

THESE

En vue de l'obtention du grade de

Docteur de l'Université de Nantes

École doctorale : Cognition, Education, Interactions

Discipline : Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives

Spécialité : Physiologie / Biomécanique

Etude des coordinations musculaires par extraction des synergies

Application au geste d'aviron

Présentée et soutenue publiquement par

Nicolas A. Turpin

Le 10 février 2012, devant le jury composé de:

Rapporteurs

Nicola MAFFIULETTI	Chercheur, HDR	Schulthess Clinic, Zurich, Suisse
Jean Yves HOGREL	Chercheur, HDR	Institut de Myologie, Paris

Examineurs

Guillaume MILLET	Professeur des Universités	Université de Saint-Etienne
Denis MOTTET	Professeur des U-niversités	Université de Montpellier 1
Floren COLLOUD	Maître de Conférences	Université de Poitiers

Directeurs

Arnaud GUEVEL	Professeur des Universités	Université de Nantes
François HUG	Maître de Conférences, HDR	Université de Nantes
Sylvain DURAND	Maître de Conférences	Université du Maine

Avant-propos

« Demandez et l'on vous donnera, cherchez et vous trouverez, frappez et l'on vous ouvrira ».

Matthieu 7-7

Les travaux présentés dans ce manuscrit de thèse ont été réalisés au sein du laboratoire « Motricité, Interactions, Performance » (EA 4334) de l'UFR STAPS de l'Université de Nantes.

Je tiens ici à saluer tous mes collaborateurs et amis et à remercier tous ceux qui ont permis l'aboutissement de ce travail. Je vais premièrement remercier mes directeurs de thèses Arnaud Guével, François Hug et Sylvain Durand pour m'avoir fait confiance sur ce projet, j'ose espérer que vous n'avez pas regretté votre choix. ;-). Je remercie encore Arnaud et François pour leur soutien, je sais vous en avoir fait voir de toutes les couleurs et je sais ce que je vous dois, merci pour tout.

Je remercie le Dr. Nicola MAFFIULETTI et le Dr. Jean Yves HOGREL de me faire l'honneur d'être les rapporteurs de cette thèse et de participer à ce jury de thèse.

Je remercie le Pr. Denis MOTTET, le Pr. Guillaume MILLET et le Dr. Floren COLLOUD de me faire l'honneur de juger ce travail en tant qu'examineurs et de participer au jury de cette thèse.

Je vais remercier ensuite tous ceux qui ont collaboré plus directement à ce travail. Arnaud Dossat, Antoine Nordez, François Hug, lorsque je m'emmêlais dans les connexions en tous genres. Floren Colloud, pour avoir accepté de nous fournir l'ergomètre utilisé lors des expérimentations finales. Philippe Sarrazin avec qui j'ai « galéré » sur la conception du premier ergomètre. Thibaut Deschamps pour nous avoir aidé lorsque nos connaissances statistiques faisaient défaut. Arnaud Dossat et « nos » deux étudiants Sandra Stössel (;p) et Fabien Tessier pour leur aide indispensable lors des expérimentations.

Trois années (+1/4) de thèse c'est surtout du temps passé au contact de jeunes cerveaux passionnés et passionnant, donc ici, à tous mes amis du bocal. A M-Cécile pour avoir réussi à me faire courir et pour tant, tant d'autres choses ; A Charlotte qui a su me montrer que mon inconscient était bien plus fort que moi. Un merci tout particulier au « couple » A Arnaud T et M-Cécile. Au Dr. Dossat, au Dr. Fouré, à Killian le manouche, à Lillian et Matthieu pour ces

*échanges, ces questions, ces idées. A Tristan, Hugo, et à tous les autres que je n'oublie pas... ;D.
Merci pour tout.*

*A mes amis Toulousains bien sûr, et notamment Saad et Laurent, cette thèse c'est un peu
grâce à vous. Bon courage à Fabien, mon autre frère d'armes.*

*Je dédie enfin ce travail à ma Louloute, à mes parents, à ma famille. Ma vie et mon
travail n'ont de sens que par vous.*

Publications et communications associées à ce travail de thèse

Publications dans des revues scientifiques internationales à comité de lecture

Turpin NA, Guével A, Durand S, Hug F. (2011). Fatigue-related adaptations in muscle coordination during a cyclic exercise in humans. *J Exp Biol.* 214 (Pt 19): 3305-14

Turpin NA, Guével A, Durand S, Hug F. (2011). No evidence of expertise-related changes in muscle synergies during rowing. *J Electromyogr Kinesiol.* (21): 1030–1040

Turpin NA, Guével A, Durand S, Hug F. (2011). Effect of power output on muscle coordination during rowing. *Eur J Appl Physiol.* 111(12): 3017-3029

Hug F, **Turpin NA**, Guével A, Dorel S. (2010). Is interindividual variability of EMG patterns in trained cyclists related to different muscle synergies? *J Appl Physiol.* 108(6): 1727-36

Travaux menés hors contributions explicitement incluses dans la thèse

Hug F, **Turpin NA**, Couturier A, Dorel S. (2011). Consistency of muscle synergies during pedaling across different mechanical constraints. *J Neurophysiol.* 106(1): 91-103

Hug F, **Turpin NA**, Dorel S, Guével A. Smoothing of electromyographic signal can influence the number of extracted muscle synergies (soumis à *Clinical Neurophysiology*)

Ces articles sont présentés en ANNEXE II et III respectivement.

Développement technologique :

Dans le cadre de ce travail de thèse, un logiciel de traitement des données EMG écrit sous Matlab® a été conçu (Présenté à la fin du chapitre IV, voir aussi ANNEXE I). Ce logiciel, **Synemg V1.0.0** fait actuellement l'objet d'une déclaration de propriété intellectuelle auprès de l'INPI.

Communications dans des congrès internationaux

Hug F, **Turpin NA**, Guével A, Dorel S. (2010). Is interindividual variability of EMG patterns in trained cyclists related to different muscle synergies? *Congrès de l'ISEK – Aalborg.*

Turpin NA, Guével A, Dossat A, Durand S, Hug F. (2010). Recognition of Muscle Functional Organization in Rowing by Synergy Identification. XXXV^{ième} congrès de la société de biomécanique. Le Mans. Communication orale.

Turpin NA, Guével A, Durand S, Hug F. (2011). Muscle coordination changes during an exhaustive exercise in trained rowers. Congrès de l'*ISB*. Bruxelles. Communication orale.

Communications dans des congrès nationaux

Turpin NA, Guével A, Durand S, Hug F. (2011). Les coordinations musculaires en aviron sont construites autour de synergies musculaires robustes. *Colloque SRPDL IV*. La Roche sur Yon. Communication orale.

Ce travail a été soutenu financièrement par la Région Pays de la Loire (Projet OPERF2A – « Optimisation de la performance et des interactions *homme/machine* en sport automobile et en aviron »).

Liste des principales abréviations

ACP : Analyse en Composante Principale, méthode de factorisation matricielle

BLF : Best Linear Fit

cf. : confer

DDL : Degré De Liberté

e.g. : Exempli Gracia (par exemple)

EMG : électromyographie

EXP : sujets entraînés (**EX**perienced subjects)

Fh : Force mesurée au niveau de la poignée (**Force H**andle)

FT : Fixed Threshold

ICA : Independant Component Analysis, analyse en composante indépendante qui est une méthode de factorisation matricielle

i.e. : Id Est (c'est-à-dire)

KP : Knee Point

KP2 : Knee Point method # 2

NMF : factorisation matricielle non négative (**Non-negative Matrix Factorization**)

PA : Potentiel d'Action

PM : Puissance Moyenne ; fait référence à la puissance moyenne évaluée sur un 2000m sur ergomètre.

PTNs : neurones du tractus pyramidal (**P**yramidal **T**ract **N**eurons)

RMSE : erreur moyenne quadratique (**Root Mean Square Error**), les éléments de la différence entre les valeurs d'un modèle et les valeurs réelles sont mis au carré, moyennés et mis à la puissance un demi.

Tlim : Temps Limite

UM : Unité Motrice

VAF : variance expliquée (**V**ariance **A**ccounted **F**or)

Table des matières

INTRODUCTION GENERALE	1
ORGANISATION DU MANUSCRIT	3
CHAPITRE I : L'ELECTROMYOGRAPHIE DE SURFACE	4
1.1. INTRODUCTION A L'ELECTROMYOGRAPHIE DE SURFACE	5
1.2. FACTEURS INFLUENÇANT LE SIGNAL ELECTROMYOGRAPHIQUE	6
1.2.1. <i>L'amplitude cancellation</i>	6
1.2.2. <i>Hétérogénéité spatiale du recrutement musculaire</i>	7
1.2.3. <i>Cross-talk (ou diaphonie)</i>	8
1.2.4. <i>Autres sources de contamination du signal EMG</i>	9
1.3. TRAITEMENT DU SIGNAL ELECTROMYOGRAPHIQUE	10
1.3.1. <i>Enveloppe du signal</i>	10
1.3.2. <i>Normalisation de l'amplitude</i>	11
1.3.4. <i>Normalisation de la durée des cycles</i>	12
CHAPITRE II : LES SYNERGIES MUSCULAIRES	14
2.1. DEFINITIONS	15
2.1.1. <i>Les synergies musculaires synchrones</i>	15
2.1.2. <i>Les autres formulations des synergies musculaires</i>	17
2.2. LES COORDINATIONS MUSCULAIRES RESULTENT DE LA MODULATION DE SYNERGIES MUSCULAIRES	19
2.3. ORIGINES NEUROPHYSIOLOGIQUES DES SYNERGIES MUSCULAIRES	22
2.3.1. <i>Encodage des synergies au niveau de la moelle épinière</i>	22
2.3.2. <i>Encodage des synergies au niveau du cortex moteur</i>	23
CHAPITRE III : LES COORDINATIONS MUSCULAIRES EN AVIRON	26
3.1. LE GESTE D'AVIRON.....	27
3.2. ACTIVITE MUSCULAIRE	31
3.2.1. <i>Les membres inférieurs</i>	32
3.2.1.1. Niveaux d'activité.....	32
3.2.1.2. Patterns d'activité	33
3.2.2. <i>Les muscles du tronc</i>	35
3.2.2.1. Niveaux d'activité.....	35
3.2.2.2. Patterns d'activité	36
3.2.3. <i>Les membres supérieurs</i>	37
3.2.3.1. Niveaux d'activité.....	37
3.2.3.2. Patterns d'activité	37

3.2.4. Muscles impliqués dans la phase de retour.....	37
CHAPITRE IV : MATERIEL ET METHODES	39
4.1. SUJETS	40
4.2. PROTOCOLE EXPERIMENTAL	40
4.3. MESURES REALISEES	42
4.3.1. Paramètres mécaniques.....	42
4.3.2. Electromyographie de surface.....	44
4.4. TRAITEMENT DES DONNEES	45
4.4.1. Synchronisation des signaux mécaniques et EMG	45
4.4.2. Calcul des profils d'activité EMG	45
4.4.3. Calcul du niveau d'activité.....	46
4.4.4. Extraction des synergies musculaires	46
4.4.5. Détermination du nombre de synergies	48
4.4.6. Validation croisée des synergies extraites.....	48
4.4.7. Normalisation du cycle d'aviron	49
4.4.8. Mesures de similarité	50
DEVELOPPEMENT TECHNOLOGIQUE, LE LOGICIEL SYNEMG®	52
INTRODUCTION.....	53
FONCTIONNALITES.....	53
CHAPITRE V : CONTRIBUTIONS EXPERIMENTALES.....	55
RAPPEL DES OBJECTIFS	56
RAPPEL DES HYPOTHESES PRINCIPALES PAR ETUDE	56
ÉTUDE #1.....	58
Introduction.....	59
Méthode.....	59
Résultats et discussion	59
Conclusion	60
ÉTUDE #2 :.....	71
Introduction.....	72
Méthode.....	73
Résultats et discussion	73
Conclusion	75
ÉTUDE #3.....	87
Introduction.....	88
Méthode.....	88

<i>Résultats et discussion</i>	88
<i>Conclusion</i>	90
ÉTUDE #4.....	104
<i>Introduction</i>	105
<i>Méthode</i>	105
Partie 1.....	105
Partie 2.....	106
<i>Résultats et discussion</i>	106
Partie 1	106
Partie 2.....	107
<i>Conclusion</i>	108
CHAPITRE VI : DISCUSSION GENERALE	118
6.1. EFFETS DE L'EXPERTISE	119
6.2. LES COMPENSATIONS MUSCULAIRES.....	121
6.3. L'APPRENTISSAGE	123
6.4. CONSIDERATIONS METHODOLOGIQUES.....	124
6.4.1. Sélection du nombre de synergies.....	124
6.4.2. Couplages des synergies musculaires.....	128
6.5. ARGUMENTS CONTRE L'HYPOTHESE DES SYNERGIES MUSCULAIRES	131
6.5.1. La redondance musculaire	131
6.5.2. Preuves d'indépendance dans le contrôle de l'activité musculaire	131
6.6. INFLUENCE DE LA METHODE D'EXTRACTION DES SYNERGIES MUSCULAIRES.....	133
6.7. PERSPECTIVES DE RECHERCHE : IDENTIFICATION DU COMMON DRIVE ENTRE LES MUSCLES D'UNE MEME SYNERGIE	134
CONCLUSION	136
BIBLIOGRAPHIE	137
ANNEXES	150

Introduction générale

Partons d'un constat assez simple : nous activons nos muscles pour créer des forces et agir sur notre environnement. Hormis certains cas pathologiques, ces activations, contrôlées par le système nerveux central, sont adéquatement organisées et nous permettent de réaliser une multitude de mouvements comme marcher, courir, attraper ou lancer. L'organisation de ces mouvements résulte de l'agencement dynamique subtil des éléments du système neuro-musculo-squelettique.

Le système moteur possède un grand nombre de degrés de liberté. Le système nerveux contient environ 10^{12} neurones et connexions neuronales, et le corps humain est constitué de plus de 790 muscles et de plus de 100 articulations¹, c'est donc *a priori* un système hautement redondant. La manière dont sont contrôlés ces degrés de liberté pour produire un mouvement constitue donc un questionnement important dont s'emparent plusieurs champs scientifiques tels que la neurophysiologie, la psychologie cognitive, la biomécanique, l'ingénierie, etc. (Ting et McKay 2007). Dans le domaine du contrôle du mouvement, il est souvent fait référence aux travaux de Bernstein². Le « problème de Bernstein » fait état de la difficulté computationnelle dans le choix d'une solution spécifique dans un système redondant. En effet, le nombre de solutions possibles pour permettre la réalisation d'une performance donnée est considérable dans le cas du système neuro-musculo-squelettique. Si nous prenons l'exemple d'une tâche isométrique simple, consistant à générer un couple de force M donné, au niveau du coude, avec comme degrés de liberté un couple M_1 créé par le *biceps brachii* et un couple M_2 créé par le *triceps brachii*. Alors pour ce couple M , il existe une infinité de valeurs possibles de M_1 et M_2 tel que $M = M_1 + M_2$. Lorsque nous considérons alors le système neuromusculaire dans son ensemble, et les évolutions complexes dans le temps des couples articulaires pour réaliser un mouvement, se pose la question de ce qui a pu déterminer les solutions observées, c'est-à-dire les coordinations musculaires.

L'objet principal de ce travail de thèse est d'étudier les coordinations musculaires impliquées dans un geste d'aviron et d'étudier les effets de l'expertise, de la puissance et de la fatigue sur ces coordinations. L'aviron est une activité intéressante car : (i) elle implique un

¹ Références : J.A.S. Kelso – <http://www.scholarpedia/articles/Synergies>

² Nikolai Aleksandrovich Bernstein (1896 - 1966) est un physiologiste russe connu pour ses travaux sur le contrôle moteur.

grand nombre de muscles du haut et du bas du corps, et (ii) il est facile de trouver des participants n'ayant jamais pratiqué l'activité, i.e., totalement novices. Les coordinations musculaires font principalement référence aux aspects temporels (à quels moments les muscles sont activés), aux aspects spatiaux (quels sont les muscles activés) de l'activité musculaire et au niveau d'activité des muscles recrutés, qu'on peut considérer, en absence de fatigue, être principalement lié au nombre d'unités motrices recrutées.

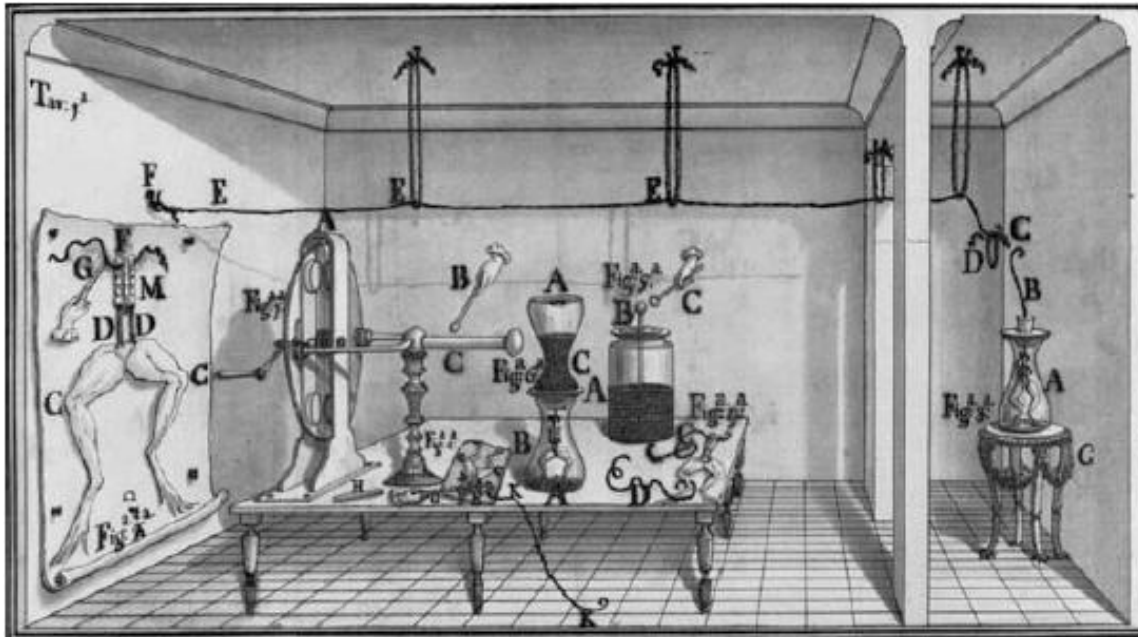
En plus de cette analyse classique des coordinations musculaires, nous avons cherché à extraire les synergies musculaires qui seraient utilisées comme des unités de contrôle du mouvement. En effet, plusieurs travaux récents ont montré des co-variations systématiques de l'activité de plusieurs muscles fonctionnellement liés, constituant donc une synergie musculaire (Ting et McKay 2007; Bizzi et al. 2008). En d'autres termes, une synergie musculaire permet de regrouper des muscles en unités fonctionnelles, simplifiant de ce fait le contrôle du mouvement.

Organisation du manuscrit

Les contributions de ce travail de thèse portent sur l'analyse des patrons d'activité électromyographique (EMG) utilisés pour réaliser un geste sportif relativement complexe (i.e., aviron), et ce, dans des conditions de réalisation variées. Ce manuscrit s'articule autour de quatre études publiées dans des revues internationales à comité de lecture (ISI).

Avant de détailler les différentes études réalisées, nous présenterons une revue de littérature qui portera sur : (i) l'utilisation de **l'électromyographie de surface** pour l'étude des coordinations musculaires, (ii) le concept **des synergies musculaires**, et (iii) **les coordinations musculaires en aviron**.

Après avoir décrit la méthodologie commune aux quatre études, nous présenterons brièvement le **logiciel que nous avons développé** pour extraire les synergies musculaires (i.e., *SynEmg*®), et les **contributions expérimentales**. La première étude s'est intéressée à la méthode d'extraction des synergies. La deuxième étude a cherché à comparer les coordinations musculaires entre des sujets expérimentés en aviron et des novices. Les troisième et quatrième études ont respectivement testé l'effet de la puissance d'exercice et de la fatigue sur ces coordinations musculaires.



Chapitre I : L'électromyographie de surface

Illustration d'une expérience de Luigi Galvani, physicien et médecin italien (1737-1798), portant sur l'étude de « l'électricité musculaire animale ».

1.1. Introduction à l'électromyographie de surface

L'électromyographie (EMG) peut être définie comme « l'étude fonctionnelle du muscle à travers le recueil et l'analyse du signal électrique généré par les muscles en contraction » (De Luca 1997). En effet, la stimulation de la cellule musculaire par les motoneurones *alpha* engendre au niveau de la plaque motrice un potentiel d'action musculaire qui, en se propageant le long du sarcolemme, provoque le déclenchement de la contraction. Ces phénomènes électriques peuvent être mesurés de manière invasive par une électrode-aiguille (ou filaire) insérée dans le muscle, ou de manière non invasive en utilisant des électrodes collées à la surface de la peau. L'utilisation d'électrodes intramusculaires permet de discriminer des unités motrices et donc de calculer directement leur fréquence de décharge. Cependant, le caractère invasif de cette méthode constitue une limite d'utilisation dans certains contextes expérimentaux. De surcroît, bien qu'il soit possible d'adapter les électrodes (i.e., dénuder les fils de téflon de 2 à 3 mm au lieu des 0,5 mm classiquement utilisé pour la discrimination des unités motrices) pour obtenir une activité représentative de petits muscles, l'EMG intramusculaire n'est pas représentatif de l'activité du volume musculaire total impliqué au cours de l'exercice pour des muscles plus volumineux, comme par exemple les vastii (Byrne et al. 2005). Cette technique est donc difficilement applicable aux études sur l'analyse du mouvement (Hug 2011). Pour ces raisons, les études portant sur les coordinations musculaires utilisent principalement l'EMG de surface. Les électrodes posées à la surface du muscle vont captées l'activité électrique émise par les fibres musculaires sous le champ de détection de celles-ci et contenues dans un volume limité de muscle qu'on admet être proportionnel à la distance inter-électrodes dans une configuration bipolaire (Farina et al. 2002). En effet, la contribution de l'onde de dépolarisation d'une fibre à l'activité EMG mesurée diminue en fonction de la distance entre cette fibre et les électrodes (Stegeman et al. 1997; Farina et al. 2004). Le signal EMG représente la somme algébrique des potentiels d'action musculaire (Day et Hulliger 2001) et reflète donc, en partie, le nombre d'unités motrices activées et leur fréquence de décharge (Figure 1.1). Néanmoins, de nombreux autres facteurs physiologiques et non-physiologiques peuvent influencer ce signal EMG (Farina et al. 2004).

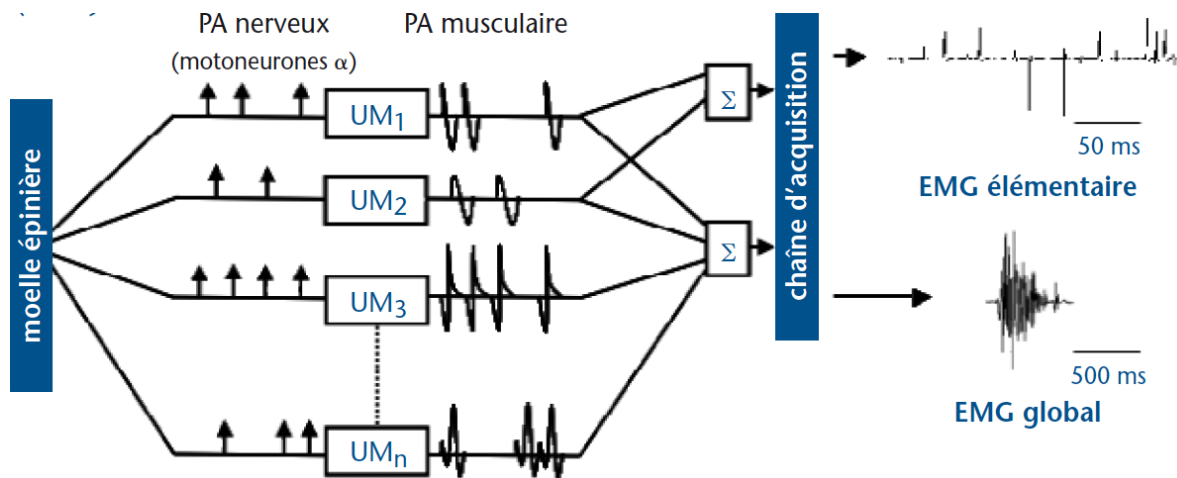


Figure 1.1. Schématisation du signal EMG à partir de potentiels d'unités motrices (UM). La séquence de décharge des motoneurones *alpha* détermine celle du train de potentiels de l'UM. La sommation de l'ensemble des UM (situées dans le champ de détection des électrodes de surface) donne naissance à un signal EMG global. La sommation de quelques UM (au regard de l'électrode-aiguille) donne naissance à un signal EMG élémentaire. Adapté de De Luca (1979).

1.2. Facteurs influençant le signal électromyographique

1.2.1. L'amplitude cancellation

Le phénomène d'*amplitude cancellation* (Figure 1.2) consiste en l'annulation des phases positives et négatives des potentiels d'action musculaire lorsqu'elles se superposent (Farina et al. 2004; Keenan et al. 2006). Une étude expérimentale menée chez le chat a rapporté une augmentation non linéaire de l'amplitude du signal EMG lorsque le pool d'unités motrices était linéairement recruté par stimulation électrique (Day et Hulliger, 2001). En utilisant des modèles numériques, Keenan et al. (2005) ont confirmé ce résultat en montrant que l'*amplitude cancellation* pouvait engendrer une sous-estimation de 62% de l'amplitude du signal EMG, lors de l'activation maximale d'un muscle. Ces résultats démontrent que le phénomène d'*amplitude cancellation* biaise l'interprétation de l'amplitude du signal qui n'est plus directement représentatif du degré d'activité musculaire. La normalisation du signal EMG par rapport au signal obtenu lors d'une contraction volontaire maximale isométrique (MVC) permettrait de résoudre partiellement ce problème, bien qu'elle induise une surestimation (jusqu'à 13%) du niveau d'activité EMG à des niveaux moyens de sollicitation musculaire (Keenan et al. 2005).

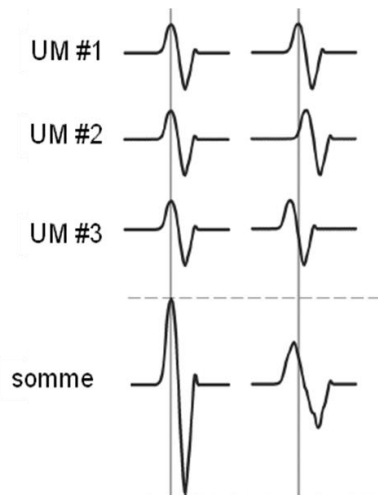


Figure 1.2. Illustration du phénomène de sommation algébrique des potentiels d'action. Lorsque les 3 unités motrices (UM) sont en phase, aucune « *amplitude cancellation* » ne se produit (à gauche). Au contraire, lorsque les phases positives et négatives se superposent (à droite), le phénomène d'*amplitude cancellation* conduit à une sous-estimation du niveau d'activité.

Notons que le phénomène d'*amplitude cancellation* est majoré par la fatigue principalement en raison de la diminution de la vitesse de conduction des fibres musculaires qui induit une augmentation de la durée des potentiels d'action (Keenan et al. 2005), conduisant ainsi à un chevauchement plus important de ces potentiels d'action. Ce phénomène rend difficile l'interprétation du niveau d'activité musculaire ou la variation de ce niveau entre différentes conditions expérimentales (Keenan et al. 2005), mais il ne constitue pas une limite importante pour l'interprétation des patterns d'activités musculaires (e.g., allure du pattern, détermination du début et de la fin d'activation ou extraction des synergies musculaires).

1.2.2. Hétérogénéité spatiale du recrutement musculaire

Le muscle est constitué de d'unités motrices ayant des propriétés électro-physiologiques (e.g. vitesse de conduction des potentiels d'action) et mécaniques différentes. Ces différentes unités motrices sont supposées être réparties de manière homogène dans le muscle (Johnson et al. 1973). Cependant, des études récentes suggèrent que les unités motrices dites « lentes » sont plutôt situées en profondeur du muscle tandis que les unités motrices dites « rapides » sont essentiellement situées à la périphérie du muscle (Dahmane et al. 2005; Knight et Kamen 2005).

En conséquence, si le principe d'Henneman³ (1965) est respecté, les unités motrices recrutées au début de la contraction ou lors de contractions de faible intensité seraient alors essentiellement situées en profondeur du muscle (i.e., à distance des électrodes de surface). De plus, il a été montré chez l'animal (Chanaud et al. 1987) et chez l'Homme (Holtermann et al. 2008; Holtermann et al. 2009) que le niveau d'activité EMG n'est pas uniforme sur toute la surface du muscle. Cette observation peut être le résultat : (i) d'une l'hétérogénéité spatiale dans la distribution des fibres musculaires, (ii) d'une l'hétérogénéité de l'avantage mécanique lié au fait que la direction des fibres peut varier spatialement au sein du volume musculaire (Chanaud et al. 1991), (iii) de l'organisation en sous-modules appelés compartiments neuromusculaires, pouvant être contrôlés indépendamment par le système nerveux central (English et al. 1993), et/ou (iv) de la présence non-uniforme du phénomène de cross-talk (ou diaphonie). Lorsque l'on étudie les coordinations musculaires, cette variabilité spatiale pourrait compliquer l'interprétation des résultats pour deux raisons principales : (i) le mouvement des électrodes peut conduire à ne pas mesurer l'activité du même volume musculaire (et donc des mêmes fibres musculaires) sur toute l'amplitude du mouvement, et (ii) la variabilité interindividuelle dans le placement des électrodes peut induire une variabilité dans le volume musculaire enregistré. Pour dépasser ces limitations, des matrices d'électrodes (ou *high density surface EMG*) pourraient être utilisées. Néanmoins, la faisabilité de ces enregistrements pour l'étude des coordinations musculaires reste à démontrer.

1.2.3. Cross-talk (ou diaphonie)

Le cross-talk (ou « diaphonie ») désigne le phénomène par lequel le signal EMG enregistré ne représente pas uniquement le muscle visé par les électrodes de détection, mais aussi l'activité électrique des muscles adjacents (De Luca 1997; Farina et al. 2004). L'importance du cross-talk dépend principalement de l'épaisseur de la couche sous-cutanée et du système de détection (Farina et al. 2004). En utilisant des approches numériques et expérimentales, Farina et al. (2004) ont montré que le cross-talk peut également être du à des composantes générées par l'extinction des potentiels d'action musculaire au niveau du tendon (i.e., les *non-propagating*

³ Lors de la gradation de la force, les unités motrices sont recrutées progressivement en fonction de leur taille, c'est-à-dire que les premières recrutées sont celles au plus petit diamètre alors que les unités motrices au diamètre le plus élevé seront recrutées en dernier. La taille fait référence ici à la taille des corps cellulaires des motoneurones qui est corrélée à la taille des fibres musculaires qu'innervent ces motoneurones.

components). D'autres résultats ont mis en évidence la présence de cross-talk sur l'activité EMG du tibialis anterior lors de la marche (Campanini et al. 2007). Plus précisément, cette étude a montré que le pattern d'activité EMG du muscle tibialis anterior pouvait varier considérablement selon l'emplacement des électrodes, i.e., les électrodes placées proche du peroneus longus enregistraient une seconde bouffée d'activité qui n'était pas présente au niveau des autres électrodes posées sur le tibialis anterior. Ce résultat pourrait en partie expliquer la forte variabilité inter-individuelle des patterns d'activité EMG souvent rapportés pour le muscle tibialis anterior lors d'un mouvement de pédalage (Hug et al. 2008) ou lors de la marche (Guidetti et al. 1996). Il semble donc que le cross-talk puisse être une source d'erreur relativement importante dans l'interprétation des signaux EMG (Hug, 2011). Les deux problèmes majeurs concernant le cross-talk sont : (i) qu'il est difficile de le quantifier à l'aide de méthodes non invasives, et (ii) qu'il n'existe pas de méthode fiable pour éliminer le cross-talk lors de contractions volontaires (Farina et al. 2004). En conséquence, des précautions doivent être prises pour le réduire, comme par exemple minimiser l'impédance de la peau (Mesin et al. 2009) ou optimiser le positionnement des électrodes à la surface du muscle (Hermens et al. 2000) en les plaçant sur le ventre du muscle, à distance des insertions. En respectant ces principes, l'influence du cross-talk sur les profils d'activité EMG peut être limitée. Par exemple, il a été montré que les électrodes de surface vs. intramusculaires conduisent à des patterns d'activité EMG similaires pendant la marche (Ivanenko et al. 2004) ou lors du pédalage (Chapman et al. 2010).

1.2.4. Autres sources de contamination du signal EMG

Le signal EMG peut également être contaminé par le mouvement des électrodes, câbles et connecteurs, ou encore être déformé par les sources électromagnétiques présentes dans l'environnement (e.g. 50/60 Hz provenant du signal électrique). En principe, les artefacts de mouvements induisent des perturbations à des fréquences basses (<10 Hz). Ces sources de contamination peuvent facilement être réduites ou éliminées par filtrage numérique. Notons que l'activité électrique cardiaque peut également être une source de contamination du signal EMG. Les muscles du tronc sont davantage parasités par ces artefacts qu'il est difficile d'éliminer complètement bien que de nombreuses méthodes aient été proposées dans la littérature (Drake et Callaghan 2006).

1.3. Traitement du signal électromyographique

1.3.1. Enveloppe du signal

Le choix des paramètres pour obtenir l'enveloppe du signal EMG doit être effectué tel que le signal obtenu permette une interprétation neurophysiologique ou biomécanique (Winter 1990). En conséquence, pour le calcul de l'enveloppe par l'application d'un filtre passe-bas sur le signal redressé, le choix de la fréquence de coupure est primordial. Une grande variété de fréquences de coupures a été utilisée dans la littérature : à partir de 3 Hz pour l'analyse de la marche (Winter et Yack 1987) et jusqu'à 40 Hz pour l'analyse de la course (Guidetti et al. 1996). Dans la mesure où ces différents niveaux de lissage induisent des patterns d'activité EMG très différents, il est nécessaire de porter une attention particulière sur le choix de la fréquence de coupure. Lorsqu'il s'agit de faire un parallèle entre l'activité EMG et la force produite, une fréquence de coupure relativement basse peut être utilisée (e.g., 4 Hz ; Winter 1991) puisque le système musculo-squelettique agit comme un filtre passe-bas entre la commande motrice et la force produite. Le choix est moins évident pour les études « neurophysiologiques » pour lesquelles le signal EMG doit représenter la commande motrice. Certains auteurs recommandent une fréquence de coupure qui permet de conserver plus de 95% de la puissance du signal (Kamen et Gabriel 2010). Par exemple, avec une moyenne de 6 à 10 cycles consécutifs, Shiavi et al. (1998) ont montré qu'une fréquence de coupure minimale d'environ 9 Hz est nécessaire lors de la marche à allure rapide (environ $1,8 \text{ m.s}^{-1}$).

L'enveloppe du signal obtenu peut ensuite être normalisée. Plusieurs cycles (souvent consécutifs) sont identifiés et chacun des cycles est ensuite interpolé sur un nombre de points indentique pour permettre de les moyenner et ainsi obtenir un pattern représentatif pour le mouvement étudié (Figure 1.3). Le pattern obtenu est utilisé pour caractériser différents paramètres comme par exemple l'évolution de l'activité au cours du cycle (i.e., forme du pattern), le niveau d'activité, le début et la fin d'activité du muscle dans le cycle (i.e., les « on/off », Figure 1.3) ou l'instant du cycle auquel intervient le pic d'activité. Ces paramètres peuvent être comparés entre différentes conditions expérimentales, différents muscles ou différents sujets.

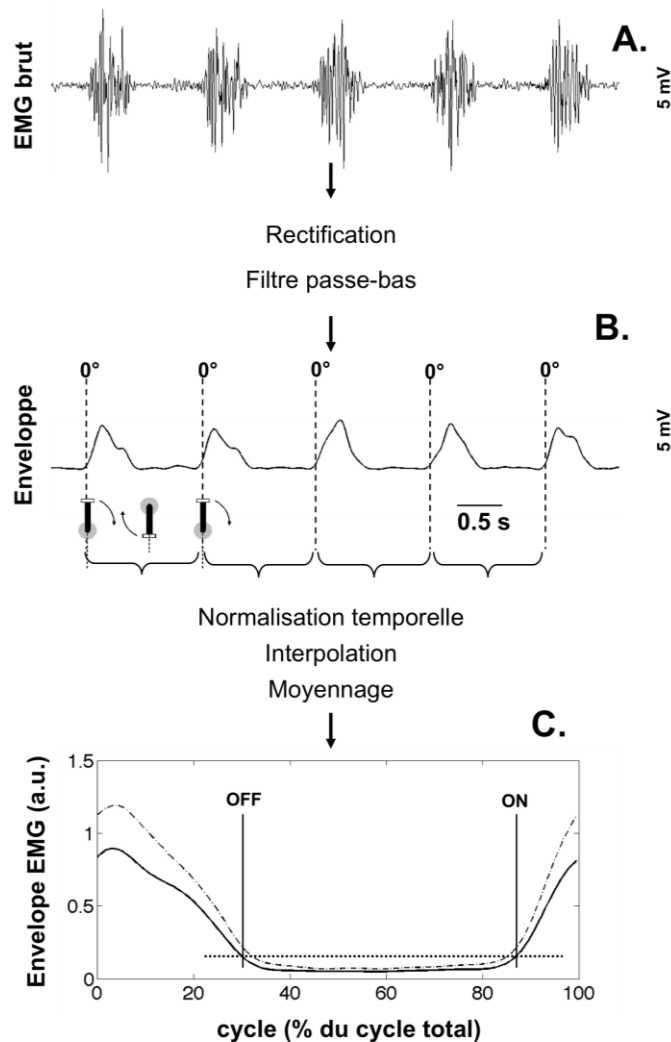


Figure 1.3. Exemple du traitement du signal EMG pour l'étude des coordinations musculaires. (A) L'EMG brut est rectifié et filtré pour obtenir l'enveloppe. (B) Le début et la fin de chaque cycle sont ensuite identifiés à partir d'un signal mécanique ou d'un trigger. (C) Chacun des cycles est ensuite normalisé et interpolé sur un nombre de points identique pour permettre leur moyennage et ainsi obtenir un pattern représentatif. Sur cette figure, la moyenne est représentée en trait gras et l'écart type en pointillés. Cet exemple est issue de données sur le vastus lateralis au cours d'un geste de pédalage. Adapté de Hug (2011).

1.3.2. Normalisation de l'amplitude

L'information sur le niveau d'activité musculaire est importante pour comparer différents muscles et/ou différents sujets. De ce fait, de nombreuses méthodes de normalisation de l'amplitude du signal EMG ont été proposées dans la littérature (Winter 1990; Soderberg et Knutson 2000). Dans la plupart des cas, le niveau d'activité EMG est exprimé par rapport à une

4.valeur mesurée lors d'une contraction maximale volontaire isométrique (MVC) effectuée à un angle articulaire donné, i.e., une longueur de muscle donnée (Winter 1990; Soderberg et Knutson 2000). Cependant, la MVC peut être difficile à mesurer pour certains muscles (e.g., le trapezius). Dans ce cas, la normalisation peut être effectuée par rapport à une contraction sous-maximale isométrique, même s'il a été montré que cette méthode était moins fiable (Winter et Yack 1987). Notons également que le niveau d'activité EMG enregistré au cours d'une MVC dépend de l'angle auquel les tests sont effectués. Par exemple, il a été montré que le niveau d'activation volontaire dépend de l'angle articulaire, avec des différences de $\sim 4\%$ entre 60° et 150° de flexion du coude (180° = extension complète) (Prasartwuth et al. 2006). En outre, sans période de familiarisation préalable, le niveau d'activité EMG enregistré au cours d'une MVC pourrait être inférieur de 20 à 40% à celui obtenu après un entraînement approprié (cf. « *Standard for reporting EMG data* » dans Journal of Electromyography and Kinesiology, 1996). Certains des résultats rapportés dans la littérature illustrent ces différentes limitations. Par exemple, en utilisant la normalisation en fonction d'une MVC, Hautier et al. (2000) ont rapporté des niveaux d'activité dépassant les 100% (e.g., 126,2%) pour le vastus lateralis lors d'un sprint en pédalage. De plus, dans les études portant sur les coordinations musculaires, de nombreux muscles sont couramment enregistrés simultanément (jusqu'à 32 muscles), et ces procédures de normalisation peuvent alors se révéler coûteuses en temps et donc difficiles à réaliser. En résumé, il n'existe aujourd'hui aucun consensus concernant une procédure de normalisation optimale (Burden et Bartlett 1999; Burden et al. 2003) et par conséquent, l'information sur le niveau d'activité musculaire au cours d'une tâche spécifique ne peut pas être extraite de manière fiable.

1.3.4. Normalisation de la durée des cycles

Comme mentionné précédemment, pour obtenir un pattern d'activité EMG représentatif et/ou améliorer le rapport signal/bruit (Arsenault et al. 1986), plusieurs cycles consécutifs (ou essais) peuvent être moyennés. Parce que la durée du cycle n'est pas forcément constante (i.e., variabilité inter-cycle), il est nécessaire de normaliser la durée de chaque cycle avant de les moyenner (Figure 1.3). Généralement, le cycle est normalisé en pourcentage du temps total du cycle (de 0 à 100%) (Winter et Yack 1987; Shiavi et al. 1998). Toutefois, cette méthode néglige la variabilité cinématique intra et interindividuelle du mouvement et par conséquent la durée des différentes phases du cycle (cf. Figure 4.6 du chapitre MATERIEL ET METHODES), i.e., le même pourcentage de cycle ne correspond pas forcément à la même position entre les sujets

comme indiqué en pédalage (Hug et Dorel 2009), en aviron (Soper et Hume 2004), lors la marche (Winter et Yack 1987) ou lors de la course (Guidetti et al. 1996). Par exemple, Soper et Hume (2004) observent un ratio très variable entre les durées de la phase de propulsion et de retour au sein d'une population de rameurs. Winter et Yack (1987) ont montré que le « *toe-off* » (c'est à dire la transition entre la phase d'appui et la phase aérienne du pied lors de la marche) se produit entre 58% et 63% du temps total de la foulée selon le sujet. Ainsi, un même pourcentage donné du cycle ne correspond pas à la même phase pour tous les sujets. Normaliser ainsi des données dans le temps revient à comparer des valeurs en fixant un paramètre, ici le temps. Il est toujours possible de fixer d'autres paramètres, notamment cinématiques, en normalisant le cycle par rapport à l'angle de la manivelle comme ceci a été réalisé au cours du pédalage (Ericson 1986; Dorel et al. 2008), i.e., chaque valeur de niveau d'activité EMG comparée correspond à une même position de la manivelle. En raison du faible nombre de degrés de liberté dans cette tâche de pédalage, on peut supposer que les angles de la cheville, du genou et de la hanche seront similaires entre les sujets pour un angle de manivelle donné. Toutefois, la méthode de normalisation reste difficile à choisir pour d'autres tâches locomotrices (e.g. la marche ou l'aviron) ou pour des tâches plus complexes pour lesquelles la cinématique diffère entre les sujets. Ce problème de normalisation des cycles est présent en aviron (cf. Figure 4.6 du chapitre MATERIEL ET METHODES) où le mouvement peut être décomposé en deux phases distinctes i.e., la phase de propulsion et la phase de retour. Dans cette activité, des durées différentes des phases de propulsion et de retour peuvent biaiser les comparaisons (Hug 2011). Ce problème spécifique de différence dans la durée des deux phases est résolu partiellement en normalisant chacune des phases de manière indépendante (cf. chapitre MATERIEL ET METHODES).



Chapitre II : Les synergies musculaires

Cyclogramme d'un homme frappant avec un marteau (tiré des expériences de Nikolai Aleksandrovich Bernstein).

2.1. Définitions

2.1.1. Les synergies musculaires synchrones

Les coordinations musculaires peuvent être définies comme « la distribution de l'activité ou de la force entre les muscles pour produire une combinaison de moments articulaires » (Prilutsky 2000). Le problème du contrôle du système neuromusculaire et la notion de synergie renvoient fréquemment aux travaux de Nikolai Aleksandrovich Bernstein⁴ et au problème de la redondance dans le contrôle moteur (Bernstein 1967). En effet, il existe un nombre important de degrés de liberté au niveau des articulations (environ 110 articulations), des muscles (environ 800 muscles) ou des neurones. Ces degrés de liberté peuvent être configurés de diverses manières pour effectuer une même tâche ou des tâches différentes (Bernstein 1967; Ting et Chvatal 2010). La question posée est celle du contrôle exhaustif des différents degrés de liberté. En effet, pour produire un mouvement spécifique qui répond à un but, il faut établir une relation fonctionnelle entre toutes ces possibilités d'actions individuelles. L'unité fonctionnelle dans le contrôle neuromusculaire est en théorie l'unité motrice (Carson 2006).

Plusieurs études ont montré que l'activité musculaire lors d'une tâche motrice peut être modélisée comme résultant de la modulation de l'activité de muscles fonctionnellement liés et organisés en synergies musculaires (Bizzi et al. 2008; Tresch et Jarc 2009). Il existe plusieurs définitions d'une synergie musculaire dans la littérature. Dans ce manuscrit, nous utiliserons la définition proposée par les équipes des Professeurs Lena Ting (Laboratory for Neuroengineering, Atlanta, USA) et Emilio Bizzi (Department of Brain and Cognitive Sciences, Cambridge, MA, USA) qui définissent les synergies musculaires comme un ensemble de muscles contrôlés comme une unité fonctionnelle. Nous ferons références aux *coefficients d'activation* pour désigner la modulation de l'activité des synergies au cours du temps. Nous supposons qu'un nombre limité de commandes (i.e., les coefficients d'activation des synergies, ou les *sources latentes* dans la terminologie spécifiques aux analyses factorielles) va être « distribué » à un ensemble de muscles avec un poids spécifique pour chaque muscle (Figure 2.1).

⁴ Neurophysiologiste russe (1896-1966). Il a été l'un des pionniers de la recherche sur le contrôle moteur.

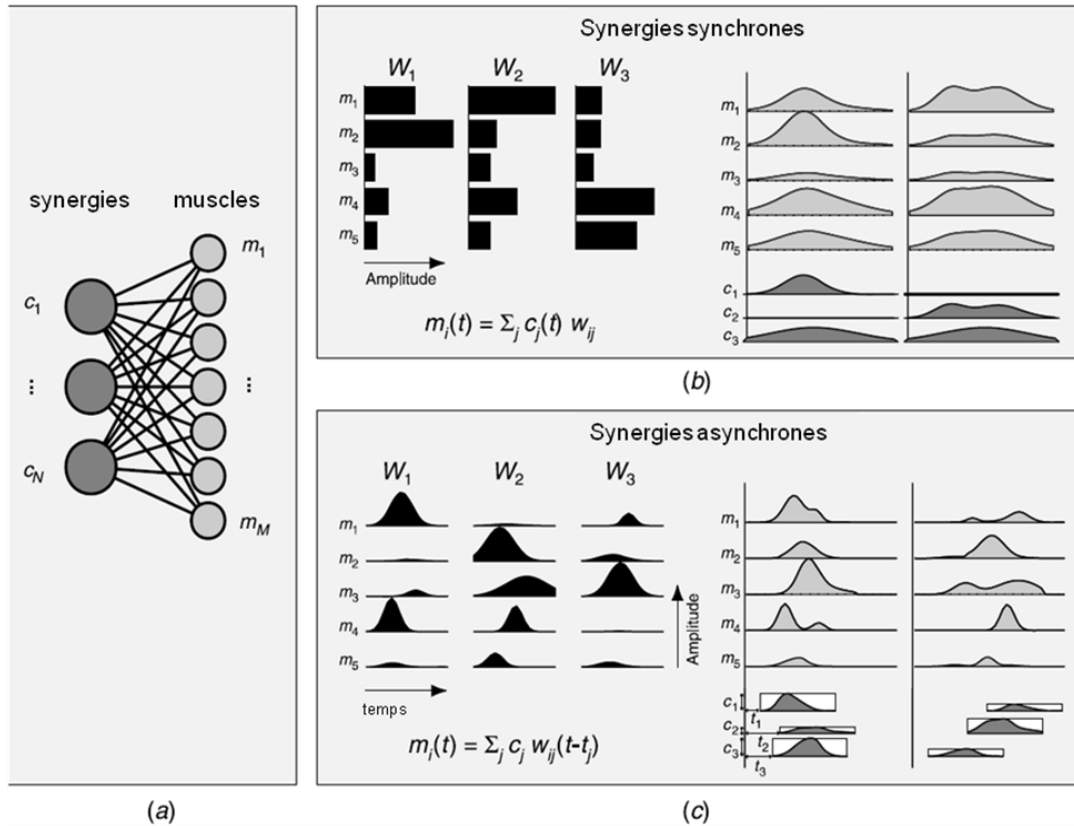


Figure 2.1. Modèle de génération d'activités musculaires par la combinaison de synergies musculaires synchrones et asynchrones. (a) Des synergies indépendantes contrôlent chacune plusieurs muscles. (b) Le pattern de distribution des activités pour les muscles de la synergie est donné par les poids (W_1, W_2 et W_3) et les coefficients d'activation des synergies dans le temps représentent un profil commun pour tous les muscles appartenant à la même synergie (c_1, c_2 et c_3). L'activité des muscles (m_1 à m_5) modélisés dans cet exemple représente la somme des activités des 3 synergies impliquées. (c) Les synergies asynchrones recrutent plusieurs muscles avec des profils qui peuvent être différents et non-synchrones (W_1, W_2 et W_3). Le recrutement de ces synergies à des temps et des amplitudes données permet de moduler l'activité EMG. Adapté de d'Avella et Tresch (2007).

Chaque synergie est ainsi caractérisée par son activation (coefficients d'activation des synergies) et par le poids que représente chacun des muscles dans cette synergie (les *vecteurs* des synergies). Le nombre de synergies musculaires renseigne sur la complexité de la commande motrice (Clark et al. 2010). Par exemple, il a été montré que l'activité EMG obtenue pour 32 muscles au cours de la marche peut être caractérisée par la combinaison de 5 synergies musculaires (Cappellini et al. 2006), ou que l'activité EMG obtenue pour 11 muscles au cours d'un geste de pédalage peut être caractérisée par la combinaison de 3 synergies musculaires (Hug et al. (2011).

Formellement on cherchera à exprimer l'activité EMG de p muscles i.e., $\vec{e}(t)$, à un temps t donné comme la combinaison linéaire de s vecteurs des synergies (les $\vec{w}_j$, cf. chapitre MATERIEL ET METHODES, § 4.4.3) :

$$\vec{e}(t) = \left[emg_1(t), emg_2(t), \dots, emg_p(t) \right]^T$$

$$\vec{e}(t) \approx \sum_{j=1}^s c_j(t) \vec{w}_j ; \text{ avec } s \leq p$$

Le T en exposant indiquant la transposée de la matrice. Les $\vec{w}_j$ sont donc la base vectorielle à partir de laquelle s'expriment les activités musculaires et les $c_j(t)$ sont les coefficients d'activations variables dans le temps de ces synergies (supposées représenter la commande centrale).

2.1.2. Les autres formulations des synergies musculaires

La formulation des synergies musculaires adoptée dans ce manuscrit implique qu'une synergie génère l'activation synchrone de plusieurs muscles. D'autres formulations supposent qu'une synergie correspond à un pattern spatio-temporel fixe pour un ensemble de muscles (d'Avella et al. 2003; d'Avella et Tresch 2007) et que l'ajustement dans le temps et en amplitude de ce pattern (i.e., activation de la synergie) générera l'activité EMG observée (Figure 2.1). Formellement, cela revient à écrire :

$$\vec{e}(t) \approx \sum_{j=1}^s c_j \vec{w}_j(t - t_j)$$

Où les t_j représentent les décalages temporels. Dans cette formulation, chaque synergie génère un profil d'activité avec une amplitude spécifique pour chaque muscle, mais les profils de chaque muscle ne seront pas nécessairement synchrones dans une synergie donnée. C'est la combinaison de chaque synergie à des instants t_j et pour des amplitudes c_j donnés qui permettra de moduler l'activité musculaire.

