitesse d'un mouvement croît, possible que certains muscles du groupe impliqués dans le geste atteignent des vitesses  $>$  à leur vitesse max de raccourcissement...et donc ne participent plus au développement de la force = restructuration des synergies musculaires
- Analyse de Wilkie sur flexion du coude : premier muscle éliminé le *brachioradialis* puis *brachialis* ; donc la vitesse max du group correspondrait à celle de raccourcissement du *biceps brachii*.
- La relation F – V limite la vitesse à laquelle peut être lancé un engin ; Hill 30 m/s lancer balle au cricket alors que  $\sim 1$  m/s v max des extenseurs coude

# Propriétés élastiques

- Préférer l'application de la détente rapide à un « muscle équivalent » ; consiste à développer une contr. isométrique puis libérer le segment distal de l'articulation durant la phase de maintien > dès que le mvt est déclenché, la force décroît au fur et à mesure que le muscle se raccourcit.
  - La phase initiale de ce mvt = détente de la CES (Goubel et Pertuzon, 1973) ; expression des variations de F et  $l_g$  permet le calcul de la compliance
- En variant le niveau de contraction iso, relation compliance - F > diminution C en f (F) pour fléchisseur équivalent
- Quel Pb méthode détente rapide *in situ* ? (1) Inertie opposée au mvt ne permet pas un raccourc instantané des élts élastiques ; (2) lors de la détente CC est le siège d'une défacilitation (*unloading*) > 1+2 > permettent un réétirement de CC donc s/s estimation de variation de  $l_g$  de CES et de la compliance !



# ***A retenir muscle idéal***

- **Relation F - longueur** confirme la théorie des filaments glissants : force développée comme la somme de celle développée par chacun des ponts.
- Relation a la forme d'une parabole inversée ; les muscles *longs* sont les muscles du mouvement (raccourcissement important) alors que les muscles *courts*, plus forts, stabilisent les segments (corps).

# ***A retenir muscle idéal***

- **Relation F - vitesse** hyperbolique ; la force est proportionnelle à la section et la vitesse à la longueur du muscle > la puissance est donc identique pour des muscles de même volume.
- La cinétique des ponts d'union explique la relation F - vitesse.

# Fin