Comme cela a été très récemment proposé, on peut également dissocier les synergies temporellement fixes et celles qui sont spatialement fixes (Safavynia et Ting 2011). En effet, le modèle utilisé dans ce manuscrit suppose que les synergies constituent une base fixe, représentée

par les poids des muscles (i.e., vecteurs des synergies) et que les coefficients d'activation de ces synergies varient. Il a été alternativement proposé que les synergies musculaires pourraient être constituées de patterns d'activations temporels fixes couplés à des poids variables (Ivanenko et al. 2005; Cappellini et al. 2006). L'étude de Safavynia et Ting (2011) sur une tâche de contrôle postural conclut, en testant les deux hypothèses, que les aspects temporels et spatiaux des activations musculaires sont découplés (i.e., indépendants) et que la modulation de l'activité musculaire est plus cohérente avec un modèle supposant des poids (i.e., vecteurs des synergies) fixes. On peut encore noter que la stabilité des synergies en tant que vecteurs fixes, en fonction des contraintes de la tâche, ou de l'apprentissage par exemples, pourrait fortement dépendre de la méthode d'extraction des synergies utilisée, notamment ACP vs. NMF (Ting et Chvatal 2010).

Notons que d'autres auteurs utilisent la notion de synergie pour désigner l'organisation de plusieurs degrés de liberté permettant de maintenir une performance stable⁵ (Latash et al. 2007). Ils utilisent le terme de *mode* pour définir ce que l'on appellera dans ce manuscrit une synergie musculaire (Krishnamoorthy et al. 2003; Robert et Latash 2008). Ces travaux utilisent préférentiellement l'analyse en composante principale (ACP) pour identifier les modes.

Drew et collaborateurs (Krouchev et al. 2006; Drew et al. 2008) définissent quant à eux une synergie musculaire comme un ensemble de muscles qui débutent et terminent leur activité au même moment. La méthode d'identification consiste à caractériser le début et la fin d'activité de chaque muscle et de les regrouper *via* un algorithme développé par ce groupe de recherche (Krouchev et al. 2006) permettant dans un plan en deux dimensions (i.e., début vs. fin d'activité) de regrouper les muscles ayant approximativement les mêmes périodes d'activité. Selon ces auteurs, pendant la locomotion, l'activité neuronale (au niveau spinal et supra-spinal) est

⁵ Pour cette définition, si 2 muscles produisant respectivement une force F_1 et F_2 dont la somme est utilisée pour stabiliser une force F donnée, alors la synergie sera caractérisée par la relation $F = F_1 + F_2$, avec F constante. Toute variation de force de l'un des muscles (i.e., F_1 ou F_2) devra être accompagnée par une variation opposée de la force de l'autre muscle pour conserver F constante. La méthode d'identification consiste à établir formellement la relation entre les degrés de liberté (ddl) du système et la performance (i.e., $f(\text{ddl}) = \text{performance}$) puis à établir une relation entre les degrés de liberté qui permettent de conserver une performance donnée stable (i.e., on dérive : $df(\text{ddl}) = 0$). Comme la solution n'est pas unique, plusieurs combinaisons des degrés de liberté permettent cette performance et l'ensemble de ces combinaisons formera alors une synergie.

d'avantage compatible avec un contrôle ponctuel d'un nombre limité de muscles, activés à un moment précis du cycle (Krouchev et al. 2006).

Enfin, le terme de *primitive motrice* ou de *module* est utilisé dans la littérature pour désigner de manière plus globale les synergies musculaires (Flash et Hochner 2005). Plusieurs études suggèrent que les primitives motrices peuvent être combinées, simultanément ou séquentiellement, pour générer un large répertoire de mouvements (Flash et Hochner 2005). Les primitives motrices peuvent être de nature cinématiques et/ou dynamiques (Flash et Hochner 2005), c'est-à-dire que l'unité d'action et de contrôle est identifiée comme un mouvement ou comme une force. Les primitives cinématiques pourraient être nommées des « strokes »⁶ ou sous-mouvements, tandis que les primitives dynamiques sont composées de champs de forces statiques (Mussa-Ivaldi et Bizzi 2000), de synergies musculaires (Bizzi et al. 2008) ou de synergies de couples de forces articulaires⁷ (Grinyagin et al. 2005). De telles structurations permettent *a priori* de limiter le nombre de variables à contrôler par le système nerveux central et ainsi de simplifier le contrôle moteur, i.e., de rendre le système plus facilement contrôlable (Bizzi et al. 2008).

2.2. Les coordinations musculaires résultent de la modulation de synergies musculaires

La plupart des travaux de recherche examinant l'hypothèse selon laquelle les synergies musculaires sont utilisées pour simplifier le contrôle moteur, sont basés sur l'analyse statistique de signaux EMG enregistrés au cours de différents mouvements. Il s'agit d'observer l'activité d'un nombre important de muscles (jusqu'à 32 muscles, e.g. Cappellini et al.(2006)) au cours d'un ou plusieurs mouvements, d'en extraire les synergies, souvent par un algorithme de factorisation matricielle, et de vérifier si la modulation des synergies extraites permettent « d'expliquer »⁸ la variance du signal EMG mesuré. En utilisant cette approche, une organisation des coordinations musculaires compatible avec l'hypothèse des synergies musculaires a été

⁶ « Stroke » renvoie à la notion d'unité d'action ou de mouvement.

⁷ Une synergie est définie dans ce cas précis comme une co-variation dans le temps de plusieurs couples articulaires.

⁸ Pour expliquer des données EMG à partir des synergies musculaires une mesure de la variance expliquée (VAF) est utilisée (cf. chapitre MATERIEL ET METHODES de ce manuscrit).

suggérée lors d'un mouvement de pédalage (Hug et al. 2010; Hug et al. 2011), de la marche (Neptune et al. 2009), de tâches de maintien de la posture (Torres-Oviedo et Ting 2007; Torres-Oviedo et Ting 2010), ou de tâches de pointage (Muceli et al. 2010).

Pour valider l'hypothèse de l'utilisation des synergies musculaires pour le contrôle du mouvement, des travaux ont cherché à vérifier que l'activité EMG mesurée dans des contextes biomécaniques variés (e.g. différentes vitesses de mouvement) peut être expliquée par les mêmes synergies musculaires ou que ces dernières sont conservées au cours du temps (Ting et Chvatal 2010). Cette méthode de validation est statistique et équivaut à une procédure de cross-validation, i.e., si des données sont structurées de la même manière dans plusieurs conditions expérimentales, alors il est équivalent d'extraire les synergies dans l'une d'elles ou dans l'ensemble. Identifier des synergies musculaires similaires dans des contextes biomécaniques différents va permettre : (i) de montrer que le contrôle dans ces différents contextes peut être simplifié, et (ii) de renforcer l'hypothèse de l'utilisation des synergies musculaires pour le contrôle moteur (Ting et Chvatal 2010). Par exemple, il a été montré qu'il est possible d'utiliser les synergies extraites pour certaines positions de la main pour prédire de nouvelles positions de celle-ci, suggérant que les synergies sont communes entre ces différentes positions (Ajiboye et Weir 2009). Hug, Turpin et al. (2011) (Figure 2.2) ont également montré que les synergies structurant les coordinations musculaires en pédalage sont peu affectées par les contraintes mécaniques comme la vitesse, la puissance ou la position. Les synergies sont également robustes dans le temps et très similaires malgré des conditions de maintien de postures très différentes, i.e., sur une jambe, écarts de jambes étroit, large, très large, accroupi, et en position normale (Torres-Oviedo et al. 2006; Torres-Oviedo et Ting 2010). Dans un article récent, Cheung et al. (2009) ont rapporté que les vecteurs des synergies qui permettent de mouvoir les bras droit et gauche sont extrêmement similaires chez des sujets ayant subi un accident vasculaire cérébral entraînant des lésions ischémiques unilatérales au niveau du cortex frontal. Cette démonstration est surprenante dans la mesure où les patterns EMG et les capacités de contrôle du mouvement ont été largement affectés du côté lésé chez ces sujets. Ces résultats suggèrent que les synergies sont encodées au niveau spinal plutôt qu'au niveau cortical. Pour compléter les preuves en faveur de l'existence des synergies musculaires comme unité de contrôle, d'Avella et Pai (2010) ont récemment suggéré, dans une revue de littérature, d'étudier les adaptations motrices lors d'un apprentissage moteur. Ils formulent l'hypothèse selon laquelle, si l'apprentissage est compatible avec la

structure des synergies musculaires existantes (i.e., la tâche motrice est réalisable par la modulation de l'activation des synergies), alors cet apprentissage sera plus aisé que dans le cas contraire où une restructuration des synergies sera nécessaire.

Une étude utilisant la modélisation numérique a montré qu'une organisation de la commande motrice par des synergies musculaires ne permet pas de fournir la même variété de production de forces⁹ qu'un contrôle individuel des muscles (McKay et Ting 2008). Néanmoins, d'autres simulations numériques ont permis de montrer qu'un mode de contrôle utilisant les synergies musculaires est viable, c'est à dire qu'il permet de simplifier la commande sans dégrader la performance (Berniker et al. 2009; Neptune et al. 2009).

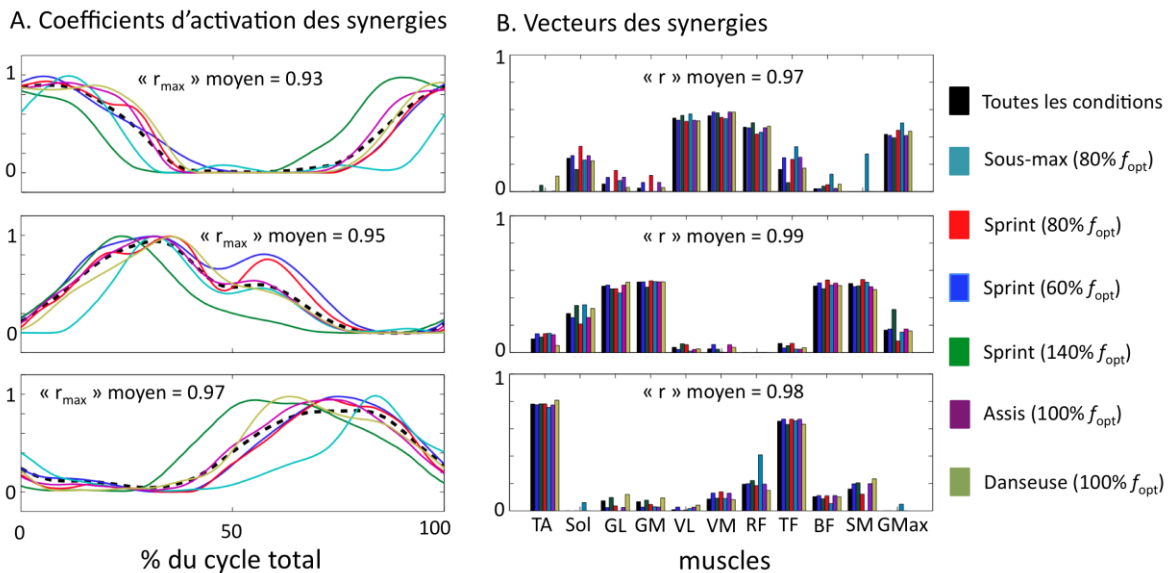


Figure 2.2. Exemple individuel des synergies extraites dans différentes conditions de pédalage. Les vecteurs des synergies (B) extraits pour différentes conditions de pédalage sont extrêmement similaires comparativement aux coefficients d'activation (A). TA : tibialis anterior ; Sol : soleus ; GL : gastronemius lateralis ; GM : gastronemius medialis ; VL : vastus lateralis ; VM : vastus medialis ; RF : rectus femoris ; TF : tensor fasciae latae ; BF : biceps femoris ; SM : semitendinosus ; Gmax : gluteus maximus. **f_{opt}** : fréquence optimale de pédalage. « Toutes les conditions » désigne une extraction des synergies à partir de toutes les conditions réunies. Adaptée de Hug et al. (2011).

⁹ Par force on entend ici *end-point-force*, c'est-à-dire le vecteur force résultant de l'activation d'un ensemble de muscles au niveau de l'effecteur. Dans le cas de cette tâche de maintien postural, l'effecteur est le bout de la patte d'un chat.

2.3. Origines neurophysiologiques des synergies musculaires

Les synergies musculaires extraites par les méthodes de factorisation ne sont qu'une observation statistique. Comme souligné par Giszter et al. (2011), la notion de synergie peut recouvrir un large éventail de possibilités au niveau du contrôle moteur. Par exemple, une synergie musculaire peut représenter des muscles activés par une même commande centrale (i.e., un *common drive*), des muscles activés ensemble mais contrôlés indépendamment, ou des muscles qui suivent un pattern d'activation temporel stéréotypé mais non nécessairement activés de manière synchrone. Ces différentes possibilités vont donc probablement recouvrir différentes réalités au niveau des circuits nerveux sous-jacents (Giszter et al. 2011).

2.3.1. Encodage des synergies au niveau de la moelle épinière

Plusieurs études suggèrent que les synergies sont encodées au niveau de la moelle épinière (Tresch et Bizzi 1999; Saltiel et al. 2001; Hart et Giszter 2010). Des études de l'équipe du Professeur Emilio Bizzi suggèrent que les synergies sont des structures nerveuses semblables aux Central Pattern Generators (CPG), intégrées au sein de la moelle épinière ou du tronc cérébral et recrutés par le cortex moteur (Bizzi et al. 2008). Les expériences menées par cette équipe ont consisté à stimuler différentes zones de la moelle épinière et à en observer les effets sur l'activité musculaire (Tresch et Bizzi 1999; Saltiel et al. 2001). Il a ainsi été montré que la stimulation de différentes zones de la moelle épinière génère un pattern d'activation synchrone et spécifique de plusieurs muscles, et que la stimulation de plusieurs zones est équivalente à la sommation linéaire des activités produites par la stimulation indépendante de ces zones (Figure 2.3). Hart et Giszter (2010) ont cherché, chez la grenouille, à estimer l'information mutuelle existante entre les décharges de neurones enregistrés au niveau de la moelle épinière et l'activité de plusieurs muscles. Ils ont montré que l'information mutuelle est plus grande entre l'activité des neurones et les patterns d'activité des synergies, qu'entre l'activité des neurones et celle des muscles individuels. Les résultats de l'étude leur ont donc permis de conclure que les synergies sont encodées au niveau de la moelle épinière et sont communes à différentes tâches chez la grenouille.

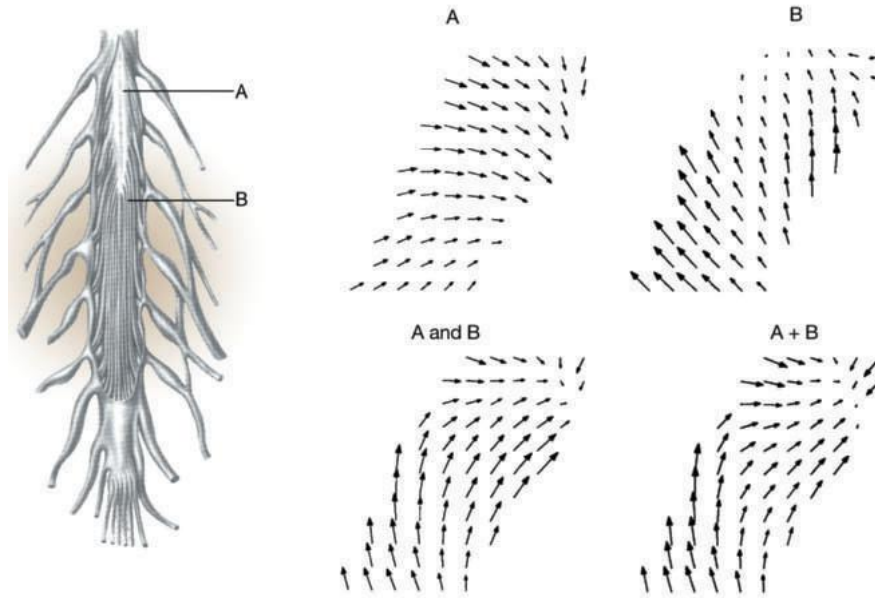


Figure 2.3. Illustration des expériences de Bizzi et collaborateurs. La micro-stimulation de zones précises de la moelle épinière chez la grenouille spinalisée génère des champs de forces au niveau du *end-point-force* par l'activation synchrone d'un ensemble de muscles. Le champ des forces produit par la stimulation simultanée de la zone A et de la zone B est similaire à celui obtenu en sommant linéairement les champs créés par stimulation indépendante de A et B. D'après Poggio et Bizzi (2004).

2.3.2. Encodage des synergies au niveau du cortex moteur

Dans une revue de littérature récente, Shadmehr et Krakauer (2008) attribuent au cervelet, aux ganglions de la base et au cortex pariétal le rôle de planifier la commande motrice et localisent l'implémentation de cette commande au niveau du cortex pré-moteur et du cortex moteur primaire, c'est-à-dire que ces dernières zones participent à la sélection et à l'exécution des actions motrices. De nombreuses études ont cherché à associer l'activité des neurones du cortex moteur à des paramètres cinématiques, cinétiques ou électrophysiologiques du mouvement, i.e., vitesse de l'effecteur, position articulaire des segments, forces produites, ou activités musculaires (Georgopoulos et al. 1982; Kalaska et al. 1989; Ashe 1997; Morrow et al. 2009). Des relations simples et robustes ont été trouvées entre l'activité de ces neurones et des paramètres cinématiques alors qu'elles semblent plus complexes pour d'autres paramètres tels que l'activité musculaire (pour une revue, se référer à Schwartz (2007)). Plusieurs études

utilisant notamment la technique du *spike-triggerred-averaging* (STA)¹⁰ ont rapporté une relation de cause à effet entre l'activité des neurones du cortex moteur et l'activité musculaire (Cheney et Fetz 1980; Schieber et Rivlis 2005). Il a notamment été montré que les groupes de neurones du cortex moteur contrôlant différents segments sont fortement interconnectés par des axones collatéraux (Capaday et al. 1998). Le rôle important de ces connexions dans l'apprentissage de nouvelles synergies chez l'homme a récemment été suggéré (McNamara et al. 2007). En enregistrant simultanément l'activité de nombreux neurones du cortex moteur et de plusieurs muscles chez des primates, Holdefer et Miller (2002) ont montré, en utilisant la technique de cross-corrélation et l'ACP, que leurs résultats sont cohérents avec l'hypothèse selon laquelle des un neurone donné au niveau du cortex moteur primaire génère l'activité d'un nombre relativement faible de muscles fonctionnellement liés. A partir de l'activité de populations de ces neurones, il a donc été possible de prédire les activations musculaires chez des primates (Morrow et al. 2009). D'autres auteurs ont montré que l'activité des neurones du cortex moteur chez la souris serait positivement corrélée à l'activité de synergies musculaires identifiées par ICA (Kargo et Nitz 2003), signifiant que ces synergies sont représentées au niveau cortical. Ces observations sont cohérente avec le fait que la plupart des axones des neurones du cortex moteur divergent et sont liés à des pools de motoneurones de muscles synergistes adjacents ou croisant une ou plusieurs articulations (pour une revue, se référer par exemple à Kalaska (2009)).

En conclusion, ces études soulignent le rôle du cortex moteur dans l'organisation des synergies musculaires. Néanmoins, il est difficile de dire si ces neurones ne font que participer à la sélection ou encodent réellement les synergies musculaires. Par exemple, Drew et al. (2008) ont proposé deux modèles alternatifs pour expliquer la relation trouvée entre l'activité des neurones du tractus pyramidal (PTNs) et l'activité musculaire (Figure 2.4). Le premier modèle attribue à la divergence des axones des PTNs le rôle d'activateur des différents muscles alors que le deuxième modèle attribue ce rôle aux interneurones de la moelle épinière qui vont alors constituer la structure encodant les synergies musculaires.

¹⁰ Cette technique consiste à moyenner les réponses associées à une source spécifique e.g. la réponse mécanique (force) produite par une ou des unités motrices ou la réponse électromyographique provenant de neurones moteurs. Les réponses sont moyennées à partir du « déclenchement » de la source identifiée. La moyenne des autres réponses ayant une somme quasi-nulle, cette technique permet d'extraire la réponse résultant de la source.

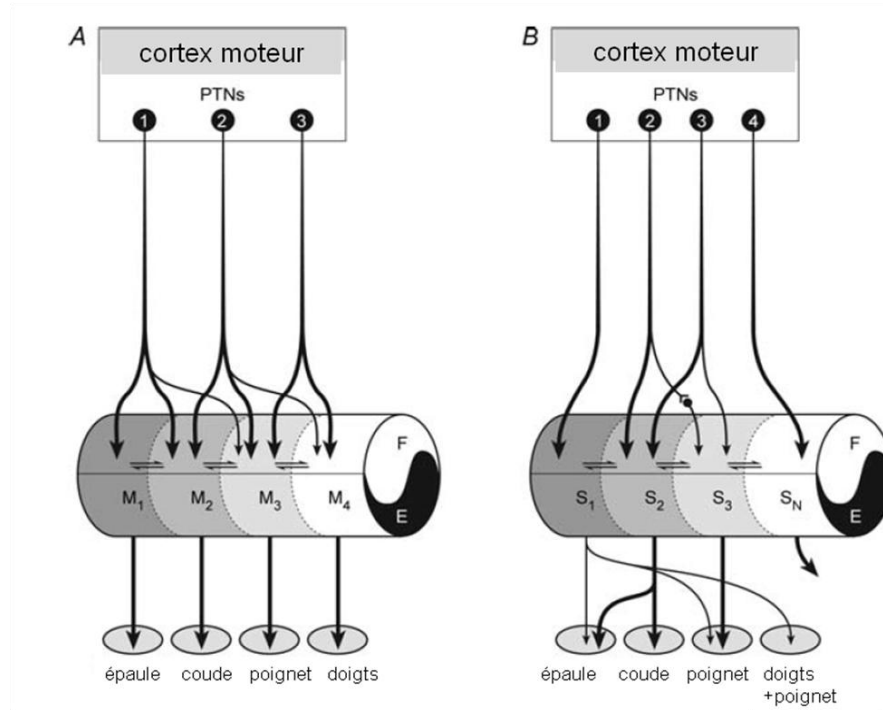


Figure 2.4. Intégration des signaux provenant du cortex moteur jusqu'aux CPG. **A.** Le premier modèle propose que des sous-populations de neurones du tractus pyramidal (PTNs) agissent *via* des réseaux de neurones au niveau de la moelle épinière, faisant parti ou étant influencés par les CPGs. Ce modèle suggère que les interneurones sont organisés sous une forme modulaire (M1-4) représentant des unités agissant au niveau de muscles croisant plusieurs articulations. La coordination des activités de différents muscles se fait par la connexion entre les modules. **B.** Dans ce deuxième modèle les modules sont remplacés par des synergies musculaires. Les synergies sont activées par les PTNs et chaque synergie est reliée à plusieurs muscles croisant une ou plusieurs articulations. **F/E** : fléchisseurs/extenseurs. Adapté de Drew et al. (2008).



Chapitre III : Les coordinations musculaires en aviron

Illustration adaptée d'une peinture de Thomas Cowperthwaite Eakins (1844-1916).

3.1. Le geste d'aviron

L'aviron est un sport Olympique consistant à parcourir la distance de 2000 m le plus rapidement possible. Celle-ci est réalisée dans un temps compris entre 5min30 et 8min en fonction du bateau, du sexe et des conditions environnementales. Les meilleurs rameurs atteignent en moyenne 300-450 Watts par coup d'aviron pour plus de 200 coups produits sur l'ensemble de l'épreuve (Steinacker et Secher 1993; Maestu et al. 2005). Cette tâche implique la mise en jeu d'un nombre important de muscles des membres inférieurs, supérieurs et du tronc (Hagerman 1984; Volianitis et Secher 2009) et constitue donc un modèle intéressant pour l'étude des coordinations musculaires.

Le cycle d'aviron peut être décomposé en deux temps (Figure 3.1) : (i) la phase de propulsion pendant laquelle les avirons sont immergés et le rameur tire sur les poignées, et (ii) la phase de retour pendant laquelle le rameur revient à sa position initiale. Au cours de cette deuxième phase, il n'y a pas de propulsion et les avirons sont hors de l'eau. On définit aussi usuellement l'attaque (*catch*) et le dégagé (*finish*) qui correspondent à des changements de directions. L'attaque correspond à l'entrée de la palette dans l'eau, juste avant la phase de propulsion, et le dégagé au moment où la palette sort de l'eau à la fin de la phase de propulsion (Rodriguez et al. 1990).

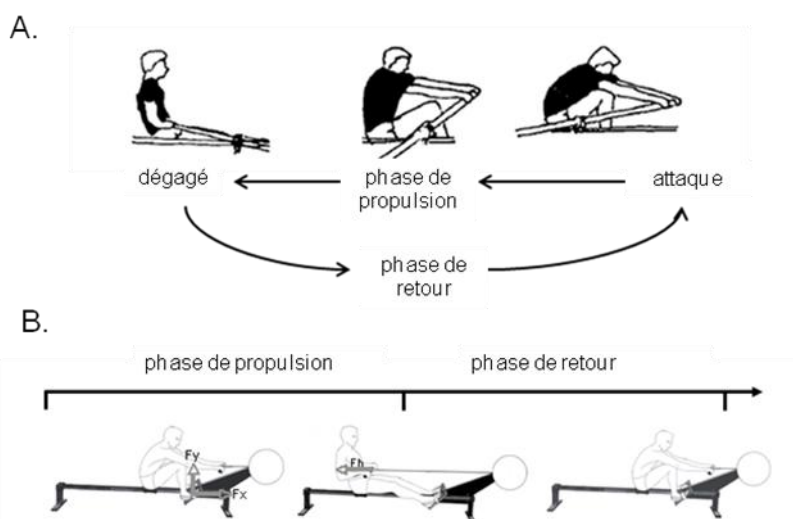


Figure 3.1. Le cycle d'aviron. Représentation du cycle d'aviron sur bateau (A. Adapté de Baudouin et al. 2004) et sur ergomètre (B. Adapté de Hug, 2011).

En général, sur ergomètre les phases de propulsion et de retour sont définies à partir des données cinématiques du mouvement de la chaîne reliée à la poignée : la phase propulsive correspondant à la phase du mouvement durant laquelle la chaîne va d'avant en arrière (par rapport à l'orientation du rameur). Les changements de direction de la chaîne permettent d'identifier les moments de transition entre les deux phases.

Il est important de souligner que la normalisation et la définition des cycles n'est pas homogène dans la littérature. Plus précisément, trois approches sont principalement utilisées pour définir le cycle d'aviron : (i) identifier les extremums de la position de la poignée (Kyröläinen et Smith 1999; Colloud et al. 2006; Janshen et al. 2009), (ii) identifier un changement de signe des forces produites au niveau du cale-pied (Nowicky et al. 2005), ou (iii) utiliser le profil des forces produites à la poignée (Halliday et al. 2004). Dans ce manuscrit, nous avons fait le choix d'utiliser la première approche qui est la plus utilisée dans la littérature.

Comme illustré sur la Figure 3.1, le rameur saisit les poignées, les mains en pronation. Au moment de l'attaque, les angles de la cheville, du genou et de la hanche sont au maximum de leur flexion dans le cycle, i.e. $\sim 70^\circ$ de flexion dorsale pour la cheville (0° = pied en extension complète), $\sim 120^\circ$ de flexion pour le genou (0° = jambe tendue), et $\sim 40^\circ$ de flexion pour la hanche (Janshen et al. 2009). Lors de la poussée, le rameur va produire une extension concomitante des genoux et des chevilles, associée à une extension des hanches et du tronc, et à la fin de la phase propulsive les coudes vont être ramenés vers l'arrière par une action de rétropulsion des épaules et de flexion des coudes (Rodriguez et al. 1990). Les amplitudes angulaires pour les genoux, les chevilles et les hanches lors de cette phase propulsive sont respectivement d'environ 110° , 70° et 100° (Janshen et al. 2009). L'extension des jambes est plus ou moins complète selon le niveau des rameurs (Hase et al. 2004). Le rameur arrivé en phase de « dégagé » va revenir en position initiale – i.e., lors de la phase de retour – en ramenant les genoux et les bras en avant (Rodriguez et al. 1990). La phase de retour est d'une durée deux fois supérieure, en moyenne, à celle de la phase de propulsion (Soper et Hume 2004).

La Figure 3.2 représente les différentes forces produites par le rameur au niveau de la poignée et des cale-pieds lors du geste d'aviron. Certaines études dissocient la phase propulsive en trois actions (Kleshnev 2002; Tachibana et al. 2007) : le « *leg drive* », le « *trunk swing* » et le « *arm pull* ». Ces définitions sont basées sur les moments générés et sur la cinématique des articulations du genou, de la hanche et du coude respectivement. L'instant de survenue du pic de

vitesse angulaire de ces différentes articulations varie au cours du 2000 m (Pollock et al. 2011) et la manière dont sont séquencées ces actions pourraient influencer la puissance produite et l'efficacité du geste (Kleshnev et Kleshnev 1998). Il a été montré que le *leg drive* produit 40 à 45 % de la puissance totale fournie lors d'un cycle d'aviron, le *trunk swing* 30 à 50 % et le *arm pull* 10 à 22 % (Kleshnev 2002; Tachibana et al. 2007). Le pic de vitesse angulaire lors de l'extension du genou intervient à environ 20% de la durée totale du coup d'aviron, celui de l'extension du tronc intervient vers 30% et celui de la flexion du coude intervient autour de 40% (Pollock et al. 2011). En conséquence, la puissance lors de la phase propulsive sera principalement et chronologiquement produite par les muscles croisant l'articulation du genou, de la hanche, et du coude.

Parce que la survenue de pathologies du dos est fréquente chez les rameurs, la cinématique et l'activité des muscles du tronc ont souvent été étudiées (Reid et McNair 2000; Baudouin et Hawkins 2002; Soper et Hume 2004; McGregor et al. 2005). Les différents segments du tronc sont plus ou moins mobiles en fonction de la technique du rameur, de l'intensité de l'exercice (McGregor et al. 2005; Pollock et al. 2011) et du niveau de fatigue (Holt et al. 2003; Pollock et al. 2011). Les mouvements d'extension du rachis participeraient à la production de la puissance développée lors de l'exécution du geste d'aviron. Toutefois, il semble que ces actions segmentaires participent au développement de pathologies du dos (Baudouin et Hawkins 2002; McGregor et al. 2002). Les différents segments du tronc sont mobiles et leurs angles co-varient fortement (Colloud 2003). McGregor et al. (2004) rapportent sur ergomètre des amplitudes de mouvement d'environ 45° pour le segment lombo-sacré (sacrum-L5) et d'environ 45° pour le tronc (L5-thorax). Ces données sont en accord avec celles obtenues en situation écologique (Barrett et Manning 2004).

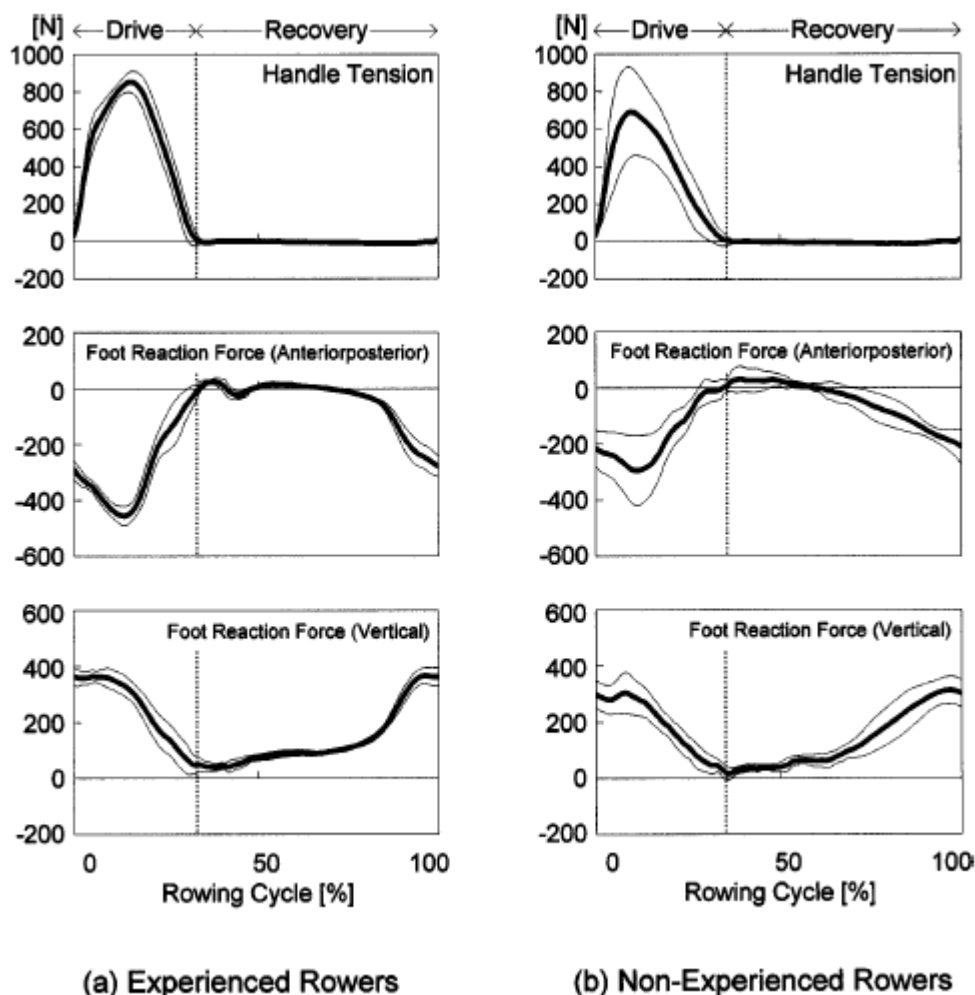


Figure 3.2. Forces produites par le rameur sur ergomètre aviron. Forces enregistrées au niveau de la poignée (en haut), et des cales pieds (composante antéro-postérieure au milieu et composante verticale en bas) pour des rameurs experts et novices. «Drive» correspond à la phase propulsive et «Recovery» à la phase de retour. [N] : Newton. Extrait de Hase et al. (2004).

Selon les recommandations des entraîneurs, les bras doivent être « actifs » au même moment que les membres inférieurs pour augmenter l'efficacité mécanique du geste (Hofmijster et al. 2008). En effet, le transfert des efforts entre les cale-pieds et la poignée nécessite une implication de l'ensemble de la musculature lors de la poussée (Soper et Hume 2004). Les forces produites au niveau des cale-pieds surviennent avant celles produites au niveau de la poignée (Figure 3.2) et un trop grand décalage temporel entre ces forces est souvent décrit comme une erreur technique : c'est le « *shooting the slide / shooting the tail* » (Nelson et Widule 1983; Hofmijster et al. 2008) qui se caractérise par un recul du siège sans action sur les poignées.

Eviter cette « erreur technique » implique une plus grande synchronisation entre les forces produites au niveau de la poignée et celles produites au niveau des cale-pieds, ce qui pourrait influencer *in fine* la performance du rameur (Hofmijster et al. 2008).

3.2. *Activité musculaire*

Puisque l'activité musculaire détermine en partie les efforts que le rameur impose aux segments corporels et *in fine* au système (bateau ou ergomètre), les coordinations musculaires et l'intensité à laquelle sont activés les différents muscles constituent un déterminant de la performance. Comme indiqué dans le chapitre I de ce manuscrit, il est classique de normaliser l'EMG par la valeur obtenue lors d'une contraction volontaire maximale (MVC), afin d'estimer le degré d'activation du muscle (pour une revue, se référer à Hug (2011)). Néanmoins, à notre connaissance, aucune étude n'a normalisé le niveau d'activité musculaire de cette manière en aviron, certainement parce qu'il est difficile de réaliser une MVC pour tous les groupes musculaires impliqués dans la tâche. Nowicky et al. (2005) ont normalisé leurs données EMG par rapport au pic d'activité mesuré au cours des tests. Ces auteurs ont indiqué que les pics d'activité mesurés pendant une contraction maximale isométrique étaient inférieurs à ceux observés pendant le test sur ergomètre, et ce, pour une intensité modérée, i.e., 23 coups.min⁻¹ ; 300 W (les pourcentages d'activations obtenus ne sont pas fournis). Ce qui suggère fortement que les muscles analysés dans cette étude (i.e., erector spinae, rectus abdominis, rectus femoris et biceps femoris) sont activés à des intensités relativement importantes même si le degré d'activité musculaire n'a pas pu être quantifié. De manière similaire Vinther et al. (2006) ont indiqué que les pics d'activité EMG évalués sur ergomètre isocinétique (i.e., Biodex[®]) étaient inférieurs aux pics observés lors d'un test d'effort maximal sur ergomètre (Concept IITM[®]) en fixant la résistance du volant d'inertie au maximum. Les muscles étudiés dans cette dernière étude étaient le trapezius (portion moyenne et basse), les obliques et les serratus. Les pourcentages d'activations atteints ne sont pas fournis. Ces études mettent en évidence la difficulté rencontrée dans l'évaluation du niveau d'activité musculaire dans le cadre de la pratique de cette activité sportive.

3.2.1. Les membres inférieurs

3.2.1.1. Niveaux d'activité

Les membres inférieurs ont un rôle majeur dans la production de la puissance développée au niveau des avirons (Kleshnev 2002; Tachibana et al. 2007). En utilisant l'Imagerie par Résonance Magnétique, une étude a rapporté les variations du temps de relaxation transversale (T_2) des muscles de la cuisse (principalement liées à des variations de l'état métabolique du muscle) à la suite d'un exercice d'aviron (Green et Wilson 2000) (Figure 3.3).

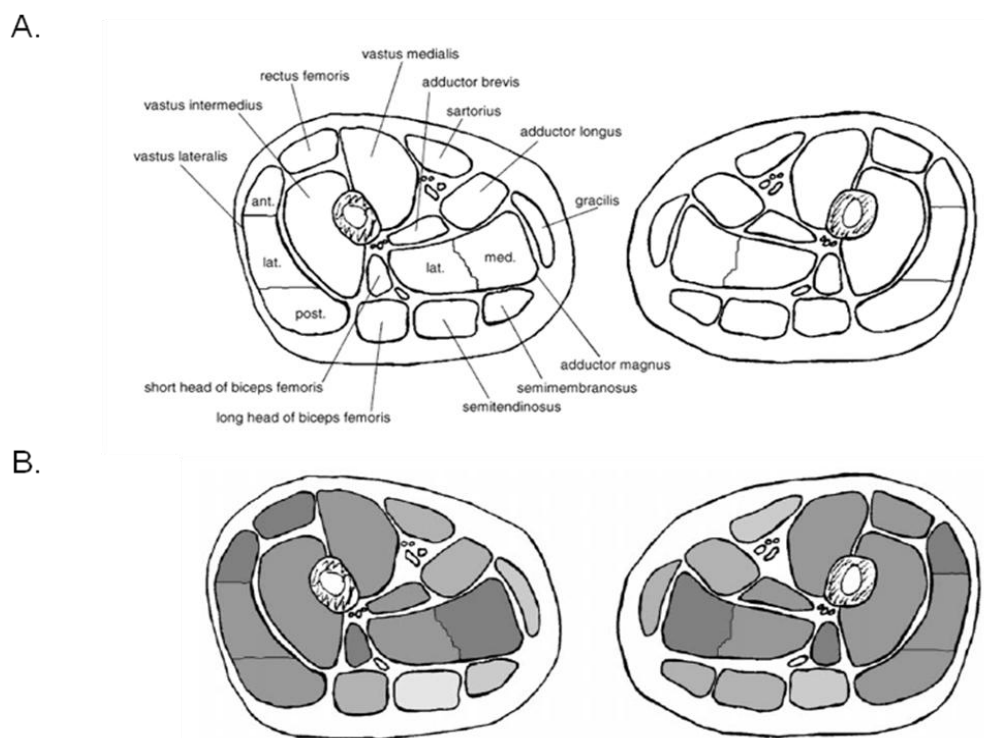


Figure 3.3 Niveau d'activité des muscles de la cuisse estimé par Imagerie par Résonance Magnétique. Les niveaux de gris indiquent l'amplitude des modifications du temps de relaxation transversale (T_2) observées après un exercice d'aviron (0% = blanc ; 100% = noir). Extrait de Green et Wilson (2000).

Les résultats de l'étude de Green et Wilson (2000) suggèrent que les muscles de la cuisse les plus sollicités par l'activité sont les quadriceps et les adducteurs de la jambe quelque soit la population étudiée (i.e., experts, amateurs ou novices) alors que les muscles les moins activés seraient les ischio-jambiers. Hase et al. (2004) ont utilisé la dynamique inverse pour estimer les forces musculaires développées au niveau des membres inférieurs. Les résultats confirment que

les vastii sont les muscles qui génèrent le plus de force au cours du mouvement d'aviron (i.e., ~ 3000 N pour des efforts de ~ 1000 N appliqués à la poignée) par rapport à d'autres muscles modélisés, i.e., rectus abdominis (~ 500 N), erector spinae (~ 2000 N) et ichios-jambiers (~ 2000 N). Néanmoins, Halliday et al. (2004) rapportent des moments articulaires lors de l'extension des chevilles, des genoux et de la hanche de 100 N.m, 300 N.m et 500 N.m respectivement, indiquant que ce sont les extenseurs de la hanche qui fournissent les moments articulaires les plus importants. L'ensemble des muscles des membres inférieurs pourraient contribuer à environ 60% de la puissance totale développée lors du geste d'aviron (Colloud 2003).

3.2.1.2. Patterns d'activité

Comme souligné dans le chapitre I de ce manuscrit, l'électromyographie de surface peut être utilisée pour étudier le pattern d'activité des muscles, i.e., l'évolution du niveau d'activité au cours du cycle. Ainsi, il a été montré que les muscles du quadriceps et des adducteurs sont activés au début de la phase de propulsion jusqu'au milieu de celle-ci (Wilson et al. 1988; Rodriguez et al. 1990; Halliday et al. 2004; Hase et al. 2004). Les muscles du quadriceps possèdent une phase de pré-activation à la fin de la phase de retour (Janshen et al. 2003; Janshen et al. 2009), c'est-à-dire juste avant la position d'attaque. Cette action engage les muscles du quadriceps en mode excentrique, leur action est ensuite concentrique pendant la phase propulsive où ils permettent l'extension du genou. Les données concernant le rectus femoris sont très variables dans la littérature (Figure 3.4). En effet, il possède deux bouffées d'activité plus ou moins bien discriminées (Wilson et al. 1988; Peltonen et al. 1997; Kyröläinen et Smith 1999; Halliday et al. 2004; Nowicky et al. 2005) : une première située au début de la phase de propulsion et une autre lors du dégagé. On peut noter que des différences interindividuelles ont déjà été rapportées pour ce muscle lors d'une tâche de pédalage (Hug et al. 2010). Ce muscle est activé en même temps que les muscles du quadriceps au début de la phase de propulsion mais son activité devient nulle avant le milieu de la phase propulsive (Kyröläinen et Smith 1999). Il est également actif au moment de la transition entre la phase de propulsion et la phase de retour (Wilson et al. 1988; Kyröläinen et Smith 1999; Guével et al. 2011). Lors de cette deuxième bouffée d'activité, il a probablement un rôle freinateur lors de l'extension et/ou participe à la flexion du buste lors du retour (Knicker et al. 1998). On peut noter que l'extension du genou rapproche les insertions du rectus femoris alors que l'extension de la hanche les éloigne. De ce fait, son régime de contraction est difficile à déterminer.

Les muscles du triceps surae (i.e., *gastrocnemii* et *soleus* – fléchisseurs plantaires) présentent deux bouffées d'activité au cours du cycle. Ils sont activés avec les muscles du quadriceps dans la phase de propulsion (Wilson et al. 1988; Rodriguez et al. 1990; Kyröläinen et Smith 1999). La deuxième bouffée d'activité EMG, d'une amplitude plus faible, survient généralement au début de la phase de retour (bien que non visible sur la Figure 3.4). Le mode de contraction du *soleus* est concentrique et il produit l'extension de la cheville. L'extension du genou éloigne les insertions des *gastrocnemii* et l'extension de la cheville les rapproche, il est donc difficile de déterminer le mode de contraction de ces muscles.

Alors qu'ils sont antagonistes de l'extension du genou, les muscles ischio-jambiers sont fortement co-activés avec les muscles du quadriceps pendant la phase de propulsion (Wilson et al. 1988; Rodriguez et al. 1990; Guével et al. 2011). Cette co-activation a été qualifiée d'activité paradoxale (Fortin et Robertson 1994), qui est aussi connu sous le nom de paradoxe de Lombard¹¹ (Lombard 1905). Ces muscles sont actifs du début jusqu'au milieu de la phase propulsive. Une étude menée chez des rameurs expérimentés montrent qu'une augmentation de puissance (i.e., de 216 W à 592 W) induit une augmentation du niveau d'activité EMG de 254 % pour la longue portion du *biceps femoris* et de 138 % pour le *semitendinosus* (Guével et al. 2011). Ce résultat suggère la forte implication de ces muscles lors de la phase de propulsion. Ces muscles sont également actifs, à des niveaux plus faibles, pendant la phase de retour (Wilson et al. 1988; Rodriguez et al. 1990; Kyröläinen et Smith 1999; Guevel et al. 2011) (Figure 3.4). L'extension de la hanche rapproche ses insertions et l'extension du genou les éloigne. Le mode de contraction est donc encore difficile à déterminer pour ces muscles.

¹¹ Le paradoxe de Lombard expliqué par Kuo (2001) est le fait, par exemple, pour un muscle créant un moment en flexion pour une articulation donnée d'avoir une action d'extenseur en se raccourcissant. Si le *rectus femoris* est activé en mode isométrique, le raccourcissement du *biceps femoris* peut permettre à la fois l'extension du genou et de la hanche si certaines conditions sur les bras de levier sont respectées (Kuo 2001). Ici, la présence des deux muscles bi-articulaires est essentielle pour observer ce phénomène. Le *biceps femoris* crée l'extension de la hanche, et se faisant, permet au *rectus femoris* d'agir (en isométrique) comme extenseur du genou. C'est donc bien l'action concentrique du *biceps femoris* qui permet l'extension du genou, d'où le terme de pseudo-antagoniste.

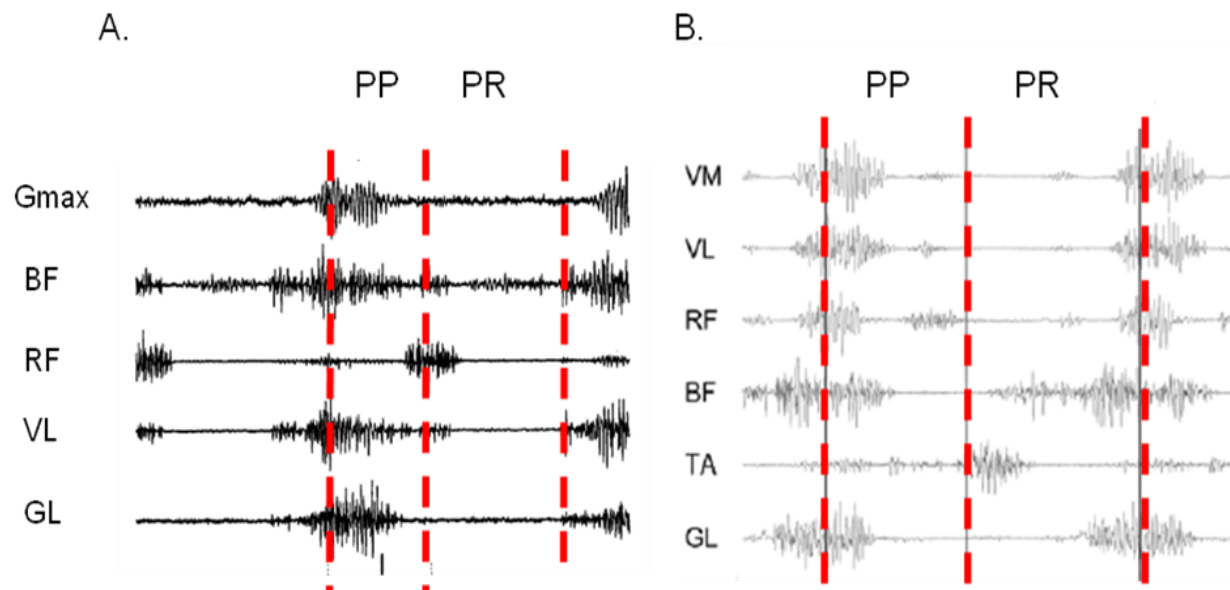


Figure 3.4. Exemples d'activité EMG mesurée sur les muscles des membres inférieurs. PP : phase propulsive ; **PR :** phase de retour. **Gmax :** gluteus maximus ; **BF :** biceps femoris ; **RF :** rectus femoris ; **GL :** gastrocnemius lateralis ; **VM :** vastus medialis ; **TA :** tibialis anterior. L'amplitude est exprimée en unité arbitraire. **A.** Adapté de Peltonen et al. (1997) et **B.** adapté et de Janshen et al. 2009.

Le gluteus maximus est un muscle monoarticulaire extenseur de la hanche. Il est principalement actif (pic d'activité) au milieu de la phase propulsive, c'est-à-dire qu'il co-active aussi fortement avec les muscles érecteurs du rachis et le latissimus dorsi (Wilson et al. 1988; Kyröläinen et Smith 1999; Pollock et al. 2009; Pollock et al. 2011).

En conclusion, hormis le tibialis anterior (voir § 3.2.4 de ce chapitre), l'ensemble des muscles des membres inférieurs est activé pendant la phase de propulsion (Figure 3.4).

3.2.2. Les muscles du tronc

3.2.2.1. Niveaux d'activité

Le tronc est une région complexe puisqu'elle comprend à la fois les muscles extenseurs du rachis (e.g. multifidus dans la région lombaire, et longissimus/illio costalis, localisés le long du rachis), les fléchisseurs du rachis (e.g. les abdominaux), les muscles de la région scapulaire (e.g. trapezius) et les muscles rétropulseurs des épaules (e.g. latissimus dorsi, longue portion du triceps brachii). En utilisant la dynamique inverse, Hase et al. (2004) ont rapporté des forces relativement élevées supportées par les extenseurs du rachis, (i.e., valeurs maximales de 2000 N

chez les experts et les novices, comparées à 3000 N et 2000 N pour les quadriceps chez des populations expertes et novices respectivement). Les couples musculaires pour l'articulation lombaire (entre le tronc et le pelvis) atteignent des pics d'environ 300 N.m en extension (Hase et al. 2004). L'extension du tronc au niveau de L4 fournit environ 15% de la puissance totale développée lors du geste mais la majorité de la puissance est fournie par les extenseurs de la hanche ~ 50% (Colloud 2003).

3.2.2.2. Patterns d'activité

Les portions lombaires et thoraciques des erector spinae sont activées dès le début de la phase propulsive (Figure 3.5) avec un pic d'activité intervenant au milieu de cette phase (Caldwell et al. 2003; Pollock et al. 2009; Pollock et al. 2011). Les muscles erector spinae et gluteus maximus sont donc activés simultanément pour produire l'extension de la hanche et du tronc (Kyröläinen et Smith 1999; Nowicky et al. 2005).

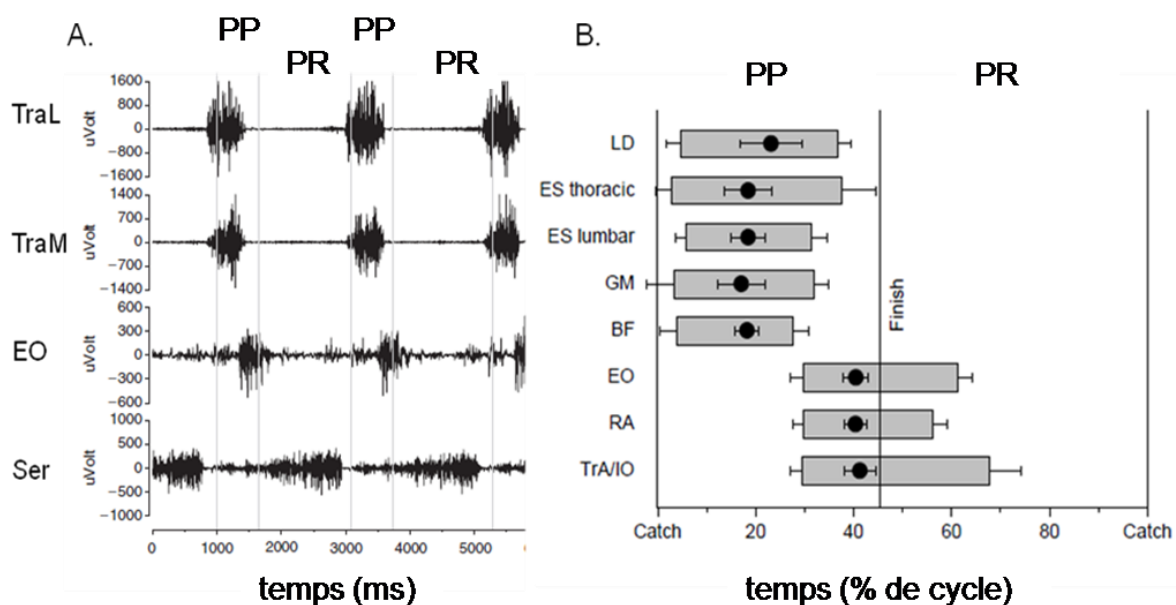


Figure 3.5. Activité EMG des muscles du tronc. A. Adapté de Vinther et al. (2005) et B. Adapté de Pollock et al. (2009). **TraL** : trapezius (portion basse) ; **TraM** : trapezius (portion moyenne) ; **EO** : external obliquus ; **Ser** : serratus ; **LD** : latissimus dorsi ; **ES** : erector spinae ; **GM** : gluteus maximus ; **RA** : rectus abdominis ; **TrA/IO** : transversus abdominis/internal obliquus. **PP** : phase de propulsion. **PR** : phase de retour. **Catch** : attaque. **Finish** : dégagé.

Le muscle latissimus dorsi est principalement actif au début de la phase propulsive avec un pic d'activité survenant au cours de la deuxième partie de cette phase (Pollock et al. 2009;

Pollock et al. 2011). Les muscles trapezius, qui ramènent la scapula vers la face postérieure, sont actifs dès le début de la phase de propulsion (Vinther et al. 2006), alors que l'articulation de l'épaule ne participe au mouvement que vers le milieu de la phase propulsive (Soper et Hume 2004). Ces muscles sont donc principalement sollicités en isométrie au début de la phase propulsive pour transmettre les forces produites *via* le tronc et les membres inférieurs à la poignée.

Les fléchisseurs du tronc (i.e., muscles abdominaux essentiellement) sont activés à la fin de la phase propulsive et au début de la phase de retour (Hase et al. 2004; Pollock et al. 2009; Pollock et al. 2011). Plusieurs auteurs notent qu'il existe une faible co-activation de ces muscles avec les extenseurs du tronc (Hase et al. 2004; Pollock et al. 2009; Pollock et al. 2011).

3.2.3. Les membres supérieurs

3.2.3.1. Niveaux d'activité

Les muscles des bras et des avant bras ne sont pas des muscles volumineux comparés à d'autres groupes musculaires comme le quadriceps, i.e., $\sim 1290 \text{ cm}^3$ pour l'ensemble des muscles du bras et de l'avant bras (Holzbaur et al. 2007), alors que les quadriceps représentent à eux seuls $\sim 1955 \text{ cm}^3$ (Tate et al. 2006). Des données obtenues par dynamique inverse montrent que les fléchisseurs du coude ne produisent que 10 à 20% de la puissance totale développée lors du geste d'aviron (Tachibana et al. 2007). Les muscles et les articulations des membres supérieurs supportent néanmoins des tensions importantes puisque l'on enregistre des forces d'environ 1000 N au niveau de la poignée (Hase et al. 2004).

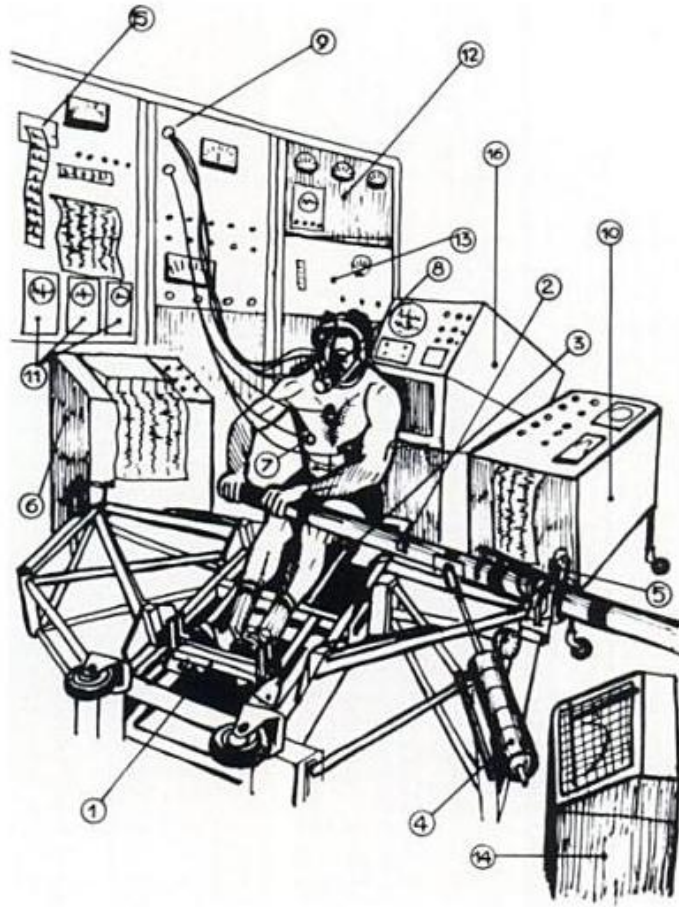
3.2.3.2. Patterns d'activité

A notre connaissance, seulement deux études ont rapporté les patterns d'activité EMG des muscles des bras en aviron (Rodriguez et al. 1990; Peltonen et al. 1997). Les résultats de ces études permettent de montrer que les fléchisseurs du coude sont activés du milieu à la fin de la phase propulsive.

3.2.4. Muscles impliqués dans la phase de retour

L'extension du tronc et de la hanche survenant à la fin de la phase propulsive est freinée par les fléchisseurs de la hanche et du tronc (Knicker et al. 1998), i.e., rectus femoris, rectus

abdominis et obliquus principalement. La phase de retour implique : (i) une flexion des genoux et des chevilles induite par l'activité des ichios-jambiers et du tibialis anterior, et (ii) une flexion du tronc et des hanches induite par l'activation du rectus femoris et des muscles abdominaux (Hase et al. 2004; Pollock et al. 2009; Pollock et al. 2011).



Chapitre IV : Matériel et méthodes

4.1. Sujets

Les protocoles expérimentaux réalisés dans le cadre de ce travail de thèse ont été menés sur une population constituée de 9 hommes non entraînés n'ayant aucune expérience en aviron (UNT ; âge : $24,2 \pm 6.3$ ans, taille : $177,6 \pm 5.8$ cm, poids : $68,7 \pm 5.9$ kg) et de 8 hommes entraînés (EXP ; âge : 25 ± 3 ans, taille : 187 ± 4 cm, poids : $81,8 \pm 11,5$ kg). Les sujets entraînés possédaient une expérience de la compétition de $10,4 \pm 4.2$ années. Leur meilleure performance réalisée lors d'un test de 2000 m sur ergomètre (durant l'année précédant l'expérimentation) était de 390 ± 15 s.

4.2. Protocole expérimental

Pour permettre l'enregistrement de l'activité EMG sur 23 muscles, le protocole suivant a été répété deux fois en respectant un intervalle de 4 à 7 jours entre les deux sessions. Une semaine avant la première session, les sujets non entraînés ont effectué un test de 2000 m sur le même ergomètre (Rowperfect®, Australie) que celui utilisé pour les expérimentations. Leur puissance moyenne (PM) sur cette distance a été ainsi calculée pour permettre de calibrer les tests suivants (Figure 4.1). La puissance et la distance parcourue à chaque coup de rame sont calculées comme indiqué en section 4.3.1 de ce chapitre, et la PM pour le 2000 m représente la moyenne des puissances développées sur l'ensemble de l'épreuve.

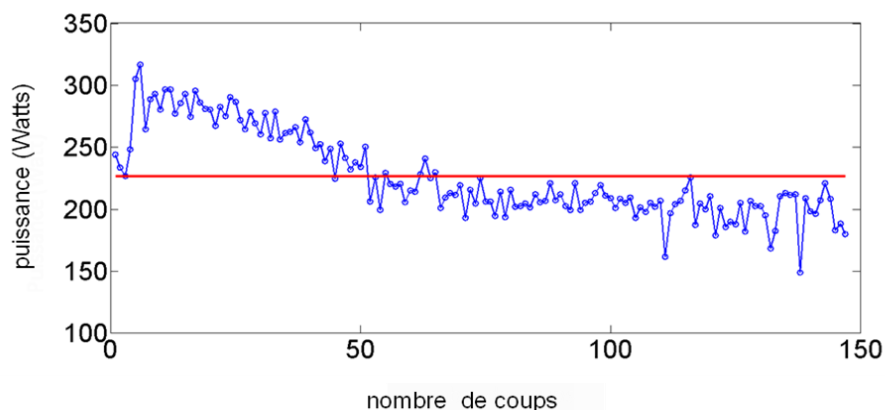


Figure 4.1. Exemple individuel de l'évolution de la puissance lors d'un test de 2000 m sur ergomètre d'aviron. La ligne rouge indique la puissance moyenne (PM) développée sur l'ensemble de l'épreuve. Chaque point représente la puissance moyenne développée lors d'un cycle d'aviron.

Le protocole expérimental est représenté sur la Figure 4.2. Les sujets ont tout d'abord effectué un échauffement de 5 min sur l'ergomètre d'aviron à une intensité modérée. Après 2 à 3 minutes de récupération les sujets ont effectué 3 tests à 3 puissances différentes (i.e., 60%, 90% et 120% de PM). La durée a été fixée à 2 minutes pour les 2 premiers paliers de puissance et à 1 minute pour le palier réalisé à 120% de PM (pour limiter l'effet de la fatigue). Le temps de récupération entre les paliers était de 2 minutes. Après 5 minutes de récupération les sujets ont effectué un test de temps limite (Tlim) à 100% de la PM (Figure 4.2). Au cours de ces séquences d'exercice les sujets devaient maintenir une cadence située entre 28 et 32 coups d'aviron par minute. Un feedback visuel de la puissance et de la fréquence de rame, calculées à chaque coup d'aviron, était affiché devant le participant (Figure 4.3.A). L'arrêt de l'exercice se faisait soit parce que le sujet avait volontairement choisi d'arrêter l'exercice, soit parce qu'une baisse de 10% de la puissance demandée était observée par l'expérimentateur pendant plus de 10 secondes. Ce seuil de « 10% » correspond à la variabilité inter-cycles de la puissance et a été utilisé dans d'autres études (e.g. Davidson and Rice 2010, lors d'une contraction isométrique sous-maximale maintenue jusqu'à épuisement). Pour optimiser l'investissement des sujets, ils ont été encouragés par l'expérimentateur au cours de la séquence de test de temps limite (Gandevia 2001).

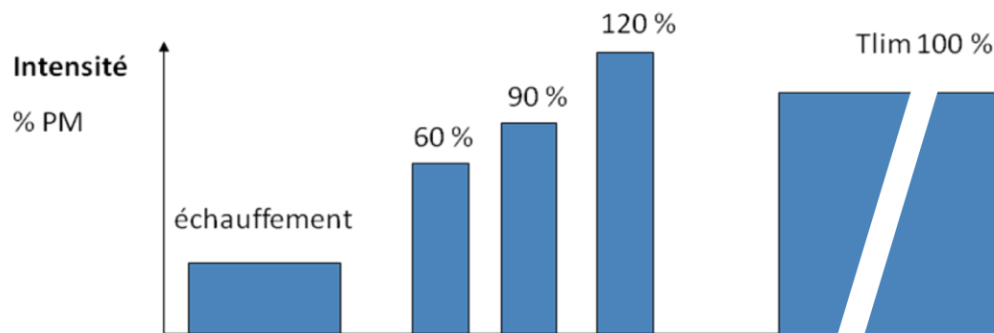


Figure 4.2. Protocole expérimental. Après un échauffement de 5 minutes à une intensité jugée faible à modérée par les sujets, ceux-ci effectuaient les séquences de tests aux 3 puissances (i.e., 60, 90 et 120% de la puissance moyenne produite sur un 2000 m). Le temps de récupération entre les tests était de 2 minutes. Les deux premiers tests duraient 2 minutes et le 3^{ème} test à 120% de la PM durait 1 minute. Après 5 minutes de récupération, les sujets effectuaient le test de temps limite (**Tlim**) à 100% de la PM.

La reproductibilité des mesures a été évaluée sur 5 sujets UNT qui ont effectué une partie de ce protocole une deuxième fois, entre 1 à 4 semaines après la première passation. Pour ces tests, ils n'ont effectué qu'un test de 2 minutes à charge constante effectué à 90% de la PM¹².

4.3. Mesures réalisées

4.3.1. Paramètres mécaniques

Les tests ont été effectués sur un ergomètre d'aviron à coulisse mobile (Rowperfect[®], Australie) (Figure 4.3.A). Le système de translation de la coulisse a été fixé et immobilisé. Cet ergomètre et son instrumentation ont déjà été décrits par Colloud et al. (2006). L'ergomètre a été instrumenté pour mesurer la force produite au niveau de la poignée (Fh) avec un capteur de force (SM-1000N ; Interface[™], Scottsdale, Arizona, USA) placé en série entre la chaîne et la poignée et lié par une articulation sphérique (trois degrés de liberté en rotation). Un capteur de position (PT1 Scaime[®], Annemasse, France) a été installé entre la chaîne et la poignée. Les cale-pieds sont liés au bâti de l'ergomètre par deux barres métalliques le traversant perpendiculairement. Sur chacune des barres sont collés des jauges de déformation permettant la mesure des efforts antéro-postérieurs et verticaux (plage de mesure : 1500 N ; surcharge maximale : 750 N). La planche de bois servant de cale-pied fait un angle de 45° avec l'horizontale. Les résultantes antéro-postérieures (Fx) et verticales (Fy) des forces appliquées au niveau du cale-pied ont ensuite été calculées (Fh, Fx et Fy sont illustrées sur la Figure 4.3.B). Tous les signaux mécaniques ont été numérisés à une fréquence d'échantillonnage de 125 Hz (DT 9804, Data Translation[™], USA) et traités « en direct » pour fournir un feedback aux sujets (DataFoundry version 5.1, Data Translation[™], USA).

Le logiciel DataFoundry (version 5.1, Data Translation[®]) associé au système d'acquisition DT 9804 permet de programmer aisément une interface interactive pour l'affichage des données. La puissance affichée pour le participant représente la moyenne de puissance sur un cycle complet (Boyas et al. 2006) :

$$puissance = \frac{1}{t_f - t_0} \sum_{t=t_0}^{t_f} force(t) \times vitesse(t) \times \Delta t$$

¹² Ces données sont présentées dans l'étude # 2 portant sur l'effet de l'expertise.

Où t_0 et t_f sont respectivement le temps de début et de fin d'un coup d'aviron, Δt représente le délai entre deux données temporelles (i.e., 0,008 s = 125 Hz).

La fréquence de rame affichée (en nombre de coups d'aviron par minute) est calculée ainsi :

$$SF = \frac{60}{t_f - t_0}$$

Le test de 2000 m a été effectué par les sujets UNT sur le même ergomètre que pour les tests finaux. La distance parcourue (d) à chaque cycle a été calculée ainsi :

$$d = (t_f - t_0) \times \sqrt[3]{\frac{\text{puissance}}{2,8}}$$

La distance parcourue cumulée est alors affichée sur un écran placé en face des sujets. Ici $t_f - t_0$ représente la durée d'un coup de rame, *puissance* est la puissance moyenne comme calculée plus haut. Cette formule est basée sur la puissance requise pour maintenir une embarcation à vitesse constante ; 2.8 étant un coefficient de frottements typiquement utilisé dans les modèles (e.g. Gordon (2003)).

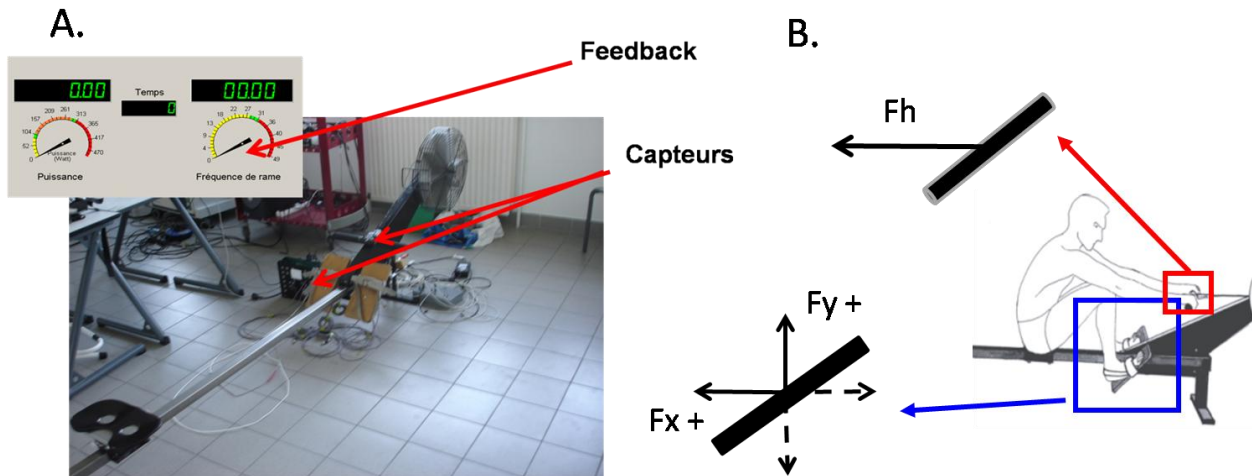


Figure 4.3. Dispositif expérimental. A. L'ergomètre aviron et le feedback visuel fourni au sujet. B. Forces enregistrées au niveau de la poignée (F_h) et au niveau du cale-pied (F_x et F_y), les « + » indiquent le sens positif de ces forces.

4.3.2. Electromyographie de surface

L'activité EMG de surface de 23 muscles (côté droit du corps) a été mesurée au cours de deux sessions espacées de 4 à 7 jours. 5 des 23 muscles ont été enregistrés au cours des deux sessions pour vérifier la reproductibilité des profils d'activité EMG. Les muscles suivant ont été enregistrés lors de la première session : tibialis anterior (TA), soleus (Sol), gastrocnemius lateralis (GL), gastrocnemius medialis (GM), vastus lateralis (VL), vastus medialis (VM), rectus femoris (RF), biceps femoris (BF), semitendinosus (ST), gluteus maximus (GMax), latissimus dorsi (LD), erector spinae multifidus (ES), trapezius medius (TraM), biceps brachii (BB), brachioradialis (Br). Au cours de la deuxième session, les muscles suivant ont été enregistrés : longissimus (Long), iliocostallis (Ilio), erector spinae multifidus (ES), latissimus dorsi (LD), deltoideus posterior (Delt), trapezius upper (TraU), trapezius medius (TraM), trapezius lower (TraL), triceps brachii (longue portion – TriL), triceps brachii (courte portion- TriS), biceps brachii (BB), brachioradialis (Br), flexor digitorum superficialis (FD). Pour chaque muscle, une électrode de surface (Delsys DE 2.1[®], Delsys Inc, Boston, MA, USA ; distance inter-électrodes = 1 cm) a été fixée à la surface de la peau. Avant l'application de chaque électrode, la peau a été rasée et nettoyée avec un mélange d'alcool et d'éther afin de minimiser l'impédance entre la peau et l'électrode. Chaque électrode a été placée longitudinalement par rapport à l'alignement supposé des fibres musculaires sous-jacentes. La localisation respectait les normes SENIAM (*Surface EMG for Non-Invasive Assessment of Muscles*, Hermens et al.(2000)) à l'exception des muscles LD, Br et FD qui ne sont pas référencés par SENIAM. Pour le LD, l'électrode a été placée comme recommandé par de Sèze et Cazalets (2008), c'est-à-dire au niveau de la courbure musculaire à hauteur de T12 et le long d'une ligne reliant le point le plus postérieur du creux des aisselles et le processus spinal de S2 (Figure 4.4A). Pour Br, l'électrode a été placée comme décrit par Muceli et al (2010), c'est-à-dire à 1/6 de la distance du point situé entre le creux du coude et l'épicondyle latérale de l'humérus jusqu'au processus styloïde de l'ulna (Figure 4.4B). Pour FD, l'électrode a été placée à 1/5 de la distance entre de l'épicondyle médial de l'humérus jusqu'au processus styloïde de l'ulna (Zipp 1982) (Figure 4.4B).

Chaque électrode a été fixée avec du ruban adhésif pour limiter les mouvements sur la peau. Les signaux EMG ont été amplifiés ($\times 1000$) et numérisés (bande passante : 6 à 400 Hz) à une fréquence d'échantillonnage de 1 kHz (Bagnoli 16, Delsys[®], Inc Boston, USA).

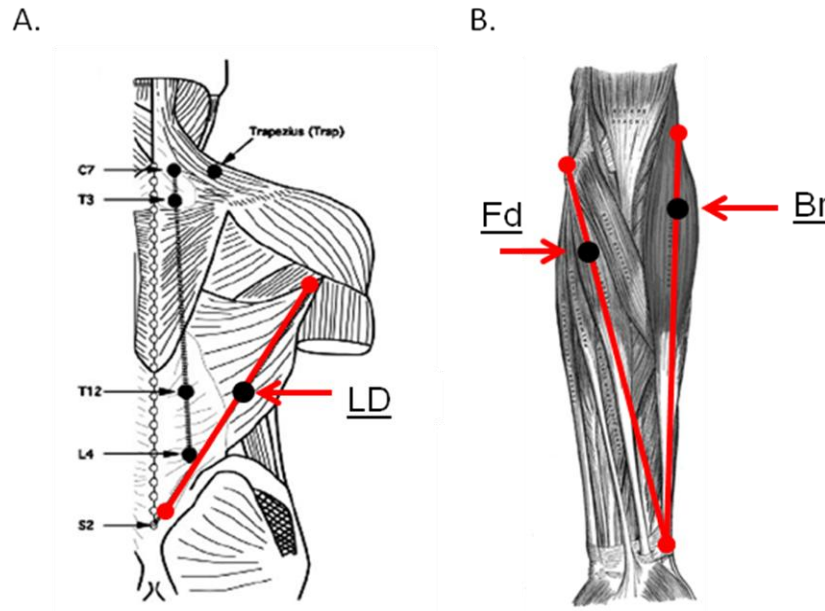


Figure 4.4. Placement des électrodes. A. Positionnement de l'électrode pour le latissimus dorsi (LD), adapté de Sèze et Cazalets (2008). B. Positionnement des électrodes pour le flexor digitorum superficialis (FD) et le brachioradialis (Br). Adapté d'une imageSource : Wikipedia¹³

4.4. Traitement des données

4.4.1. Synchronisation des signaux mécaniques et EMG

Pour synchroniser les signaux mécaniques et EMG, le signal de position de la chaîne a été enregistré simultanément sur les deux systèmes d'acquisition (i.e., Delsys et Data Translation). Après avoir ré-échantillonné les signaux mécaniques à 1 kHz (par interpolation) nous avons identifié le décalage entre les deux signaux de position par cross-corrélation. Le maximum de la fonction de cross-corrélation correspond alors au délai entre les deux signaux.

4.4.2. Calcul des profils d'activité EMG

Le profil d'activité EMG a été calculé par une procédure classique utilisée dans la littérature (Hug 2011). Les signaux EMG ont été filtrés avec un filtre passe-bande (type Butterworth, ordre 4) entre 20 et 400 Hz (fonction *filtfilt* de Matlab[®], The MathWorks, version R2007b, Natick, MA, USA). Un filtre coupe-bande (48-52 Hz) a été utilisé pour supprimer le bruit à 50 Hz. L'enveloppe linéaire de chaque muscle a été obtenue par rectification du signal

¹³ <http://en.wikipedia.org/wiki/Brachioradialis>

EMG brut et filtrage *via* un filtre passe-bas (fréquence de coupure = 9 Hz, sans décalage temporel en utilisant la fonction *filtfilt* de Matlab®). Un profil représentatif de chaque muscle a ensuite été obtenu en interpolant chaque cycle sur 200 points et en les moyennant. Cette moyenne a été obtenue à partir de 15 cycles consécutifs qui ont été sélectionnés manuellement en utilisant une interface graphique conçue spécifiquement pour ces analyses et écrite sous Matlab®.

4.4.3. Calcul du niveau d'activité

Le niveau d'activité moyen pour chaque muscle a été calculé comme la moyenne du niveau d'activité sur tout le cycle.

4.4.4. Extraction des synergies musculaires

L'extraction des synergies a été effectuée par factorisation matricielle non-négative (NMF, algorithme de Lee et Seung (2001)). Brièvement, la NMF minimise la norme de Frobenius de la différence entre la matrice EMG initiale et sa décomposition, c'est-à-dire :

$$\mathbf{E} = \mathbf{WC} + \mathbf{e}$$

$$\min_{\substack{\mathbf{W} \geq 0 \\ \mathbf{C} \geq 0}} \|\mathbf{E} - \mathbf{WC}\|_{FRO}$$

où $\mathbf{E}$ est la matrice EMG initiale de dimension $p \times n$ (p = nombre de muscles et n = nombre de points dans le temps), $\mathbf{W}$ est une matrice $p \times s$ (s = nombre de synergies), $\mathbf{C}$ est une matrice $s \times n$, et $\mathbf{e}$ une matrice $p \times n$. $\|\bullet\|_{FRO}$ établit la norme de Frobenius, qui représente la somme des éléments de la matrice élevés au carré. $\mathbf{W}$ représente la matrice des vecteurs des synergies. La matrice $\mathbf{C}$ est la matrice des coefficients d'activation des synergies et $\mathbf{e}$ l'erreur résiduelle. Alors que les vecteurs des synergies représentent le poids relatif de chaque muscle au sein de chaque synergie, les coefficients d'activation des synergies représentent l'activation relative de la synergie au cours du mouvement (ici le cycle d'aviron). En d'autres termes, on peut exprimer l'activation des p muscles, i.e., $\vec{e}(t)$, à un temps t donné comme la combinaison linéaire de s vecteurs des synergies (i.e., les $\vec{w}_j$) :

$$\vec{e}(t) = [\text{emg}_1(t), \text{emg}_2(t), \dots, \text{emg}_p(t)]^T$$

$$\vec{e}(t) \approx \sum_{j=1}^s c_j(t) \vec{w}_j ; \text{ avec } s \leq p$$

Le T en exposant indiquant la transposée de la matrice.

L'algorithme est basé sur une méthode de gradient optimisant successivement **W** et **C**, et convergeant vers un optimum local (se référer à Lee et Seung (2001), pour plus de détails). Le critère d'arrêt est une diminution du coût de moins de 0,0001%. L'algorithme est répété 10 fois pour chaque sujet afin de minimiser le risque de minima locaux et la meilleure solution est retenue (i.e., celle possédant le moindre coût). **W** et **C** sont initialisées par des matrices aléatoires. La matrice **E** est composée du cycle moyen calculé pour chacun des 23 muscles (les deux sessions ont été ici regroupées). **E** possède donc 23 lignes et 200 colonnes. Chaque ligne de **E** est normalisée par sa valeur maximale. L'algorithme impose de fixer le nombre de synergies *a priori*. Nous avons donc extrait successivement de 1 à 23 synergies, et pour chaque extraction la variance expliquée (VAF) a été calculée comme suit :

$$VAF = 1 - \frac{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n (\mathbf{e}_{i,j})^2}{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n (\mathbf{E}_{i,j})^2}$$

où l'indice i va de 1 à p , le nombre de muscles, et j allant de 1 à n , le nombre de points dans le temps.

Pour mettre en évidence le rôle fonctionnel des synergies extraites (cf. étude #2 au chapitre V de ce manuscrit), nous avons suivi une procédure décrite par Torres-Oviedo et Ting (2006) consistant à effectuer une factorisation matricielle à partir d'une matrice augmentée qui inclue à la fois les données EMG et les données mécaniques. Pour cette analyse, les composantes positives et négatives des variables mécaniques ont été séparées afin de créer de nouvelles variables, n'ayant que des composantes positives. Par exemple, la composante horizontale de la force au niveau du cale-pied (F_x) a été divisée en F_{x-} et F_{x+} . Pour le vecteur représentant F_{x-} , les valeurs positives ont été remplacées par des zéros et la valeur absolue des valeurs négatives a été prise en compte. La matrice augmentée est finalement : $[\mathbf{E}^T \mid F_{x-} \ F_{x+} \ F_{y-} \ F_{y+} \ F_h]^T$. Chaque variable mécanique est un vecteur de dimension 200×1 , et **E** est la matrice initiale utilisée précédemment pour extraire les synergies musculaires.

4.4.5. Détermination du nombre de synergies

Nous avons déterminé le nombre optimal de synergies comme celui permettant d'expliquer 90% de la VAF (Torres-Oviedo et al. 2006; Hug et al. 2010). Bien que cette méthode soit classiquement utilisée dans la littérature, d'autres méthodes existent. Par exemple, pour l'étude 4 traitant de la fatigue musculaire, nous avons également utilisé une méthode récemment proposée par Cheung et al. (2009). Pour cette méthode la courbe « VAF » vs. « nombre de synergies » a été construite à la fois à partir des données EMG originales et à partir des données déstructurées (i.e., les valeurs de la matrice EMG originale sont permutées de manière aléatoire). La courbe « VAF » vs. « nombre de synergies » des données non structurées possède l'allure d'une ligne droite avec une pente plus ou moins constante. Le nombre de synergies optimal n est alors défini comme le point au-delà duquel la pente de la courbe originale devient inférieure à 75% de la pente des données non structurées. La pente en x_i (les abscisses = nombre de synergies) est estimée par la pente de la régression linéaire effectuée sur 3 points adjacents (i.e., (x_{i-1}, y_{i-1}) , (x_i, y_i) et (x_{i+1}, y_{i+1}) , les y_i étant les ordonnées = VAF). Nous cherchons donc le point à partir duquel l'augmentation de la VAF peut être expliquée par le hasard.

4.4.6. Validation croisée des synergies extraites

Comme proposé par certains travaux (Torres-Oviedo et Ting 2010), et afin de vérifier la robustesse des synergies musculaires extraites, nous avons utilisé une procédure de validation croisée (ou cross-validation). Cette procédure nous permet de vérifier que les vecteurs des synergies extraites pour une condition donnée permettent d'expliquer une autre condition. Pour ce faire, les vecteurs des synergies sont extraits d'une première condition de référence (condition #1) par la méthode décrite précédemment, ce qui nous permet d'obtenir $\mathbf{W}_{\#1}$. Nous cherchons ensuite les coefficients d'activation $\mathbf{C}_{\#2}$ qui permettent d'expliquer au mieux les variations des données EMG d'une condition test (condition #2), i.e., $\mathbf{E}_{\#2} \cdot \mathbf{C}_{\#2}$ est initialisée avec des valeurs aléatoires entre 0 et 1, puis nous utilisons la mise à jour suivante jusqu'à convergence (Lee et Seung 2001) :

$$(\mathbf{C}_{\#2})_{ij} \leftarrow (\mathbf{C}_{\#2})_{ij} \frac{(\mathbf{W}_{\#1}^T \mathbf{E}_{\#2})_{ij}}{(\mathbf{W}_{\#1}^T \mathbf{W}_{\#1} \mathbf{C}_{\#2})_{ij}}$$

4.4.7. Normalisation du cycle d'aviron

Le cycle d'aviron a été divisé en deux phases : la phase de propulsion et la phase de retour. La phase de propulsion s'étend de 0 à 100% et la phase de retour s'étend de -100 à 0% (Figure 4.5). Les valeurs critiques des cycles (i.e., 0%, -100% et 100%) ont été identifiées au moyen des extrémums la courbe de position de la poignée (Colloud et al. 2006). Ici 0% correspond au début de la phase de propulsion et à la fin de la phase de retour, et est identifié par la valeur de position minimale de la chaîne, c'est-à-dire lorsque la poignée est au plus proche du volant d'inertie. Les points correspondant à 100% et -100% sont identifiés par la valeur de position maximale de la chaîne, c'est-à-dire lorsque la poignée est au plus loin du volant d'inertie.

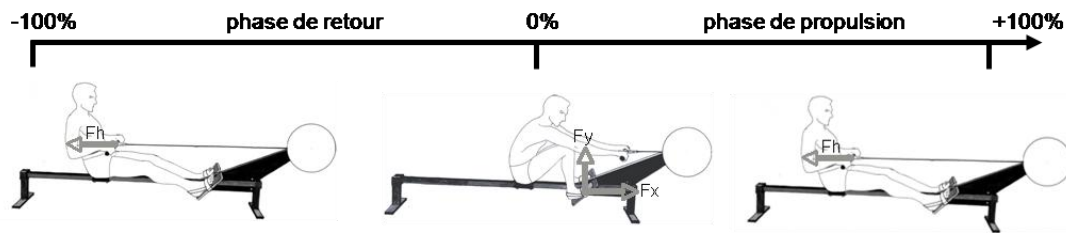


Figure 4.5. Normalisation du cycle d'aviron. La valeur de position minimale de la chaîne i.e., au plus proche du volant d'inertie, permet d'identifier le début de la phase de propulsion correspond à 0% du cycle. Les points correspondant à -100% et 100 % du cycle correspondent au dégagé et sont identifiés par la valeur de position maximale de la chaîne i.e., au plus loin du volant d'inertie. **Fh** : force au niveau de la poignée ; **Fx** : composante horizontale de la force au niveau du cale pied ; **Fy** : composante verticale de la force au niveau du cale pied.

Les patterns EMG, mécaniques, et les coefficients d'activation des synergies ont été représentés en utilisant cette technique de normalisation, i.e., les phases de propulsion et de retour ont été ré-échantillonnées sur 100 points chacune, le cycle d'aviron complet était donc composé de 200 points. Cette normalisation différenciée des deux phases permet de comparer les profils (EMG, mécaniques, et les coefficients d'activation des synergies) de manière robuste en évitant de possibles biais liés à des durées différentes des phases de propulsion et de retour entre les sujets et pour un même sujet (Hug 2011), voir Figure 4.6.

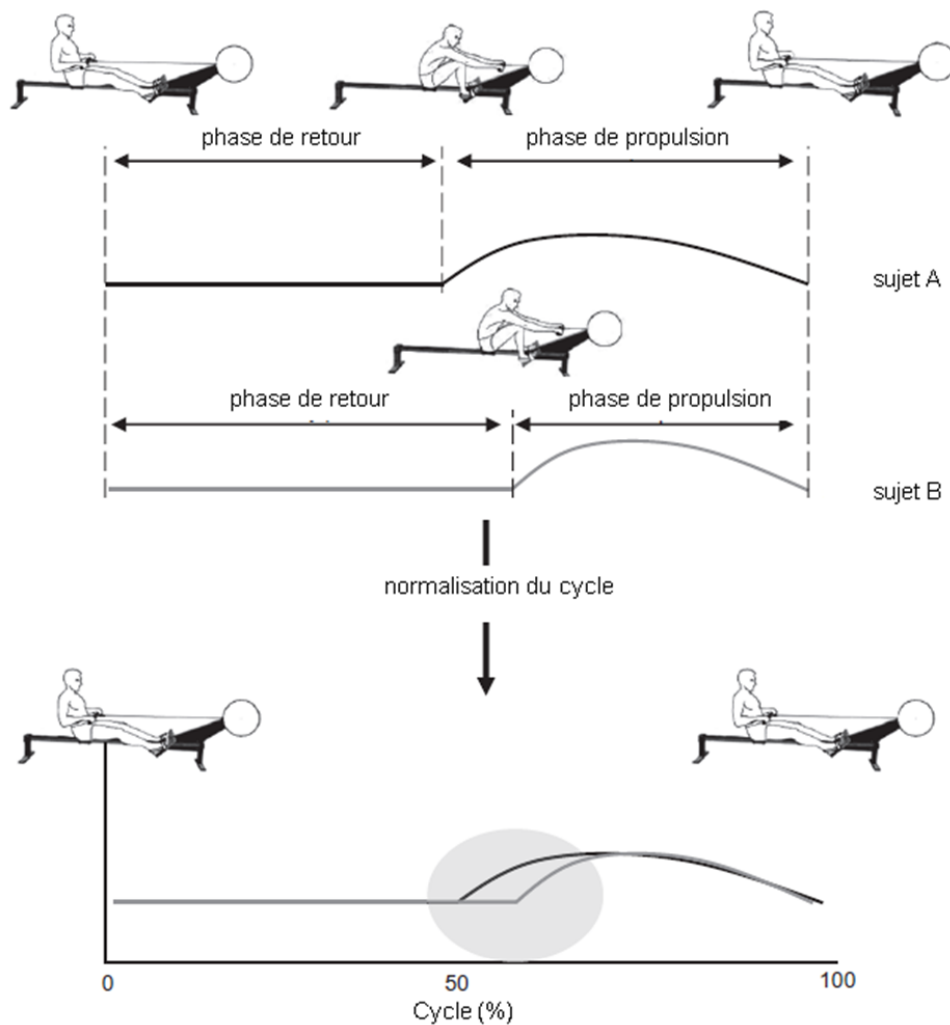


Figure 4.6. Illustration du biais possible et lié à une normalisation classique des cycles d'aviron. Cette figure schématise un pattern d'activité EMG du vastus lateralis chez deux sujets. Bien que les patterns EMG soient identiques, la différence de durée relative des phases de propulsion et de retour induit un biais d'interprétation lorsque le cycle d'aviron est normalisé par rapport à la durée totale du cycle. Extrait de Hug (2011).

4.4.8. Mesures de similarité

Pour analyser la similarité entre les vecteurs des synergies nous avons calculé le coefficient de corrélation (r), qui correspond géométriquement au cosinus de l'angle entre deux vecteurs. Les vecteurs des synergies définissent un sous-espace vectoriel et la similarité entre deux sous espaces peut être évaluée par les angles principaux (ou angles canoniques). Nous avons donc également utilisé le cosinus de la moyenne des angles principaux pour évaluer la

similarité entre les sous-espaces engendrés par les synergies en utilisant l'algorithme décrit et fournit par Knyazev et Argentati (2000).

Pour comparer les patterns d'activité EMG, les patterns mécaniques et les coefficients d'activation des synergies nous avons utilisé le $r_{\max}$ et le délai temporel (Figure 4.7). Le délai temporel (« *lag* » en anglais) représente le décalage entre les deux courbes et a été calculé comme le délai permettant de maximiser la fonction de cross-corrélation obtenue en utilisant la fonction Matlab[®] *xcorr* pour des données centrées (option = « *coeff* »¹⁴). Le $r_{\max}$ correspond au coefficient de corrélation au maximum de la fonction de cross-corrélation et donne une indication de la similarité de la forme des patterns (ou profils) en annulant les décalages temporels.

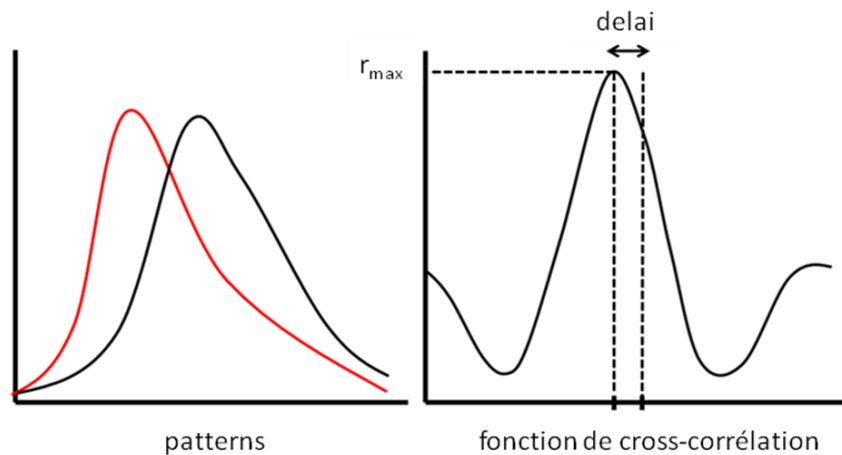


Figure 4.7. Signification du $r_{\max}$ et du délai temporel entre deux patterns. Une cross-corrélation est effectuée entre la courbe rouge et la courbe noire. Le $r_{\max}$ donne le « degré de similarité » entre les deux patterns tandis que le délai illustre le décalage temporel entre ces deux courbes.

¹⁴ La fonction *xcorr* de Matlab[®] demande en entrée une option permettant de choisir le type de cross-corrélation voulu, i.e., biaisée, non biaisée ou normalisée. « *coeff* » indique le choix du calcul de la cross-corrélation normalisée.

Développement technologique, le logiciel
SynEmg[®]

Introduction

Le logiciel SynEmg^{®15} est une *toolbox* programmée sous Matlab[®] permettant le traitement des signaux électromyographiques (EMG) et mécaniques, destiné à la recherche expérimentale dans le domaine de la neurophysiologie et de la biomécanique du mouvement. Ce logiciel permet (i) de sélectionner visuellement les données (EMG et mécaniques) pertinentes, (ii) de traiter les signaux EMG et mécaniques, (iii) d'extraire les synergies musculaires à partir de plusieurs algorithmes issus de la littérature scientifique et (iv) d'analyser et de visualiser les synergies extraites.

La création de cette *toolbox* a été initiée en 2009 afin de permettre d'accéder à l'analyse des synergies musculaires, sans qu'une connaissance approfondie de l'utilisation du logiciel Matlab[®] soit nécessaire. Pour atteindre cet objectif, cette *toolbox* intègre de nombreuses interfaces graphiques à l'ergonomie adaptée (cf. ANNEXE I).

Fonctionnalités

Ce logiciel permet de sélectionner les données pertinentes pour le traitement des signaux EMG et mécaniques (Figure 4.7). Une fenêtre « options » permet de choisir, le type de filtre, l'ordre du filtre, la fréquence de coupure permettant de traiter les signaux EMG bruts.

L'enveloppe peut être obtenue par filtrage numérique (filtre passe-bas) ou par utilisation de la RMS (« *root-mean-square* »). Plusieurs options sont proposées à l'utilisateur pour régler les paramètres d'obtention de l'enveloppe du signal EMG, i.e., fréquence de coupure pour la méthode de filtrage numérique, fenêtre fixe ou mobile et nombre de points à utiliser pour la RMS par exemple.

¹⁵ Logiciel **SynEmg V1.0.0** ; **Turpin NA** & Hug F. Déclaration de propriété intellectuelle en cours (*copyright*) auprès de l'Institut National de la Propriété Industrielle (INPI).

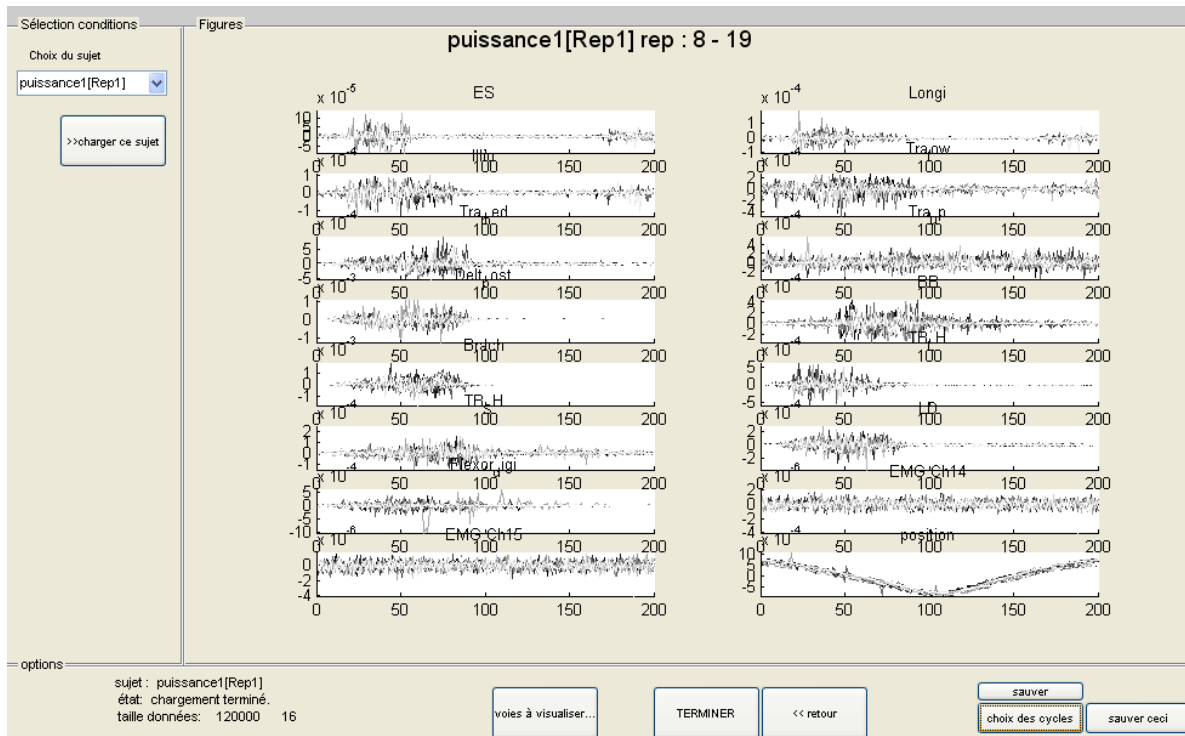


Figure 4.7. Fenêtre de sélection des données EMG. Les données sont ici découpées en fonction d'un fichier « trigger » fourni par l'utilisateur.

Pour l'analyse des synergies musculaires, plusieurs options sont offertes à l'utilisateur qui permettent de choisir (i) le critère de sélection du nombre de synergies (e.g. scree-test, seuil fixe), (ii) la méthode de calcul de la variance de matrice, (iii) l'algorithme d'extraction des synergies (e.g. ACP, analyse en composante principale ou NMF, non-negative matrix factorization), (iv) la normalisation des données avant et après extraction des synergies musculaires.

Enfin, des modules permettent la visualisation des données relatives aux profils d'activations EMG (i.e., patterns moyens $\pm$ écart type) ou aux synergies musculaires. Des modules complémentaires sont en cours d'élaboration. Ils devraient permettre d'effectuer des analyses statistiques (comparaison des patterns d'activation) ou des analyses fréquentielles des signaux.

Chapitre V : Contributions expérimentales

Rappel des objectifs

L'aviron est une activité qui engage un nombre important de muscles. L'organisation des coordinations musculaires mobilisées pour effectuer cette tâche est mal connue. En outre, les effets de l'expertise, de la puissance et de la fatigue neuromusculaire sur ces coordinations n'ont pas été investigués. L'activité « aviron » est un modèle particulièrement intéressant pour l'étude des coordinations musculaires puisque : i) la quasi totalité des muscles est impliqué, laissant de ce fait de nombreuses possibilités de compensation inter-musculaires, et ii) contrairement à d'autres activités cycliques (e.g. pédalage), il est aisé de trouver des sujets totalement novices (i.e., n'ayant jamais pratiqué cette activité).

L'objectif de ce travail est d'explorer les coordinations musculaires en aviron à travers l'étude de l'effet de l'expertise, de la puissance d'exercice et de la fatigue sur celles-ci. En plus d'une analyse classique des patrons d'activité électromyographique, nous avons utilisé une méthode de factorisation matricielle pour extraire les synergies musculaires. Plus précisément, nous nous sommes concentrés sur : (i) les variations du niveau d'activité de chacun des muscles entre les différentes conditions, (ii) les différences de patrons d'activité électromyographique (en termes de forme et de séquence d'activation) entre chaque conditions et entre les populations, et enfin (iii) les variations dans la structure des coordinations, c'est-à-dire que nous avons comparé les synergies musculaires.

Une première partie de ce travail a consisté à développer et évaluer des outils méthodologiques permettant l'extraction des synergies musculaires. Ce travail a fait l'objet d'une publication présentée en étude #1. L'effet de l'expertise est présenté dans l'étude #2 et les effets de la puissance et de la fatigue sur les coordinations musculaires sont présentées respectivement dans les études #3 et #4.

Rappel des hypothèses principales par étude

Etude #1. Approche et méthode d'extraction des synergies musculaires. Application à l'étude du geste de pédalage

Les objectifs de cette première étude étaient (i) d'éprouver le logiciel *SynEmg*® sur des données EMG acquises sur des cyclistes experts, et (ii) d'identifier la source de la variabilité des

profils d'activation des muscles en utilisant l'analyse des synergies musculaires et ainsi de mieux comprendre les stratégies locomotrices utilisées en pédalage par des cyclistes entraînés.

Etude #2. Effet de l'expertise sur les coordinations musculaires en aviron

Nous faisons l'hypothèse que les synergies musculaires seront différentes entre des experts pratiquants l'aviron et des novices lors de la réalisation de cycles d'aviron. Il s'agira donc d'apprécier indirectement l'effet de l'expertise et l'influence d'un entraînement intensif en aviron sur la structuration des coordinations musculaires pour produire les forces imposées au système (i.e., l'ergomètre).

Etude #3. Effet de la puissance sur les coordinations musculaires en aviron

La littérature a observé une modification des profils de force avec l'augmentation de la puissance. Nous faisons l'hypothèse que des modifications au niveau de la structure des coordinations et/ou du timing des activations musculaires vont survenir avec l'augmentation de la puissance, cohérentes avec les modifications observées au niveau des profils mécaniques.

Etude #4. Effet de la fatigue sur les coordinations musculaires en aviron

En accord avec la littérature montrant la cohérence des synergies musculaires dans les différents comportements et différentes contraintes mécaniques, nous faisons l'hypothèse que la fatigue va induire principalement des adaptations du niveau d'activité musculaire pour maintenir une puissance stable plutôt que des modifications de la structure des coordinations musculaires.

Lexique anglais-français :

Drive phase : phase de propulsion

Recovery phase : phase de retour

Catch : l'attaque

Finish : le dégagé

Étude #1

Approche et méthode d'extraction des synergies musculaires : Application à l'étude du geste de pédalage

Publication et communication associées

Hug F, **Turpin NA**, Guével A, Dorel S. (2010). Is interindividual variability of EMG patterns in trained cyclists related to different muscle synergies? *J Appl Physiol* 108: 1727–1736.

Hug F, **Turpin NA**, Guével A, Dorel S. Is interindividual variability of EMG patterns in trained cyclists related to different muscle synergies? *Congrès de l'ISEK – Aalborg (2010)*.

Cette étude a consisté à éprouver l'approche méthodologique retenue pour l'extraction des synergies musculaires et le logiciel de traitement développé (*SynEmg*®) sur des données EMG mesurées lors d'une tâche de pédalage chez des cyclistes. Nous avons exploité des données recueillies au sein du laboratoire de Biomécanique et de Physiologie de l'INSEP (Paris) dans le cadre d'un projet de recherche (n°06-46 - MJS). Ce travail a permis d'illustrer l'intérêt de l'étude des synergies musculaires pour l'analyse des coordinations musculaires associées à une activité cyclique.

Introduction

Des études ont rapporté une variabilité interindividuelle des profils d'activité EMG des membres inférieurs lors d'une tâche de pédalage au sein d'une population de cyclistes entraînés par ailleurs homogènes en termes de performance (Hug et al. 2004; Hug et al. 2008). Plus précisément, Hug et al. (2008) ont montré une grande variabilité interindividuelle pour les muscles bi-articulaires (gastrocnemius lateralis et rectus femoris) et pour un muscle mono-articulaire (tibialis anterior). Cette variabilité a été interprétée comme un signe de la redondance neuromusculaire. L'objet de cette étude (Hug et al. 2010) était d'identifier la source de la variabilité des profils d'activité musculaire en utilisant l'analyse des synergies musculaires et ainsi de mieux comprendre les stratégies locomotrices utilisées en pédalage par des cyclistes entraînés.

Méthode

Neuf cyclistes entraînés ont été testés lors d'un exercice de pédalage effectué à 80% de la puissance maximale tolérée préalablement déterminée au cours d'une épreuve triangulaire classique. Les signaux EMG ont été enregistrés sur dix muscles des membres inférieurs. Un algorithme de décomposition (factorisation matricielle non-négative) a été appliqué à un ensemble de 40 cycles consécutifs.

Résultats et discussion

- Le nombre de synergies est le même chez tous les cyclistes. La variabilité interindividuelle mesurée au niveau des patrons d'activité EMG n'est pas associée à une

dimensionnalité différente, i.e., 3 synergies permettent d'expliquer la variance du signal EMG pour tous les sujets, $VAF = 93,5 \pm 2,0\%$.

- La variabilité interindividuelle est davantage liée à une variabilité au niveau des poids des muscles dans les synergies. Les coefficients d'activation (i.e., profils d'activation) sont très similaires entre les sujets malgré des profils EMG qui peuvent être différents (e.g. le rectus femoris). Les coefficients de corrélation (r) ont été calculés pour les coefficients d'activation des synergies : $r = 0,927, 0,930$ et $0,877$ pour les synergies #1, #2 et #3, respectivement ; et pour les vecteurs des synergies : $r = 0,873, 0,948$ et $0,885$ pour les synergies #1, #2 et #3, respectivement. Une étude récente montre des résultats similaires pour la marche. Les coefficients d'activation sont souvent très semblables entre les sujets avec des différences plus marquées au niveau des vecteurs des synergies (Clark et al. 2010).

Conclusion

La variabilité interindividuelle des patrons d'activité musculaire au sein d'une population de cyclistes entraînés n'est pas associée à une dimensionnalité différente des données EMG, i.e., les cyclistes utilisent le même nombre de synergies musculaires (i.e., 3) pour produire le mouvement de pédalage. L'extraction des synergies musculaires apparaît comme une modélisation pertinente pour l'analyse des coordinations musculaires en permettant une décomposition spatiale (les muscles impliqués) et temporelle (leurs séquences d'activité) des activités musculaires.

Is interindividual variability of EMG patterns in trained cyclists related to different muscle synergies?

François Hug,¹ Nicolas A. Turpin,¹ Arnaud Guével,¹ and Sylvain Dorel²

¹Laboratory “Motricité, Interactions, Performance” (EA 4334), University of Nantes, Nantes, France; ²Research Department, Laboratory of Biomechanics and Physiology, National Institute for Sports, Paris, France

Submitted 19 November 2009; accepted in final form 17 March 2010

Hug F, Turpin NA, Guével A, Dorel S. Is interindividual variability of EMG patterns in trained cyclists related to different muscle synergies? *J Appl Physiol* 108: 1727–1736, 2010. First published March 18, 2010; doi:10.1152/jappphysiol.01305.2009.—Our aim was to determine whether muscle synergies are similar across trained cyclists (and thus whether the same locomotor strategies for pedaling are used), despite interindividual variability of individual EMG patterns. Nine trained cyclists were tested during a constant-load pedaling exercise performed at 80% of maximal power. Surface EMG signals were measured in 10 lower limb muscles. A decomposition algorithm (nonnegative matrix factorization) was applied to a set of 40 consecutive pedaling cycles to differentiate muscle synergies. We selected the least number of synergies that provided 90% of the variance accounted for VAF. Using this criterion, three synergies were identified for all of the subjects, accounting for $93.5 \pm 2.0\%$ of total VAF, with VAF for individual muscles ranging from $89.9 \pm 8.2\%$ to $96.6 \pm 1.3\%$. Each of these synergies was quite similar across all subjects, with a high mean correlation coefficient for synergy activation coefficients (0.927 ± 0.070 , 0.930 ± 0.052 , and 0.877 ± 0.110 for synergies 1–3, respectively) and muscle synergy vectors (0.873 ± 0.120 , 0.948 ± 0.274 , and 0.885 ± 0.129 for synergies 1–3, respectively). Despite a large consistency across subjects in the weighting of several monoarticular muscles into muscle synergy vectors, we found larger interindividual variability for another monoarticular muscle (soleus) and for biarticular muscles (rectus femoris, gastrocnemius lateralis, biceps femoris, and semimembranosus). This study demonstrated that pedaling is accomplished by the combination of the similar three muscle synergies among trained cyclists. The interindividual variability of EMG patterns observed during pedaling does not represent differences in the locomotor strategy for pedaling.

nonnegative matrix factorization; redundancy; pedaling; electromyographic pattern

IT IS WELL DOCUMENTED THAT the motor system is highly redundant. As a consequence, a single motor task can be performed in many ways with a similar end result (1). This motor redundancy suggests that the nervous system is capable of producing different muscle activity patterns for a given movement. In this line, interindividual variability of electromyographic (EMG) activity recorded in 10 lower limb muscles during pedaling within a population of trained cyclists has been demonstrated (13, 15). More precisely, Hug et al. (15) showed a high interindividual variability of EMG patterns for biarticular muscles as a whole (e.g., gastrocnemius lateralis and rectus femoris) and for one monoarticular muscle (tibialis anterior). When these 10 muscle activity patterns are evaluated

individually, the functional implications of the various muscle patterns are difficult to interpret.

Recently, a technique has emerged that is capable of describing multiple patterns of muscle activity in an integrative fashion. EMG patterns recorded from numerous muscles have been decomposed into the summed activation of just a few muscle synergies (34, 35). These can be defined as low-dimensional modules formed by muscles activated in synchrony (i.e., with the similar specific time-varying profiles) (9, 17, 31–33). The decomposition algorithm used to identify muscle synergies has two components (Fig. 1): a fixed component (named “muscle synergy vectors” in this study), which represents the relative weighting of each muscle within each synergy, and a time-varying component (named “synergy activation coefficient” in this study), which represents the relative contribution of the muscle synergy to the overall muscle activity pattern (33).

A muscle synergy provides an attractive simplifying strategy for the control of complex movements because it reduces the number of output patterns that the nervous system must specify for a large number of muscles (27). For example, it has been demonstrated that five muscle synergies account for the majority of the variability in the surface EMG signals of 32 muscles during walking (19). Additionally, these synergies are associated with the major kinematic and kinetic events of the gait cycle (19). Results from Cheung et al. (6) suggest that most of the synergies used for generating locomotor behaviors are centrally organized, but their activations may be modulated by sensory feedback so that the final motor outputs can be adapted to the external environment.

With these elements in mind, a question arises: is the pedaling task produced by a combination of similar muscle synergies (i.e., the same number of synergies, the same synergy activation coefficients, and the same muscle synergy vectors) among a population of trained cyclists? Or does the interindividual variability of EMG patterns observed during pedaling imply the use of different locomotor strategies for pedaling? In fact, one would expect that the interindividual variability of the initial EMG patterns would lead to similar muscle synergies (with some interindividual variability) or to different muscle synergies (and thus to different locomotor strategies for pedaling).

Thus the purpose of the present study was to determine whether muscle synergies are similar across trained cyclists (and thus whether they use the same locomotor strategies for pedaling), despite interindividual variability of individual EMG patterns (13, 15). It is critical to address the question to better understand the differences in pedaling effectiveness (i.e., ability to efficiently orientate the total force on the pedal) (15, 22) or the pedaling mechanical efficiency (i.e., ability to

Address for reprint requests and other correspondence: F. Hug, Univ. of Nantes, Laboratory “Motricité, Interactions, Performance” (EA 4334), 25 bis boulevard Guy Mollet, BP 72206, 44322 Nantes cedex 3, France (e-mail: francois.hug@univ-nantes.fr).

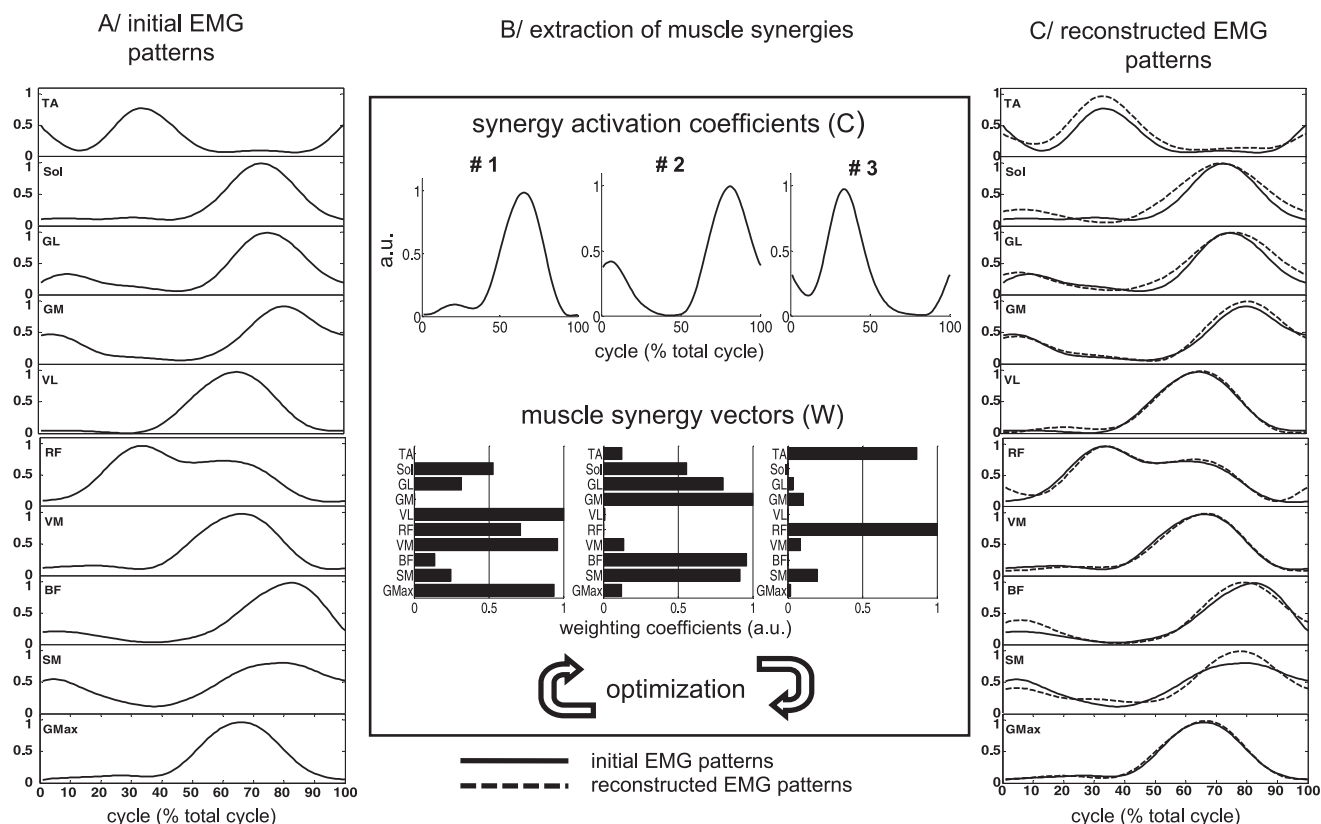


Fig. 1. Individual example of the extraction of muscle synergies. **A:** initial EMG patterns from 10 lower limb muscles (for clarity, only 1 pedaling cycle is depicted). **B:** EMG patterns were processed by a nonnegative matrix factorization algorithm, which applied an iterative optimization procedure to best reconstruct the initial EMG patterns using a small set of muscle synergies. For each muscle synergy, the adjusted parameters include the muscle synergy vectors (i.e., the relative weighting of each muscle within each synergy) and the synergy activation coefficients (i.e., the relative contribution of the muscle synergy to the overall muscle activity pattern). The contribution of any muscle synergy to a muscle EMG pattern is the product of the muscle weighting for this synergy times the synergy activation coefficient. au, Arbitrary units. **C:** for each muscle, the EMG pattern is reconstructed by adding the contribution of each muscle synergy. BF, biceps femoris; GL, gastrocnemius lateralis; GM, gastrocnemius medialis; GMax, gluteus maximus; RF, rectus femoris; SM, semimembranosus; SOL, soleus; TA, tibialis anterior; VL, vastus lateralis; VM, vastus medialis.

increase the ratio of mechanical power output on the metabolic energy input (22) in a homogenous population of cyclists. We hypothesize that 1) trained cyclists would exhibit the same number and similar muscle synergies, suggesting the use of similar locomotor strategies for pedaling, and 2) the relative weighting of some muscles within each muscle synergy vector would exhibit higher interindividual variability, which could be linked to the interindividual variability of some EMG patterns reported in the literature. To test these hypotheses, we utilized a nonnegative matrix factorization algorithm to identify muscle synergies during pedaling in a population of trained cyclists.

METHODS

Subjects. Nine male experienced cyclists (age: 21.9 ± 5.2 years; body mass: 69.5 ± 6.0 kg; height: 180 ± 6 cm; maximal power: 387 ± 24 W, and maximal oxygen consumption: 64.9 ± 8.2 ml $\cdot$ min $^{-1}$ $\cdot$ kg $^{-1}$) volunteered to participate in this study. Eight of these nine subjects were already involved in a previous study that characterized interindividual variability of EMG patterns during pedaling (15). The subjects had 8.6 ± 3.2 years of competitive cycling experience. In the season before experimentation, they had covered an average of $13,222 \pm 4,430$ km. Before the volunteers gave their written consent to participate, they were informed of the possible risk and discomfort associated with the experimental procedures. The experimental design of the study was approved

by the Ethical Committee of Saint-Germain-en-Laye (acceptance no. 06016) and was carried out in accordance with the Declaration of Helsinki.

Exercise protocol. After a standardized warm-up, subjects were asked to perform a cycling exercise at a constant power output equal to 80% of the maximal power reached during a classical incremental exercise (corresponding to a mean power output of 327 ± 28 W) for as long as possible. Subjects were asked to keep a constant pedaling rate, which was freely chosen at the end of the warm-up session. For the purpose of this study, only the second minute was taken into consideration for subsequent analysis of muscle synergies. The time to exhaustion for this pedaling protocol was ~ 14 min; thus including only the second minute of the task reduces the chance of fatigue influencing EMG patterns and/or muscle synergies. This is supported by the results of Dorel et al. (11), which showed no EMG modification during the first 2 min of an identical pedaling exercise.

Material and data collection. Subjects exercised on an electronically braked cycle ergometer (Excalibur Sport, Lode, Groningen, The Netherlands) equipped with standard cranks (length = 170 mm). Vertical and horizontal positions of the saddle, handlebar height, and stem length were set to match the usual racing position of the participants (i.e., dropped posture).

Surface EMG activity was continuously recorded for the following 10 muscles in the right lower limb: gluteus maximus, semimembranosus, long head of biceps femoris, vastus medialis, rectus femoris, vastus lateralis, gastrocnemius medialis and lateralis, soleus, and

tibialis anterior. A pair of surface Ag/AgCl electrodes (Blue sensor, Ambu, Ballerup, Denmark) was attached to the skin with a 2-cm interelectrode distance. The electrodes were placed longitudinally with respect to the underlying muscle fiber arrangement and were located according to the recommendations of SENIAM (Surface EMG for Non-Invasive Assessment of Muscles) (12). Before the electrodes were applied, the skin was shaved and cleaned with alcohol to minimize impedance. The wires connected to the electrodes were well secured with adhesive tape to avoid movement-induced artifacts. A transistor-transistor logic pulse was used to detect the bottom dead center (BDC; lowest position of the right pedal with crank arm angle at 180°) of the right pedal. Raw EMG signals were amplified close to the electrodes (gain of 305 and bandwidth of 8–500 Hz) and simultaneously digitized with BDC transistor-transistor logic pulses at a sampling rate of 1 kHz (ME6000P16, Mega Electronics, Kuopio, Finland).

Muscle synergy extraction. EMG signals were high-pass filtered (20 Hz, Butterworth filter), rectified, and low-pass filtered (5 Hz, zero lag). Nonnegative matrix factorization was performed from a set of consecutive pedaling cycles as previously done by Clark et al. (8). The advantage of this is that cycle-to-cycle variability is taken into

account. This variability contains structured information that is important to establish robust synergy extraction. Factor analysis, independent component analysis, and nonnegative matrix factorization have all been previously utilized to extract muscle synergies from EMG signals. Although each of these statistical approaches places different restrictions on the outcomes, they all converge on a similar solution related to the temporal structure of the EMG activity pattern (34). As done in previous works (7, 16, 32), nonnegative matrix factorization was used in the present study. For this purpose, we implemented the Lee and Seung algorithm (23). Matrix factorization minimizes the residual Frobenius norm between the initial matrix and its decomposition, given as:

$$\mathbf{E} = \mathbf{WC} + \mathbf{e}$$

$$\begin{aligned} \min \|\mathbf{E} - \mathbf{WC}\|_{\text{FRO}} \\ \mathbf{W} \geq 0 \\ \mathbf{C} \geq 0 \end{aligned}$$

where $\mathbf{E}$ is a p -by- n initial matrix (p is number of muscles and n is number of time points), $\mathbf{W}$ is a p -by- s matrix (s is number of synergies), $\mathbf{C}$ is an s -by- n matrix, and $\mathbf{e}$ is a p -by- n matrix in Eq. 1. In

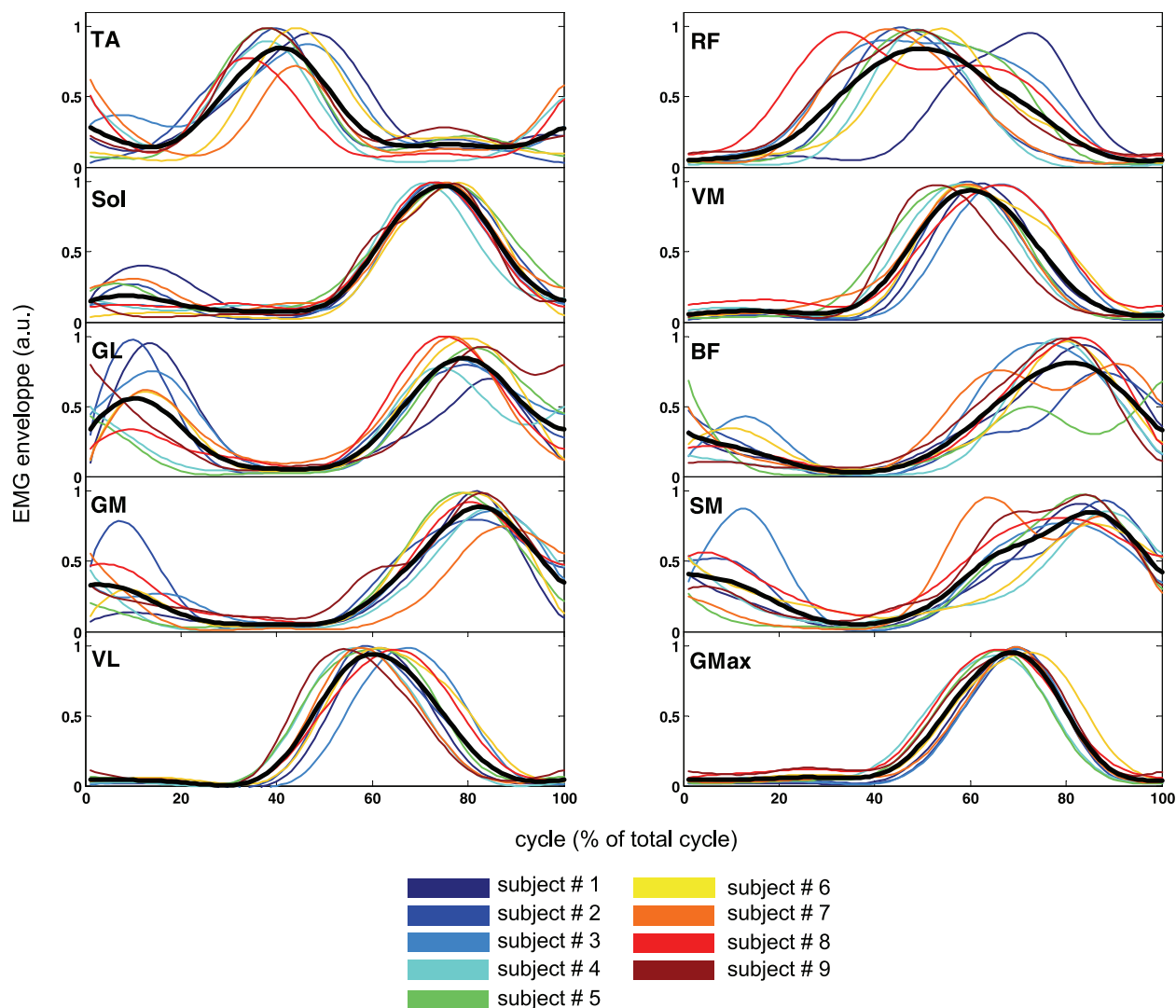


Fig. 2. EMG envelope for 10 lower limb muscles obtained in 9 subjects during pedaling. Each profile represents an individual EMG pattern averaged across 40 consecutive pedaling cycles and is expressed as a function of the percentage of the pedaling cycle as it rotated from the lowest pedal position [bottom dead center (BDC), 0%] to the highest [top dead center (TDC), 50%] and back to BDC to complete a 360° crank cycle. The bold black line indicates the mean profile across the 9 subjects. Each individual muscle pattern is normalized by the average of its peak from all cycles.

Table 1. *Interindividual variability of the initial EMG patterns*

Muscle	<i>r</i>	VR
Tibialis anterior	0.747 ± 0.155	0.269
Soleus	0.957 ± 0.026	0.058
Gastrocnemius lateralis	0.746 ± 0.164	0.275
Gastrocnemius medialis	0.884 ± 0.083	0.148
Vastus lateralis	0.909 ± 0.089	0.100
Rectus femoris	0.724 ± 0.296	0.315
Vastus medialis	0.889 ± 0.097	0.122
Biceps femoris	0.824 ± 0.120	0.206
Semimembranosus	0.810 ± 0.136	0.234
Gluteus maximus	0.963 ± 0.320	0.050

Values are means ± SD. *r*, Correlation coefficient; VR, variance ratio.

Eq. 2, $\|\bullet\|_{FRO}$ establishes the Frobenius norm, **W** represents the muscle synergy vectors matrix, **C** is the synergy activation coefficients matrix, and **e** is the residual error matrix. The algorithm is based on iterative updates of an initial random guess of **W** and **C** that converge to a local optimal matrix factorization [see Lee and Seung (23) for more details]. To avoid local minima, the algorithm was repeated 10 times for each subject. The lowest cost solution was kept (i.e., minimized squared error between original and reconstructed EMG patterns).

A pedaling cycle was defined as a complete revolution of the right pedal as it rotated from the lowest pedal position (0%, BDC) to the highest [50%, top dead center (TDC)] and back to BDC to complete a 360° crank cycle. The initial matrix **E** consisted of 40 consecutive cycles for the 10 muscles. Each cycle was interpolated to 100 time points. **E** was thus a 10-row and 4,000-column matrix. Each line of **E** and **C** was normalized by the average of its peak from all cycles. The muscle synergy vectors have been normalized by their maximum under the synergy to which they belong (24).

In all of our subjects, we iterated the analysis by varying the number of synergies between 1 and 10 and then selected the least number of synergies that accounted for >90% of variance accounted for (VAF) (32). To ensure that additional functional synergies did not exist, we compared all other synergies with each of the previously determined synergies. All additional synergies were similar in time varying profiles (*r* > 0.75) to those previously determined. Thus, they were not retained.

Variance calculation. Mean total VAF was defined as (32):

$$VAF = 1 - \frac{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n (e_{i,j})^2}{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n (E_{i,j})^2}$$

VAF was also calculated for each muscle according to Torres-Oviedo and Ting (33), where VAF is defined as the uncentered Pearson correlation coefficient. Each vector of muscle activation was compared with its reconstruction as:

$$VAF_{\text{muscle}_m} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (e_{m,i})^2}{\sum_{i=1}^n (E_{m,i})^2}$$

where subscript *i* goes from 1 to *n* (the number of time points), *m* represents the muscle *m* (*m* assumes a value of 1 to *p*, where *p* is the number of muscles).

Assessment of interindividual variability. To quantify the interindividual variability of the EMG patterns for each of the 10 recorded muscles, synergy activation coefficients (**C**) and muscle synergy vectors (**W**), we calculated the variance ratio (VR) and the Pearson correlation coefficient (*r*). VR was determined according to the following equation (3):

$$VR = \frac{\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^s (X_{ij} - \bar{X}_i)^2 / k(s-1)}{\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^s (X_{ij} - \bar{X})^2 / (ks-1)} \quad \text{with} \quad \bar{X} = \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k \bar{X}_i$$

where *k* is the number of measures (i.e., 100 for both EMG patterns and synergy activation coefficients and 10 for muscles synergies), *s* is the number of subjects (i.e., 9), $\bar{X}$ is the mean values obtained at the *i*th interval calculated over the nine subjects, and X_{ij} is the value at the *i*th interval for the *j*th participant. Because it takes into account the amplitude of the curves, VR has been recently reported as an interesting index for assessing intrasubject and intersubject variability (3, 28). VR is directly related to the interindividual variability; therefore, a lower VR value reflects lower interindividual variability.

The *r* value was calculated by taking the averaged correlation coefficient between each pair of individual EMG patterns, between each pair of synergy activation coefficients (for each muscle synergy), and between each pair of muscle synergy vectors (for each muscle synergy). The correlation coefficient value has been used to assess similarity of muscle synergies in previous works (e.g., Refs. 16, 32).

RESULTS

Pedaling rate. The pedaling exercise was achieved at a mean pedaling rate of 93.9 ± 5.5 rpm (ranging from 87.2 to 104.6 rpm), corresponding to a relatively low coefficient of variation of 5.8%.

Interindividual variability of the individual EMG patterns. Individual EMG patterns for the 10 muscles investigated are depicted in Fig. 2. High intersubject variability is evident, particularly for some biarticular muscles (e.g., gastrocnemius lateralis, rectus femoris, semimembranosus, and biceps femoris) and one monoarticular muscle (tibialis anterior). Overall, this result is confirmed by the lowest *r* and highest VR for these five muscles (Table 1). In contrast, low interindividual variability was found for the four monoarticular muscles (gluteus maximus, soleus, vastus lateralis, and vastus medialis) for which lower VR and higher *r* values were observed.

Muscle synergies extraction. The cumulative percentage of variance explained by each synergy is shown in Fig. 3. Using the criteria previously described, we identified three synergies

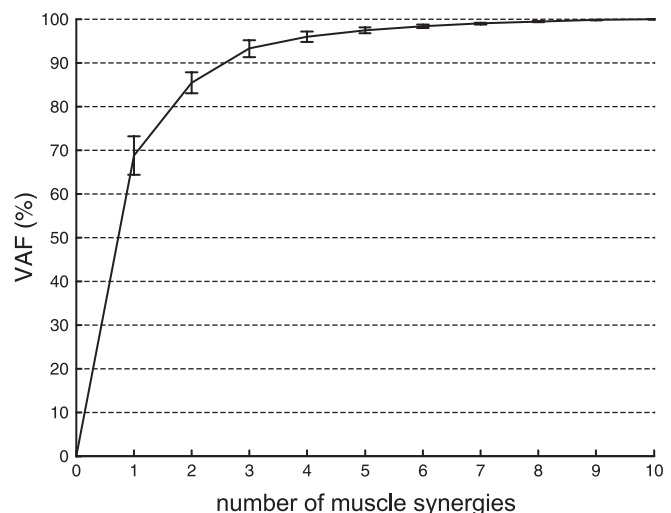


Fig. 3. Mean percentage of variance accounted for (VAF) as a function of the number of extracted synergies. Three synergies were identified for all the subjects, which accounted for 93.5 ± 2.0% of total VAF.

Table 2. VAF depicted for each muscle for 3 extracted muscle synergies

Muscle	VAF
Tibialis anterior	94.8 ± 5.0
Soleus	92.5 ± 2.4
Gastrocnemius lateralis	90.1 ± 6.1
Gastrocnemius medialis	92.7 ± 4.5
Vastus lateralis	96.5 ± 2.0
Rectus femoris	94.8 ± 4.3
Vastus medialis	96.6 ± 1.3
Biceps femoris	89.9 ± 8.2
Semimembranosus	92.5 ± 4.0
Gluteus maximus	92.2 ± 3.3

Values are means ± SD. VAF, variance accounted for.

for all of the subjects, accounting for $93.5 \pm 2.0\%$ of the total VAF (Fig. 3) and leading to VAF for individual muscles ranging from $89.9 \pm 8.2\%$ (biceps femoris) to $96.6 \pm 1.3\%$ (vastus medialis) (Table 2). Thus, three muscle synergies can reproduce initial EMG patterns for all subjects. An individual example of the synergy activation coefficients from 40 consecutive pedaling cycles is depicted in Fig. 4. The consistency of synergy activation coefficients across cycles was high (mean r calculated across the 40 consecutive cycles = 0.996 ± 0.09 , 0.987 ± 0.006 , and 0.980 ± 0.016 for synergies 1, 2, and 3, respectively). Figure 5 depicts muscle synergy vectors and synergy activation coefficients for all of the subjects. Each of the three independent synergies was quite similar across all subjects, with a high mean coefficient of correlation for both synergy activation coefficients (0.927 ± 0.070 , 0.930 ± 0.052 , and 0.877 ± 0.110 for synergies 1, 2, and 3, respectively) and muscle synergy vectors (0.873 ± 0.120 , 0.948 ± 0.274 , and 0.885 ± 0.129 for synergies 1, 2, and 3, respectively). For synergy activation coefficients, the VR was 0.080, 0.090, and

0.130 for synergies 1, 2, and 3, respectively. For muscle synergy vectors, VR was 0.150, 0.060, and 0.120 for synergies 1, 2, and 3, respectively.

The relative contribution of each muscle synergy to the overall muscle activity pattern was specified by the synergy activation coefficients (Fig. 5A). By analyzing both the synergy activation coefficients and the muscle synergy vectors, the following properties were identified for each muscle synergy. 1) *Synergy 1* mainly consists of extensor activity from the gluteus maximus, soleus, and three muscles of the quadriceps group (vastus lateralis, vastus medialis, and rectus femoris) (Fig. 5B). It is active during the downstroke phase of the pedaling cycle (Figs. 5A and 6B), with peak activity occurring during the first part of this phase. 2) *Synergy 2* is primarily active during the second part of the downstroke phase and, to a lesser extent, during the beginning of the upstroke phase (Figs. 5A and 6B). It consists of activity in the hamstrings group (semimembranosus and biceps femoris) and the plantar flexors (soleus, gastrocnemius medialis, and gastrocnemius lateralis) (Fig. 5B). 3) *Synergy 3* is active from the middle of the upstroke phase to the beginning of the downstroke phase (Figs. 5A and 6B). It mainly consists of the activity in the rectus femoris and tibialis anterior muscles (Fig. 5B).

Intersubject variability of individual muscles within each muscle synergy vector. The intersubject variability in the weighting of each muscle within the muscle synergy vectors is depicted in Fig. 7. Despite consistency across subjects for several monoarticular muscles (e.g., vastus lateralis, vastus medialis, gluteus maximus), there was greater intersubject variability in one monoarticular muscle (soleus in synergy 2) and in biarticular muscles (e.g., rectus femoris in synergies 1 and 3, gastrocnemius lateralis in synergy 1, biceps femoris in synergies 1 and 2, and semimembranosus in synergy 1).

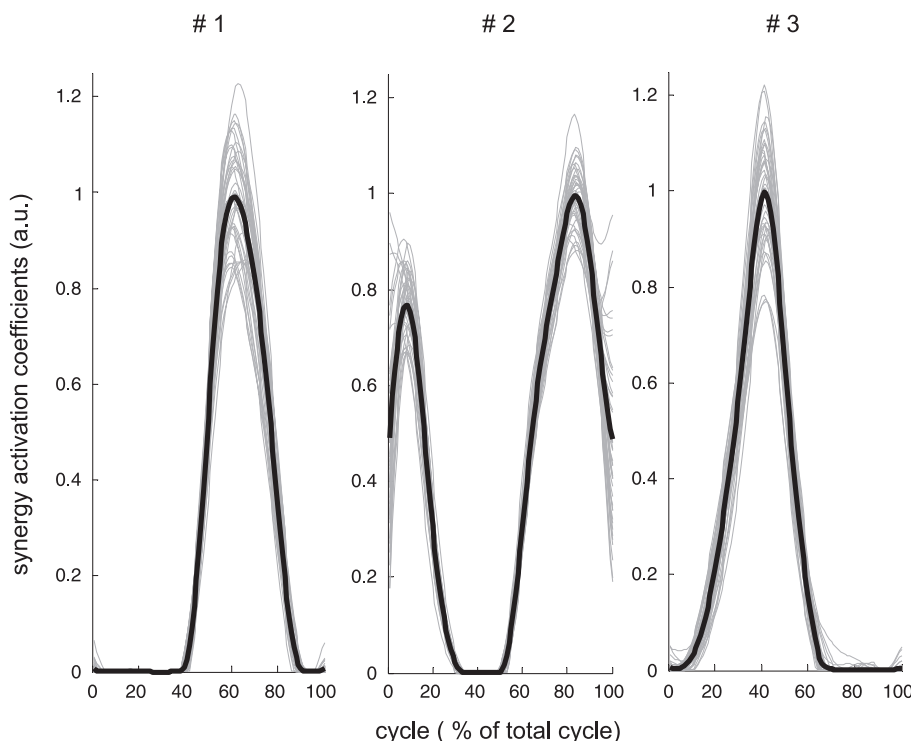


Fig. 4. Individual example of the 3 extracted synergy activation coefficients. Three synergy activation coefficients were extracted from a set of 40 consecutive pedaling cycles. Bold lines represent means of 40 cycles. The synergy activation coefficients are expressed as a function of the percentage of the pedaling cycle as it rotated from the lowest pedal position (BDC, 0%) to the highest (TDC, 50%) and back to BDC to complete a 360° crank cycle. Cycle-to-cycle variability is accounted for by this technique. This example demonstrates that the activation of the 3 muscle synergies is very consistent across the 40 consecutive cycles (gray lines).

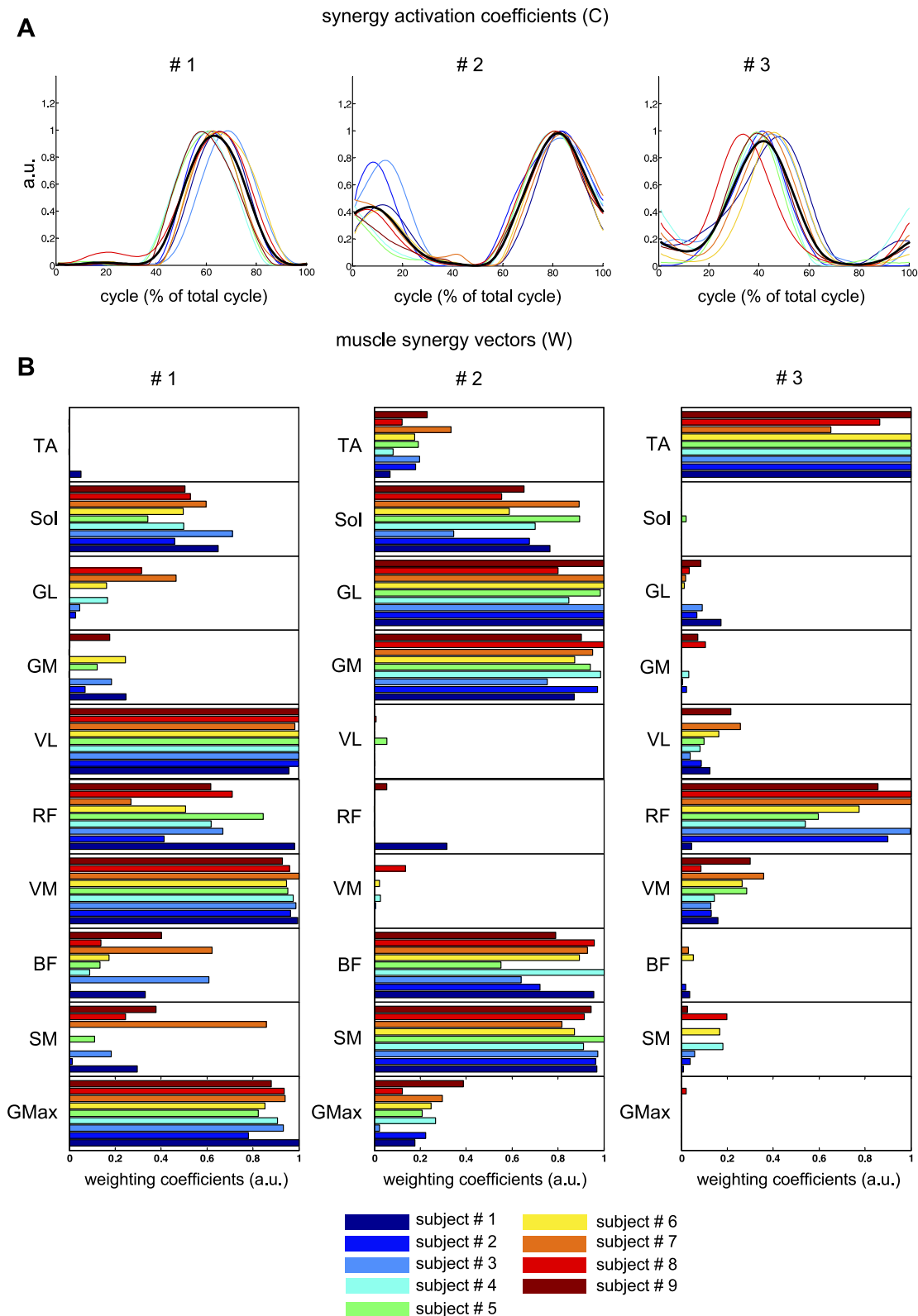


Fig. 5. Synergy activation coefficients (C) and muscle synergy vectors (W) across the 9 subjects. A: synergy activation coefficients for all the subjects and for the 3 extracted synergies (solid lines in different colors). The synergy activation coefficients are expressed as a function of the percentage of the crank arm cycle as it rotated from the lowest pedal position (BDC, 0%) to the highest (TDC, 50%) and back to BDC to complete a 360° crank cycle. Between-subject comparisons have been made possible by normalizing each muscle by the average of its peak from all cycles. The mean synergy activation coefficient over all subjects is represented by the bold black line. B: muscle synergy vectors for all the subjects. Individual muscle weightings are depicted for each muscle within each synergy. The muscle synergy vectors have been normalized by their maximum under the synergy to which they belong.

A (adapted from Raasch and Zajac, 1999)

B

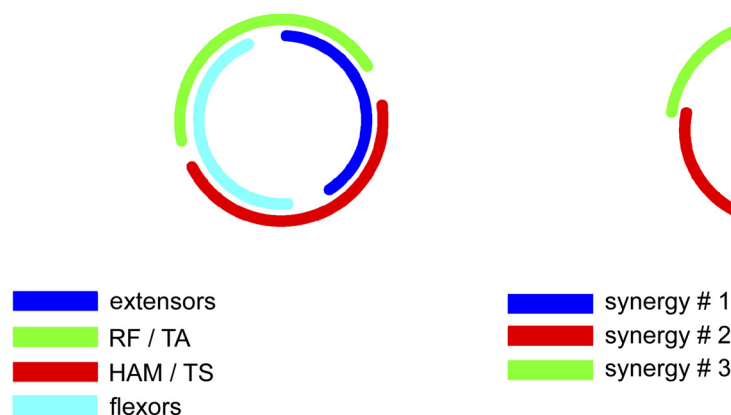


Fig. 6. A: schematic representation of the results reported by Raasch and Zajac (27). B: schematic representation of the 3 muscle synergies found in the present study. Numbers refer to the 4 functional sectors defined by Hug et al. (15). HAM, hamstrings; TS, ankle plantar flexors.

DISCUSSION

This study used a nonnegative matrix factorization algorithm to identify muscle synergies in trained cyclists. The similar three muscle synergies were found across subjects despite distinct differences in the individual EMG patterns of some muscles. Despite a major consistency across subjects in the weighting of most monoarticular muscles into muscle synergy vectors, there was larger intersubject variability for the soleus, a monoarticular muscle, and for biarticular muscles (rectus femoris, gastrocnemius lateralis, biceps femoris, and semimembranosus).

Functional significance of the extracted muscle synergies. To our knowledge, only one study has extracted muscle synergies during pedaling (37). However, since the methodology used to extract muscle synergies was very different from that used in the present study (i.e., principal component analysis and especially a presupposed number of muscle synergies = 6), a direct comparison is very difficult to conduct and interpret. Based on simulation, Raasch and Zajac (27) proposed a simple control scheme of pedaling, consisting of a four muscle group control (Fig. 6A). The results of the present study were very similar to this model (27). *Synergy 1* mainly utilized three knee extensors (i.e., vastus lateralis, vastus medialis, rectus femoris) and one hip extensor (i.e., gluteus maximus) and thus corresponds to the first muscle group defined by Raasch and Zajac (27), which produces energy needed to propel the crank through limb extension. When we take into account an electromechanical delay, this synergy is highly related to the effective force profile reported by various previous studies (11). It is in line with previous observations made by Ivanenko et al. (17) showing that muscle synergies are associated with the major kinematic and kinetic events during gait. *Synergy 2* mainly comprised the hamstrings and ankle plantar flexors (Fig. 5B) and thus corresponds to the third muscle group of Raasch and Zajac (27), which produces energy to propel the crank during the second part of the downstroke phase and during the limb transition from extension to flexion. Finally, *synergy 3* mainly implied the tibialis anterior and the rectus femoris and thus corresponds to their fourth muscles group, which acts at the end of the limb flexion and during the limb transition from flexion to extension. The second muscle group (i.e., the monoarticular hip and knee flexor muscles) identified by Raasch and Zajac (27), which acted during the upstroke phase, was not represented by the extracted synergies in the

present study. This difference is likely due to the fact that we did not record EMG activity in monoarticular hip and knee flexors (e.g., psoas major, short head of the biceps femoris and popliteus). These muscles are more difficult to record using surface EMG. For instance, the psoas major is a deep muscle and not able to be assessed with surface EMG (21). Deeper muscles can only be recorded with intramuscular electrodes. However, intramuscular recordings, even when measured with wire electrodes, sample a limited number of motor units; thus the signal is not necessarily representative of the global muscle activity (2). Overall, although we have recorded the main surface muscles utilized in the pedaling task (14), additional deep muscles may have possibly led to more muscles belonging to each synergy or to additional extracted synergies.

Interestingly, *synergies 1* and *3* from the present work are very similar to some synergies (in terms of both muscle synergy vectors and synergy activation coefficients) extracted during human walking (25). *Synergy 1* would correspond to the muscle synergy composed principally by gluteus medius and vastii and rectus femoris (*module 1* from Ref. 25), contributing to body support in early stance. *Synergy 3* would correspond to the muscle synergy composed of the rectus femoris and tibialis anterior (*module 3* from Ref. 25), which acts to decelerate the leg in early and late swing while generating energy to the trunk throughout swing. This observation is consistent with previous results that showed that there are similarities among the synergies extracted from different behaviors in frogs (10). Thus it would represent further evidence that the central nervous system utilizes similar combining muscle synergies for the construction of different types of locomotion.

Interindividual variability. Few previous studies have focused on the heterogeneity of lower limb EMG patterns during pedaling (13, 15, 29). The interindividual variability of individual EMG patterns (i.e., each of the EMG patterns recorded in the 10 muscles) reported in the present study is very similar to the results reported by Hug et al. (15) at lower power outputs (i.e., 150 and 250 W). It is notable that highly different individual patterns for some biarticular muscles (e.g., rectus femoris, semimembranosus, and biceps femoris) were observed. The novelty of our present work is that we aimed to determine whether this interindividual variability is related to different muscle synergies across trained cyclists. The main result that we found was the same number of muscle synergies

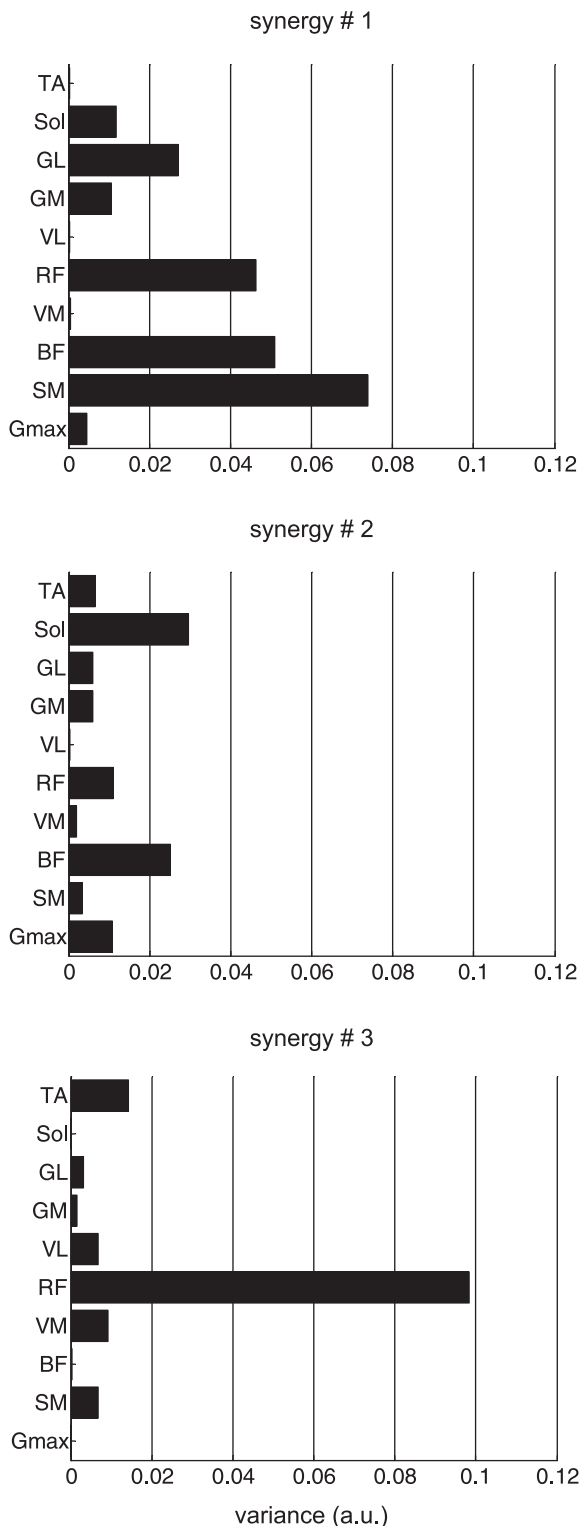


Fig. 7. Interindividual variance is depicted for each muscle within each muscle synergy vector. The variance is the squared standard deviation.

(i.e., three) accounting for the EMG activity patterns of 10 lower limb muscles during pedaling among trained cyclists. As performed in numerous other studies (4, 8, 16), we also assessed the similarity of each of these three synergies across subjects by calculating the coefficient of correlation. With

regard to the high r values found for both synergy activation coefficients (0.927, 0.930, and 0.877 for *synergies 1, 2, and 3*, respectively) and muscle synergy vectors (0.873, 0.948, and 0.885 for *synergies 1, 2, and 3*, respectively), we can reasonably conclude that the same three very similar functional muscle synergies are used by each of the trained cyclists (Fig. 5). Thus we can make the hypothesis that similar locomotor strategies for pedaling are used by each cyclist.

By performing a nonnegative matrix factorization, it could be hypothesized that the original variability is partially lost and thus that the three similar muscle synergies do not characterize the intersubject variability of the individual EMG patterns. However, the high mean VAF value ($93.5 \pm 2.0\%$) and the high VAF values obtained for each muscle (Table 2; from $89.9 \pm 8.2\%$ to $96.6 \pm 1.3\%$) demonstrate that each EMG pattern, even for the most variable muscles, was well reconstructed by the three similar muscle synergies. For instance, Fig. 8 shows that the three similar muscle synergies (i.e., r values ranged from 0.826 to 0.888 for synergy activation coefficients and r values ranged from 0.923 to 0.939 for muscle synergy vectors) have been extracted for three subjects who have very different initial EMG patterns for some muscles (e.g., $r = 0.726, 0.754, 0.770$, and 0.776 for semimembranosus, tibialis anterior, gastrocnemius lateralis, and rectus femoris, respectively) and that these differences are already present in the reconstructed EMG patterns. Thus we can conclude that the similarity found is not due to the loss of intersubject variability by the nonnegative matrix factorization.

Despite this similarity, the individual muscle synergy vectors and synergy activation coefficients were in some cases more variable because there were definite individual differences. These differences should certainly explain a part of the interindividual variability of individual EMG patterns. For instance, Fig. 7 shows interindividual variability in the weighting of some muscles into muscle synergy vectors, particularly for biarticular muscles (rectus femoris, gastrocnemius lateralis, biceps femoris, semimembranosus). This is in accordance with previous observations (13, 15, 29) and is consistent with the fact that these muscles function to transfer energy between joints and control the direction of force production (36). To a lesser extent, an interindividual variability for soleus (monoarticular muscle) also exists that can be linked to its role of ankle stabilization during downstroke/upstroke transition (*synergy 2*). In contrast, the consistency of the weightings in several monoarticular muscles (e.g., vastus lateralis, vastus medialis, gluteus maximus) is akin to previous works that have reported the muscle activity pattern of monoarticular muscles to be less variable (13, 15, 29). This low variability is likely related to the fact that these monoarticular muscles act primarily in concentric mode as power producers during pedaling (36). Interestingly, the fact that higher interindividual variability was found for *synergy 3* is in accordance with the higher interindividual variability of mechanical effectiveness reported during the upstroke/downstroke transition (15).

Methodological considerations. EMG patterns of lower limb muscles during pedaling can be influenced by numerous factors, including body position and shoe-pedal interface (14). For this reason, all of these parameters were standardized in the present work. Since EMG activity can be altered by modulations in the pedaling rate, this was mainly observed for large changes [e.g., 45–120 rpm (26)]. For modest changes in the pedaling rate, as observed in our study, EMG activity level is

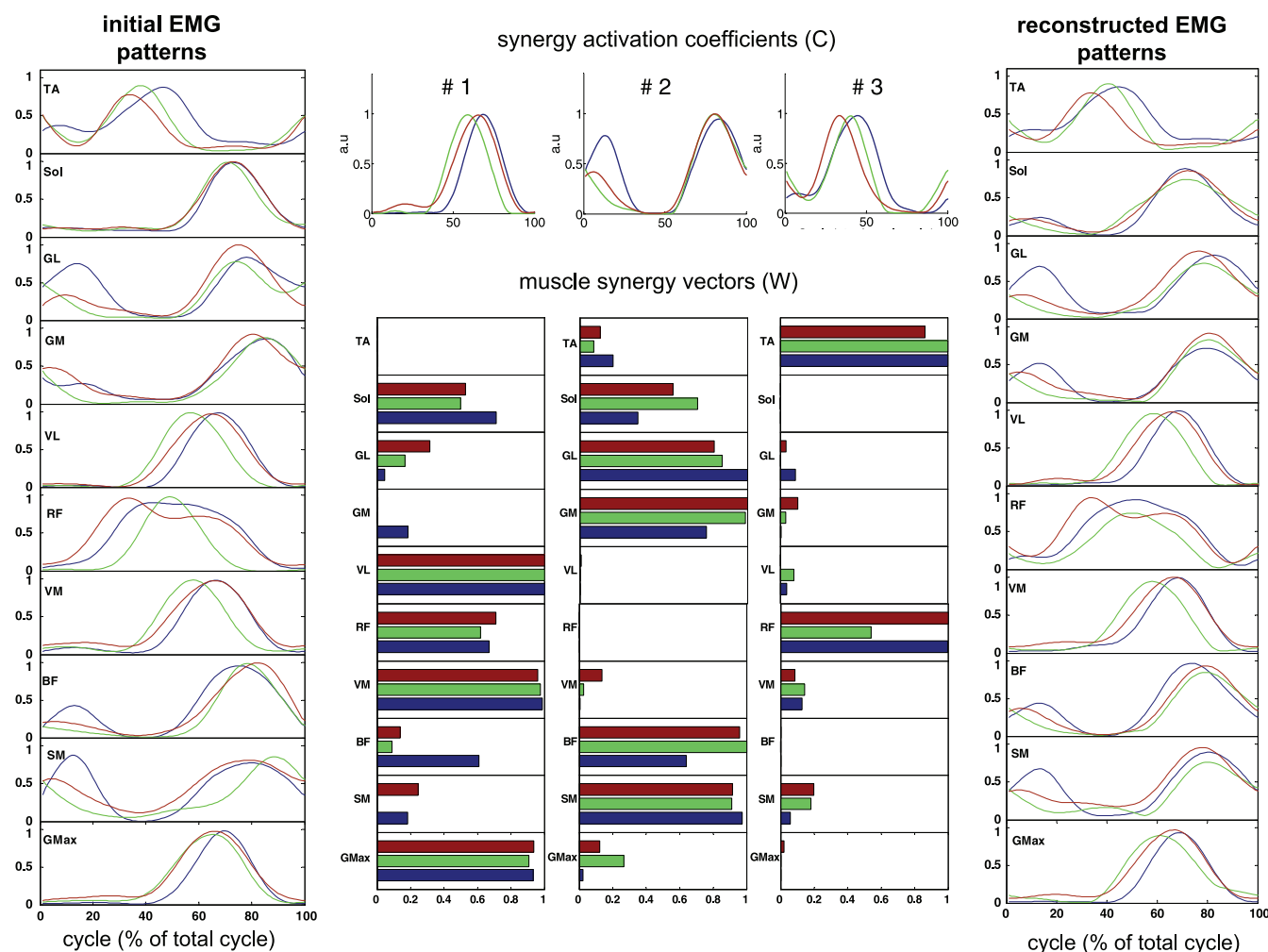


Fig. 8. Extraction of muscle synergies in cyclists ($n = 3$) with different initial EMG patterns. Despite these different EMG patterns, 3 similar synergies were extracted. Interestingly, when EMG patterns are reconstructed using these synergies, the variability of the initial EMG patterns reappears, demonstrating that the variability is not lost by the nonnegative matrix factorization.

slightly modified and the time-varying profile does not vary (14). Thus it can be reasonably hypothesized that the low intersubject variability for pedaling rate did not influence our results.

A potential limitation of the present study is the possibility of cross talk between EMG channels. Because of the method of EMG analysis (i.e., nonnegative matrix factorization) that we used in this study, any cross talk might exaggerate a positive correlation. However, Chapman et al. (5) performed both surface and intramuscular EMG recordings in leg muscles during pedaling and reported that these two recordings produced similar activation patterns. In addition, as mentioned by Ivanenko et al. (18), cross talk would be limited to only a few of the 10 recorded muscles. Therefore, it is unlikely that the muscle synergies observed herein would be significantly biased. If cross talk did exist, it would most likely have primarily affected the muscle synergy vectors as suggested by Ivanenko et al. (18).

EMG activity from each muscle was normalized to the average of its peak value from all of the 40 cycles, similar to previous studies evaluating muscle synergies (30, 32). It should be noted that this normalization procedure only provides information about the level of muscle activity in relation to this peak value (i.e., shape of the EMG pattern). Thus the absolute

level of EMG activity is not taken into consideration, making it difficult to directly quantify the power output contributions from each muscle synergy. For instance, the upstroke phase of the pedaling cycle in submaximal conditions is known to result in a moderate negative effective force (11). Therefore, *synergy 3* may contribute much less to the overall power output than the two other muscle synergies.

Finally, the interindividual differences in the weighting of some muscles into muscle synergy vectors could be partly explained by the heterogeneity of activity level within each muscle (38) and potentially due to the relative placement of the recording electrodes. However, this methodological consideration could not explain the totality of interindividual variability in some muscles into muscle synergy vectors because the electrode placement was performed by the same investigator for each subject utilizing standardized placement criteria. In this way, a second experiment was performed in one subject (*subject 9*) with no landmark to replace the EMG electrodes. The results showed very little variability in muscle synergies between the two tests and thus suggested a good repeatability. For these reasons, it has been reasonably hypothesized that our findings were not associated with any electrode location variability among subjects.

In conclusion, the present work showed that the same number (i.e., three) and similar synergies were found across trained cyclists, despite the interindividual variability of the initial EMG patterns. Therefore, the interindividual variability of EMG patterns observed by previous studies (13, 15) does not represent differences in the overall locomotor strategy for pedaling; rather, it could represent differences in the contribution of some muscles into the muscle synergy vectors. Because both synergy activation coefficients and muscle synergy vectors have been shown to be modulated by skill learning (20), it would be interesting to compare trained cyclists and untrained subjects.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank Dr. Antoine Nordez and Dr. Thibault Deschamps for helpful comments during the revision process.

GRANTS

This study was funded in part by the French Ministry of Sport (contract No. 06-046). N. A. Turpin was supported by a scholarship of the "Région Pays de la Loire" (Project OPERF2A).

DISCLOSURES

No conflicts of interest, financial or otherwise, are declared by the authors.

REFERENCES

- Bernstein N. Coordination and regulation of movements. New York: Pergamon, 1967.
- Brown SH, Brookham RL, Dickerson CR. High-pass filtering surface EMG in an attempt to better represent the signals detected at the intramuscular level. *Muscle Nerve* 41: 234–239, 2010.
- Burden AM, Trew M, Baltzopoulos V. Normalisation of gait EMGs: a re-examination. *J Electromyogr Kinesiol* 13: 519–532, 2003.
- Cappellini G, Ivanenko YP, Poppele RE, Lacquaniti F. Motor patterns in human walking and running. *J Neurophysiol* 95: 3426–2437, 2006.
- Chapman AR, Vincenzino B, Blanch P, Knox JJ, Hodges PW. Intramuscular fine-wire electromyography during cycling: repeatability, normalisation and a comparison to surface electromyography. *J Electromyogr Kinesiol* 20: 108–117, 2010.
- Cheung VC, d'Avella A, Tresch MC, Bizzi E. Central and sensory contributions to the activation and organization of muscle synergies during natural motor behaviors. *J Neurosci* 25: 6419–6434, 2005.
- Cheung VC, d'Avella A, Bizzi E. Adjustments of motor pattern for load compensation via modulated activations of muscle synergies during natural behaviors. *J Neurophysiol* 101: 1235–1257, 2009.
- Clark DJ, Ting LH, Zajac FE, Neptune RR, Kautz SA. Merging of healthy motor modules predicts reduced locomotor performance and muscle coordination complexity post-stroke. *J Neurophysiol* 103: 844–857, 2010.
- d'Avella A, Bizzi E. Shared and specific muscle synergies in natural motor behaviors. *Proc Natl Acad Sci USA* 102: 3076–3081, 2005.
- d'Avella A, Saltiel P, Bizzi E. Combinations of muscle synergies in the construction of a natural motor behavior. *Nat Neurosci* 6: 300–308, 2003.
- Dorel S, Drouet JM, Couturier A, Champoux Y, Hug F. Changes of pedaling technique and muscle coordination during and exhaustive exercise. *Med Sci Sports Exerc* 41: 1277–1286, 2009.
- Hermens HJ, Freriks B, Disselhorst-Klug C, Rau G. Development of recommendations for SEMG sensors and sensor placement procedures. *J Electromyogr Kinesiol* 10: 361–374, 2000.
- Hug F, Bendahan D, Le Fur Y, Cozzone PJ, Grelot L. Heterogeneity of muscle recruitment pattern during pedaling in professional road cyclists: a magnetic resonance imaging and electromyography study. *Eur J Appl Physiol* 92: 334–342, 2004.
- Hug F, Dorel S. Electromyographic analysis of pedaling: a review. *J Electromyogr Kinesiol* 19: 182–198, 2009.
- Hug F, Drouet JM, Champoux Y, Couturier A, Dorel S. Interindividual variability of electromyographic patterns and pedal force profiles in trained cyclists. *Eur J Appl Physiol* 104: 667–678, 2008.
- Ivanenko YP, Cappellini G, Dominici N, Poppele RE, Lacquaniti F. Coordination of locomotion with voluntary movements in humans. *J Neurosci* 25: 7238–7253, 2005.
- Ivanenko YP, Grasso R, Zago M, Molinari M, Scivoletto G, Castellano V, Macellari V, Lacquaniti F. Temporal components of the motor patterns expressed by the human spinal cord reflect foot kinematics. *J Neurophysiol* 90: 3555–3565, 2003.
- Ivanenko YP, Poppele RE, Lacquaniti F. Five basic muscle activation patterns account for muscle activity during human locomotion. *J Physiol* 556: 267–282, 2004.
- Ivanenko YP, Poppele RE, Lacquaniti F. Motor control programs and walking. *Neuroscientist* 12: 339–348, 2006.
- Kargo WJ, Nitz DA. Early skill learning is expressed through selection and tuning of cortically represented muscle synergies. *J Neurosci* 23: 11255–11269, 2003.
- Keagy RD, Brumlik J, Bergan JL. Direct electromyography of the psoas major muscle in man. *J Bone Joint Surg Am* 48: 1377–1382, 1966.
- Korff T, Romer LM, Mayhew I, Martin JC. Effect of pedaling technique on mechanical effectiveness and efficiency in cyclists. *Med Sci Sports Exerc* 39: 991–995, 2007.
- Lee DD, Seung HS. Algorithms for nonnegative matrix factorization. advances in neural information processing systems. In: *Advances in Neural Processing Systems. Proceedings of the 2000 Conference*. Cambridge, MA: MIT Press, 2001, p. 556–562.
- Muceli S, Boye AT, d'Avella A, Farina D. Identifying representative synergy matrixes for describing muscular activation patterns during multi-directional reaching in the horizontal plane. *J Neurophysiol* 103: 1532–1542, 2010.
- Neptune RR, Clark DJ, Kautz SA. Modular control of human walking: a simulation study. *J Biomech* 42: 1282–1287, 2009.
- Neptune RR, Kautz SA, Hull ML. The effect of pedaling rate on coordination in cycling. *J Biomech* 30: 1051–1058, 1997.
- Raasch CC, Zajac FE. Locomotor strategy for pedaling: muscle groups and biochemical functions. *J Neurophysiol* 82: 515–525, 1999.
- Rouffet DM, Hautier CA. EMG normalization to study muscle activation in cycling. *J Electromyogr Kinesiol* 18: 866–878, 2007.
- Ryan MM, Gregor RJ. EMG profiles of lower extremity muscles during cycling at constant workload and cadence. *J Electromyogr Kinesiol* 2: 69–80, 1992.
- Ting LH, Macpherson JM. A limited set of muscle synergies for force control during a postural task. *J Neurophysiol* 93: 609–613, 2005.
- Ting LH, McKay JL. Neuromechanics of muscle synergies for posture and movement. *Curr Opin Neurobiol* 17: 622–628, 2007.
- Torres-Oviedo G, Macpherson JM, Ting LH. Muscle synergy organization is robust across a variety of postural perturbations. *J Neurophysiol* 96: 1530–1546, 2006.
- Torres-Oviedo G, Ting LH. Muscle synergies characterizing human postural responses. *J Neurophysiol* 98: 2144–2156, 2007.
- Tresch MC, Cheung VC, d'Avella A. Matrix factorization algorithms for the identification of muscle synergies: evaluation on simulated and experimental data sets. *J Neurophysiol* 95: 2199–2212, 2006.
- Tresch MC, Saltiel P, Bizzi E. The construction of movement by the spinal cord. *Nat Neurosci* 2: 162–167, 1999.
- Van Ingen Schenau GJ, Boots PJ, de Groot G, Snackers RJ, van Woensel WW. The constrained control of force and position in multi-joint movements. *Neuroscience* 46: 197–207, 1992.
- Wakeling JM, Horn T. Neuromechanics of muscle synergies during cycling. *J Neurophysiol* 101: 843–854, 2009.
- Zijdwind I, Kernell D, Kukulka CG. Spatial differences in fatigue-associated electromyographic behaviour of the human first dorsal interosseus muscle. *J Physiol* 483: 499–509, 1995.

Étude #2 :

Effet de l'expertise sur les coordinations musculaires en aviron

Publication et communication associées :

Turpin NA, Guével A, Durand S, Hug F. (2011) No evidence of expertise-related changes in muscle synergies during rowing. *J Electromyogr Kinesiol.* (21) 1030–1040.

Turpin NA, Guével A, Dossat A, Durand S, Hug F. (2010). Recognition of Muscle Functional Organization in Rowing by Synergy Identification. *XXXV^{ième} congrès de la société de biomécanique.* Le Mans. Communication orale.

L'objet de cette étude est d'évaluer l'effet de l'expertise sur les coordinations musculaires en aviron.

Introduction

Plusieurs travaux rapportent que les synergies musculaires sont peu affectées par les contraintes mécaniques du mouvement (Torres-Oviedo et al. 2006; Ajiboye et Weir 2009; Torres-Oviedo et Ting 2010; Hug et al. 2011), i.e., les mêmes synergies (ici les vecteurs) structurent les coordinations musculaires dans différentes conditions. D'autres études mettent en évidence des synergies musculaires très similaires entre les sujets (Krishnamoorthy et al. 2003; Hug et al. 2010). En d'autres termes, les résultats de ces études suggèrent que les coordinations musculaires sont structurées par des synergies musculaires stables et fonctionnelles, ce qui permettrait de simplifier le contrôle et l'acquisition de mouvements complexes (Poggio et Bizzi 2004).

L'entraînement et l'acquisition d'habiletés motrices entraînent des modifications des coordinations musculaires (pour une revue, se référer à Carson (2006)). La plasticité du système neuromusculaire peut permettre avec l'entraînement des adaptations au niveau cortical et/ou spinal (Jensen et al. 2005; Adkins et al. 2006; McNamara et al. 2007; Nielsen et Cohen 2008), là où les synergies sont supposées être « encodées » (Holdefer et Miller 2002; Poppele et Bosco 2003; Cheung et al. 2009). On peut alors supposer que les synergies musculaires seront modifiées par l'entraînement.

A notre connaissance, peu d'études se sont intéressées aux effets de l'entraînement sur les synergies musculaires, i.e., sur la structuration des coordinations musculaires. Sur le modèle animal, Kargo et Nitz (2003) rapportent des adaptations rapides des synergies musculaires lors de l'apprentissage d'une tâche de saisi d'un objet. Les adaptations rapportées se situent à la fois au niveau des vecteurs et des coefficients d'activation des synergies, i.e., à la fois au niveau de la composition et de l'activation des synergies musculaires. Chez l'homme soumis à un entraînement de 5 jours, Asaka et al. (2008) ont montré une adaptation de la structure de covariance des activités musculaires à l'origine d'une tâche posturale. Ces résultats semblent indiquer que les synergies s'adaptent lors de l'apprentissage d'une nouvelle habileté motrice.

Nous avons posé comme hypothèse que les synergies musculaires sont différentes entre des experts pratiquants l'aviron et des novices lors de la réalisation d'une tâche d'aviron. Il s'agit donc d'apprécier indirectement l'effet de l'expertise et l'influence d'un entraînement intensif en aviron sur la structuration des coordinations musculaires pour produire la force imposée au système (i.e., ergomètre).

Méthode

Huit sujets non-entraînés (UNT, âge 24 ± 5 années, taille 179 ± 9 cm, poids 70 ± 6 kg) et huit rameurs entraînés (EXP, âge 25 ± 3 années, taille 187 ± 4 cm, poids 81 ± 11 kg) ont accepté de participer à cette étude. Les coordinations musculaires ont ici été étudiées au travers des profils d'activité EMG et des synergies musculaires extraites dans les deux premières minutes d'un exercice réalisé à 100% de la puissance moyenne (voir le chapitre « MATERIEL ET METHODES » pour plus de détails). Nous avons choisi d'explorer l'effet de l'expertise à cette intensité car elle correspond à celle pour laquelle les rameurs sont particulièrement entraînés.

Nous avons effectué une extraction des synergies en les associant à des données mécaniques (voir le chapitre « MATERIEL ET METHODES »). Cette analyse permet de mettre en relation les synergies musculaires et leurs résultantes mécaniques, ce qui permet de mettre en avant leurs rôles fonctionnels.

Résultats et discussion

- L'entraînement n'implique pas une dimensionnalité différente des données EMG. En effet, les deux populations comparées (EXP et UNT) utilisent le même nombre de synergies musculaires (i.e., 3), suggérant une complexité similaire au niveau du contrôle moteur.
- La composition de la synergie #1 est légèrement différente entre les deux populations. Dans la première synergie qui implique largement les muscles du bas du corps et qui est associée à la première partie de la phase de propulsion, nous observons que les poids des muscles du haut du corps (e.g. biceps brachii et brachioradialis) sont plus importants chez les experts. On note que le niveau d'expertise en aviron peut être discriminé par des indices construits à partir des données mécaniques (Smith et Spinks 1995; Soper et Hume 2004; Hofmijster et al. 2008). Par exemple, il a été montré qu'une plus grande co-variation entre les patterns de F_h (force mesurée au niveau de la poignée) et de F_x (composante horizontale des forces au niveau du cale-pied) est liée à une

plus grande efficacité mécanique (Hofmijster et al. 2008). Ce résultat est cohérent avec l'observation d'un couplage plus important entre les muscles du haut et du bas du corps dans la synergie #1 chez les experts.

- Les coefficients d'activation des deux premières synergies sont similaires entre le groupe EXP et le groupe UNT même si nous observons une variabilité interindividuelle plus importante chez le groupe UNT.
- La synergie #3 est similaire entre les deux populations au niveau des vecteurs des synergies, mais montre des différences marquées au niveau des coefficients d'activations. On observe en effet un profil bi-phasique chez le groupe EXP alors qu'un seul pic est observé dans le groupe UNT. Cette synergie est associée à la phase de retour impliquant principalement le tibialis anterior et le trapezius (partie supérieure). Mais il est difficile de lier ces différences à une caractéristique de l'expertise.
- Les synergies sont reproductibles. Nous avons vérifié la reproductibilité des coordinations musculaires chez cinq sujets du groupe UNT testés au cours de deux sessions séparées de 1 à 4 semaines d'intervalle. Les résultats ont montré une grande similarité dans les coordinations adoptées ($r = 0,90 \pm 0,09$ pour l'ensemble des profils d'activité musculaire, range : 0,73 – 0,98). Ce résultat suggère que l'utilisation de deux sessions pour enregistrer les 23 muscles n'induit probablement que peu de variabilité dans nos résultats. La similarité entre les sujets est par ailleurs toujours plus faible que la similarité pour un même sujet testé deux fois, ce qui montre que les coordinations musculaires sont spécifiques au sujet.
- Les synergies musculaires permettent d'expliquer la variance des données mécaniques. La VAF obtenue pour chacune des données mécaniques est supérieure à 90% pour tous les sujets. Les synergies musculaires sont similaires pour les deux extractions ($r > 0,8$). Les rôles fonctionnels décrits ci-dessous sont identiques pour les deux populations :

Synergie # 1. Cette synergie engage principalement les membres inférieurs et le tronc. Elle est active avant le début de la phase de propulsion, et son pic d'activité intervient avant le milieu de la phase de propulsion. Globalement, cette synergie est associée avec la première phase des profils de F_x , F_y et F_h .

Synergie # 2. Cette synergie engage les muscles des bras et du tronc. Son pic d'activité survient lors de la deuxième partie de la phase de propulsion.

Synergy # 3. Cette synergie engage principalement tibialis anterior et le trapezius (partie supérieure). Pour certains sujets, les muscles ischio-jambiers (biceps femoris, semi-tendinosus) et le rectus femoris sont également impliqués. Cette synergie est associée à la phase de retour.

Conclusion

Une grande similitude a été observée entre les synergies musculaires extraites chez les sujets des groupes UNT et EXP. Ces résultats suggèrent que l'expertise en aviron ne nécessite pas le développement de synergies musculaires spécifiques. Malgré de grandes similitudes au niveau des coordinations, l'amplitude des patterns mécaniques permet de discriminer les deux populations. Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que l'expertise en aviron est principalement associée à une plus grande capacité de production de force sans que celle-ci soit associée à des différences au niveau des coordinations musculaires.

Étude #3

Effet de la puissance sur les coordinations musculaires en aviron

Publication associée

Turpin NA, Guével A, Durand S, Hug F. (2011). Effect of power output on muscle coordination during rowing. Eur J Appl Physiol. 111(12): 3017-3029

L'objet de cette étude est d'évaluer les effets de la puissance sur les coordinations musculaires au cours du geste d'aviron chez des populations de rameurs entraînés et chez des novices. Nous avons analysé les niveaux d'activité musculaire, les profils d'activité et les synergies musculaires.

Introduction

En raison de l'hétérogénéité de l'architecture et/ou de la typologie musculaire entre les différents muscles impliqués dans une même synergie, on pourrait s'attendre à des adaptations spécifiques à chaque muscle lorsque la contrainte mécanique (e.g. la puissance développée) change. Nous observerions alors (i) une variation du poids des muscles participant à une synergie en fonction de la puissance développée, suggérant que les synergies musculaires sont largement déterminées par les caractéristiques mécaniques de la tâche (Tresch et Jarc 2009), et/ou ii) à l'utilisation de nouvelles synergies. Certains auteurs rapportent des modifications au niveau des profils mécaniques (e.g. profils de Fh au cours du cycle) avec l'augmentation de la puissance développée sur un ergomètre d'aviron (McGregor et al. 2004; McGregor et al. 2005) suggérant des coordinations musculaires modifiées. Au vu de ces résultats, on peut donc faire l'hypothèse que des modifications au niveau de la structure des coordinations et/ou du timing des activations musculaires vont survenir avec l'augmentation de la puissance, cohérentes avec les modifications des profils mécaniques observées dans la littérature.

Méthode

Huit sujets novices (UNT : âge 24 ± 5 années, taille 79 ± 9 cm, poids 70 ± 6 kg), et sept sujets expérimentés (EXP : âge : 25 ± 3 années, taille : 187 ± 4 cm, poids : 81 ± 11 kg) ont participé à cette étude. Nous avons sélectionné et analysé 15 cycles pour chacun des trois exercices effectués, i.e., 60% (P60), 90% (P90) et 120% (P120) de la puissance moyenne).

Résultats et discussion

- La puissance ne modifie pas le nombre de synergies musculaires. Quelque soit le niveau de puissance, les deux populations utilisent le même nombre de synergies pour chacune des puissances testées.

- Les synergies (vecteurs et coefficients d'activation) sont stables avec la puissance. Les comparaisons Les coefficients d'activation des synergies et les vecteurs des synergies sont stables entre les 3 puissances avec des valeurs moyennes pour toutes les comparaisons (i.e., P60 vs. P90, P90 vs. P120 et P60 vs. P120) de $r_{\max} = 0,97 \pm 0,03$, $0,96 \pm 0,04$ and $0,87 \pm 0,15$ pour les coefficients d'activation des synergies #1, #2 and #3, respectivement. Aucun délai temporel significatif n'a été trouvé. Pour les vecteurs des synergies nous obtenons : $r = 0,85 \pm 0,21$, $0,82 \pm 0,31$ et $0,83 \pm 0,22$ pour les synergies #1, #2 and #3, respectivement.
- Une augmentation significative du niveau d'activité a été observée pour 22 des 23 muscles avec l'augmentation de la puissance. L'analyse statistique met en évidence un effet « puissance » sur le niveau d'activité de l'EMG. Plus précisément, le niveau d'activité de 22 des 23 muscles est augmenté ($0,0001 < p < 0,004$), et ce pour les deux populations. Seul le tibialis anterior, actif principalement lors de la phase de retour, ne présente pas de variation significative de son niveau d'activité.
- Les profils d'activité EMG sont stables. On observe une grande stabilité des profils d'activité EMG entre les 3 puissances testées, i.e., $r_{\max} = 0,93 \pm 0,09$ pour l'ensemble des muscles et des comparaisons. De faible déphasage sont observés (délai maximal = $-4,3 \pm 3,8\%$ du cycle d'aviron), et ils sont significatifs pour 5 muscles (i.e., TA, TraM, BB, Br, et Tri). Plus précisément, ces muscles sont activés plus tôt dans le cycle. Des déphasages ont été rapportés par plusieurs études menées sur un geste de pédalage (Dorel et al. 2009; Wakeling et Horn 2009) ou lors d'exercices de marche (Klarner et al. 2010), et peuvent s'expliquer par l'augmentation de la vitesse de mouvement (ici nous observons en effet des fréquences de coup de rame de $27,6 \pm 2,3$, $29,0 \pm 1,7$ et $31,3 \pm 1,2$ coup par minute pour 60%, 90%, 120% PM, respectivement). En effet, si l'on considère un délai électromécanique constant, continuer à produire la force dans la même partie du cycle d'aviron nécessite d'activer le muscle plus tôt lorsque la vitesse de mouvement augmente (Li et Baum 2004).
- Il n'y a pas d'altération des profils mécaniques. Contrairement à la littérature nous n'observons pas de modification des profils mécaniques, i.e., $r_{\max} > 0,9$ quelque soit la variable mécanique étudiée (F_x , F_y , F_h ou le profil de puissance instantanée). Cette différence par rapport à la littérature s'explique très probablement par la méthode de normalisation du cycle d'aviron.

Conclusion

Les résultats de cette étude montrent que l'organisation spatio-temporelle (vecteurs et coefficients d'activation des synergies) des coordinations musculaires est stable bien que la puissance développée varie lors des mouvements d'aviron. En revanche, des variations significatives du niveau d'activité des muscles sont logiquement observées.

Effect of power output on muscle coordination during rowing

Nicolas A. Turpin · Arnaud Guével · Sylvain Durand · François Hug

Received: 23 November 2010 / Accepted: 15 March 2011 / Published online: 31 March 2011
© Springer-Verlag 2011

Abstract The present study was designed to quantify the effect of power output on muscle coordination during rowing. Surface electromyographic (EMG) activity of 23 muscles and mechanical variables were recorded in eight untrained subjects and seven experienced rowers. Each subject was asked to perform three 2-min constant-load exercises performed at 60, 90 and 120% of the mean power output over a maximal 2,000-m event (denoted as P60, P90, and P120, respectively). A decomposition algorithm (nonnegative matrix factorization) was used to extract the muscle synergies that represent the global temporal and spatial organization of the motor output. The results showed a main effect of power output for 22 of 23 muscles (p values ranged from <0.0001 to 0.004) indicating a significant increase in EMG activity level with power output for both untrained and experienced subjects. However, for the two populations, no dramatic modification in the shape of individual EMG patterns (mean $r_{\max}$ value = 0.93 ± 0.09) or in their timing of activation (maximum lag time = $-4.3 \pm 3.8\%$ of the rowing cycle) was found. The results also showed a large consistency of the three extracted muscle synergies, for both synergy activation coefficients (mean $r_{\max}$ values range from 0.87 to 0.97) and muscle synergy vectors (mean r values range from 0.70 to

0.76) across the three power outputs. In conclusion, despite significant changes in the level of muscle activity, the global temporal and spatial organization of the motor output is very little affected by power output on a rowing ergometer.

Keywords Electromyography · Muscle synergy · Rowers · Workload · Modules

Introduction

Rowing is an Olympic discipline that requires performing 2,000 m as fast as possible at a mean power output of 300–450 W for trained rowers (Soper and Hume 2004). While the physiological and biomechanical parameters associated with rowing performance have been largely studied (Hagerman 1984; Soper and Hume 2004; Volianitis and Secher 2009), few data are available about muscle coordination [defined as “a distribution of muscle activation or force among individual muscles to produce a given combination of joint moments” (Prilutsky 2000)]. Using surface electromyography (EMG), some studies have reported muscle activity patterns on a rowing ergometer (Lay et al. 2002; Pollock et al. 2009; Rodriguez et al. 1990; Wilson et al. 1988). However, despite that rowing involves numerous muscles and requires the skilled coordination of the upper and lower limbs (Rodriguez et al. 1990; Soper and Hume 2004) these studies recorded a limited number of muscles (up to 12 muscles). Additionally, no studies have explored the putative changes in muscle coordination in response to changes in power output, as already reported in other tasks such as pedaling (Jorge and Hull 1986; Wakeling et al. 2010) and running (Slawinski et al. 2008). Because kinematics and force profiles change with rowing

Communicated by Susan A. Ward.

N. A. Turpin · A. Guével · F. Hug (✉)
Laboratory «Motricité, Interactions, Performance» (EA 4334),
University of Nantes, 25 bis boulevard Guy Mollet,
BP 72206, 44322 Nantes cedex 3, France
e-mail: francois.hug@univ-nantes.fr

S. Durand
Laboratory «Motricité, Interactions, Performance» (EA 4334),
University of Maine, 72000 Le Mans, France

intensity (McGregor et al. 2004, 2005), it would be expected that muscle coordination is also modified. It is critical to address this question because training usually includes rowing sessions at different power outputs, generally at lower power outputs than generated during a competition. Thus, muscle coordination is not necessarily the same during training and competition.

Studies focusing on muscle coordination usually report muscle activity profiles of individual muscles, i.e., EMG patterns. From this EMG profile, information about muscle activation timing, shape of muscle activity and muscle activity level can be extracted (for review, see Hug 2011). Recently, a technique has emerged that is capable of decomposing EMG patterns recorded from numerous muscles into the summed activation of just a few muscle synergies (Ting and McKay 2007; Tresch et al. 1999). Muscle synergies represent the global temporal and spatial organization of the motor output (Li 2006) and provide an attractive simplified strategy for the control of complex movements because they reduce the number of output patterns that the nervous system must specify for a large number of muscles (Raasch and Zajac 1999). For example, five muscle synergies account for the majority of variability in the surface EMG signals of 32 muscles during walking (Ivanenko et al. 2006) and running (Cappellini et al. 2006). Recently, it has been reported that pedaling in a population of trained cyclists is accomplished by the combination of three muscle synergies (Hug et al. 2010). In combination with a traditional EMG analysis, extraction of muscle synergy is useful to study whether changes in individual EMG pattern would induce changes in the muscle synergies and thus in the motor control strategies (Hug 2011; Ting and Chvatal 2010).

The present study was designed to quantify the effect of power output on muscle coordination during rowing in both untrained subjects and experienced rowers. Surface EMG activity was recorded in 23 muscles during three rowing exercises performed at different power outputs on a rowing ergometer. To better describe the muscle coordination strategies, a non-negative matrix factorization algorithm was used to identify the muscle synergies in addition to a classical analysis of individual EMG patterns. We hypothesized that the temporal and spatial organization of the motor output would be modified by power output, inducing the changes in mechanical patterns reported in the literature.

Materials and methods

Subjects

Eight male untrained subjects (UNT, age 24 ± 5 years, height 179 ± 9 cm, body mass 70 ± 6 kg), and seven

male experienced national-level rowers (EXP, age 25 ± 3 years, height 187 ± 4 cm, body mass 81 ± 11 kg) volunteered to participate in this study. UNT practiced recreational activities but had no prior experience with rowing (neither on ergometer nor on water). EXP had 10.4 ± 4.2 years of competitive olympic rowing experience and trained for approximately 11.6 ± 3.2 h per week at the time of the study. They had performed an all-out 2,000 m rowing test in 390 ± 15 s in the same year of this experiment. All subjects were informed of the possible risk and discomfort associated with the experimental procedures prior to giving their written consent to participate. The experimental design of the study was approved by the local Ethical Committee and was conducted in accordance with the Declaration of Helsinki.

Procedure

The tests were divided into two identical sessions to allow for the measurement of 23 muscles. One week before the first session, UNT performed an all-out 2,000 m rowing test on an ergometer (Rowperfect, Harbord, Australia) to assess their mean power (MP) over this distance. This test consisted in a standardized warm up of 5 min at a low-perceived effort, followed by 2 min of recovery. Subjects were then asked to perform 2,000-m as fast as possible. For EXP, the MP was taken from training data (i.e., time to perform a 2,000-m rowing) before the official experiments. The estimate of MP in watts was determined according to the following equation:

$$MP = 2.8 \left(\frac{2,000}{t_{2,000}} \right)^3 \quad (1)$$

where $t_{2,000}$ is the time to perform the 2,000 m (in s). This formula is based on the power required to keep a boat moving at a constant velocity, and 2.8 is a typical drag coefficient for a racing shell (Gordon 2003).

Subjects were first asked to perform a standardized warm-up consisting of 5 min of rowing at a self-paced intensity followed by three 2-min constant-load exercises performed at 60, 90 and 120% of MP (denoted as P60, P90, and P120, respectively). A 2-min recovery period was placed between each bout. These intensities were chosen based on the knowledge of the pacing strategies of a 2,000-m race (Soper and Hume 2004). In fact, while 120% of MP corresponds to the highest intensity adopted during a 2,000-m race (during the first 500-m), 90% of MP corresponds to the lowest intensity observed during this event (Soper and Hume 2004). Sixty percent of MP corresponds to a classical training intensity. In order to reduce the chance of fatigue influencing EMG patterns only the first minute of P120 was analyzed.

Materials and data collection

Subjects exercised on a rowing ergometer (Rowperfect, Harbord, Australia) with a fixed stretcher mechanism (Fig. 1). As described previously (Colloud et al. 2006), the ergometer was instrumented to measure the force produced at the handle with a strain gauge force transducer (SM-1000N; InterfaceTM, Scottsdale, AZ, USA), which was placed in series with the chain and the handle using a ball-and-socket joint (free to rotate in three degrees of freedom). Additionally, a position sensor (PT1 ScaimeTM, Annemasse, France) was installed on the chain. The right stretcher was equipped with four home-built bi-directional (antero-posterior and vertical axes) strain-gauge transducers (measurement range 1,500 N, tolerance of overload 750 N, linearity 0.15%, hysteresis 0.02%) to record the stretcher force of the subjects (Colloud et al. 2006). The stretcher formed a 45° angle with horizontal. The antero-posterior and vertical stretcher forces were calculated using the data provided by the stretcher transducers. All mechanical signals were sampled at 125 Hz with an acquisition device (DT 9804, Data TranslationTM, Malboro, MA, USA) and digitally stored using acquisition software (Data-Foundry version 5.1, Data Translation). A visual feedback of the power output and stroke frequency was displayed on a monitor placed in front of the subjects throughout the experimental protocol. The power displayed to the participants represents the average power over an entire cycle as depicted by Boyas et al. (2006).

Surface EMG was recorded from 23 muscles on the right side of the body in two separate sessions interspaced by 4 days–1 week. The recorded muscles in the first session were tibialis Anterior (TA), soleus (Sol), gastrocnemius lateralis (GL), gastrocnemius medialis (GM), vastus lateralis (VL), vastus medialis (VM), rectus femoris (RF), biceps femoris (BF), semitendinosus (ST), gluteus maximus (GMax), latissimus dorsi (LD), erector spinae multifidus (ES), trapezius medius (TraM), biceps brachii (BB) and brachioradialis (Br). In the second session, the

following muscles were recorded: longissimus (Long), iliocostallis (Ilio), multifidus (ES), latissimus dorsi (LD), deltoideus posterior (Delt), trapezius upper (TraU), trapezius medius (TraM), trapezius lower (TraL), triceps brachii (long head—TriL), triceps brachii (short head—TriS), biceps brachii (BB), brachioradialis (Br) and flexor digitorum superficialis (FD). Five out of the 23 muscles were recorded during both of the two sessions in order to check the consistency of muscle coordination between the two sessions. For these muscles, only the first session was taken into consideration for further analysis. For each muscle, a dry-surface electrode (Delsys DE 2.1, Delsys Inc, Boston, MA, USA; 1 cm interelectrode distance) was attached to the skin. Prior to electrode application, the skin was shaved and cleaned with a mixture of alcohol and ether to minimize impedance. Each electrode was placed longitudinally with respect to the underlying muscle fiber arrangement and all were located according to the recommendations of Surface EMG for Non-Invasive Assessment of Muscles (SENIAM) (Hermens et al. 2000) for all of the muscles, except for the muscles latissimus dorsi (LD), brachioradialis (Br), and flexor digitorum (FD) which are not referenced by SENIAM. For LD, the electrode was placed as recommended by de Sèze and Cazalets (2008), i.e., over the muscular curve at T12 and along a line connecting the most posterior point of the posterior axillary fold and the S2 spinous process. For Br, the electrode was positioned as done by Muceli et al. (2010), i.e., 1/6 of the distance from the midpoint between the cubit fossa to the lateral epicondyle to the styloid process of the ulna. For FD, the electrode was positioned at 1/5 of the distance from the medial humeral epicondyle to the styloid process of the ulna (Zipp 1982). The wires connected to the electrodes were well secured with adhesive tape to avoid movement-induced artifacts. EMG signals were amplified ($\times 1,000$) and digitized (6–400 Hz bandwidth) at a sampling rate of 1 kHz (Bagnoli 16, Delsys), and stored on a computer.

Data processing

Electromyographic signals were filtered with a bandpass filter (4th order Butterworth) between 20 and 400 Hz (filtfilt function of Matlab, the Mathworks, version R2007b, Natick, MA, USA). A band-stop filter (48–52 Hz) was used to remove the 50-Hz noise. Linear envelopes for each muscle were obtained by low-pass filtering the fully rectified EMG signals with an 8-Hz low-pass filter (zero lag) as recommended by Shiavi et al. (1998). Each rowing cycle (period between two successive catches) was interpolated to 200 time points. A set of 15 consecutive cycles was extracted from a period of constant power output (i.e., the period between 0 and 20 s was not considered) and averaged to obtain a representative pattern for each muscle.

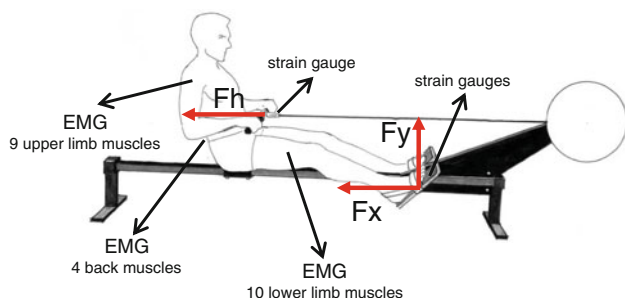


Fig. 1 Experimental design. Subjects exercised on a rowing ergometer with a fixed stretcher mechanism that was instrumented to measure the forces produced at the handle (F_h) and at the right stretcher (F_x and F_y). Surface EMG was recorded from 23 muscles on the right side of the body in two separate sessions

Then, as previously described (Hug et al. 2010), a non-negative matrix factorization was performed to extract muscle synergies. For this purpose, we implemented the Lee and Seung (2001) algorithm. Matrix factorization minimizes the residual Frobenius norm between the initial matrix and its decomposition, given as

$$\mathbf{E} = \mathbf{W}\mathbf{C} + \mathbf{e} \quad (2)$$

$$\min_{\substack{\mathbf{W} \geq 0 \\ \mathbf{C} \geq 0}} \|\mathbf{E} - \mathbf{W}\mathbf{C}\|_{FRO}$$

where $\mathbf{E}$ is a p -by- n initial matrix (p = number of muscles and n = number of time points), $\mathbf{W}$ is a p -by- s matrix (s = number of synergies), $\mathbf{C}$ is an s -by- n matrix and $\mathbf{e}$ is a p -by- n matrix. $\|\cdot\|_{FRO}$ establishes the Frobenius norm, $\mathbf{W}$ represents the muscle synergy vectors matrix, $\mathbf{C}$ is the synergy activation coefficients matrix and $\mathbf{e}$ is the residual error matrix. While the “muscle synergy vectors” represent the relative weighting of each muscle within each synergy, the “synergy activation coefficient” represents the relative activation of the muscle synergy across the rowing cycle (for more details, see Fig. 1 from Hug et al. 2010). The algorithm is based on iterative updates of an initial random guess of $\mathbf{W}$ and $\mathbf{C}$ that converge to a local optimal matrix factorization [see Lee and Seung (2001) for more details]. To avoid local minima, the algorithm was repeated ten times for each subject. The lowest cost solution was retained (i.e., minimizing the squared errors between original and reconstructed EMG patterns). The initial matrix $\mathbf{E}$ consisted of a cycle for each of the 23 muscles (the two sessions were pooled). $\mathbf{E}$ was thus a 23 row by 200 column matrix. Each line of $\mathbf{E}$ and $\mathbf{C}$ was normalized by its maximum value. At P120, for each subject, we iterated the analysis by varying the number of synergies between 1 and 23 and selected the least number of synergies that accounted for >90% of the variance accounted for (VAF) (Hug et al. 2010; Torres-Oviedo et al. 2006). For the two other power outputs (i.e., P60 and 90), we kept the number of muscle synergies extracted at P120 for each subject. According to Torres-Oviedo et al. (2006), VAF was defined as

$$VAF = 1 - \frac{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n (\mathbf{e}_{i,j})^2}{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n (\mathbf{E}_{i,j})^2} \quad (3)$$

where subscript i goes from 1 to p the number of muscles, and j goes from 1 to n the number of time points.

The rowing cycle corresponded to the period between two successive catches. The catches are identified by means of the minimum in the position curve of the handle and the transition time to the maximum of this curve (Colloud et al. 2006). The rowing cycle was divided into drive (or propulsive) and recovery phases. The drive phase

ranged from 0 to 100% and the recovery phase from −100 to 0%, as in previous studies (Janshen et al. 2009; Pollock et al. 2009). Drive and recovery phases were re-sampled 100 time-points each. This time-scale normalization was used for comparing EMG patterns, mechanical patterns and synergy activation coefficients, ensuring robust comparisons by avoiding a possible bias due to different transition times between subjects (i.e., different duration of the drive and recovery phases among subjects) (Hug 2011). Note that this normalization procedure was not applied prior to muscle synergy extraction.

Statistical analysis

Data distributions consistently passed the Shapiro–Wilk normality test (Statistica®V6, Statsoft, Maison-Alfort, France). Values are therefore reported as mean $\pm$ SD. Pearson’s correlation coefficient (r) was used as a similarity criterion for the muscle synergy vectors. Modification of the individual EMG patterns, mechanical patterns and synergy activation coefficients were assessed using two criteria: the lag time and $r_{\max}$ coefficient. The lag times assess differences in the timing of the activations (i.e., the magnitude of the time shift between EMG patterns or between synergy activation coefficients) and were calculated as the lag time at the maximum of the cross-correlation function obtained using the Matlab x_{corr} function for centered data (option = “coeff”). $r_{\max}$ corresponds to the correlation coefficient at this maximum of the cross-correlation function and gives an indication on the similarity of the waveforms (i.e., the shape of the EMG, mechanical and synergy activation coefficients). As performed in previous studies (Cappellini et al. 2006; Ivanenko et al. 2004), $r_{\max}$ and r -statistics were based on Z-transformed values. A one-factor analysis of variance (ANOVA) (factor = expertise) with repeated measures (power output) was used to compare the similarities across populations (i.e., EXP vs. UNT) and across power-outputs. Post hoc analyses were performed using the Tukey’s method. One-sample Student’s t tests were performed to evaluate the differences in the lag time values from a reference value (i.e., zero). A p value below 0.05 was considered statistically significant.

Results

Mechanical data

For each of the three tests, EXP rowed at a significantly higher power output than UNT ($p < 0.05$). Power output at P60, P90 and P120 was 245.4 ± 40.7 , 346.9 ± 48.4 and 451.7 ± 54.0 W for EXP and 136.6 ± 19.9 , 195.5 ± 26.6 and 265.9 ± 35.1 W for UNT, respectively.

The stroke frequency analysis revealed a significant main effect of power output ($p < 0.001$) and expertise ($p = 0.008$). The main effects demonstrated that the stroke frequency increased as a function of power output (27.6 ± 2.3 , 29.0 ± 1.7 and 31.3 ± 1.2 strokes min^{-1} for P60, P90 and P120, respectively) and was significantly higher in UNT than EXP. More precisely, a post hoc analysis showed a significantly higher stroke frequency for UNT compared with EXP at P60.

Figure 2 depicts the ensemble average of the mechanical patterns for the two populations. The ANOVA showed a main effect of power output for the amplitude (lmax – minl) of all of these parameters (i.e., Fx, Fy and Fh), indicating a significant increase with power output for

both populations. The analysis also revealed the main effect of expertise on the amplitude only for Fx ($p < 0.001$) and Fh ($p < 0.001$). A significant interaction of power output $\times$ expertise was observed for amplitude only for Fx ($p = 0.003$). More precisely, the increase in Fx amplitude was lower in UNT than EXP between P60 and P90 and between P90 and P120 (Fig. 2).

The r_{max} was computed as a similarity index of the shape of the mechanical patterns between power output conditions for both populations. Overall, very high r_{max} values (mean r_{max} across the three comparisons = 0.98 ± 0.02 , 0.98 ± 0.02 , 0.99 ± 0.01 , and 0.99 ± 0.01 for Fx, Fy, Fh, and power, respectively) were found indicating that the shapes of the mechanical patterns were not affected by power output.

Fig. 2 Ensemble averaged mechanical patterns for the two populations. The vertical dashed line indicates the transition between the recovery and drive phases (–100 to 0% represents the recovery phase and 0–100% represents the drive phase). Fx horizontal component of the right footstretcher force (N), Fy vertical component of the footstretcher force (N), Fh handle force (N), power instantaneous power (W), UNT untrained subjects, EXP experienced rowers. P60 is in black, P90 in light gray (or green) and P120 in dark gray (or red)

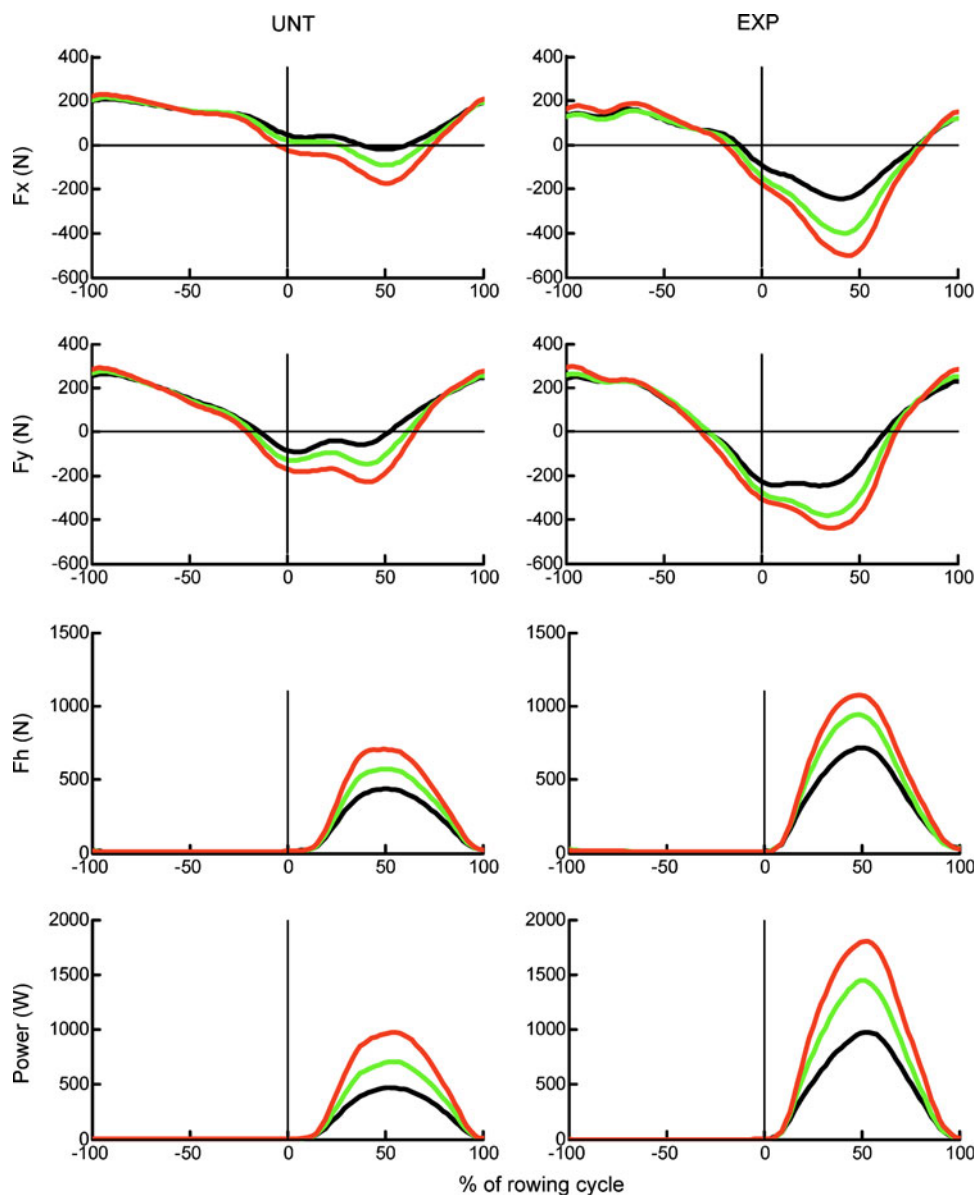
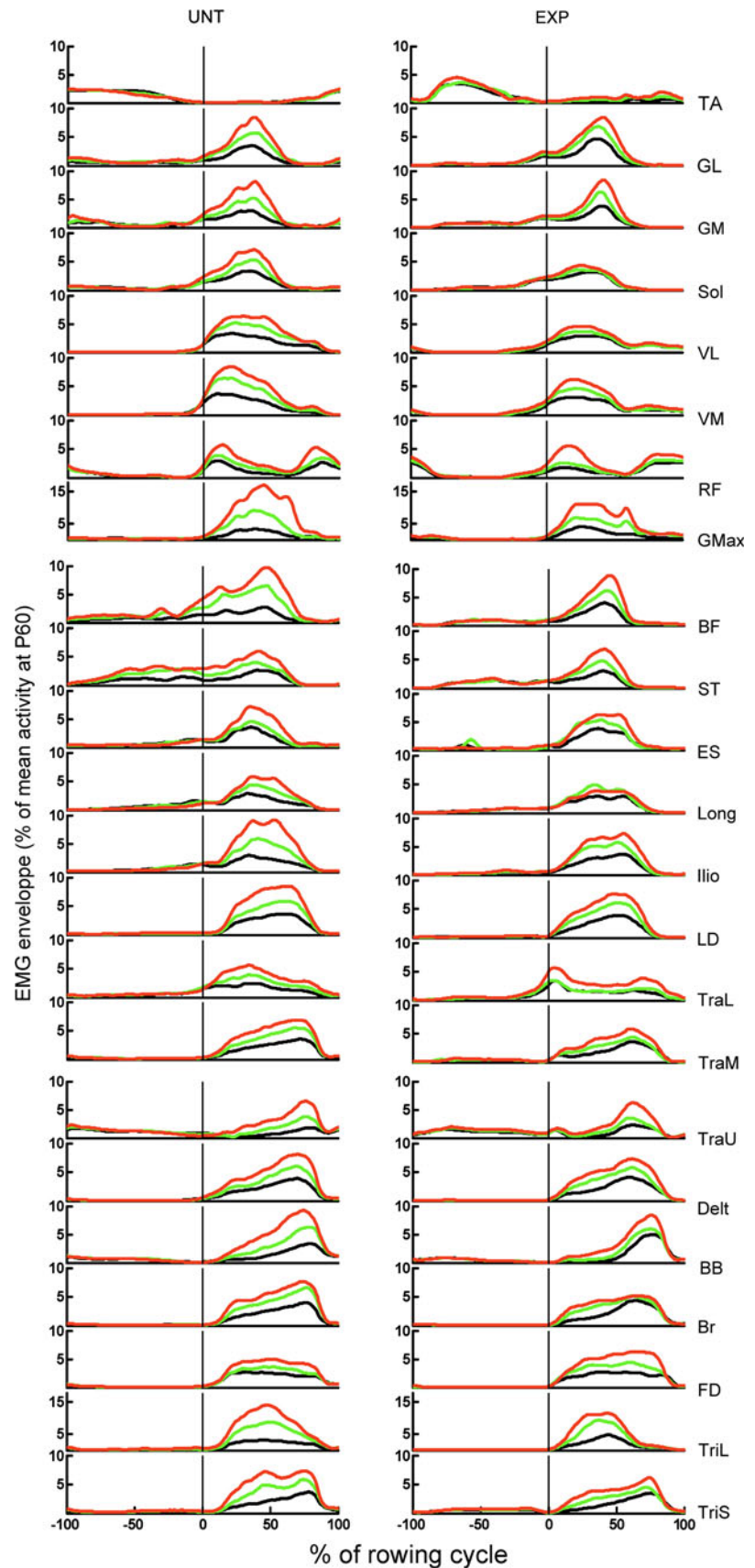


Fig. 3 Ensemble averaged EMG patterns of the 23 recorded muscles and for the two populations. The *vertical line* indicates the transition between the recovery and the drive phases (−100 to 0% represents the recovery phase and 0–100% represents the drive phase). EMG patterns for each subject are normalized by the averaged EMG at P60 and then averaged across subjects. For sake of clarity, the y axis for GMax and TriL was changed and is therefore different from the other muscles. *UNT* untrained subjects, *EXP* experienced rowers. P60 is in black, P90 in light gray (or green) and P120 in dark gray (or red)



For each mechanical pattern, the time lag calculated for the three comparisons (i.e., P60 vs. P90, P90 vs. P120 and P60 vs. P90) was not significantly different from zero for both populations (mean = $-0.07 \pm 0.76\%$ of the rowing cycle; range from -3 to 3%).

Individual EMG patterns

The ensemble averaged EMG patterns ($\pm$ SD) for each muscle investigated and for each population are depicted in Fig. 3. The activity level was taken as the average of the EMG envelopes over the entire cycle. The ANOVA concerning this activity level revealed a main effect of power output for 22 of 23 muscles (p values ranged from <0.0001 to 0.004) indicating a significant increase in EMG activity with power output (Fig. 3; Tables 1, 2). In contrast, TA showed no significant change in EMG activity level with power-output ($p = 0.197$). As muscle activity was not normalized in respect with a maximal voluntary contraction (and thus no information about the degree of muscle activity was provided), the main effect of expertise could not be tested. Moreover, except for VL ($p = 0.048$) and

TraM ($p = 0.024$), no effect of expertise $\times$ power output interaction was identified. These results indicate that EMG activity level increased globally in the same fashion for both populations, with the same muscles as major power producers.

As for the mechanical variables, the $r_{\max}$ was calculated between power output conditions (Tables 1, 2). Overall, large similarities were found in the shape of the EMG patterns for all comparisons and for both populations (mean $r_{\max}$ value = 0.93 ± 0.09). The ANOVA showed a main effect of expertise on the similarities for eight of the 23 muscles (i.e., GL, GM, BF, Long, Ilio, TraU, Br, and TriS). In other words, the shape of the EMG patterns was less similar between the different power outputs in UNT than EXP for GL, GM, BF, Long, Ilio and TraU. In contrast, the shapes of Br and TriS were more similar across power outputs for UNT than EXP.

The time lags for each comparison and for those of EXP and UNT are depicted in Table 3. A time lag significantly different from zero was found in 12 of the 23 muscles but remained relatively modest (maximum lag time = $-4.3 \pm 3.8\%$ of the rowing cycle for VM between P60 and

Table 1 Difference in the shape of the EMG patterns ($r_{\max}$ values) and in muscle activity level (% increase) for the experienced rowers

experienced rowers Muscle	P60 versus P90		P60 versus P120		P90 versus P120	
	$r_{\max}$	Increase (%)	$r_{\max}$	Increase (%)	$r_{\max}$	Increase (%)
TA	0.94 ± 0.05	16.9 ± 28.1	0.92 ± 0.04	50.4 ± 45.9	0.93 ± 0.08	28.5 ± 19.9
GL	0.98 ± 0.02	42.3 ± 26.1	0.96 ± 0.02	83.8 ± 54.2	0.98 ± 0.01	27.8 ± 21.7
GM	0.93 ± 0.07	28.2 ± 29.8	0.89 ± 0.12	70.9 ± 54.6	0.98 ± 0.02	31.6 ± 23.3
Sol	0.96 ± 0.04	9.3 ± 22.0	0.94 ± 0.04	27.9 ± 50.4	0.98 ± 0.01	14.7 ± 36.2
VL	0.98 ± 0.01	19.3 ± 32.7	0.97 ± 0.02	50.2 ± 57.4	0.99 ± 0.01	21.9 ± 24.7
VM	0.98 ± 0.02	34.1 ± 19.5	0.97 ± 0.02	79.5 ± 27.7	0.99 ± 0.01	35.1 ± 18.3
RF	0.93 ± 0.05	26.3 ± 32.2	0.84 ± 0.10	91.7 ± 37.1	0.87 ± 0.15	55.8 ± 29.6
GMax	0.93 ± 0.08	112.8 ± 102.8	0.93 ± 0.09	226.9 ± 169.0	0.97 ± 0.02	53.7 ± 23.6
BF	0.95 ± 0.03	37.3 ± 25.5	0.94 ± 0.04	78.7 ± 11.2	0.98 ± 0.01	33.0 ± 19.2
ST	0.93 ± 0.04	27.1 ± 17.6	0.88 ± 0.08	67.9 ± 29.8	0.96 ± 0.02	32.9 ± 23.5
ES	0.90 ± 0.14	41.2 ± 39.0	0.90 ± 0.13	67.5 ± 55.2	0.91 ± 0.20	18.9 ± 26.7
Long	0.96 ± 0.02	32.8 ± 36.7	0.96 ± 0.02	25.5 ± 53.1	0.97 ± 0.02	3.1 ± 42.4
Ilio	0.97 ± 0.02	52.5 ± 29.5	0.97 ± 0.02	100.7 ± 48.6	0.98 ± 0.01	30.7 ± 11.0
LD	0.98 ± 0.01	51.7 ± 29.5	0.97 ± 0.02	101.8 ± 53.9	0.99 ± 0.01	31.8 ± 15.9
TraL	0.95 ± 0.04	14.5 ± 24.3	0.90 ± 0.06	91.5 ± 103.7	0.95 ± 0.03	91.5 ± 169.4
TraM	0.96 ± 0.02	28.5 ± 15.4	0.94 ± 0.06	74.0 ± 14.9	0.97 ± 0.02	36.8 ± 17.5
TraU	0.90 ± 0.06	28.4 ± 16.3	0.79 ± 0.14	85.7 ± 29.8	0.90 ± 0.11	44.9 ± 15.5
Delt	0.98 ± 0.01	49.4 ± 30.9	0.95 ± 0.04	102.3 ± 61.5	0.98 ± 0.01	33.5 ± 19.1
BB	0.98 ± 0.01	25.3 ± 18.1	0.93 ± 0.06	75.6 ± 44.6	0.98 ± 0.02	40.0 ± 28.7
Br	0.96 ± 0.02	39.6 ± 16.2	0.91 ± 0.04	65.3 ± 58.3	0.98 ± 0.01	19.4 ± 40.1
FD	0.96 ± 0.02	47.56 ± 30.0	0.93 ± 0.04	107.1 ± 65.9	0.97 ± 0.02	39.1 ± 26.9
TriL	0.95 ± 0.04	93.5 ± 46.7	0.92 ± 0.05	166.5 ± 75.9	0.98 ± 0.01	36.6 ± 11.9
TriS	0.94 ± 0.03	36.2 ± 15.3	0.90 ± 0.05	85.3 ± 38.6	0.98 ± 0.02	35.2 ± 18.3

The percentage of increase in the EMG activity level was calculated from the average of the EMG envelope over the entire cycle

Table 2 Difference in the shape of the EMG patterns ($r_{\max}$ values) and in muscle activity level (% increase) for untrained subjects

untrained subjects Muscle	P60 versus P90		P60 versus P120		P90 versus P120	
	$r_{\max}$	Increase (%)	$r_{\max}$	Increase (%)	$r_{\max}$	Increase (%)
TA	0.95 ± 0.08	−3.5 ± 16.1	0.90 ± 0.05	−1.2 ± 29.7	0.95 ± 0.02	2.3 ± 24.8
GL	0.94 ± 0.05	51.7 ± 45.1	0.90 ± 0.09	98.4 ± 68.5	0.92 ± 0.14	31.1 ± 22.8
GM	0.88 ± 0.09	44.2 ± 56.9	0.85 ± 0.11	100.6 ± 113.8	0.93 ± 0.06	41.3 ± 46.4
Sol	0.93 ± 0.06	31.1 ± 29.5	0.92 ± 0.07	76.2 ± 66.3	0.98 ± 0.01	33.2 ± 29.5
VL	0.98 ± 0.01	57.4 ± 31.1	0.96 ± 0.03	97.6 ± 37.5	0.98 ± 0.02	25.9 ± 11.6
VM	0.95 ± 0.08	66.8 ± 36.7	0.94 ± 0.07	117.5 ± 49.9	0.98 ± 0.02	31.5 ± 18.9
RF	0.94 ± 0.05	36.1 ± 19.9	0.86 ± 0.10	93.5 ± 53.9	0.95 ± 0.04	42.4 ± 33.5
GMax	0.90 ± 0.08	117.2 ± 109.7	0.89 ± 0.09	320.1 ± 199.2	0.96 ± 0.03	103.1 ± 61.1
BF	0.83 ± 0.12	116.8 ± 125.3	0.77 ± 0.16	212.4 ± 169.6	0.93 ± 0.05	48.8 ± 29.4
ST	0.88 ± 0.12	78.0 ± 67.7	0.84 ± 0.10	146.9 ± 68.9	0.94 ± 0.05	43.6 ± 24.3
ES	0.94 ± 0.04	20.9 ± 39.2	0.86 ± 0.14	73.9 ± 84.6	0.92 ± 0.09	44.8 ± 61.8
Long	0.92 ± 0.05	31.7 ± 39.8	0.85 ± 0.12	57.8 ± 80.1	0.93 ± 0.04	15.7 ± 34.8
Ilio	0.91 ± 0.06	66.2 ± 72.1	0.85 ± 0.11	146.1 ± 125.7	0.93 ± 0.05	45.4 ± 27.7
LD	0.98 ± 0.02	56.8 ± 32.9	0.98 ± 0.01	132.1 ± 63.4	0.98 ± 0.01	47.1 ± 18.5
TraL	0.92 ± 0.08	44.2 ± 43.7	0.86 ± 0.15	93.2 ± 79.9	0.94 ± 0.05	33.4 ± 32.8
TraM	0.97 ± 0.02	58.7 ± 37.1	0.97 ± 0.02	108.6 ± 53.6	0.99 ± 0.01	31.6 ± 14.0
TraU	0.70 ± 0.26	41.7 ± 32.1	0.55 ± 0.22	97.4 ± 66.9	0.84 ± 0.17	41.5 ± 43.0
Delt	0.98 ± 0.01	50.8 ± 38.3	0.98 ± 0.02	115.7 ± 57.1	0.99 ± 0.01	43.1 ± 12.7
BB	0.96 ± 0.03	64.9 ± 37.1	0.94 ± 0.05	141.9 ± 91.5	0.99 ± 0.01	42.8 ± 31.9
Br	0.98 ± 0.01	66.3 ± 27.4	0.98 ± 0.01	110.3 ± 45.5	0.98 ± 0.01	25.8 ± 13.1
FD	0.96 ± 0.02	23.5 ± 64.8	0.94 ± 0.02	68.9 ± 76.8	0.97 ± 0.01	40.0 ± 21.8
TriL	0.94 ± 0.04	139.1 ± 112.0	0.95 ± 0.04	271.2 ± 190.3	0.97 ± 0.03	53.4 ± 23.3
TriS	0.97 ± 0.02	65.6 ± 37.2	0.97 ± 0.02	137.7 ± 76.3	0.99 ± 0.01	41.7 ± 17.7

The percentage of increase in the EMG activity level was calculated from the average of the EMG envelope over the entire cycle

P120). We noted that the positive time lags represented essentially the upper body muscles (Table 3). The main effect of power output was found for five of the 23 muscles (i.e., TA, TraM, BB, Br, and TriS) with p values ranging from <0.001 to 0.04 indicating that a higher lag time was found for the P60 versus P120 comparison than the others.

Muscle synergies

Using the previously described criteria, three synergies were identified at P120 for all UNT and EXP subjects, which accounted for a mean VAF of $91.1 \pm 2.4\%$ for UNT and $90.9 \pm 1.9\%$ for EXP. At P90, three synergies accounted for a mean VAF of 91.0 ± 2.0 and $89.4 \pm 1.3\%$ for UNT and EXP, respectively; and, at P60 a mean VAF of 90.1 ± 1.7 and $88.3 \pm 1.4\%$ for UNT and EXP, respectively. Thus, three muscle synergies reproduced initial EMG patterns for all subjects and all power outputs.

Figure 4 depicts the three muscle synergies (both synergy activation coefficients and muscle synergy vectors) for each power output and for UNT and EXP. Similarity in the shape

of the synergy activation coefficients between power outputs (i.e., P60 vs. P90, P90 vs. P120 and P60 vs. P120) was tested by calculating the $r_{\max}$. Overall, high similarities were found in these shapes across all comparisons and for the two populations (mean $r_{\max}$ values 0.97 ± 0.03 , 0.96 ± 0.04 and 0.87 ± 0.15 for synergy #1, #2 and #3, respectively). An effect of expertise was found for synergy #2, indicating a lower similarity ($p = 0.03$) for EXP ($r_{\max}$ across the three comparisons = 0.95 ± 0.05) compared with UNT ($r_{\max}$ across the three comparisons = 0.97 ± 0.04). Time lags of synergy activation coefficients for each comparison and for each group (UNT and EXP) were not significantly different from zero, and neither the effect of power output nor that of expertise was found.

Concerning the muscle synergy vectors, the r values for the P60 versus P90, P60 versus P120 and P90 versus P120 comparisons were, respectively, of 0.88 ± 0.18 , 0.76 ± 0.28 and 0.90 ± 0.10 for synergy #1, 0.89 ± 0.13 , 0.73 ± 0.35 , 0.81 ± 0.40 for synergy #2, and 0.85 ± 0.19 , 0.70 ± 0.31 , 0.93 ± 0.10 for synergy #3. No effect of expertise was found.

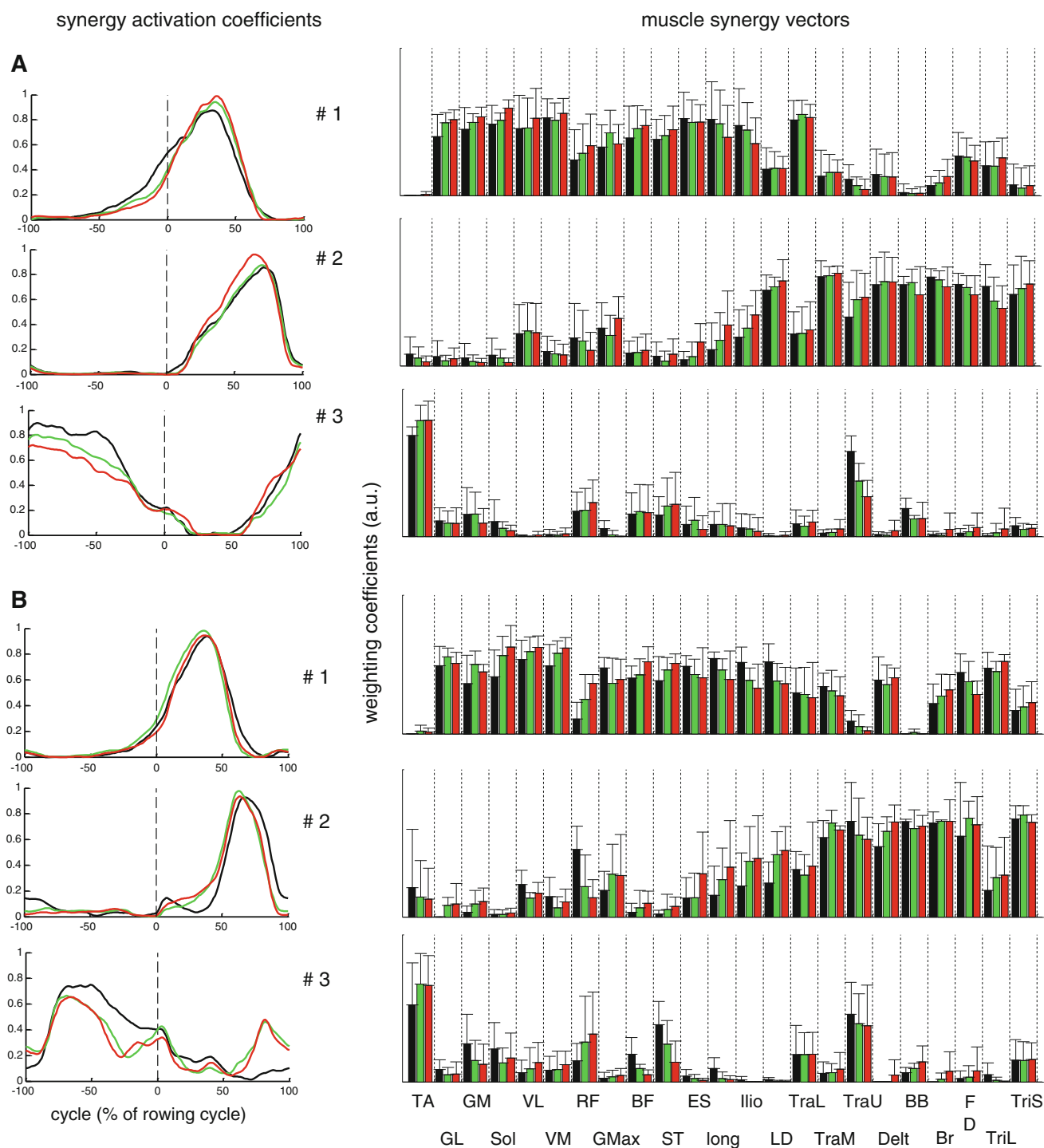


Fig. 4 Synergy activation coefficients (*left side*) and muscle synergy vectors (*right side*) depicted for the untrained subjects (**a**) and experienced (**b**) rowers. While the “muscle synergy vectors” represent the relative weighting of each muscle within each synergy, the “synergy activation coefficients” represent the relative activation of the muscle synergy across the rowing cycle. The synergy #1 engages principally the leg and trunk muscles as depicted in the weighting coefficients and is active at the very beginning of the propulsion phase (*left side* of the figure). Synergy #2 engages the

action of both the arm and trunk muscles and is active after the second part of the drive phase. Synergy #3 mainly engages TA and TraU and is associated with the recovery phase. The vertical line indicates the transition between the recovery and the drive phases (−100 to 0% represents the recovery phase and 0–100% represents the drive phase). UNT Untrained subjects, EXP experienced rowers. P60 is in black, P90 in light gray (or green) and P120 in dark gray (or red). See text for other abbreviations

Discussion

The aim of this study was to quantify the effect of power output on muscle coordination during rowing in both untrained subjects and experienced rowers. Despite significant changes in the level of muscle activity and in the amplitude of the mechanical variables (i.e., F_x , F_y , and F_h), the results did not show a dramatic modification in the shape of individual EMG patterns or in their timing of activation (i.e., lag time), for both UNT and EXP. The synergy analysis, which extracts the underlying structure of the activations (patterns of co-variation among multiple muscles), also showed a large consistency across the three power outputs for both populations.

Individual EMG patterns reported in the present study are in agreement with EMG patterns reported in the literature (Guével et al. 2011; Lay et al. 2002; Pollock et al. 2009; Rodriguez et al. 1990; Wilson et al. 1988). However, these previous studies recorded a limited number of

muscles (up to 12 muscles). Thus, the originality of this study is to report 23 EMG patterns and to compare them across different power outputs. In the present study, the increase in power output was partially due to an increase in stroke frequency in both populations. Changes in stroke frequency have been previously associated with kinematics and kinetic modifications (McGregor et al. 2004, 2005) and more precisely to a shift forward of the handle force as the cadence increased. Such changes were not found herein. This discrepancy could be explained by the difference in the time-scale normalization used to represent the mechanical patterns. In fact, as highlighted by Hug (2011), normalization of the rowing cycle by converting the time axis from experimentally recorded time units to an axis representing the percentage of the cycle, as done by McGregor et al. (2004, 2005), neglects changes in the duration of the different phases of the cycle as stroke frequency increased (i.e., drive and recovery phase). Therefore, that could induce artificial changes in both

Table 3 Lag time depicted for each muscle as a percentage of the rowing cycle

Muscle	P60 versus P90		P60 versus P120		P90 versus P120	
	UNT	EXP	UNT	EXP	UNT	EXP
TA	-2.1 ± 4.2	-0.7 ± 4.9	-1.3 ± 4.0	3.1 ± 3.8	0.1 ± 0.6	3.3 ± 3.5
GL	-0.9 ± 2.4	-0.4 ± 1.3	-0.5 ± 5.5	-2.4 ± 2.4	0.4 ± 2.8	-1.4 ± 1.6
GM	-2.0 ± 4.7	0.1 ± 1.8	-18.1 ± 41.1	-1 ± 1.8	0.3 ± 3.1	-1.3 ± 1.4
Sol	-2.3 ± 4.3	1.0 ± 1.5	-2.1 ± 5.5	0.4 ± 1.6	0.4 ± 1.9	-0.3 ± 0.8
VL	-1.4 ± 2.2	0.9 ± 2.5	-2.8 ± 3.4	1.0 ± 2.5	-0.6 ± 1.2	-0.3 ± 1.7
VM	-2.6 ± 2.4	0.9 ± 3.0	-4.3 ± 3.8	0.7 ± 3.0	-1.4 ± 1.8	-0.3 ± 1.8
RF	-1.0 ± 2.1	-0.6 ± 1.5	-0.8 ± 3.1	0.3 ± 1.0	0.0 ± 0.9	8.9 ± 22.6
GMax	-1.0 ± 4.0	-1.0 ± 9.5	-5.0 ± 7.9	-2.4 ± 8.0	-3.4 ± 3.8	-1.1 ± 3.1
BF	-1.0 ± 2.2	-0.6 ± 2.1	-2.9 ± 4.4	-1.3 ± 2.0	-1.1 ± 2.1	-1.0 ± 1.9
ST	-0.3 ± 3.2	0.6 ± 2.0	-1.0 ± 2.6	-1.4 ± 2.1	-0.5 ± 0.9	-1.7 ± 2.5
ES	-1.6 ± 3.8	-0.1 ± 3.3	-4.4 ± 5.6	-0.3 ± 2.2	-1.9 ± 3.2	-17.9 ± 41.6
Long	-2.8 ± 4.0	0.3 ± 1.4	-4.9 ± 10.2	-1.0 ± 1.7	-1.3 ± 3.1	-1.0 ± 1.2
Ilio	-1.9 ± 3.8	1.1 ± 2.2	-4.5 ± 9.7	-0.6 ± 2.1	-1.3 ± 2.8	-1.4 ± 1.4
LD	-0.9 ± 2.7	1.4 ± 3.4	-0.5 ± 4.1	0.9 ± 4.3	0.4 ± 1.4	-0.3 ± 1
TraL	-1.0 ± 3.2	0.7 ± 1.7	-5.5 ± 7.2	0.3 ± 1.4	-1.3 ± 2.9	-0.6 ± 0.8
TraM	0.9 ± 3.2	1.9 ± 2.0	1.1 ± 4.2	1.4 ± 2.8	0.1 ± 1.2	-0.7 ± 1
TraU	-8 ± 29.1	1.0 ± 2.3	9.1 ± 42.1	0.0 ± 2.4	1.8 ± 3.5	-1.4 ± 1.4
Delt	-0.3 ± 2.7	1.9 ± 2.5	0.0 ± 3.2	1.4 ± 1.8	-0.1 ± 0.6	-0.4 ± 1.3
BB	1.0 ± 2.8	2.3 ± 2.0	2.1 ± 4.1	2.4 ± 2.3	1.1 ± 2.3	0.1 ± 1.1
Br	0.3 ± 1.6	3.6 ± 3.2	0.3 ± 1.9	3.6 ± 3.2	0.3 ± 1.0	0.1 ± 0.9
FD	-0.8 ± 3.4	2.7 ± 2.9	-0.6 ± 4.2	2.0 ± 4.0	-0.4 ± 1.3	-1.0 ± 3.0
TriL	-1.1 ± 3.2	2.3 ± 5.3	-0.3 ± 3.3	3.1 ± 6.3	0.4 ± 0.7	0.9 ± 1.7
TriS	2.1 ± 1.7	3.1 ± 2.6	2.6 ± 2.6	2.9 ± 2.0	0.6 ± 0.9	-0.1 ± 0.9

Lags are calculated as the lag-times that maximize the cross-correlation function. A positive bias indicates that the second pattern (e.g., P90 in the P60 vs. P90 comparison) is shifted earlier in the cycle relative to the first pattern. Distributions of lags significantly different from zero ($p < 0.05$) are in bold

UNT Untrained subjects, EXP experienced rowers

mechanical and EMG patterns. To circumvent this limitation, the drive and recovery phases were time normalized separately as in previous studies (Guével et al. 2011; Janshen et al. 2009; Pollock et al. 2009).

In agreement with the mechanical patterns, muscle activity level increased with power output in 22 of the 23 muscles, whereas very few changes were found for both the shape of the EMG patterns and the timing of their activations. This is in accordance with previous results obtained during pedaling showing a consistency of muscle activity pattern while the muscle activity level varied among muscles (Wakeling et al. 2010). The absence of change in TA activity level was not surprising, as this muscle acts during the recovery phase, and that the stretcher forces did not change during this phase. It is noteworthy that GMax and TriL produced the most important increase in activity level for both populations (Fig. 3; Tables 1, 2). This result has already been reported during pedaling in GMax (Ericson 1986) and highlights the important role of these two muscles with the strategy of increasing power output during rowing. Interestingly, despite an interindividual variability (Tables 1, 2), this strategy was used in both populations and, thus, it was not linked to expertise. Nevertheless, as there is no agreement on the best normalization procedure to use (Burden and Bartlett 1999), EMG data were not normalized in the present study. Consequently, EMG activity could not be used to quantify the power output contribution of each muscle.

Five muscles (i.e., TA, TraM, BB, Br, and TriS) showed a modest but significant shift backward in their activity as power increased (Table 3), consistent with previous studies performed with different tasks such as pedaling (Hug and Dorel 2009; Wakeling and Horn 2009) or gait (Klarner et al. 2010). Recently, Guével et al. (2011) reported a similar shift backward in hamstring muscles (BF and ST) during a high intensity rowing exercise. Notably, the increase in power output in these studies and in the present work was partially due to an increase in movement velocity (i.e., cadence or stroke frequency). Assuming a constant electromechanical delay of about 100 ms (Cavanagh and Komi 1979), it would be expected that muscle activation occurs progressively earlier as movement velocity increases in order to develop force in the same part of the cycle (Li and Baum 2004). For instance, an electromechanical delay of 100 ms corresponds to 9% of the drive phase at P60 (about 27 strokes min^{-1}) and 11% of the drive phase at P120 (about 32 strokes min^{-1}). Therefore, a difference of 2% could well correspond to the lag times reported for some upper limb muscles. In contrast, the negative time lags, reported for some lower limb muscles (Table 3), cannot be accounted for by electromechanical delay considerations and would rather imply alterations in the timing of lower muscles activity.

The present results showed that three muscle synergies accounted for the majority of the variability in the surface EMG signals of 23 muscles during rowing for both UNT and EXP. To our knowledge, this is the first work to extract muscle synergies during rowing. By inspecting both synergy activation coefficients and muscle synergy vectors, it clearly appears that these three muscle synergies have a functional significance. In fact, synergy #1 engaged principally the leg and trunk muscles. It was active before the beginning of the drive, and had its peak activity before the middle of the drive phase (Fig. 4). Overall, this synergy was associated with the beginning of the propulsion phase. Interestingly, an inspection of Fig. 2 shows that this synergy had a time course roughly similar to Fx, i.e., the horizontal component of the foot-stretcher forces. This confirms previous observations highlighting the major functional role of the knee extensors to produce power on a rowing ergometer (Rodriguez et al. 1990; Wilson et al. 1988). Synergy #2 engaged the action of both the arm and trunk muscles. Its peak activity occurs after the second part of the drive phase. This second synergy was associated with the second part of the propulsion phase (Fig. 4). Synergy #3 mainly engaged TA and TraU and was associated with the recovery phase.

The consistency of muscle synergies (in terms of both synergy activation coefficients and muscle synergy vectors) across the three power outputs suggests that the motor control strategy for rowing is not altered by power output. Despite the significant time lag reported in some individual muscles (see above), synergy activation coefficients showed no time lag across power outputs. However, the inspection of Fig. 4 suggests a very slight shift of the peak of activity of the muscle synergy coefficients (that is an alteration in the shape and not in the time lag) which can be explained by the time lags found in some individual muscles.

Conclusion and practical applications

The present study showed that the motor control strategy is very little affected by power outputs on a rowing ergometer. Therefore, the fact that most of the training sessions are usually performed at a lower power output than the power output used during a 2,000-m event is not problematic from the point of view of motor control. In other words, rowers use the same temporal and spatial organization of the motor output during training and in competition. However, it should be kept in mind that muscle coordination is also linked to the muscle activity level. In this way, the high increase in GMax and TriL activity as power output increased should be considered by trainers,

e.g., specific endurance force and power training for these muscles. However, these results should be confirmed during on-water rowing. These results are also important for a better knowledge of rowing muscle activity which is an activity widely used by untrained subjects for fitness purpose.

Acknowledgments The authors are grateful to Dr. Floren COLLOUD (University of Poitiers) for the lending of the ergometer and to Dr. Arnaud Dossat, Sandra Stössel and Fabien TESSIER for their precious helps during the experiments. They also thank Dr. Thibault Deschamps for his help for the statistical analysis and Jean HUG for drawing Fig. 1. This study was supported by grants from the “Région Pays de la Loire” (Project OPERF2A). Nicolas A TURPIN was supported by a scholarship of the “Région Pays de la Loire” (Project OPERF2A).

References

- Boyas S, Nordez A, Cornu C, Guevel A (2006) Power responses of a rowing ergometer: mechanical sensors vs. Concept2 measurement system. *Int J Sports Med* 27:830–833
- Burden A, Bartlett R (1999) Normalisation of EMG amplitude: an evaluation and comparison of old and new methods. *Med Eng Phys* 21:247–257
- Cappellini G, Ivanenko YP, Poppele RE, Lacquaniti F (2006) Motor patterns in human walking and running. *J Neurophysiol* 95:3426–3437
- Cavanagh PR, Komi PV (1979) Electromechanical delay in human skeletal muscle under concentric and eccentric contractions. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 42:159–163
- Colloud F, Bahuau P, Doriot N, Champely S, Cheze L (2006) Fixed versus free-floating stretcher mechanism in rowing ergometers: mechanical aspects. *J Sports Sci* 24:479–493
- de Sèze M, Cazalets J-R (2008) Anatomical optimization of skin electrode placement to record electromyographic activity of erector spinae muscles. *Surg Radiol Anat* 30:137–143
- Ericson M (1986) On the biomechanics of cycling. A study of joint and muscle load during exercise on the bicycle ergometer. *Scand J Rehabil Med Suppl* 16:1–43
- Gordon S (2003) A mathematical model for power output in rowing on an ergometer. *Sports Eng* 6:221–234
- Guével A, Boyas S, Guihard V, Cornu C, Hug F, Nordez A (2011) Thigh muscle activities during codified training sequences of on-water rowing. *Int J Sports Med* 32(2):109–116
- Hagerman FC (1984) Applied physiology of rowing. *Sports Med* 1:303–326
- Hermens HJ, Freriks B, Disselhorst-Klug C, Rau G (2000) Development of recommendations for SEMG sensors and sensor placement procedures. *J Electromyogr Kinesiol* 10:361–374
- Hug F (2011) Can muscle coordination be precisely studied by surface electromyography? *J Electromyogr Kinesiol* 21(1):1–12
- Hug F, Dorel S (2009) Electromyographic analysis of pedaling: A review. *J Electromyogr Kinesiol* 19(2):182–198
- Hug F, Turpin NA, Guevel A, Dorel S (2010) Is interindividual variability of EMG patterns in trained cyclists related to different muscle synergies? *J Appl Physiol* 108:1727–1736
- Ivanenko YP, Poppele RE, Lacquaniti F (2004) Five basic muscle activation patterns account for muscle activity during human locomotion. *J Physiol* 556:267–282
- Ivanenko YP, Poppele RE, Lacquaniti F (2006) Motor control programs and walking. *Neuroscientist* 12:339–348
- Janshen L, Mattes K, Tidow G (2009) Muscular coordination of the lower extremities of oarsmen during ergometer rowing. *J Appl Biomech* 25:156–164
- Jorge M, Hull ML (1986) Analysis of EMG measurements during bicycle pedalling. *J Biomech* 19:683–694
- Klarner T, Chan HK, Wakeling JM, Lam T (2010) Patterns of muscle coordination vary with stride frequency during weight assisted treadmill walking. *Gait Posture* 31:360–365
- Lay BS, Sparrow WA, Hughes KM, Dwyer NJ (2002) Practice effects on coordination and control, metabolic energy expenditure, and muscle activation. *Hum Mov Sci* 21:807–830
- Lee DD, Seung HS (2001) Algorithms for non-negative matrix factorization. In: *Advances in neural information processing systems*, MIT Press, Cambridge, pp 556–562
- Li ZM (2006) Functional degree of freedom. *Mot Control* 10:301–310
- Li L, Baum BS (2004) Electromechanical delay estimated by using electromyography during cycling at different pedaling frequencies. *J Electromyogr Kinesiol* 14:647–652
- McGregor AH, Bull AM, Byng-Maddick R (2004) A comparison of rowing technique at different stroke rates: a description of sequencing, force production and kinematics. *Int J Sports Med* 25:465–470
- McGregor AH, Patankar ZS, Bull AM (2005) Spinal kinematics in elite oarswomen during a routine physiological “step test”. *Med Sci Sports Exerc* 37:1014–1020
- Muceli S, Boye AT, d’Avella A, Farina D (2010) Identifying representative synergy matrices for describing muscular activation patterns during multidirectional reaching in the horizontal plane. *J Neurophysiol* 103:1532–1542
- Pollock CL, Jenkyn TR, Jones IC, Ivanova TD, Garland SJ (2009) Electromyography and kinematics of the trunk during rowing in elite female rowers. *Med Sci Sports Exerc* 41:628–636
- Prilutsky BI (2000) Coordination of two- and one-joint muscles: functional consequences and implications for motor control. *Mot Control* 4:1–44
- Raasch CC, Zajac FE (1999) Locomotor strategy for pedaling: muscle groups and biomechanical functions. *J Neurophysiol* 82:515–525
- Rodriguez RJ, Rodriguez RP, Cook SD, Sandborn PM (1990) Electromyographic analysis of rowing stroke biomechanics. *J Sports Med Phys Fitness* 30:103–108
- Shiavi R, Frigo C, Pedotti A (1998) Electromyographic signals during gait: criteria for envelope filtering and number of strides. *Med Biol Eng Comput* 36:171–178
- Slawinski J, Dorel S, Hug F, Couturier A, Fournel V, Morin JB, Hanon C (2008) Elite long sprint running: a comparison between incline and level training sessions. *Med Sci Sports Exerc* 40:1155–1162
- Soper C, Hume PA (2004) Towards an ideal rowing technique for performance: the contributions from biomechanics. *Sports Med* 34:825–848
- Ting LH, Chvatal SA (2010) Decomposing muscle activity in motor tasks: methods and interpretation. In: Danion F, Latash M (eds) *Motor control: theories, experiments, and applications*, Oxford University Press, New York, pp 102–138
- Ting LH, McKay JL (2007) Neuromechanics of muscle synergies for posture and movement. *Curr Opin Neurobiol* 17:622–628
- Torres-Oviedo G, Macpherson JM, Ting LH (2006) Muscle synergy organization is robust across a variety of postural perturbations. *J Neurophysiol* 96:1530–1546
- Tresch MC, Saltiel P, Bizzi E (1999) The construction of movement by the spinal cord. *Nat Neurosci* 2:162–167
- Volianitis S, Secher NH (2009) Rowing, the ultimate challenge to the human body—implications for physiological variables. *Clin Physiol Funct Imaging* 29:241–244
- Wakeling JM, Horn T (2009) Neuromechanics of muscle synergies during cycling. *J Neurophysiol* 101:843

- Wakeling JM, Blake OM, Chan HK (2010) Muscle coordination is key to the power output and mechanical efficiency of limb movements. *J Exp Biol* 213:487–492
- Wilson MJJ, Robertson DG, Stothart JP (1988) Analysis of lower limb muscle function in ergometer rowing. *Int J Sport Biomech* 4:315–325
- Zipp P (1982) Recommendations for the standardization of lead positions in surface electromyography. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 50:41–54

Étude #4

Effet de la fatigue sur les coordinations musculaires en aviron

Publication et communication associées :

Turpin NA, Guével A, Durand S, Hug F. (2011). Fatigue-related adaptations in muscle coordination during a cyclic exercise in humans. J Exp Biol. 214(Pt 19): 3305-14

Turpin NA, Guével A, Durand S, Hug F. (2011). Muscle coordination changes during an exhaustive exercise in trained rowers. Congrès de l'ISB. Bruxelles. Communication orale.

L'objet de cette étude est d'étudier les effets d'une fatigue musculaire induite par la réalisation d'un exercice prolongé d'aviron sur les coordinations musculaires. L'étude # 4 a été scindée en deux parties, l'une porte sur les sujets novices (résultats publiés dans *Journal of Experimental Biology*) et l'autre porte sur les sujets entraînés (résultats présentés au congrès de l'*International Society of Biomechanics*, Bruxelles, 2011).

Introduction

La fatigue musculaire est définie comme la diminution des capacités d'un muscle à produire de la force (Bigland-Ritchie et Woods 1984; Gandevia 2001). Ce processus de fatigue survient dès le début de l'effort (Gandevia 2001). Au cours d'un exercice sous-maximal, un ajustement des coordinations musculaires peut permettre de contrecarrer les effets de la fatigue et de maintenir une performance stable (Enoka et Stuart 1992). Par exemple, Kouzaki et Shinohara (2006) rapportent une activité alternée des différents extenseurs de la jambe lors du maintien d'une contraction de faible intensité et suggèrent que cette stratégie permet de repousser l'échec à la tâche.

Une tâche cyclique impliquant de nombreux muscles comme la pratique de l'aviron (Rodriguez et al. 1990; Soper et Hume 2004) offre *a priori* de nombreuses possibilités de compensations entre les muscles impliqués pour produire un même niveau de force. En accord avec la littérature montrant la stabilité des vecteurs des synergies musculaires associés à différents comportements (Bizzi et al, 2008.) ou différentes contraintes mécaniques (Torres-Oviedo et Ting, 2010; Hug et al, 2011), nous avons émis l'hypothèse que la fatigue induirait principalement des adaptations du niveau d'activité musculaire pour maintenir une puissance stable plutôt que des modifications de la structure des coordinations musculaires.

Méthode

Partie 1

Neuf sujets novices ont participé à cette étude (âge : $24,2 \pm 6,3$ années, taille : $177,6 \pm 5,8$ cm, poids : $68,7 \pm 5,9$ kg). Nous avons analysé 15 cycles consécutifs au début (zone correspondant à 7 ± 3 % du T_{lim}) et à la fin (zone correspondant à 93 ± 12 % du T_{lim}) du temps limite.

Partie 2

Cette étude porte sur sept rameurs expérimentés entraînés (âge : $25,4 \pm 3,7$ années, taille : $187,8 \pm 4,8$ cm, poids : $81,8 \pm 11,5$ kg). Nous avons analysé 15 cycles consécutifs au début (zone correspondant à 19 ± 3 % du *Tlim*) et à la fin (zone correspondant à 95 ± 3 % du *Tlim*) du temps limite.

Résultats et discussion

Partie 1

- La puissance et la fréquence de rame n'ont pas été modifiées au cours de l'exercice de temps limite facilitant de ce fait l'interprétation des modifications des signaux EMG. Les sujets ont ramé à une puissance moyenne de $217,9 \pm 32,4$ Watts et avec une fréquence de rame de $30,8 \pm 2,4$ coup.min⁻¹.
- Le niveau d'activité EMG de certains muscles varie avec la fatigue. 16 des 23 muscles enregistrés ne présentent aucune modification de leur niveau d'activité, 5 muscles (VM, GMax, BF, ST, et TraM) présentent une augmentation significative et 2 muscles (GL et Long) montrent une diminution significative de leur niveau d'activité avec la fatigue (i.e., début vs. fin de l'exercice de *Tlim*). La comparaison des données mécaniques et EMG suggère des compensations entre les forces produites par les muscles des bras (↓) et celles produites par les extenseurs de la hanche (↑). Plus précisément, on observe une légère diminution de *Fh* à la fin du cycle, bien que les muscles des bras ne montrent pas de changements significatifs de leur niveau d'activité. Ceci suggérerait que ces muscles sont fatigués et produisent moins de force. Une augmentation significative de l'amplitude de *Fy* est observée avec la fatigue. Cette augmentation de *Fy* peut être associée à l'augmentation significative des niveaux d'activité de muscles extenseurs de la hanche, i.e., GMax, BF et ST. Ces observations suggèrent une stratégie de compensation entre les muscles du haut du corps (fatigués) et du bas du corps afin de maintenir la puissance d'exercice.
- Le nombre de synergies ne varie pas au cours de l'exercice de temps limite. Malgré une baisse globale de la VAF au cours de l'exercice de *Tlim*, les signaux EMG conservent la même dimensionnalité avec la fatigue, i.e., 3 synergies au début et à la fin de l'exercice.

- Les vecteurs et les coefficients d'activation des synergies restent très stables malgré la fatigue. Les vecteurs des synergies sont très similaires entre le début et la fin de l'exercice de *Tlim*, tout comme les coefficients d'activation des synergies ($r_{\max} > 0,9$).

Partie 2

- La puissance diminue de manière significative tout en restant dans les limites imposées. Les rameurs ont réalisé l'exercice à une puissance de $379,6 \pm 12,8$ Watts au début et de $355,0 \pm 9,6$ Watts à la fin de l'exercice de *Tlim*, ce qui correspond à une diminution de $6,1 \pm 5,5\%$, et reste dans les limites imposées (i.e., $\pm 10\%$). Nous n'avons pas trouvé de différences significatives pour la fréquence de rame, i.e., $30,7 \pm 2,8$ coups.min⁻¹.
- Le niveau d'activité augmente de manière variable entre les muscles. Parmi les 23 muscles testés, 13 muscles n'ont montré aucun changement de leur niveau d'activité et 10 muscles ont montré une augmentation significative, i.e., RF, Gmax, BF, ST, LD, TraM, Fd, TriL, TriS.
- Diminution de la VAF aec la fatigue. 6 des 7 des sujets ont atteint une VAF de 90% à 3 synergies extraites au début (VAF : $91,2 \pm 0,8$) et seulement 2 sur 7 à la fin (VAF : $89,4 \pm 1,3$). Pour 3 synergies extraites, cette diminution correspond à une diminution de $-1,9 \pm 1,2\%$. La qualité du signal ne changeant pas, cette diminution de VAF indique probablement des découplages entre les muscles (moins de co-variations). Ces découplages peuvent être le fait (i) de réels découplages entre les activités des muscles (ii) de phénomènes périphériques comme la diminution de la vitesse de conduction des potentiels d'action à la surface du sarcolemme, ou (iii) de modifications spatiales de l'activité EMG par exemple. Pour cette raison et à cause de la faible diminution ($< 2\%$) nous n'avons extrait que 3 synergies pour les sujets expérimentés au début et à la fin de l'exercice de *Tlim*.
- Les 3 synergies extraites au début et à la fin de l'exercice de *Tlim* sont similaires. Les valeurs de $r_{\max}$ pour les coefficients d'activation entre le début et la fin de l'exercice étaient de $0,98 \pm 0,01\%$, $0,96 \pm 0,02\%$ et $0,87 \pm 0,17\%$ pour les synergies # 1, # 2 et # 3, respectivement. Aucun décalage significatif n'a été trouvé pour les coefficients d'activation des synergies. Pour les vecteurs des synergies, les coefficients de corrélation ont été de $0,82 \pm 0,12$, $0,92 \pm 0,04$ et $0,89 \pm 0,18$ pour les synergies # 1, # 2 et # 3, respectivement.

Conclusion

Cette étude montre que la fatigue induite par un exercice d'aviron mené jusqu'à épuisement (i.e., temps limite) induit principalement chez les deux populations (entraînés et novices) des adaptations du niveau d'activité des muscles sans modification majeure de la structure temporelle et spatiale des coordinations musculaires, ce que met en évidence l'analyse des patrons d'activité EMG et des synergies musculaires. Les données suggèrent que des compensations sont intervenues chez les sujets non-entraînés. Ces compensations n'impliquent pas de modification de la structure des coordinations musculaires.

RESEARCH ARTICLE

Fatigue-related adaptations in muscle coordination during a cyclic exercise in humans

Nicolas A. Turpin¹, Arnaud Guével¹, Sylvain Durand² and François Hug^{1,*}

¹University of Nantes, Laboratory (Motricité, Interactions, Performance) (EA 4334), F-44000, Nantes, France and ²University of Maine, Laboratory (Motricité, Interactions, Performance) (EA 4334), F-72000, Le Mans, France

*Author for correspondence (francois.hug@univ-nantes.fr)

Accepted 16 July 2011

SUMMARY

Muscle fatigue is an exercise-induced reduction in the capability of a muscle to generate force. A possible strategy to counteract the effects of fatigue is to modify muscle coordination. We designed this study to quantify the effect of fatigue on muscle coordination during a cyclic exercise involving numerous muscles. Nine human subjects were tested during a constant-load rowing exercise (mean power output: 217.9 ± 32.4 W) performed until task failure. The forces exerted at the handle and the foot-stretcher were measured continuously and were synchronized with surface electromyographic (EMG) signals measured in 23 muscles. In addition to a classical analysis of individual EMG data (EMG profile and EMG activity level), a non-negative matrix factorization algorithm was used to identify the muscle synergies at the start and the end of the test. Among the 23 muscles tested, 16 showed no change in their mean activity level across the rowing cycle, five (biceps femoris, gluteus maximus, semitendinosus, trapezius medius and vastus medialis) showed a significant increase and two (gastrocnemius lateralis and longissimus) showed a significant decrease. We found no change in the number of synergies during the fatiguing test, i.e. three synergies accounted for more than 90% of variance accounted for at the start ($92.4 \pm 1.5\%$) and at the end ($91.0 \pm 1.8\%$) of the exercise. Very slight modifications at the level of individual EMG profiles, synergy activation coefficients and muscle synergy vectors were observed. These results suggest that fatigue during a cyclic task preferentially induces an adaptation in muscle activity level rather than changes in the modular organization of the muscle coordination.

Key words: electromyography, task failure, rowing, module, muscle synergies.

INTRODUCTION

Muscle fatigue is an exercise-induced reduction in the muscle's capability to generate force (Bigland-Ritchie and Woods, 1984; Gandevia, 2001). The process of fatigue is gradual and includes important physiological changes that occur before and during the mechanical failure (Hoffman et al., 2009). A possible strategy to counteract the effects of fatigue is to modify muscle coordination (Enoka and Stuart, 1992), defined herein as 'a distribution of muscle activation or force among individual muscles to produce a given combination of joint moments' (Prilutsky, 2000). More precisely, fatigue can induce a redistribution of muscle activity level among muscles and/or changes in muscle activity profile (i.e. shape of muscle activity throughout the movement). For instance, several studies have reported alternating levels of muscle activity among synergist muscles during low-level submaximal isometric exercises (Kouzaki and Shinohara, 2006; Kouzaki et al., 2002). Other authors reported changes in muscle coordination during a dynamic task such as pedaling (Billaut et al., 2005; Dorel et al., 2009), hopping (Bonnard et al., 1994) or vertical jump (Rodacki et al., 2002). Although some of these studies reported modest changes (Dorel et al., 2009; Rodacki et al., 2002), others reported more important changes in both muscle activity level and muscle activity profile (Bonnard et al., 1994). However, to the best of our knowledge, very little is known about the adaptation in muscle coordination during a cyclic task involving numerous muscles, such as in rowing (Rodriguez et al., 1990; Soper and Hume, 2004), which offers

numerous possibilities for compensation across muscles. The particularity of rowing is that numerous trunk, upper limb and lower limb muscles are directly involved in the power production. Therefore, in contrast to other cyclic tasks such as pedaling or walking, rowing offers the additional solution of using compensatory strategies between upper and lower limbs during fatigue.

Studies focusing on muscle coordination usually report on muscle activity level and muscle activity profiles (also named electromyographic patterns) of individual muscles. From this electromyographic (EMG) profile, information about muscle activation timing and shape of muscle activity can be extracted (for a review, see Hug, 2011). However, when numerous muscles are recorded [up to 32 muscles in some studies, e.g. Cappellini et al. (Cappellini et al., 2006)], the individual muscle activity profiles can be difficult to interpret in terms of motor strategies. Recently, a technique has emerged that is capable of decomposing large EMG datasets into the summed activation of just a few muscle synergies or modules (Ting and McKay, 2007; Tresch et al., 2006). Although some studies suggested that muscle synergies better reflect task constraints rather than neural control strategies (Kutch et al., 2008; Valero-Cuevas et al., 2009), others proposed that the central nervous system produces movement through the flexible combination of muscle synergies (Torres-Oviedo et al., 2006; Torres-Oviedo and Ting, 2007; Tresch et al., 1999; Bizzi et al., 2008; d'Avella et al., 2003). Indeed, they provide an attractive simplified strategy for the control of complex movements because they reduce the number of

output patterns that the nervous system must specify for a large number of muscles (Bizzi et al., 2008). For example, five muscle synergies account for the majority of variability in the surface EMG signals of 32 muscles during walking (Ivanenko et al., 2004; Ivanenko et al., 2006) and running (Cappellini et al., 2006). As stated by Ting, because they reflect the task-variables that are sensed and regulated by the nervous system, the number of muscle synergies and their corresponding neural commands carries more information than the individual muscle profiles (Ting, 2007). It has been recently shown that the interindividual variability of individual EMG patterns (recorded in 10 muscles) observed during pedaling is not linked to the use of different muscle synergies and thus does not represent differences in the locomotor strategy for pedaling (Hug et al., 2010). Therefore, for a complete understanding of muscle coordination, both individual EMG profiles and muscle synergies should be analyzed (Ting and Chvatal, 2010).

The present study was designed to quantify the effect of fatigue on muscle coordination during a cyclic task involving the whole musculature. Surface EMG activity was recorded in 23 muscles in humans during a submaximal constant-load rowing exercise performed until task failure. In addition to a classical analysis of the changes in both muscle activity level and individual EMG profiles, a non-negative matrix factorization algorithm was used to identify the muscle synergies. In agreement with the literature showing the consistency of muscle synergies across different behaviors (Bizzi et al., 2008) and mechanical constraints (Torres-Oviedo and Ting, 2010; Hug et al., 2011), we hypothesized that fatigue would induce adaptations in muscle activity level to maintain a stable power output rather than changes in the modular organization of the muscle coordination.

MATERIALS AND METHODS

Subjects

Nine male untrained subjects (age: 24.2 ± 6.3 years; height: 177.6 ± 5.8 cm; body mass: 68.7 ± 5.9 kg; means $\pm$ s.d.) volunteered to participate in this study. They had no prior experience of rowing (either using an ergometer or on water). They were all informed of the possible risk and discomfort associated with the experimental procedures before giving their written consent to participate. The experimental design of the study was approved by the local ethical committee and was conducted in accordance with the Declaration of Helsinki.

Procedure

The tests were divided into two identical sessions to allow for the measurement of 23 muscles. One week before the first session, the subjects performed an all-out 2000 m rowing test on an ergometer to assess their mean power (MP) over this distance.

Subjects were first asked to perform a standardized warm-up consisting of 5 min of rowing at a self-paced intensity followed by three 2-min constant load tests performed at 60, 90 and 120% of the MP, with the cadence fixed between 28 and 32 strokes min^{-1} . Afterwards, subjects performed a constant-load test executed at their MP until exhaustion. They were asked to keep a constant stroke frequency fixed between 28 and 32 strokes min^{-1} . A visual feedback of both the power output and stroke frequency was displayed on a monitor placed in front of them. The test continued until task failure (T_{lim}), i.e. either the subject voluntarily chose to stop the exercise or until a decrease of 10% of the requested power output was repeatedly observed for more than 10 s. Strong encouragements were given to the subjects to ascertain that they were fully exhausted.

Subjects exercised on a rowing ergometer (Rowperfect, Sydney, NSW, Australia) with a fixed stretcher mechanism. As described previously (Colloud et al., 2006), the ergometer was instrumented to measure the force produced at the handle (F_h) with a strain gauge force transducer (SM-1000N; InterfaceTM, Scottsdale, AZ, USA), which was placed in series with the chain and the handle using a ball and socket joint (free to rotate in three degrees of freedom). Additionally, a position sensor (PT1 ScaimeTM, Annemasse, France) was installed on the chain. The right stretcher was equipped with four in-house-built bi-directional (anteroposterior and vertical axes) strain-gauge transducers (measurement range: 1500 N; tolerance of overload: 750 N; linearity: 0.15%; hysteresis: 0.02%) to record the stretcher force of the subjects (Colloud et al., 2006). The stretcher formed a 45 deg angle with horizontal. The anteroposterior (F_x) and vertical (F_y) stretcher forces were calculated using the data provided by the stretcher transducers. All mechanical signals were sampled at 125 Hz with an acquisition device (DT 9804, Data TranslationTM, Malboro, MA, USA) and digitally stored using acquisition software (Data-Foundry version 5.1, Data Translation). A visual feedback of the power output and stroke frequency was displayed on a monitor placed in front of the subjects throughout the experimental protocol. The power displayed to the participants corresponded to the average power output over an entire cycle as depicted by Boyas et al. (Boyas et al., 2006).

Surface EMG was recorded from 23 muscles on the right side of the body in two separate sessions interspaced by 4 days to 1 week. The reproducibility of these 23 EMG profiles and muscle synergies was checked in another study (Turpin et al., 2011). The averaged Pearson's correlation coefficient (r) and the correlation coefficient at the maximum of the cross-correlation function (r_{max}) values over the three muscle synergies were 0.85 ± 0.11 and 0.96 ± 0.03 for the synergy vectors and the synergies activation coefficients, respectively. The recorded muscles in the first session were: biceps brachii (BB), biceps femoris (BF), brachioradialis (Br), erector spinae multifidus (ES), gastrocnemius lateralis (GL), gastrocnemius medialis (GM), gluteus maximus (GMax), latissimus dorsi (LD), rectus femoris (RF), semitendinosus (ST), soleus (Sol), tibialis anterior (TA), trapezius medius (TraM), vastus lateralis (VL) and vastus medialis (VM). In the second session, the following muscles were recorded: biceps brachii (BB), brachioradialis (Br), deltoideus posterior (Delt), flexor digitorum superficialis (FD), iliocostallis (Ilio), latissimus dorsi (LD), longissimus (Long), multifidus (ES), trapezius lower (TraL), trapezius medius (TraM), trapezius upper (TraU), triceps brachii (long head; TriL), triceps brachii (short head; TriS). For each muscle, a dry-surface electrode (Delsys DE 2.1, Delsys Inc., Boston, MA, USA; 1 cm interelectrode distance) was attached to the skin. Before electrode application, the skin was shaved and cleaned with a mixture of alcohol and ether to minimize impedance. Each electrode was placed longitudinally with respect to the underlying muscle fibers arrangement and all were located according to the recommendations of surface EMG for non-invasive assessment of muscles (SENIAM) (Hermens et al., 2000) for all the muscles, except for the LD (de Sèze and Cazalets, 2008), Br (Muceli et al., 2010) and FD (Zipp, 1982), which are not referenced by SENIAM. The wires connected to the electrodes were well secured with adhesive tape to avoid movement-induced artefacts. EMG signals were amplified ($\times 1000$) and digitized (6–400 Hz bandwidth) at a sampling rate of 1 kHz (Bagnoli 16, Delsys Inc.), and stored on a computer.

Data processing

EMG signals were filtered with a bandpass filter (fourth order Butterworth) between 20 and 400 Hz (filtfilt function of Matlab, the

Mathworks, version R2007b, Natick, MA, USA). A band-stop filter (48–52 Hz) was used to remove the 50 Hz noise. The mean activity level was calculated as the root mean square using the raw EMG signal over 15 consecutive non-normalized rowing cycles extracted at both the beginning (at $\sim 7 \pm 3\%$ of the T_{lim} ; referred to as start) and the end (at $\sim 93 \pm 12\%$ of the T_{lim} ; end) of the fatiguing exercise. For EMG profiles, linear envelopes for each muscle were obtained by low-pass filtering the fully rectified raw EMG signals with a 9 Hz low-pass filter (zero lag). The same 15 consecutive cycles used for the root mean square calculation were extracted at both the start and the end of the exercise. For each period (start and end), the EMG profiles were averaged to obtain a representative profile for each muscle. Then, as previously described (Hug et al., 2010; Hug et al., 2011), a non-negative matrix factorization was performed to extract muscle synergies. For this purpose, we implemented the Lee and Seung algorithm (Lee and Seung, 2001). Matrix factorization minimizes the residual Frobenius norm between the initial matrix and its decomposition, given as:

$$\mathbf{E} = \mathbf{W}\mathbf{C} + \mathbf{e}$$

$$\min_{\substack{\mathbf{W} \geq 0 \\ \mathbf{C} \geq 0}} \|\mathbf{E} - \mathbf{W}\mathbf{C}\|_{FRO}, \quad (1)$$

where $\mathbf{E}$ is a p -by- n initial matrix (p is the number of muscles and n is the number of time points), $\mathbf{W}$ is a p -by- s matrix (s is the number of synergies), $\mathbf{C}$ is an s -by- n matrix, and $\mathbf{e}$ is a p -by- n matrix. $\|\cdot\|_{FRO}$ establishes the Frobenius norm, $\mathbf{W}$ represents the muscle synergy vectors matrix, $\mathbf{C}$ is the synergy activation coefficients matrix and $\mathbf{e}$ is the residual error matrix.

Although the muscle synergy vectors represent the relative weighting of each muscle within each synergy, the synergy activation coefficient represents the relative activation of the muscle synergy across the rowing cycle [for more details, see fig. 1 from Hug et al. (Hug et al., 2010)]. The algorithm is based on iterative updates of an initial random guess of $\mathbf{W}$ and $\mathbf{C}$ that converge to a local optimal matrix factorization [see Lee and Seung (Lee and Seung, 2001) for more details]. To minimize the risk of local minima, the algorithm was repeated ten times for each subject. The lowest cost solution was retained (i.e. minimizing the squared errors between original and reconstructed EMG profiles). The initial matrix $\mathbf{E}$ consisted of a cycle for each of the 23 muscles (the two sessions were pooled). $\mathbf{E}$ was thus a 23 row by 200 column matrix. Each line of $\mathbf{E}$ and $\mathbf{C}$ was normalized by its maximum value. Therefore, as done in previous studies (Hug et al., 2010; Hug et al., 2011; Torres-Oviedo et al., 2006), the degree of muscle activity was not taken into consideration for the comparison of muscle synergies. We iterated the analysis by varying the number of synergies between 1 and 23 and selected the least number of synergies that accounted for $>90\%$ of the variance accounted for (VAF) (Hug et al., 2010; Hug et al., 2011; Torres-Oviedo et al., 2006). VAF was defined as (Torres-Oviedo et al., 2006):

$$VAF = 1 - \frac{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n (\mathbf{e}_{i,j})^2}{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n (\mathbf{E}_{i,j})^2}, \quad (2)$$

where i goes from 1 to p (the number of muscles), and j goes from 1 to n (the number of time points).

Cross-validation of the extracted muscle synergies

To verify the robustness of the extracted muscle synergies, we used a cross-validation procedure, as proposed by previous studies

(Torres-Oviedo and Ting, 2010; Ting and Chvatal, 2010; Hug et al., 2011). First, we extracted muscle synergies from the entire data pooled across the start and the end of the exercise. Then, we compared these muscle synergies with those extracted independently from the start and the end. Second, we checked that the muscle synergies (in terms of muscle synergy vectors) extracted from the start (i.e. control condition herein) accounted for individual EMG profiles at the end (i.e. fatiguing condition). To do this, the muscle synergy matrix extracted from the start, $\mathbf{W}_{start}$, was held fixed in the algorithm and the activation coefficients matrix, $\mathbf{C}_{end}$, was free to vary. $\mathbf{C}_{end}$ was initialized with random values and iteratively updated until convergence. The EMG data matrix, $\mathbf{C}_{end}$, of the end condition was added to the algorithm with the following update rule (Lee and Seung, 2001):

$$(\mathbf{C}_{end})_{ij} \leftarrow (\mathbf{C}_{end})_{ij} \frac{(\mathbf{W}_{start}^T \mathbf{E}_{end})_{ij}}{(\mathbf{W}_{start}^T \mathbf{W}_{start} \mathbf{C}_{end})_{ij}}. \quad (3)$$

Normalization of the time scale

The rowing cycle corresponded to the period between two successive catches. The catches were identified by means of the minimum in the position curve of the handle, and the transition time to the maximum of this curve (Colloud et al., 2006). The rowing cycle was then divided into drive (or propulsive) and recovery phases. The drive phase ranged from 0 to 100% and the recovery phase from -100 to 0%, as in previous studies (Pollock et al., 2009). Drive and recovery phases were re-sampled with 100 time-points each. The complete stroke was therefore composed of 200 time-points. As recommended by Hug, this time-scale normalization was used for comparing EMG profiles, mechanical patterns and synergy activation coefficients, ensuring robust comparisons by avoiding a possible bias due to different transition times between subjects (i.e. different duration of the drive and recovery phases among subjects) (Hug, 2011).

Statistical analysis

Values are reported as means $\pm$ s.d. All statistical analyses were performed with the Statistica® software (Statistica® v.6, Statsoft, Maison-Alfort, France). Changes in the individual EMG profiles, mechanical profiles and synergy activation coefficients were assessed using two criteria: the lag time and the r_{max} coefficient. The lag times assess differences in the timing of the activations (i.e. the magnitude of the time shift between two profiles) and were calculated as the lag time at the maximum of the cross-correlation function obtained using the Matlab *xcorr* function for centered data (option 'coeff'). One-sample Student's *t*-tests were performed to evaluate the differences in the lag time values from a reference value (i.e. zero). r_{max} corresponds to the correlation coefficient at this maximum of the cross-correlation function and gives an indication on the similarity of the waveforms (i.e. the shape of the EMG, mechanical and synergy activation coefficients' profiles). Pearson's correlation coefficient (r) was used as a similarities criterion for the muscle synergy vectors. We also used the average of the principal angles to assess the similarity between the subspaces spanned by the synergies from the start to the end of the exhaustive test, using the algorithm described by Knyazev and Argentati (Knyazev and Argentati, 1999). ANOVA, with repeated measures, was used to compare subject's differences in time to exhaustion between test 1 and test 2, and to compare the amplitude of mechanical data and the mean EMG activity level between the start and the end of the exercise. Comparison of VAF between the start and the end was performed with an ANOVA with one factor (the number of

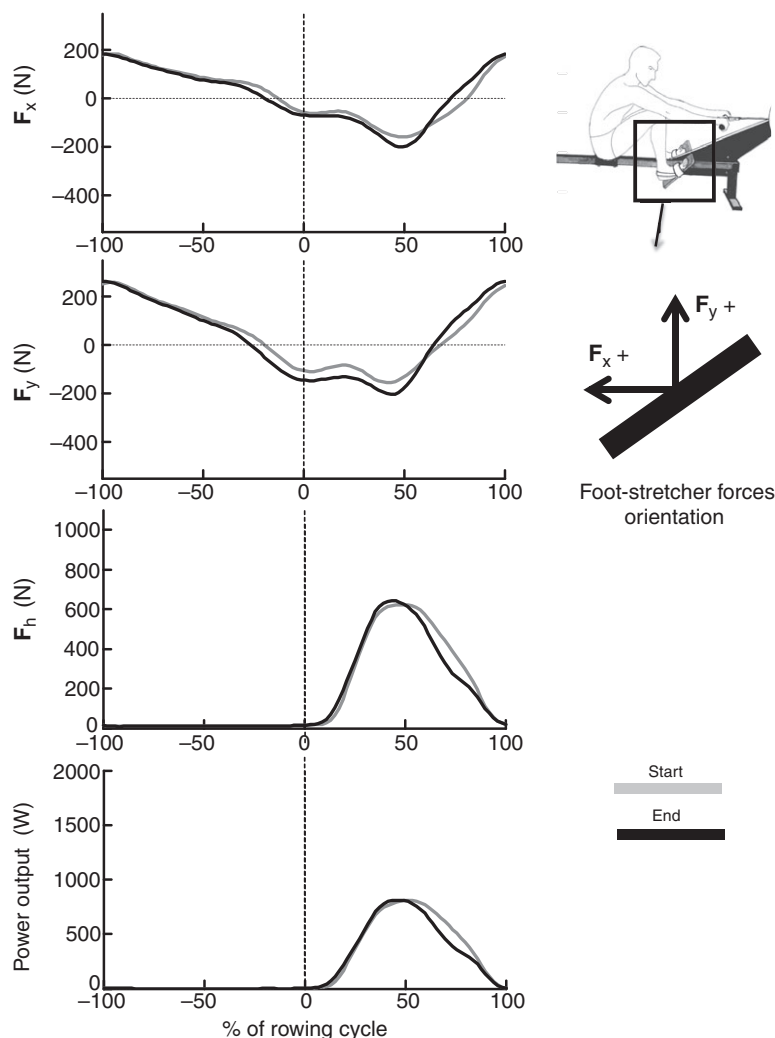


Fig. 1. Ensemble averaged mechanical profiles. The vertical dashed line indicates the recovery-to-drive transition. The recovery phase goes from -100 to 0% and the drive phase (or the propulsive phase) goes from 0 to 100% . The positive F_x points forward relative to the rower and the positive F_y points upward. N, newtons.

synergies extracted) and with a repeated measure (start and end). *Post hoc* analyses were performed with the Tukey's method. A P -value below 0.05 was considered statistically significant.

RESULTS

The limit time to exhaustion was not significantly different ($P=0.96$) between test 1 (424.7 ± 119.4 s) and test 2 (423.5 ± 120.4 s).

Mechanical variables

Subjects rowed at a MP output of 217.9 ± 32.4 W, with a stroke frequency of 30.8 ± 2.4 strokes min^{-1} . No significant difference in both power output and stroke frequency was found between the start and the end of the exhaustive test.

The amplitude of F_y significantly increased from 498.3 ± 109.4 N to 586.9 ± 111.9 N ($P=0.005$) between the start and the end of the exercise (Fig. 1). In contrast, the amplitude of F_x ($P=0.14$), F_h ($P=0.40$) and instantaneous power ($P=0.83$) did not change between the start and the end.

We observed a great similarity in the shape of the mechanical waveforms between the start and the end of the fatiguing exercise (Fig. 1). Mean r_{max} values were 0.94 ± 0.05 , 0.97 ± 0.02 , 0.99 ± 0.01 and 0.99 ± 0.01 for F_x , F_y , F_h and the instantaneous power, respectively. Significant time lags were only observed for F_h ($-1.1 \pm 1.3\%$ of the drive phase) and the instantaneous power ($-1.1 \pm 1.3\%$ of the drive phase), indicating an earlier shift of these mechanical profiles at the end of the fatiguing exercise.

EMG activity level and EMG profiles

As shown in Table 1, of the 23 muscles tested, 16 showed no change in their mean activity level, five showed a significant increase, i.e. VM ($+25.0 \pm 19.9\%$; $P=0.02$), GMax ($+99.1 \pm 110.4\%$; $P=0.01$), BF ($+45.5 \pm 33.5\%$; $P=0.002$), ST ($+42.8 \pm 41.0\%$; $P=0.04$) and TraM ($+25.5 \pm 18.5\%$; $P=0.02$), and two muscles showed a significant decrease, i.e. GL ($-16.5 \pm 29.9\%$; $P=0.02$) and Long ($-22.4 \pm 32.5\%$; $P=0.03$).

The evolution of the EMG profiles between the start and the end of the exercise is depicted in Fig. 2. The similarity in the shape of the EMG profiles between the start and the end of the exhaustive exercise was high, with a mean r_{max} across all muscles of 0.90 ± 0.11 (ranging from 0.80 ± 0.19 to 0.97 ± 0.02 for Long and VM, respectively; Table 1). Slight but significant time lags were found for three muscles: TA ($-1.9 \pm 2.4\%$; $P=0.04$), LD ($-4.2 \pm 4.3\%$; $P=0.01$) and Br ($+5.8 \pm 6.6\%$; $P=0.03$). This indicates that the EMG profiles shifted earlier for TA and LD and shifted later for Br.

Muscle synergies

For each condition (i.e. start and end), the cumulative percentage of variance explained by each muscle synergy is depicted in Fig. 3. The ANOVA revealed a significant effect of time on the VAF, indicating a lower VAF at the end of the exhaustive test. More precisely, VAF was significantly lower at the end than at the start for 1, 2, 4, 6 and 8 muscle synergies (Fig. 3). Because a decrease in VAF could result from a decrease of the signal-to-noise ratio of

Table 1. Changes in electromyographic (EMG) profile and EMG activity level between the start and the end of the exhaustive exercise

Muscles	$r_{\max}$	Time lag	Changes (% of start)
Tibialis anterior	0.87±0.06	1.9±2.4*	-1.5±19.1
Gastrocnemius lateralis	0.91±0.05	1.1±3.1	-16.5±29.9*
Gastrocnemius medialis	0.87±0.07	2.1±4.6	-14.4±20.2
Soleus	0.92±0.10	0.4±1.9	-2.6±16.6
Vastus lateralis	0.96±0.04	1.2±2.1	14.5±21.0
Vastus medialis	0.97±0.02	0.8±1.6	25.0±19.9*
Rectus femoris	0.84±0.15	2.0±2.7	5.6±32.6
Gluteus maximus	0.96±0.02	-0.3±2.5	99.1±110.4*
Biceps femoris	0.85±0.13	5.8±12.8	45.5±33.5*
Semitendinosus	0.82±0.11	1.7±2.2	42.8±41.0*
Erector spinae	0.86±0.15	-2.7±24.6	0.9±47.8
Longissimus	0.80±0.19	1.6±25.9	-22.3±32.5*
Illiocostallis	0.90±0.11	0.6±10.3	56.4±150.5
Latissimus dorsi	0.96±0.01	4.2±4.3*	15.4±80.3
Trapezius lower	0.88±0.11	-0.9±4.9	54.2±85.6
Trapezius medius	0.96±0.02	-1.2±6.5	25.5±18.5*
Trapezius upper	0.86±0.11	1.7±5.1	34.6±54.8
Deltoides posterior	0.91±0.14	-0.4±8.4	-1.9±28.5
Biceps brachii	0.92±0.11	-6.4±11.9	13.1±41.4
Brachioradialis	0.92±0.11	-5.8±6.6*	-16.8±23.9
Flexor digitorum superficialis	0.94±0.04	0.6±4.0	17.1±31.3
Triceps brachii (long head)	0.95±0.03	4.4±7.3	30.1±32.9
Triceps brachii (short head)	0.93±0.06	-1.9±3.4	1.1±18.1

Values are means ± s.d.

$r_{\max}$ is the correlation coefficient at the maximum of the cross-correlation function and gives an indication of the similarity of the waveforms. A positive time lag indicates that the EMG pattern at the end has been shifted forward in the rowing cycle relative to the start. Changes in the mean EMG activity level between the start and the end are expressed as a percentage of the start value.

*Significant change between the start and the end of the exercise.

EMG data (d'Avella and Tresch, 2006) we calculated the Fano factor for each muscle (Fano factor=variance/mean) and evaluated its change with a repeated measure ANOVA. The Fano factor increased significantly for nine muscles (TA, VL, VM, Gmax, BF, ST, TraL, TraM and TriL) and showed no changes for the other muscles ($P>0.05$).

All the subjects reached 90% of VAF at three muscle synergies at the start (mean VAF: 92.4±1.5%) and eight of the nine subjects reached this threshold at the end (mean VAF: 91.0±1.8%). The subject who did not reach this threshold had a VAF of 87.0% for three synergies. Because this VAF was close to 90%, we decided for the subsequent analysis to extract three muscle synergies for all the subjects. Note that *post hoc* analysis failed to show any significant difference in VAF for three extracted muscle synergies (Fig. 3).

Fig. 4 depicts the ensemble averaged synergies activation coefficients and the muscle synergy vectors at the start and the end of the exhaustion test. Synergy no. 1 principally engaged the leg and trunk muscles and was associated with the beginning of the drive phase. Synergy no. 2 engaged the action of both the arm and trunk muscles and was associated with the second part of the drive phase. Synergy no. 3 mainly engaged TA, ST and TraU and was associated with the recovery phase. Note that we cannot exclude the possibility that we observed functionally merged synergies rather than individual synergies as previously suggested (Clark et al., 2009). This could explain why we found fewer muscle synergies than during other tasks such as walking [five synergies were reported by Ivanenko et al. (Ivanenko et al., 2004)].

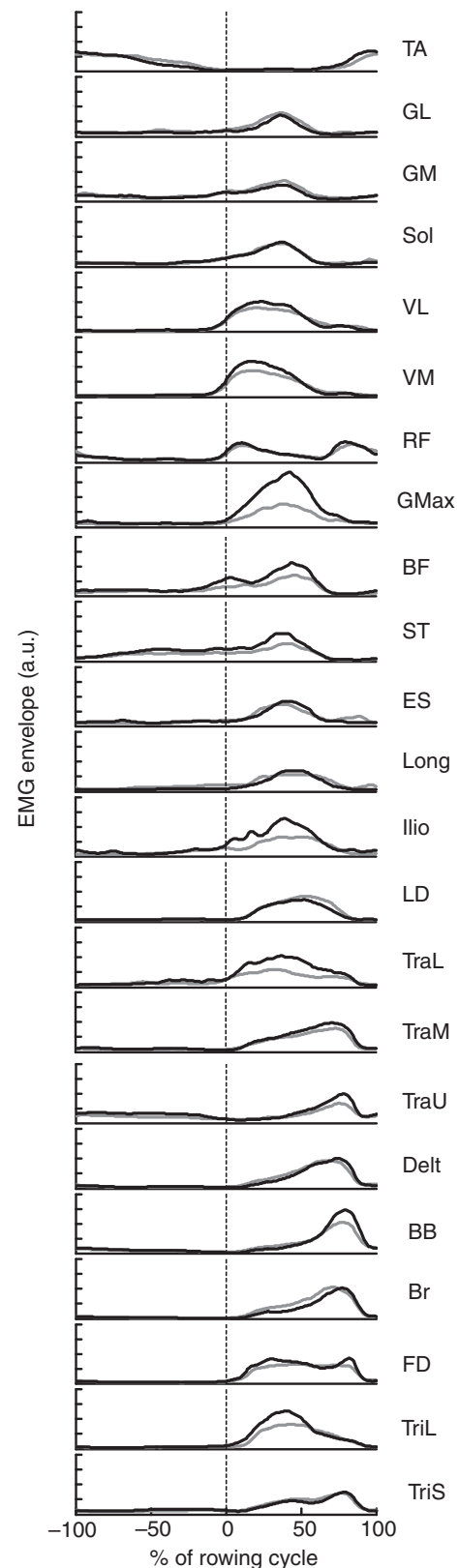


Fig. 2. Ensemble averaged electromyographic (EMG) profiles for the 23 recorded muscles. As in Fig. 1, the gray lines indicate the start and the black line the end of the exhaustion test. Both start and end EMG profiles are normalized by the mean EMG activity of the start, over the entire cycle. See the Materials and methods section for a list of muscle abbreviations. a.u., arbitrary units.

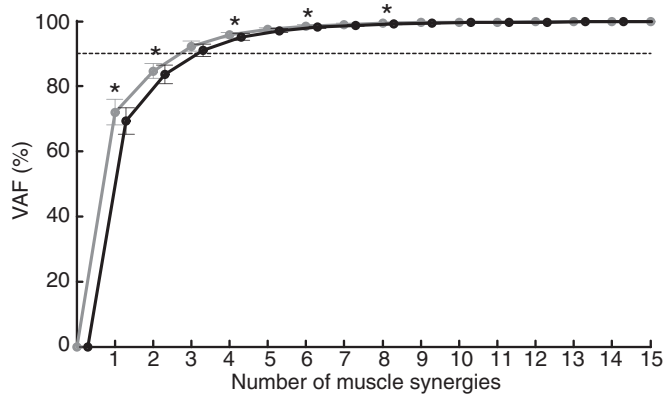


Fig. 3. Mean variance accounted for *versus* the number of extracted synergies. The horizontal line indicates the threshold used in this study, i.e. variance accounted for (VAF) >90%. As in Fig. 1, the gray line is for the start and the black line for the end of the exhaustion test. *Significant differences between the start and the end at a given number of synergies extracted.

Mean $r_{\max}$ values for the synergy activation coefficients between the start and the end of the exhaustive exercise were very high: 0.97 ± 0.02 , 0.95 ± 0.07 and 0.90 ± 0.05 for synergy no. 1, no. 2 and no. 3, respectively. A slight but significant earlier shift was found for synergy no. 3 ($-2.2\pm2.5\%$ of the recovery phase; $P=0.03$). Overall, these results indicate that the synergy activation coefficient were very consistent between the start and the end of the exercise.

For the synergy vectors, the mean correlation coefficients were 0.79 ± 0.16 , 0.87 ± 0.10 and 0.89 ± 0.06 for synergy no. 1, no. 2 and no. 3, respectively. Note that these r -values cannot be directly

compared with the $r_{\max}$ values reported for the synergy activation coefficients. The cosine of the average of the principal angles was 0.93 ± 0.03 , indicating large similarities between the synergies subspace at three synergies extracted between the start and the end of the exhaustive test.

Cross validation of the similarity of muscle synergies between start and end

As explained in the Materials and methods, two additional analyses were performed to cross-validate the three extracted muscle synergies and their putative robustness during fatigue. First, when the muscle synergies were extracted from the data pooled across the start and the end, three synergies accounted for a mean VAF of $90.1\pm1.2\%$. Both the synergy activation coefficients and the muscle synergy vectors were very similar to those extracted independently from start and end (mean $r_{\max}$ ranged from 0.94 to 0.98 for synergy activation coefficients and mean r ranged from 0.92 to 0.98 for muscle synergy vectors; Table 2). The averaged cosine of the principal angles 0.95 ± 0.05 and 0.96 ± 0.03 for start+end *versus* start, and start+end *versus* end, respectively. According to Ting and Chvatal, this high similarity indicates that the nonnegative matrix factorization algorithm has more likely identified underlying physiological features that are consistent between the start and the end of the fatiguing exercise. Second, the muscle synergy vectors extracted from the start were sufficient to explain $84.1\pm2.6\%$ of the variability of the dataset obtained at the end (i.e. with fatigue) (Ting and Chvatal, 2010).

DISCUSSION

The aim of the present study was to track the possible changes in muscle coordination during a submaximal constant load cyclic exercise performed until task failure. Although significant changes

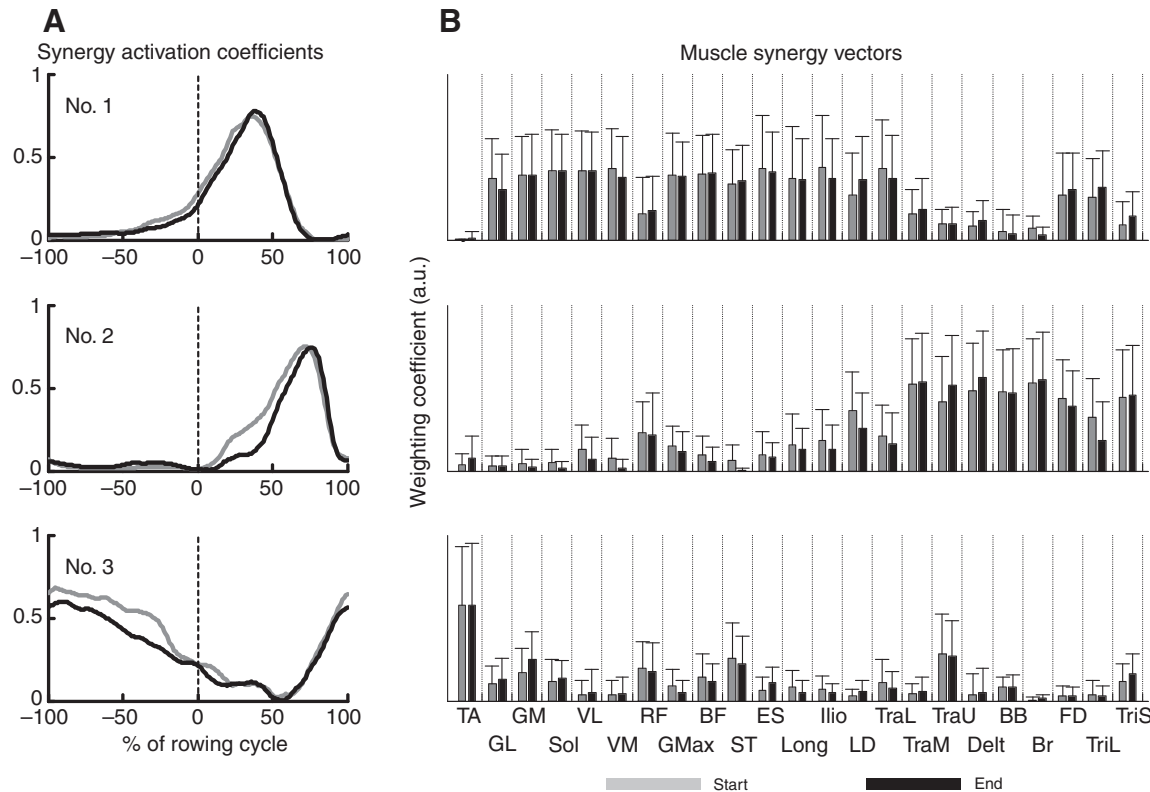


Fig. 4. Ensemble averaged synergies activations coefficients (A) and the corresponding muscle synergy vectors (B). The weighting coefficients of the synergy vectors are reported as means $\pm$ s.d. a.u., arbitrary units.

Table 2. Comparison between the muscle synergies extracted from the pooled dataset (start+end) and those extracted independently from start and end

	Synergy activation coefficients		Muscle synergy vectors
	$r_{\max}$	Lag times (%)	r
Start+end <i>versus</i> start			
Synergy no. 1	0.98±0.02	2.2±3.9	0.92±0.10
Synergy no. 2	0.98±0.03	1.5±4.2	0.95±0.05
Synergy no. 3	0.98±0.01	−0.1±0.8	0.98±0.02
Start+end <i>versus</i> end			
Synergy no. 1	0.98±0.06	0.1±0.4	0.93±0.10
Synergy no. 2	0.97±0.03	−1.3±1.7	0.95±0.05
Synergy no. 3	0.94±0.08	0.5±1.1	0.95±0.02

Values are depicted as means ± s.d.

r , Pearson's correlation coefficient; $r_{\max}$, the correlation coefficient at the maximum of the cross-correlation function and gives an indication of the similarity of the waveforms.

in muscle activity level were reported for seven of the 23 muscles, the results showed that the muscle activity profiles were stable. In addition, the same number (3) and similar muscle synergies were used throughout the fatiguing exercise (i.e. until task failure). This suggests that fatigue preferentially induces an adaptation in muscle activity level rather than a change in the overall modular organization of the muscle coordination (i.e. muscle synergies).

Changes in muscle activity level

To the best of our knowledge, the very few studies that have previously focused on EMG changes during a fatiguing rowing exercise recorded only a few muscles, e.g. three muscles in Caldwell et al., five muscles in Guével et al. and eight muscles in Pollock et al. (Caldwell et al., 2003; Guével et al., 2011; Pollock et al., 2009; Pollock et al., 2011). Thus, this is the first study that reports muscle coordination changes in numerous muscles (23 muscles aimed at representing the whole musculature) during a fatiguing rowing exercise, and more generally during a cyclic exercise.

During a fatiguing exercise, in case of no change in the kinematics of movement, an increase in EMG activity level associated with the same muscle force production is usually interpreted as a sign of neuromuscular fatigue (Petrofsky, 1979) as a result of (1) an additional recruitment of motor units to compensate for the decrease in the force of contraction that occurs in fatigued muscle fibers (Edwards and Lippold, 1956); (2) an increased in firing frequency and/or synchronization of motor unit recruitment (Gandevia, 2001); and/or (3) slowing of muscle fiber action potential conduction velocity (Linstrom et al., 1970). Consequently, as noted by Hug, in fatigued muscles a constant EMG activity level can be associated with a lower force production (Hug, 2011). Interestingly, in the present study, a slight diminution of F_h was observed at the end of the exercise during the second part of the drive phase (Fig. 1), during which mainly synergy no. 2 was activated. Nevertheless, the EMG activity level of the upper limb muscles, which are mainly represented in synergy no. 2, did not change. That could indicate that fatigue occurred in some of these upper limb muscles. In order to keep the MP output constant, one would expect that this decrease in force production would have been compensated for by other power-producer muscles, such as the hamstrings and gluteal that are known to be the main muscles of hip extension during the leg drive (Pollock et al., 2009). Our results, which showed a mean increase in EMG activity level of 99.1, 45.5 and 42.8% for GMax, BF and ST, respectively, seem to be in line with this assumption.

Also, the significant increase in the amplitude of F_y during the first part of the drive phase is probably attributable to the increase in the activity level of these hip extensors, which tend to produce a greater proportion of force in the direction of the negative component of F_y . Consequently, the increase activity of these muscles would be a compensatory strategy to counteract the lower production of fatigued muscles (i.e. the upper limb muscles) rather than a manifestation of muscle fatigue. This hypothesis seems to be confirmed by recent results (Pollock et al., 2011) suggesting the absence of fatigue in GMax and BF during a maximal 2000m rowing exercise, similar to the exercise performed in the present study. Interestingly, such an intermuscular compensatory strategy has already been observed between the hip extensors and the quadriceps muscles during a fatiguing pedaling exercise (Dorel et al., 2009).

Changes in the modular organization of muscle coordination

Support for a modular organization of the motor system (i.e. the use of muscle synergies as units of control by the central nervous system) has recently come from the observation of low dimensionality in the motor commands (d'Avella and Pai, 2010). More precisely, decomposition algorithms have been used to show that most of the variation in the EMG activity patterns is explained by the combination of a small number of synergies, with respect to the numerous muscles involved. The results of the present study are in accordance with this observation. Indeed, they showed that the rowing patterns can be compactly represented because only three synergies could account for the majority of the variance (i.e. VAF>90%; Fig. 3). However, to date there is no direct evidence of the use of muscle synergies as units of control by the central nervous system (d'Avella and Pai, 2010; Tresch and Jarc, 2009).

Additional evidence for the muscle synergies would be the consistency of muscle synergies across various mechanical or physiological constraints (d'Avella and Pai, 2010). In this way, the present analysis of structure of the muscle synergies demonstrated a good robustness. Indeed, both synergy activation coefficients and the muscle synergy vectors were only slightly affected by fatigue. Overall, in addition to the results of the cross-validation procedure, this confirms that the muscle synergies were very robust throughout the fatiguing exercise. This consistency in the muscle synergies confirmed some results obtained from different postural tasks (Torres-Oviedo et al., 2006; Torres-Oviedo and Ting, 2010), different mechanical constraints (Hug et al., 2011) and in various behaviors in animals (d'Avella and Bizzi, 2005; d'Avella et al., 2003). In the rowing task, because of the different fiber type and/or different involvement of the various muscles participating in the same synergy (e.g. SOL and VL in synergy no. 1) one would have expected specific fatigue-induced changes in each of these muscles, leading to modifications in muscle synergies (in their number and/or composition). In this way, the fact that muscle synergies were very robust in a 'fatigue' condition could constitute additional evidence to confirm the hypothesis that the central nervous system produces movement through the flexible combination of groups of muscle synergies (Tresch and Jarc, 2009). In other words, the neural drive would select, activate and flexibly combine muscle synergies to produce a wide range of movements (Cheung et al., 2009a).

Methodological considerations

The determination of the number of muscle synergies is not a trivial matter and remains an open problem (Tresch et al., 2006). To ascertain that no change in the number of synergies occurred with fatigue, we compared the threshold method used here with a recent method used by Cheung et al. (Cheung et al., 2009b). In Cheung

et al.'s method, the VAF *versus* number of synergies curve is constructed from both the original EMG dataset and an unstructured EMG dataset generated by randomly shuffling the original dataset across time and muscles. The number of muscle synergies is then defined as the point beyond which the original slope drops below 75% of the surrogate slope. It corresponds to the number beyond which any further increase in the number of extracted synergies yields a VAF increase smaller than 75% of that expected from chance. This confirmed our results showing no change in the number of muscle synergies with fatigue, reinforcing the observation that, despite fatigue, the structure of the motor output, or its complexity, remained unchanged. However, the number of muscle synergies should be interpreted with caution. This should only be viewed as an index of complexity or compactness of the motor output (Clark et al., 2009), particularly in humans, where there has, as yet, been no direct evidence of the modularity of motor control.

In order to record many muscles, EMG activity was recorded during two different sessions. Thus, we had to perform our synergy analysis on averaged EMG patterns, as previously performed by Ivanenko et al. (Ivanenko et al., 2004). There was therefore no consideration of the cycle-to-cycle variability in these analyses. Using data published in a recent article (Hug et al., 2010), we compared the muscle synergies extracted from a set of 40 consecutive pedaling cycles and those extracted from the averaged patterns across these 40 cycles. Because we found very similar muscle synergies, we think that the extraction of muscle synergies from the averaged EMG pattern did not interfere in our conclusion.

We also checked that the number of averaged cycles did not influence the extracted muscle synergies. More precisely, by comparing the principal angles between the subspaces (see the Materials and methods) at three synergies extracted, we found great similarities across five, 10 and 15 cycles, for both the start and the end of the fatiguing exercise (principal angle >0.96).

Conclusions

The present results show that fatigue during a cyclic task preferentially induces an adaptation in muscle activity level rather than a change in the global temporal and spatial organization of the motor output, as revealed by the muscle synergies. Such independent control of the timing and amplitude of muscle activity has already been suggested by Weijts et al. (Weijts et al., 1999). Overall, it provides additional evidence that the muscle synergies are very stable, and thus they reflect neural control strategies rather than task constraints.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Floren Colloud (University of Poitiers, France) for the loan of the rowing ergometer. This study was supported by a grant from the Région Pays de la Loire (project OPERF2A). N.A.T. was supported by a scholarship from the Région Pays de la Loire (project OPERF2A).

REFERENCES

- Bigland-Ritchie, B. and Woods, J. J. (1984). Changes in muscle contractile properties and neural control during human muscular fatigue. *Muscle Nerve* **7**, 691-699.
- Billaud, F., Basset, F. A. and Falgairette, G. (2005). Muscle coordination changes during intermittent cycling sprints. *Neurosci. Lett.* **380**, 265-269.
- Bizzi, E., Cheung, V. C. K., d'Avella, A., Saltiel, P. and Tresch, M. (2008). Combining modules for movement. *Brain Res. Rev.* **57**, 125-133.
- Bonnard, M., Sirin, A. V., Oddsson, L. and Thorstensson, A. (1994). Different strategies to compensate for the effects of fatigue revealed by neuromuscular adaptation processes in humans. *Neurosci. Lett.* **166**, 101-105.
- Boyas, S., Nordez, A., Cornu, C. and Guevel, A. (2006). Power responses of a rowing ergometer: mechanical sensors vs. Concept2 measurement system. *Int. J. Sports Med.* **27**, 830-833.
- Caldwell, J. S., McNair, P. J. and Williams, M. (2003). The effects of repetitive motion on lumbar flexion and erector spinae muscle activity in rowers. *Clin. Biomech.* **18**, 704-711.
- Cappellini, G., Ivanenko, Y. P., Poppele, R. E. and Lacquaniti, F. (2006). Motor patterns in human walking and running. *J. Neurophysiol.* **95**, 3426-3437.
- Cheung, V. C. K., d'Avella, A. and Bizzi, E. (2009a). Adjustments of motor pattern for load compensation via modulated activations of muscle synergies during natural behaviors. *J. Neurophysiol.* **101**, 1235-1257.
- Cheung, V. C. K., Piron, L., Agostini, M., Silvoni, S., Turolla, A. and Bizzi, E. (2009b). Stability of muscle synergies for voluntary actions after cortical stroke in humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **106**, 19563-19568.
- Clark, D. J., Ting, L. H., Zajac, F. E., Neptune, R. R. and Kautz, S. A. (2009). Merging of healthy motor modules predicts reduced locomotor performance and muscle coordination complexity post-stroke. *J. Neurophysiol.* **103**, 844-857.
- Colloud, F., Bahuaud, P., Doriot, N., Champely, S. and Cheze, L. (2006). Fixed versus free-floating stretcher mechanism in rowing ergometers: mechanical aspects. *J. Sports Sci.* **24**, 479-493.
- d'Avella, A. and Bizzi, E. (2005). Shared and specific muscle synergies in natural motor behaviors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **102**, 3076-3081.
- d'Avella, A. and Pai, D. K. (2010). Modularity for sensorimotor control: evidence and a new prediction. *J. Mot. Behav.* **42**, 361-369.
- d'Avella, A. and Tresch, M. (2006). Muscle synergies for motor control. In *Handbook of Neural Engineering* (ed. M. Akay), pp. 449-465. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc.
- d'Avella, A., Saltiel, P. and Bizzi, E. (2003). Combinations of muscle synergies in the construction of a natural motor behavior. *Nat. Neurosci.* **6**, 300-308.
- de Sèze, M. and Cazalets, J.-R. (2008). Anatomical optimization of skin electrode placement to record electromyographic activity of erector spinae muscles. *Surg. Radiol. Anat.* **30**, 137-143.
- Dorel, S., Drouot, J.-M., Couturier, A., Champoux, Y. and Hug, F. O. (2009). Changes of pedaling technique and muscle coordination during an exhaustive exercise. *Med. Sci. Sports Exerc.* **41**, 1277-1286.
- Edwards, R. G. and Lippold, O. C. (1956). The relation between force and integrated electrical activity in fatigued muscle. *J. Physiol.* **132**, 677-681.
- Enoka, R. M. and Stuart, D. G. (1992). Neurobiology of muscle fatigue. *J. Appl. Physiol.* **72**, 1631-1648.
- Gandevia, S. C. (2001). Spinal and supraspinal factors in human muscle fatigue. *Physiol. Rev.* **81**, 1725-1789.
- Guével, A., Boyas, S., Guihard, V., Cornu, C., Hug, F. and Nordez, A. (2011). Thigh muscle activities during codified training sequences of on-water rowing. *Int. J. Sports Med.* **32**, 109-116.
- Hermens, H. J., Freriks, B., Disselhorst-Klug, C. and Rau, G. (2000). Development of recommendations for SEMG sensors and sensor placement procedures. *J. Electromyogr. Kinesiol.* **10**, 361-374.
- Hoffman, B. W., Oya, T., Carroll, T. J. and Cresswell, A. G. (2009). Increases in corticospinal responsiveness during a sustained submaximal plantar flexion. *J. Appl. Physiol.* **107**, 112-120.
- Hug, F. (2011). Can muscle coordination be precisely studied by surface electromyography? *J. Electromyogr. Kinesiol.* **21**, 1-12.
- Hug, F., Turpin, N. A., Guével, A. and Dorel, S. (2010). Is interindividual variability of EMG patterns in trained cyclists related to different muscle synergies? *J. Appl. Physiol.* **108**, 1727-1736.
- Hug, F., Turpin, N. A., Couturier, A. and Dorel, S. (2011). Consistency of muscle synergies during pedaling across different mechanical constraints. *J. Neurophysiol.* **106**, 91-103.
- Ivanenko, Y. P., Poppele, R. E. and Lacquaniti, F. (2004). Five basic muscle activation patterns account for muscle activity during human locomotion. *J. Physiol.* **556**, 267-282.
- Ivanenko, Y. P., Poppele, R. E. and Lacquaniti, F. (2006). Motor control programs and walking. *Neuroscientist* **12**, 339-348.
- Knyazev, A. and Argentati, M. (1999). *An Effective and Robust Algorithm for Finding Principal Angles Between Subspaces Using an A-based Scalar Product*. Denver: University of Colorado at Denver.
- Kouzaki, M. and Shinohara, M. (2006). The frequency of alternate muscle activity is associated with the attenuation in muscle fatigue. *J. Appl. Physiol.* **101**, 715-720.
- Kouzaki, M., Shinohara, M., Masani, K., Kanehisa, H. and Fukunaga, T. (2002). Alternate muscle activity observed between knee extensor synergists during low-level sustained contractions. *J. Appl. Physiol.* **93**, 675-684.
- Kutch, J. J., Kuo, A. D., Bloch, A. M. and Rymer, W. Z. (2008). Endpoint force fluctuations reveal flexible rather than synergistic patterns of muscle cooperation. *J. Neurophysiol.* **100**, 2455-2471.
- Lee, D. D. and Seung, H. S. (2001). Algorithms for non-negative matrix factorization. *Adv. Neural Info. Proc. Syst.* **13**, 556-562.
- Linstrom, L., Magnusson, R. and Petersen, I. (1970). Muscular fatigue and action potential conduction velocity changes studied with frequency analysis of EMG signals. *Electromyography* **4**, 341-356.
- Muceli, S., Boye, A. T., d'Avella, A. and Farina, D. (2010). Identifying representative synergy matrices for describing muscular activation patterns during multidirectional reaching in the horizontal plane. *J. Neurophysiol.* **103**, 1532-1542.
- Petrofsky, J. S. (1979). Frequency and amplitude analysis of the EMG during exercise on the bicycle ergometer. *Eur. J. Appl. Physiol. Occup. Physiol.* **41**, 1-15.
- Pollock, C. L., Jenkyn, T. R., Jones, I. C., Ivanova, T. D. and Garland, S. J. (2009). Electromyography and kinematics of the trunk during rowing in elite female rowers. *Med. Sci. Sports Exerc.* **41**, 628-636.
- Pollock, C. L., Jones, I. C., Jenkyn, T. R., Ivanova, T. D. and Garland, S. J. (2011). Changes in kinematics and trunk electromyography during a 2000 m race simulation in elite female rowers. *Scand. J. Med. Sci. Sports*, doi: 10.1111/j.1600-0838.2010.01249.x (Epub ahead of print).
- Prilutsky, B. I. (2000). Coordination of two- and one-joint muscles: functional consequences and implications for motor control. *Motor Control* **4**, 1-44.

- Rodacki, A. L. F., Fowler, N. E. and Bennett, S. J. (2002). Vertical jump coordination: fatigue effects. *Med. Sci. Sports Exerc.* **34**, 105-116.
- Rodriguez, R. J., Rogriguez, R. P., Cook, S. D. and Sandborn, P. M. (1990). Electromyographic analysis of rowing stroke biomechanics. *J. Sports Med. Phys. Fitness* **30**, 103-108.
- Soper, C. and Hume, P. A. (2004). Towards an ideal rowing technique for performance: the contributions from biomechanics. *Sports Med.* **34**, 825-848.
- Ting, L. H. (2007). Dimensional reduction in sensorimotor systems: a framework for understanding muscle coordination of posture. *Prog. Brain Res.* **165**, 299-321.
- Ting, L. H. and Chvatal, S. A. (2010). Decomposing muscle activity in motor tasks: methods and interpretation. In *Motor Control: Theories, Experiments, and Applications* (ed. F. Danion and M. Latash), pp. 102-138. Oxford: Oxford University Press.
- Ting, L. H. and McKay, J. L. (2007). Neuromechanics of muscle synergies for posture and movement. *Curr. Opin. Neurobiol.* **17**, 622-628.
- Torres-Oviedo, G. and Ting, L. H. (2007). Muscle synergies characterizing human postural responses. *J. Neurophysiol.* **98**, 2144-2156.
- Torres-Oviedo, G. and Ting, L. H. (2010). Subject-specific muscle synergies in human balance control are consistent across different biomechanical contexts. *J. Neurophysiol.* **103**, 3084-3098.
- Torres-Oviedo, G., Macpherson, J. M. and Ting, L. H. (2006). Muscle synergy organization is robust across a variety of postural perturbations. *J. Neurophysiol.* **96**, 1530-1546.
- Tresch, M. C. and Jarc, A. (2009). The case for and against muscle synergies. *Curr. Opin. Neurobiol.* **19**, 601-607.
- Tresch, M. C., Saltiel, P. and Bizzi, E. (1999). The construction of movement by the spinal cord. *Nat. Neurosci.* **2**, 162-167.
- Tresch, M. C., Cheung, V. C. K. and d'Avella, A. (2006). Matrix factorization algorithms for the identification of muscle synergies: evaluation on simulated and experimental data sets. *J. Neurophysiol.* **95**, 2199-2212.
- Turpin, N. A., Guével, A., Durand, S. and Hug, F. (2011). No evidence of expertise-related changes in muscle synergies during rowing. *J. Electromyogr. Kinesiol.*, doi:10.1016/j.jelekin.2011.07.013.
- Valero-Cuevas, F. J., Venkadesan, M., Todorov, E. (2009). Structured variability of muscle activations supports the minimal intervention principle of motor control. *J. Neurophysiol.* **102**, 59-68.
- Weijss, W. A., Sugimura, T. and van Ruyven, L. J. (1999). Motor coordination in a multi-muscle system as revealed by principal components analysis of electromyographic variation. *Exp. Brain Res.* **127**, 233-243.

Chapitre VI : Discussion générale

Les études menées lors de ce travail de thèse montrent que les coordinations musculaires en aviron sont construites autour d'un nombre limité de synergies (i.e., 3), de surcroûts similaires entre des sujets novices et des rameurs entraînés. Néanmoins, les sujets entraînés présentent des couplages plus importants entre les muscles du haut et du bas du corps pour l'une des synergies identifiées, impliquant des co-variations plus marquées entre ces muscles au début de la phase de propulsion. Nous avons observé que les adaptations des coordinations musculaires face à l'augmentation de la puissance demandée ou en présence de fatigue neuromusculaire concernaient principalement des adaptations du niveau d'activité musculaire, alors que l'organisation spatio-temporelle des coordinations (i.e., les coefficients d'activation et les vecteurs des synergies musculaires) reste stable.

Dans cette partie, nous nous proposons de discuter des effets de l'entraînement et des contraintes (i.e., puissance et fatigue) sur les coordinations musculaires. Aussi, il est important de noter que l'interprétation neurophysiologique et biomécanique de ces résultats doit considérer les limites inhérentes aux méthodes et techniques utilisées. En particulier : (i) la détermination du nombre exact de synergies structurant les coordinations musculaires reste une question ouverte, et (ii) l'extraction des synergies musculaires ne fournit pas explicitement d'information sur les niveaux d'activité musculaire. Ainsi, dans la suite de cette discussion, le terme « coordinations musculaires » fera référence à l'organisation spatio-temporelle de l'activité musculaire, c'est-à-dire aux synergies musculaires (en tant que vecteurs) et à leurs profils d'activation dans le temps sans que le niveau d'activité musculaire ne soit pris en compte.

6.1. Effets de l'expertise

Les résultats concernant la similarité des coordinations musculaires entre les novices et les rameurs expérimentés peuvent paraître surprenants. En effet, hormis les différences observées au niveau des poids des muscles (i.e., vecteurs) pour la première synergie, les synergies musculaires et leurs activations dans le cycle sont très semblables entre les deux populations. Cette absence de différences marquées suggèrent (i) que l'organisation des coordinations musculaires n'est pas un facteur discriminant de la performance associée à cette activité sportive, ou (ii) que la manière de caractériser les coordinations musculaires ne permet pas d'identifier finement ces différences. L'étude de la variabilité intra et interindividuelle peut nous permettre cependant de souligner certaines différences. Par exemple, les données de l'étude #2 montrent

qu'il existe moins de variabilité des coefficients d'activation des synergies et des patterns d'activité EMG au sein de la population de rameurs qu'entre les sujets novices. Ceci signifie que les rameurs entraînés tendent à adopter des patterns davantage similaires entre eux. De plus, on a rapporté dans l'étude #3 un effet de l'expertise sur les similarités (i.e., comparaison des $r_{\max}$) entre les patterns EMG pour 8 des 23 muscles (i.e., GL, GM, BF, Long, Ilio, Trau, Br, et Tris) avec l'augmentation de la puissance. Bien que difficile à interpréter, cet effet montre que la puissance affecte la variabilité inter-individuelle des patterns. De manière similaire, lorsque l'on compare les données entre le début et la fin du test de temps limite (i.e., fatigue - données non-publiées) on obtient un effet de l'expertise ($p < 0.05$) au niveau de la similarité entre les patterns EMG pour 5 des 23 muscles (i.e., pour TA, BF, ST, LD et TriL) et au niveau de l'augmentation du niveau d'activité pour 3 des 23 muscles (i.e., pour BF, Br et TriS). En somme, ces résultats suggèrent que les contraintes de fatigue et de puissance affectent les coordinations musculaires de manière différentes entre les deux populations. On peut ajouter qu'il n'existe à notre connaissance aucune méthode statistique validée permettant de tester des différences entre des courbes (i.e., patrons d'activité EMG dans notre cas).

Nous observons aussi que les coefficients d'activation de la synergie #3 (impliquée dans la phase de retour) différent entre les deux populations, suggérant que cette phase n'est pas régulée de manière similaire entre ces populations. Dans la mesure où aucune puissance « propulsive » n'est produite lors de cette phase, cette différence ne peut *a priori* pas avoir une influence directe sur la performance. Il est possible que cette différence soit le résultat d'une adaptation acquise lors des entraînements sur bateau par les rameurs experts. D'autres investigations sont nécessaires pour comprendre l'influence de la phase de retour dans la performance et les différences de coordinations musculaires observées au cours de cette phase du geste technique.

Nous pouvons également formuler l'hypothèse que l'absence de différences majeures entre les sujets novices et les rameurs expérimentés s'expliquerait par la spécificité des coordinations en relation avec le type d'ergomètres utilisés. En d'autres termes, l'ergomètre utilisé (RowPerfect®) pourrait ne pas être suffisamment représentatif de l'activité d'aviron en conditions écologiques. Les différences entre le bateau et l'ergomètre portent essentiellement sur l'action des rames et la dynamique du bateau sur l'eau (Soper et Hume 2004; Hofmijster et al. 2008). Certaines modifications ont été apportées pour tenter de simuler au mieux l'activité

d'aviron sur ergomètre. Par exemple, Hofmijster et al. (2008) ont modifié l'ergomètre d'aviron de telle sorte qu'il puisse simuler la perte de puissance mécanique liée à la fluctuation de la vitesse du bateau (Figure 6.1). En utilisant cet ergomètre, ils ont montré qu'une population d'experts a la capacité de minimiser cette perte de puissance (caractérisée par un paramètre nommé $e_{velocity}$). Ils ont également rapporté que $e_{velocity}$ est lié à la forme des patterns de force appliquée au niveau de la poignée et des cale-pieds, i.e., une plus grande similitude entre ces patterns est liée à des valeurs plus importantes de $e_{velocity}$. Il semble plausible que les différences au niveau des poids de certains muscle constituant la synergie #1 (cf. étude #2) reflètent, au moins partiellement, ces adaptations. Il serait donc intéressant de comparer des sujets entraînés mais de niveaux de performance différents (e.g. niveau régional vs. international) et d'effectuer des comparaisons entre les coordinations musculaires mobilisées sur l'eau et sur ergomètre par ces deux populations.

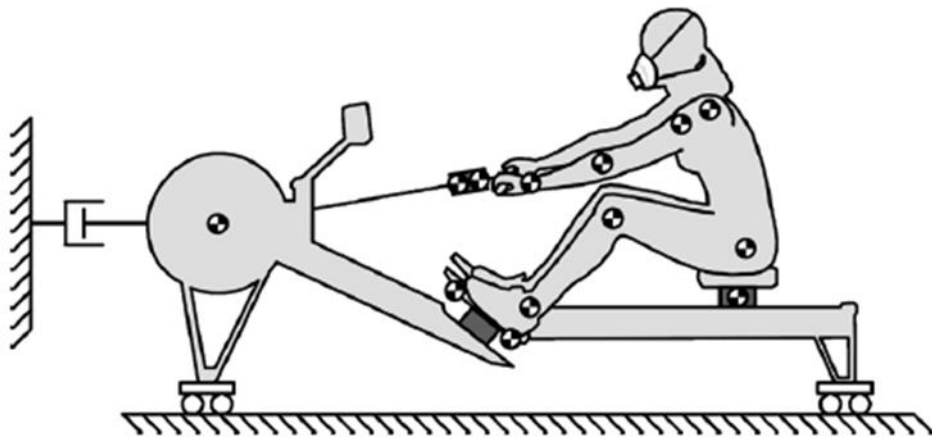


Figure 6.1. Ergomètre utilisé par d'Hofminjster et al. (2008). L'ergomètre est monté sur roulette et lié à l'avant à un servo-mécanisme agissant comme un amortisseur linéaire permettant de simuler la perte de puissance liée à la fluctuation de la vitesse sur l'eau.

6.2. Les compensations musculaires

Il est intéressant de noter que l'analyse conjointe des paramètres mécaniques et EMG nous a permis de montrer des signes de compensations intermusculaires au cours de la tâche fatigante (cf. étude #4). Ces compensations s'effectueraient *via* des modifications des niveaux d'activité des muscles alors que la structure des coordinations, c'est-à-dire les synergies musculaires, reste stable. La fatigue peut être localisée au niveau central, i.e., spinal ou supra-

spinal (Gandevia 2001), et/ou au niveau périphérique (Enoka et Duchateau 2008). Ce phénomène peut induire : (i) une augmentation du nombre d'unités motrices recrutées accompagnée ou non d'une modification de leur fréquence de décharge (Bigland-Ritchie 1981; Bigland-Ritchie et Woods 1984; Cifrek et al. 2009), et/ou (ii) une réorganisation des coordinations musculaires. Ces réorganisations consistent en des compensations spatiales, i.e., entre plusieurs unités motrices (Westgaard et de Luca 1999; Bawa et al. 2006), entre plusieurs compartiments musculaires (Kleine et al. 2000; Farina et al. 2008), et/ou entre des muscles synergistes croisant (Akima et al. 2002; Clark et al. 2003) ou non (Ringaud et al. 2006; Dorel et al. 2009) la même articulation. Ce type de compensations spatiales est permis grâce à la redondance musculaire. Ces réorganisations peuvent encore prendre la forme de déphasages temporels (Kyröläinen et Smith 1999; Caldwell et al. 2003; Gorelick et al. 2003; Billaut et al. 2005) supposés compenser la perte de raideur (Bonnard et al. 1994) ou une possible augmentation du délai électromécanique (Li et Baum 2004). Les résultats de l'étude #4 mettent en évidence une augmentation du niveau d'activité pour certains muscles. Dans la mesure où des modifications de l'onde M sont rarement rapportées au cours de ce type d'exercice (i.e., temps limite d'environ 5 à 10 minutes), cette augmentation est sans doute liée à un recrutement d'unités motrices supplémentaires. A noter que ce recrutement supplémentaire peut intervenir soit (i) pour compenser une altération de la fonction contractile (dans ce cas, la force produite par le muscle peut ne pas augmenter malgré l'augmentation de son activation), soit (ii) pour produire davantage de force si le muscle est peu ou pas fatigué. Les résultats obtenus chez la population de sujets novices suggèrent des compensations entre les groupes musculaires. Les bras produiraient moins de force (visible à la fin du cycle sur les patterns d'application des forces) ce qui serait compensé par les muscles de la première synergie, notamment le grand fessier et les ischio-jambiers. Cette compensation produit une augmentation de la composante verticale au niveau des cale-pieds et une augmentation des forces appliquées à la poignée au début de la phase de propulsion (cf. étude #4). Cette interprétation est en accord avec l'observation des « produits mécaniques » de la première synergie (cf. étude #2). On peut aussi noter que les efforts verticaux au niveau des cales pieds ne participent *a priori* pas à la production de la performance (Baudouin et Hawkins 2004), c'est-à-dire que les efforts appliqués par les novices deviendraient moins efficaces avec la fatigue. En conclusion, ces données suggèrent que le maintien de la puissance chez les sujets novices a été effectué *via* l'augmentation du niveau d'activité des muscles de la première synergie

(principalement les muscles des membres inférieurs) pour compenser la perte de force subie par les muscles de la deuxième synergie (principalement les muscles des bras et avant-bras).

6.3. L'Apprentissage

Ce travail de thèse montre que les synergies musculaires sont reproductibles et que le sujet novice utilise des synergies musculaires similaires au sujet expert. Ces résultats sont en phase avec des données obtenues lors d'une tâche de maintien postural (Torres-Oviedo et al. 2006) et suggèrent que l'adoption d'une coordination spécifique pourrait être contrainte par les synergies musculaires intrinsèques déjà existantes chez l'individu (Carson et Riek 2001). Certains auteurs ont suggéré que les synergies musculaires seraient stables et que l'acquisition des nouvelles coordinations musculaires s'effectueraient principalement par la modulation des coefficients d'activation des synergies (Poggio et Bizzi 2004). Ainsi, D'avella et Paï (2010) suggèrent d'utiliser ce paradigme pour appuyer l'hypothèse de l'utilisation des synergies musculaires comme unité de contrôle du mouvement. Plus précisément, ils proposent d'entraîner des sujets à réaliser des mouvements incompatibles ou compatibles avec la structure des synergies et font l'hypothèse que l'apprentissage de mouvements compatibles sera plus rapide. Il est intéressant de noter que plusieurs études suggèrent que l'adaptation des coordinations musculaires avec l'entraînement serait dépendante de la structure des synergies existantes (Debicki et Gribble 2004; de Rugy et al. 2008). Par exemple, Debicki et Gribble (2004) utilisent une tâche de pointage dans un champ de forces (appliquées *via* un manipulandum), et appliquent des forces d'interactions ou des forces directes sur le bras. Les résultats montrent que les activités musculaires ne s'adaptent pas de manière individuelle, ce que prédisent pourtant certains modèles de contrôle moteur comme les théories de contrôle musculaire direct et individualisé (Todorov 2000) ou la théorie du point d'équilibre (Feldman et al. 2009). Ces résultats sont donc plutôt en faveur de la théorie des synergies musculaires. Cependant, d'autres études suggèrent des réorganisations au niveau du pattern de distribution des activités musculaires (i.e., les synergies) avec l'apprentissage (Carson et Riek 2001; Shemmell et al. 2005). Nos résultats suggèrent quant à eux à la fois des modifications spatiales et temporelles (voir DISCUSSION, § 6.1), bien que celles-ci restent modestes (cf. étude #2). On peut noter que des adaptations des deux composantes ont été précédemment montrées chez l'animal (des rongeurs) dans l'apprentissage d'une tâche d'atteinte et de capture d'objets (Kargo 2003).

D'autres expérimentations plus « directes » sont cependant nécessaires pour vérifier les hypothèses de D'avella et Paï (2010). Par exemple, il serait intéressant de comparer les synergies musculaires chez les mêmes sujets avant et après une période d'entraînement.

6.4. Considérations méthodologiques

6.4.1. Sélection du nombre de synergies

La dimensionnalité d'un jeu de données multi-variées représente le nombre de dimensions minimum permettant de représenter les données sans perte d'informations majeures. La capacité de réduire les dimensions implique la présence de redondance dans les données (ici, il s'agit simplement de la présence de co-variations entre les variables). La détermination du nombre de synergies musculaires n'est pas triviale et reste une question ouverte (Tresch et al. 2006). Dans la littérature (Torres-Oviedo et al. 2006; Clark et al. 2009; Hug et al. 2010) et les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse, le nombre de synergies musculaires a été déterminé comme le plus petit nombre permettant d'obtenir une VAF > 90%. En effet, nous avons constaté que l'utilisation de ce seuil arbitraire de 90% conduit à une meilleure représentation des données pour la comparaison entre les sujets, et assure dans le même temps un niveau de reconstruction « correct » (Hug et al. 2010). D'autres auteurs cherchent à identifier le point d'inflexion (ou *knee-point*) de la courbe représentant « VAF » en fonction du « nombre de synergies » (Cheung et al. 2005; Ajiboye et Weir 2009). Là aussi, la détermination du point d'inflexion nécessite le choix d'un seuil arbitraire. Globalement, il n'existe pas de consensus sur la meilleure méthode à utiliser pour déterminer le nombre de synergies. Ainsi, les variations du nombre de synergies extraites par les différentes méthodes et dans les différentes études posent la question de la signification physiologique des synergies musculaires extraites. En d'autres termes, les synergies représentent-elles réellement des unités de contrôle du mouvement ? D'autres problèmes inhérents au contenu du signal EMG et à son traitement rendent difficile la détermination du nombre de synergies et leurs comparaisons entre différentes conditions expérimentales et entre les études. Par exemple, le lissage du signal EMG (via l'application d'un filtre passe bas) modifie la variance du signal et la forme de la relation entre la VAF et le nombre de synergies extraites. Dans une étude récente (Hug, Turpin et al. soumis, cf. ANNEXE III), nous avons cherché à comparer les différentes méthodes existantes dans la littérature en leur associant un « effet filtre ».

Pour cette étude 10 sujets (4 femmes et 6 hommes ; âge moyen = $21,1 \pm 2,3$ ans) ont participé aux expérimentations. Ils ont effectué une tâche de pédalage sur cycloergomètre, consistant en un échauffement standardisé de 20 minutes suivi d'une épreuve sous maximale d'une durée de 3 minutes à 300 Watts pour les hommes et 220 Watts pour les femmes à une fréquence de pédalage fixe (i.e., entre 90 et 105 rpm). 11 muscles du côté droit du corps ont été enregistrés : gluteus maximus, semimembranosus, longue portion du biceps femoris, tensor fasciae latae, vastus medialis, rectus femoris, vastus lateralis, gastrocnemius medialis et lateralis, soleus et le tibialis anterior. Les signaux EMG ont été filtrés (20 Hz, passe haut-filtre de Butterworth, ordre 4), rectifiés et lissés (passe-bas, filtre de Butterworth, ordre 2) avec différentes fréquences de coupure utilisées dans la littérature : 4 Hz (Neptune et al. 2009; Clark et al. 2010), 10 Hz (Cappellini et al. 2006) et 15 Hz (Monaco et al. 2010). L'extraction des synergies a été effectuée par factorisation matricielle non-négative (voir le chapitre MATERIEL ET METHODES) sur 20 cycles de pédalage consécutifs.

Différentes méthodes ont été utilisées pour déterminer le nombre de synergies. La méthode du meilleur ajustement linéaire (**BLF**-Best Linear Fit) choisi le plus petit nombre de synergies (n), tel qu'une régression linéaire de la courbe « VAF » vs. « nombre de synergies » de n à N (N étant le nombre maximal de synergies extraites, e.g. 23 pour nos expérimentations en aviron), ait une erreur résiduelle (i.e., RMSE) inférieure à 5×10^{-5} (Cheung et al. 2005 ; Ajiboye et Weir 2009). En d'autres termes, le point choisi représente le point à partir duquel la courbe devient une ligne droite. Une autre méthode consiste à évaluer la courbure, en utilisant ici trois points adjacents successifs de la courbe « VAF » vs. « nombre de synergies ». Avec n allant de $N-1$ à 2, on choisi le premier n tel que la courbure soit $> 0,075$, c'est-à-dire que l'on choisi le point où la courbe devient fortement concave (Tresch et al. 2006). Cette méthode est nommée

KP (Knee Point) ici. La formule de la courbe est : $courbure = \frac{(x'y'' - y'x'')}{(x'^2 + y'^2)^{2/3}}$ avec $x = [1 \text{ à } N]$ le

nombre de synergies extraites et $y = \text{VAF}$, les primes indiquent les dérivées. Enfin, nous avons utilisé une méthode récemment utilisée par Cheung et al. (2009), nommée **KP2** (Knee Point #2) dans ce mémoire de thèse. La relation « VAF » vs. « nombre de synergies » est construite à la fois à partir des données EMG originales et à partir de données déstructurées (i.e., les valeurs de la matrice EMG originale sont permutées de manière aléatoire). La relation « VAF » vs. « nombre de synergies » établie à partir des données non structurées peut être modélisée par une

droite. Le nombre de synergies n est alors défini comme le point au-delà duquel la pente de la courbe originale devient inférieure à 75% de la pente des données non structurées. La pente en x_i est estimée par la pente de la régression linéaire effectuée sur 3 points adjacent (i.e., (x_{i-1}, y_{i-1}) , (x_i, y_i) et (x_{i+1}, y_{i+1})). En d'autres termes, cette méthode détermine le point à partir duquel l'augmentation de la VAF est expliquée par le hasard.

Les résultats de ce travail montrent que pour trois des méthodes utilisées le lissage du signal influence le nombre de synergies extraites. De surcroît, toutes ces méthodes donnent des résultats (i.e., nombre de synergies) différents pour les mêmes données utilisées (Figure 6.2). Cette étude souligne (i) la difficulté de définir le nombre « correct » de synergies musculaires et (ii) l'importance du choix de la fréquence de coupure à utiliser.

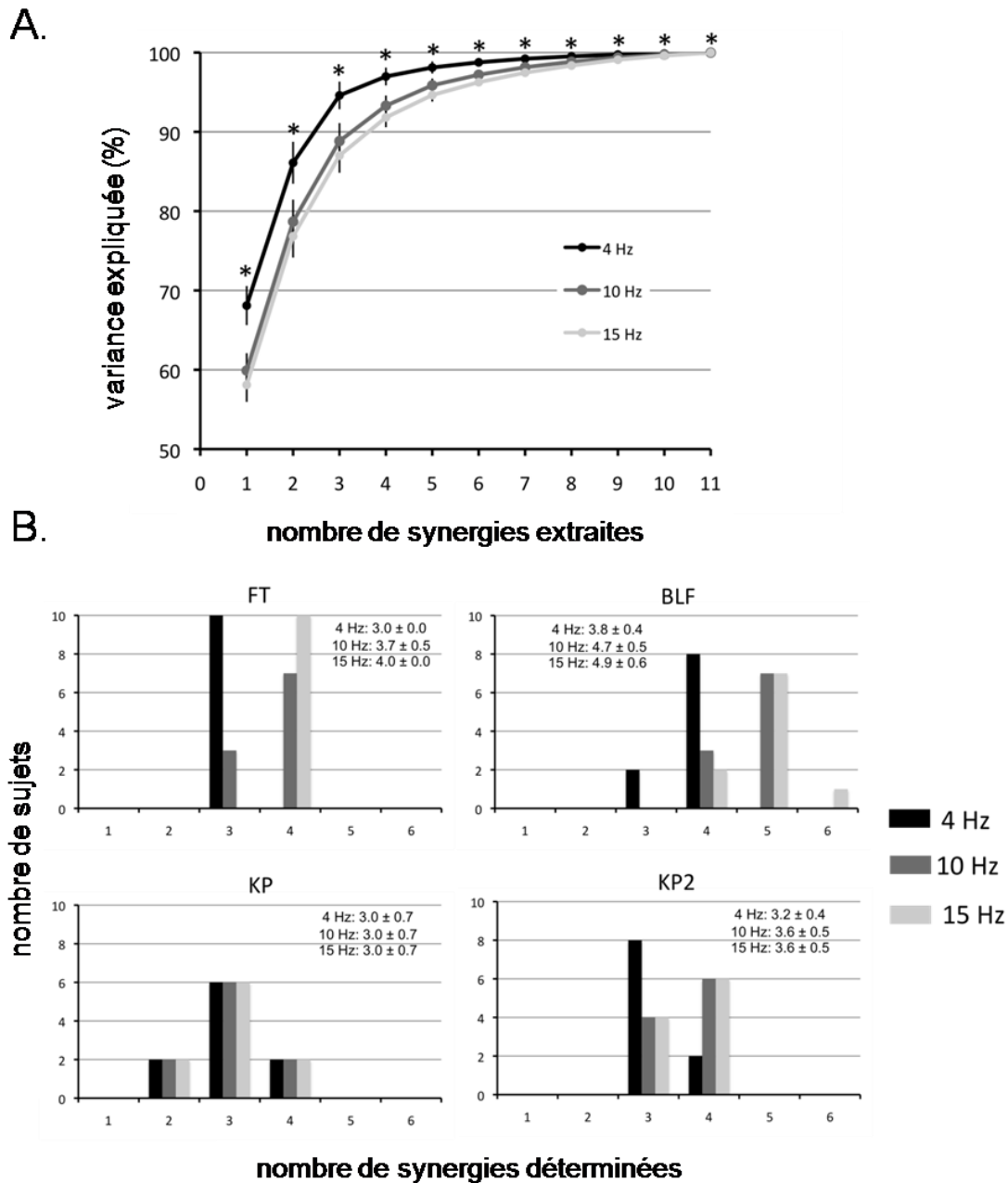


Figure 6.2. Effet de la fréquence de coupure du filtre passe-bas sur la détermination du nombre de synergies testé pour 4 méthodes différentes. A. Effet du filtre sur la variance expliquée en fonction du nombre de synergies extraites. Le filtre affecte de manière importante la variance du signal et la forme de la courbe. **B.** Distribution du nombre de sujets en fonction du nombre de synergies déterminé pour les 4 méthodes utilisées. * indiquent une différence significative entre les VAFs observées entre les 3 fréquences de coupure. FT : Fixed Threshold, BLF : Best Linear Fit, KP : Knee Point, KP2 : Knee Point méthode #2 (voir le texte pour plus de détails).

6.4.2. *Couplages des synergies musculaires*

Une autre limitation de la capacité à évaluer le nombre correcte de synergies concerne la possibilité (théorique) que les synergies soient couplées (Clark et al. 2009) et que ces couplages dépendent de la tâche (Cheung et al. 2005). En utilisant comme critère de sélection un seuil fixe (i.e., > 90%), Clark et al. (2010) ont montré que le nombre de synergies est prédictif des performances lors de la marche chez des patients ayant subi un Accident Vasculaire Cérébral (AVC). Plus précisément, leurs résultats montrent que les patients possèdent moins de synergies (i.e., 2) que les sujets sains (i.e., 4). D'après ces auteurs, les deux synergies identifiées chez les patients représentent le couplage des synergies identifiées chez les sujets sains.

Lorsque l'on compare les données de la littérature et les données obtenues dans le cadre de l'étude #1, on s'aperçoit que les synergies extraites lors du geste de pédalage et de la marche sont similaires (Figure 6.3). L'extraction de 4 synergies permet d'expliquer la majorité de la variance des données lors d'une tâche de marche (Neptune et al. 2009), alors que 3 synergies suffisent lors d'une tâche de pédalage (Hug et al. 2010). L'observation des synergies en pédalage suggère qu'il existerait un couplage entre deux des synergies trouvées lors la marche. Plus précisément, une des synergies extraites lors du pédalage (synergie #2, Figure 6.3) implique à la fois les muscles du triceps sural (synergie nommée *Sural*) et les ischios-jambiers (synergie nommée *Flex*), alors que ces deux groupes de muscles constituent deux synergies distinctes lors de la marche. Il est aussi important de noter que les synergies extraites (i.e., *Sural* + *Flex*) sont robustes face à des conditions extrêmes de pédalage (Hug et al. 2011). Les résultats de Hug et al. (2011) suggèrent également que la synergie qu'on nommera [*Sural* + *Flex*] représente une synergie couplée, i.e., l'activation synchrone de deux synergies différentes. En effet, ces auteurs rapportent que les muscles du triceps surae et les ischios-jambiers sont différemment affectés par l'augmentation de la puissance allant dans le sens d'un découplage entre ces deux groupes musculaires. On peut aussi rajouter que les synergies extraites lors de la marche et de la course sont aussi extrêmement similaires, notamment concernant les muscles des membres inférieurs (Cappellini et al. 2006). Les différences entre marche et course concernent principalement les coefficients d'activation d'une des synergies (i.e., *Sural*) activée plus tôt dans le cycle, confortant ainsi l'hypothèse des synergies musculaires. Ces observations faites pour les gestes locomoteurs appuient la théorie du *common core* de Zehr et collaborateurs (2007) suggérant que l'ensemble des gestes locomoteurs sont contrôlés par les mêmes CPGs que certains auteurs ont identifiés

comme étant associés aux synergies musculaires (Cheung et al. 2005). En outre, ces données renforcent l'hypothèse de l'encodage des synergies musculaires au niveau spinal, au moins pour ce type de mouvement.

En conclusion, ces résultats suggèrent : (i) que les synergies peuvent représenter des synergies musculaires couplées puisqu'en pédalage [*Sural* + *Flex*] covarient fortement, formant d'après notre définition une seule synergie, (ii) que le couplage des synergies peut être altéré par des contraintes extrêmes associées à la tâche ou par des atteintes neurologiques (i.e., AVC) et enfin (iii) que les mêmes synergies peuvent être utilisées dans des contextes différents (course / marche / pédalage).

Les travaux présentés dans ce manuscrit soulignent que les vecteurs des synergies sont composés de nombreux muscles des membres supérieurs, des membres inférieurs et/ou des muscles du tronc. Il nous est impossible d'inférer l'organisation nerveuse responsable de la création de telles synergies. Néanmoins, il semble peu probable que les synergies en tant que structures nerveuses puissent être constituées d'un si grand nombre de muscles (Kalaska 2009). On pourrait donc s'attendre à ce que ces synergies observées en aviron représentent des synergies couplées plutôt que des unités de contrôle intrinsèques.

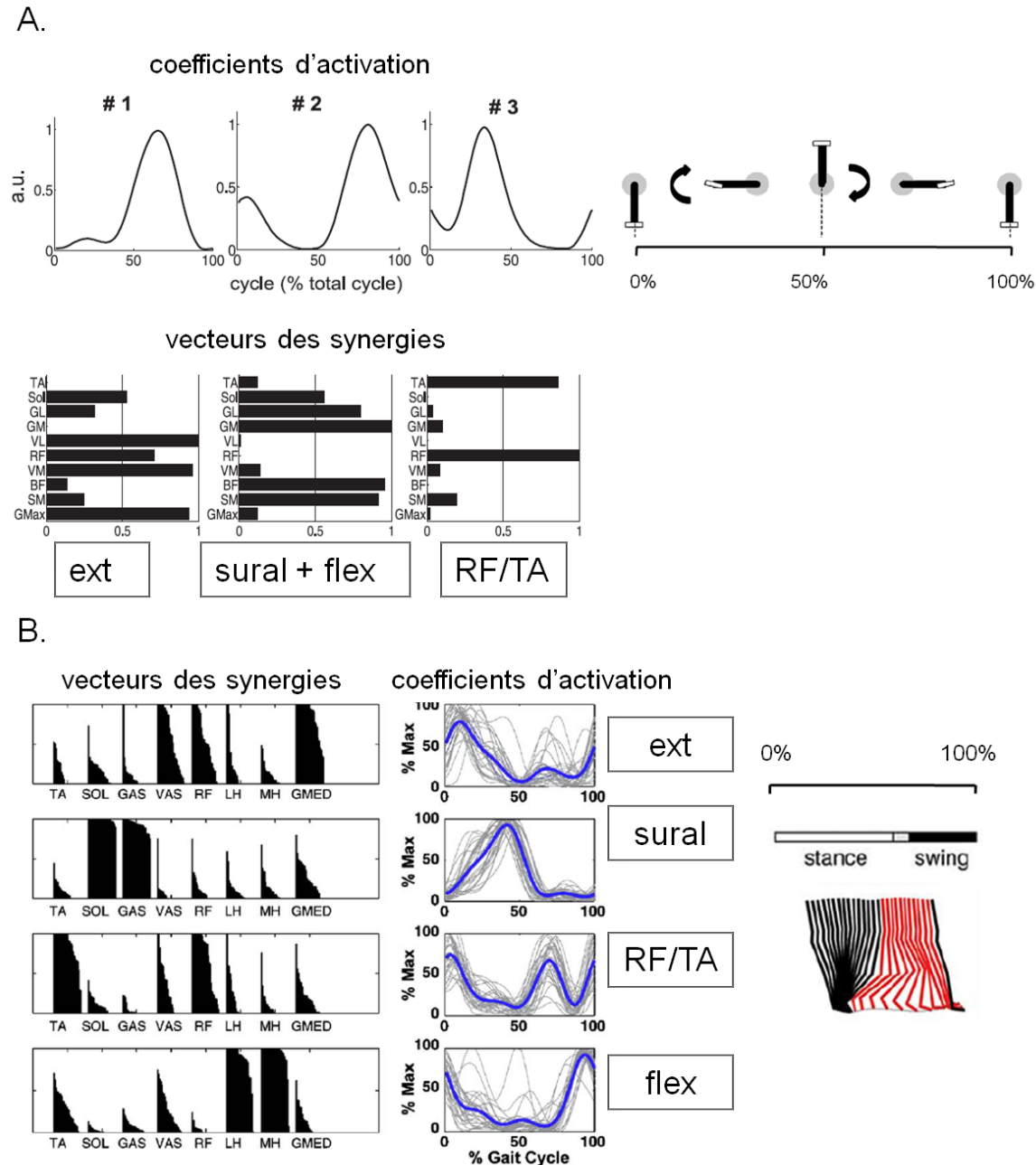


Figure 6.3. Comparaison des synergies extraites pour deux tâches locomotrices différentes. **A.** Synergies extraites lors du pédalage (Hug et al. 2010). **B.** Synergies extraites lors de la marche (Neptune et al. 2009). Les régions noires représentent les poids des muscles (formés pour chaque muscle de 28 histogrammes i.e., 12 sujets x 2 membres inférieurs). L'observation de ces données suggère que les mêmes synergies sont utilisées dans les deux activités et qu'en pédalage la synergie *sural* est couplée à la synergie *flex* toutes deux observées pendant la marche : tibialis anterior ; **SOL** : soleus ; **GL** : gastrocnemius lateralis ; **GM** : gastrocnemius medialis ; **VL** : vastus lateralis ; **RF** : rectus femoris ; **VM** : vastus medialis ; **BF/LH**, biceps femoris ; **SM** : semimembranosus ; **Gmax** : gluteus maximus ; **GAS** : gastrocnemius medialis et lateralis ; **VAS** : vastus ; **MH** : semitendinosus/semi-membranosus ; **GMED** : gluteus medius.

6.5. Arguments contre l'hypothèse des synergies musculaires

6.5.1. La redondance musculaire

Nous avons présenté en introduction de ce manuscrit de thèse les différentes études soutenant l'hypothèse de l'utilisation des synergies musculaires pour le contrôle du mouvement. Une telle organisation implique que le contrôle de chaque muscle impliqué dans la tâche n'est pas indépendant. Prouver cette indépendance c'est donc aller contre la théorie des synergies musculaires ou lui trouver des exceptions. Pour certains auteurs, les synergies musculaires sont une conséquence des contraintes de la tâche plutôt qu'une stratégie de contrôle (Kutch et al. 2008; Valero-Cuevas et al. 2009). Cette critique remet en cause implicitement la redondance musculaire en suggérant qu'il n'existe qu'un nombre limité de combinaisons d'activités musculaires permettant de réaliser une tâche donnée. Par exemple, en utilisant des approches à la fois expérimentales et numériques, une étude récente menée par Kutch et Valero-Cuevas (2011) montre que moins de 5% des vecteurs forces accessibles produit avec l'index ou la jambe lors une tâche isométrique sont robustes face à la suppression de la contribution d'un des muscles participant à la tâche. Valero-Cuevas (2000) avait précédemment montré que la redondance des activations musculaires pour la production d'un vecteur force au niveau de l'index n'est vraie que pour des amplitudes sous-maximales de ces vecteurs. En conclusion, ces études remettent en question la multiplicité des solutions motrices (en termes de coordinations musculaires) permettant d'effectuer une tâche donnée, faisant ainsi des synergies musculaires une conséquence de cette absence de redondance. De plus, certains modèles d'organisation des coordinations musculaires partant d'un *a priori* d'indépendance des activations musculaires parviennent à prédire les patterns d'activité EMG (Todorov 2004), ce qui pourrait signifier que les synergies observées sont une conséquence de ces modes d'organisation et non une cause (d'Avella et al. 2011).

6.5.2. Preuves d'indépendance dans le contrôle de l'activité musculaire

Des études récentes (Todorov et Ghahramani 2004; Kutch et al. 2008; Valero-Cuevas et al. 2009) semblent fournir des éléments qui réfutent l'existence de synergies musculaires comme unité de contrôle. Kutch et collaborateurs (2008) ont étudié la variabilité de la force produite par l'index dans différentes directions pour montrer que les patterns de variabilité reflètent plus

probablement un contrôle individualisé des muscles qu'un contrôle des synergies musculaires. L'étude de Todorov et Ghahramani (2004) a cherché à identifier les synergies musculaires en utilisant l'ACP sur divers mouvements de préhension de la main et montrent que les vecteurs des synergies extraits sont spécifiques à chaque tâche. L'étude de Valero-Cuevas et al. (2009) a montré en utilisant l'ACP et l'ICA que les coordinations observées ne sont pas compatibles avec l'hypothèse des synergies musculaires. On peut donc formuler au moins deux hypothèses : (i) ces études constituent des exceptions, ou (ii) les structurations observées dans les autres études relèvent effectivement des contraintes de la tâche. Dans la mesure où ces études sont réalisées sur les muscles de la main (Todorov et Ghahramani 2004; Kutch et al. 2008; Valero-Cuevas et al. 2009), on pourrait supposer que cette absence de structuration des activations musculaires reflète le haut degré de spécialisation et la flexibilité inhérente à ce système (Lemon 2008; Tresch et Jarc 2009). En effet, chez l'Homme, un contrôle indépendant des muscles de la main est permis fonctionnellement par des connexions monosynaptiques entre le cortex moteur primaire et les motoneurones spinaux controlatéraux (Lemon 2008). D'autres études cependant ont suggéré que le contrôle des activités des muscles de la main pouvait être organisé en synergies musculaires (Overduin et al. 2008; Morrow et al. 2009). On peut rajouter que Valero-Cuevas et al. (2009) ont émis l'hypothèse que ces divergences dans les résultats de la littérature pourraient être liées à des différences dans le type de contrôle utilisé. Plus précisément ils formulent l'hypothèse que la planification et le contrôle en boucle ouverte pourraient s'appuyer sur des synergies musculaires contrairement aux mouvements effectués en boucle fermée¹⁶ (stabilisation des forces par exemple, comme dans l'étude de Valero-Cuevas et al. (2009)). Il serait donc intéressant de tester cette hypothèse en comparant par exemple des mouvements effectués à des vitesses lentes et élevées où on sait que la capacité à utiliser les feedbacks seront différentes (Desmurget et Grafton 2000), ou effectuer des mouvement avec ou sans contrôle du résultat, c'est-à-dire en impliquant plus ou moins fortement un contrôle en boucle fermée.

¹⁶ Dans un système de commande en boucle ouverte, l'ensemble des activations musculaires est défini avant la performance à réaliser. Dans un système de commande en boucle fermée, l'état du « système » est comparé à l'état voulu par le contrôleur et dans le cas d'une divergence entre ces deux paramètres, un signal d'erreur est généré et utilisé pour moduler le comportement du système contrôlé (Desmurget et Grafton 2000).

6.6. *Influence de la méthode d'extraction des synergies musculaires*

Nous avons précédemment souligné les difficultés qui peuvent être liées (i) au choix des méthodes de traitement EMG et (ii) au choix de la méthode de détermination du nombre de synergies musculaires. Une revue de la littérature suggère que la méthode d'extraction peut aussi être discutée. Les synergies sont extraites par factorisation matricielle (ICA, independent component analysis ; ACP, analyse en composante principale ou NMF, non-negative matrix factorization). Les différentes méthodes d'extraction des synergies conduisent en général à des résultats similaires (Tresch et al. 2006) bien que l'ACP ou l'ICA fournissent des poids et des coefficients à la fois négatifs et/ou positifs, ce qui peut rendre difficile l'interprétation des facteurs extraits (Tresch et al. 2006; Ting et Chvatal 2010). La tâche de maintien postural a été étudiée chez l'homme par les équipes de Lena Ting et collaborateurs (The Laboratory for Neuroengineering, Atlanta, USA) et de Mark Latash et collaborateurs (Department of Kinesiology, The Pennsylvania State University, USA). Ces deux groupes de recherche montrent des résultats divergents concernant la stabilité des synergies avec les contraintes (e.g. Robert et al. (2008) vs. Torres-oviedo et al. (2006)). De plus, les études d'Ivanenko et collaborateurs (Ivanenko et al. 2005; Ivanenko et al. 2006) menées sur la marche montrent que les synergies constituent des bouffées d'activités temporellement fixe avec des poids variables et « ajustables » aux conditions, ce que confirment les synergies extraites (par ACP) au sein de leur étude de 2004 (Ivanenko et al. 2004). Au contraire, une étude de Kautz et al. (2011) montrent que les mêmes synergies (extraites par NMF) peuvent expliquer les patterns EMG pour la marche sur tapis roulant ou sur le sol, alors que ces deux modalités se différencient au niveau des patterns d'activation EMG. L'étude de Wakeling et Horn (2009) en pédalage suggère fortement l'existence de stratégies d'activation musculaire différentes pour augmenter la puissance ou la fréquence de pédalage et une analyse des facteurs extraits à partir d'une analyse en composante principale suggère des découplages entre les muscles c'est-à-dire la déstructuration des synergies musculaires aux intensités extrêmes (i.e., 60–140 rpm et 6.5–40 Nm). Les données de Hug et al (2011), utilisant une extraction des synergies par NMF, suggèrent au contraire une grande stabilité des synergies avec les contraintes et ce, bien que les contraintes aient été plus importantes dans cette dernière étude (i.e., 60-90 rpm et 20-200 Nm vs. 60–140 rpm et 6.5–40 Nm). Ces divergences peuvent être liées à la méthode utilisée pour extraire les synergies i.e., notamment PCA vs. NMF (Ting et Chvatal 2010). Des études complémentaires sont nécessaires

pour vérifier cette hypothèse, c'est-à-dire que des comparaisons directes de résultats obtenus avec les différentes méthodes pourraient être envisagées.

6.7. Perspectives de recherche : identification du common drive entre les muscles d'une même synergie

Comme indiqué au chapitre II (§ 2.3), la notion de synergie musculaire peut recouvrir un large éventail de possibilités au niveau du contrôle moteur, notamment (i) des muscles activés par une même commande centrale (*common drive* ou source commune) ou (ii) des muscles activés ensemble mais contrôlés indépendamment (sources synchrones) (Gizter et al. 2011). La notion de « *common drive* » fait référence aux travaux de De Luca et Erim (1982). En effet, il peut exister une co-variation dans l'évolution des fréquences de décharge des motoneurones d'un même muscle, ou de muscles différents (Gibbs et al. 1995; De Luca et Hostage 2010). Ces observations ont suggéré qu'il existerait un contrôle global de l'activité de ces pools de motoneurones et donc que chaque motoneurone ne serait pas contrôlé de manière individuelle. Ce contrôle global des motoneurones d'un ou de plusieurs pools a été nommé *common drive* (De Luca et al. 1982; De Luca et Erim 1994; De Luca et Hostage 2010). Néanmoins, l'identification des fréquences de décharge des motoneurones nécessite l'utilisation de la technique d'électromyographie intramusculaire. L'utilisation d'une matrice d'électrodes peut aussi être envisagée (De Luca et Hostage 2010) bien qu'elle ne permettra d'extraire que des potentiels d'unités motrices situées en surface.

D'autres méthodologies plus indirectes cherchent à quantifier le *common drive* par l'analyse fréquentielle des signaux EMG de surface, i.e., cohérence EMG-EMG (Grosse et al. 2002). La cohérence représente la transformée de Fourier (normalisée) de la fonction de cross-corrélation de deux signaux (Pereda et al. 2005) i.e., si deux signaux possèdent des fréquences communes, ces fréquences seront visibles dans le spectre de la fonction de cross-corrélation. Ces fréquences d'oscillation communes, déterminées au niveau de plusieurs bandes de fréquences (Tableau 6.1), peuvent permettre de caractériser l'input commun entre deux muscles (Grosse et al. 2002). Nous faisons l'hypothèse que ces analyses, couplées aux analyses des synergies musculaires, pourraient nous permettre : (i) de caractériser la source des inputs au niveau des muscles appartenant aux synergies identifiées et nous permettre de distinguer entre sources

communes et sources synchrones, et (ii) de quantifier l'importance de la cohérence entre ces muscles et leurs variations avec les contraintes (i.e., fatigue et puissance) et avec l'expertise.

bande de fréquence (Hz)	origine	tâche associée
1-3 (common drive)	inconnue	contraction isométrique / mouvements lents
6-12 (<i>tremor</i>)	inconnue	contractions isométriques / mouvements lents
15-30 (beta)	cortex moteur	contraction volontaire sous-maximale
60-90 (gamma)	tronc cérébral	mouvements des yeux
60-100	tronc cérébral	respiration

Tableau 6.1. Cohérence EMG-EMG. Fréquences d'oscillations communes observées entre signaux EMGs (i.e., cohérence EMG-EMG), l'origine des oscillations et les tâches dans lesquelles elles ont été observées. D'après Grosse et al. (2002).

Conclusion

En conclusion, nous montrons que les coordinations musculaires en aviron sont construites autour d'un nombre limité de 3 synergies. Les synergies musculaires extraites sont robustes dans le temps et spécifiques au sujet suggérant que l'adoption d'une coordination spécifique pourrait être contrainte par les synergies musculaires intrinsèques déjà existantes chez l'individu. Chez les rameurs entraînés l'une des synergies identifiées montre des couplages plus importants entre les muscles du haut et du bas du corps par rapport aux sujets novices. Les données de la littérature suggèrent que ce couplage spécifique aux experts peut être mis en relation avec la performance. Les synergies identifiées ne sont pas modifiées par la puissance ou la fatigue, bien que des adaptations des niveaux d'activité des muscles aient été observées. Les résultats suggèrent des compensations musculaires avec la fatigue, i.e., le maintien de la puissance chez les sujets novices a été effectué *via* l'augmentation du niveau d'activité des muscles de la première synergie (principalement les muscles des membres inférieurs) pour compenser la perte de force subie par les muscles de la deuxième synergie. Enfin, il faut aussi souligner l'importance des limitations liées à l'étude des synergies musculaires, notamment concernant (i) le choix du filtre utilisé pour obtenir l'enveloppe du signal EMG, (ii) la méthode de détermination du nombre de synergies, et (iii) le choix de la méthode d'extraction des synergies musculaires, qui ont pu conduire, au moins partiellement, aux divergences de résultats observées entre les différentes études de la littérature.

Bibliographie

- Adkins, D. A. L., J. Boychuk, M. S. Remple et J. A. Kleim (2006). Motor training induces experience-specific patterns of plasticity across motor cortex and spinal cord. *J Appl Physiol* 101(6): 1776.
- Ajiboye, A. B. et R. F. Weir (2009). Muscle synergies as a predictive framework for the EMG patterns of new hand postures. *J Neural Eng* 6(3): 036004.
- Akima, H., J. M. Foley, B. M. Prior, G. A. Dudley et R. A. Meyer (2002). Vastus lateralis fatigue alters recruitment of musculus quadriceps femoris in humans. *J Appl Physiol* 92(2): 679-684.
- Arsenault, A. B., D. A. Winter, R. G. Marteniuk et K. C. Hayes (1986). How many strides are required for the analysis of electromyographic data in gait? *Scand J Rehabil Med* 18(3): 133-5.
- Asaka, T., Y. Wang, J. Fukushima et M. L. Latash (2008). Learning effects on muscle modes and multi-mode postural synergies. *Exp Brain Res* 184(3): 323-38.
- Ashe, J. (1997). Force and the motor cortex. *Behav Brain Res* 87(2): 255-69.
- Barrett, R. S. et J. M. Manning (2004). Relationships between rigging set-up, anthropometry, physical capacity, rowing kinematics and rowing performance. *Sports Biomech* 3(2): 221-35.
- Baudouin, A. et D. Hawkins (2002). A biomechanical review of factors affecting rowing performance. *Br J Sports Med* 36(6): 396-402; discussion 402.
- Baudouin, A. et D. Hawkins (2004). Investigation of biomechanical factors affecting rowing performance. *J Biomech* 37(7): 969-76.
- Bawa, P., M. Y. Pang, K. A. Olesen et B. Calancie (2006). Rotation of motoneurons during prolonged isometric contractions in humans. *J Neurophysiol* 96(3): 1135-1140.
- Berniker, M., A. Jarc, E. Bizzi et M. C. Tresch (2009). Simplified and effective motor control based on muscle synergies to exploit musculoskeletal dynamics. *PNAS* 106(18): 7601-7606.
- Bernstein, N. (1967). *The coordination and regulation of movements*. London : Pergamon Press.
- Bigland-Ritchie, B. (1981). EMG/force relations and fatigue of human voluntary contractions. *Exerc Sport Sci Rev* 9: 75-117.
- Bigland-Ritchie, B. et J. J. Woods (1984). Changes in muscle contractile properties and neural control during human muscular fatigue. *Muscle Nerve* 7(9): 691-699.
- Billaut, F., F. A. Basset et G. Falgairette (2005). Muscle coordination changes during intermittent cycling sprints. *Neurosci Lett* 380(3): 265-269.
- Bizzi, E., V. C. K. Cheung, A. d'Avella, P. Saltiel et M. Tresch (2008). Combining modules for movement. *Brain Res Rev* 57(1): 125-133.
- Bonnard, M., A. V. Sirin, L. Oddsson et A. Thorstensson (1994). Different strategies to compensate for the effects of fatigue revealed by neuromuscular adaptation processes in humans. *Neurosci Lett* 166(1): 101-105.
- Boyas, S., A. Nordez, C. Cornu et A. Guevel (2006). Power responses of a rowing ergometer: mechanical sensors vs. Concept2 measurement system. *Int J Sports Med* 27(10): 830-3.

- Burden, A. et R. Bartlett (1999). Normalisation of EMG amplitude: an evaluation and comparison of old and new methods. *Med Eng Phys* 21(4): 247-257.
- Burden, A. M., M. Trew et V. Baltzopoulos (2003). Normalisation of gait EMGs: a re-examination. *J Electromyogr Kinesiol* 13(6): 519-32.
- Byrne, C. A., G. M. Lyons, A. E. Donnelly, D. T. O'Keeffe, H. Hermens et A. Nene (2005). Rectus femoris surface myoelectric signal cross-talk during static contractions. *J Electromyogr Kinesiol* 15(6): 564-75.
- Caldwell, J. S., P. J. McNair et M. Williams (2003). The effects of repetitive motion on lumbar flexion and erector spinae muscle activity in rowers. *Clin Biomech (Bristol, Avon)* 18(8): 704-11.
- Campanini, I., A. Merlo, P. Degola, R. Merletti, G. Vezzosi et D. Farina (2007). Effect of electrode location on EMG signal envelope in leg muscles during gait. *J Electromyogr Kinesiol* 17(4): 515-526.
- Capaday, C., H. Devanne, L. Bertrand et B. A. Lavoie (1998). Intracortical connections between motor cortical zones controlling antagonistic muscles in the cat: a combined anatomical and physiological study. *Exp Brain Res* 120(2): 223-232.
- Cappellini, G., Y. P. Ivanenko, R. E. Poppele et F. Lacquaniti (2006). Motor patterns in human walking and running. *J Neurophysiol* 95(6): 3426-37.
- Carson, R. G. (2006). Changes in muscle coordination with training. *J Appl Physiol* 101: 1506–1513.
- Carson, R. G. et S. Riek (2001). Changes in muscle recruitment patterns during skill acquisition. *Exp Brain Res* 138(1): 71-87.
- Chanaud, C. M., C. A. Pratt et G. E. Loeb (1987). A multiple-contact EMG recording array for mapping single muscle unit territories. *J Neurosci Methods* 21(2-4): 105-12.
- Chanaud, C. M., C. A. Pratt et G. E. Loeb (1991). Functionally complex muscles of the cat hindlimb. V. The roles of histochemical fiber-type regionalization and mechanical heterogeneity in differential muscle activation. *Exp Brain Res* 85(2): 300-13.
- Chapman, A. R., B. Vicenzino, P. Blanch, J. J. Knox et P. W. Hodges (2010). Intramuscular fine-wire electromyography during cycling: Repeatability, normalisation and a comparison to surface electromyography. *J Electromyogr Kinesiol* 20(1): 108-117.
- Cheney, P. D. et E. E. Fetz (1980). Functional classes of primate corticomotoneuronal cells and their relation to active force. *J Neurophysiol* 44(4): 773-791.
- Cheung, V. C. K., A. d'Avella, M. C. Tresch et E. Bizzi (2005). Central and sensory contributions to the activation and organization of muscle synergies during natural motor behaviors. *J. Neurosci.* 25(27): 6419-6434.
- Cheung, V. C. K., L. Piron, M. Agostini, S. Silvoni, A. Turolla et E. Bizzi (2009). Stability of muscle synergies for voluntary actions after cortical stroke in humans. *PNAS* 106(46): 19563-19568.
- Cifrek, M., V. Medved, S. Tonkovic et S. Ostojic (2009). Surface EMG based muscle fatigue evaluation in biomechanics. *Clin Biomech* 24(4): 327-340.

- Clark, B. C., T. M. Manini et L. L. Ploutz-Snyder (2003). Derecruitment of the lumbar musculature with fatiguing trunk extension exercise. *Spine* 28(3): 282-7.
- Clark, D. J., L. H. Ting, F. E. Zajac, R. R. Neptune et S. A. Kautz (2010). Merging of healthy motor modules predicts reduced locomotor performance and muscle coordination complexity post-stroke. *J Neurophysiol* 103(2): 844-57.
- Colloud, F. (2003). Modélisation dynamique du rameur lors d'exercices réalisés sur ergomètres d'aviron. Lyon, Université Claude Bernard-Lyon 1.
- Colloud, F., P. Bahuau, N. Doriot, S. Champely et L. Cheze (2006). Fixed versus free-floating stretcher mechanism in rowing ergometers: mechanical aspects. *J Sports Sci* 24(5): 479-93.
- d'Avella, A. et D. K. Pai (2010). Modularity for sensorimotor control: evidence and a new prediction. *J Mot Behav* 42(6): 361-9.
- d'Avella, A., A. Portone et F. Lacquaniti (2011). Superposition and modulation of muscle synergies for reaching in response to a change in target location. *J Neurophysiol.* (in press)
- d'Avella, A., P. Saltiel et E. Bizzi (2003). Combinations of muscle synergies in the construction of a natural motor behavior. *Nat Neurosci* 6(3): 300-8.
- d'Avella, A. et M. Tresch (2007). Muscle Synergies For Motor Control. *Handbook of Neural Engineering*. M. Akay.
- Dahmane, R., S. Djordjevic, B. Simunic et V. Valencic (2005). Spatial fiber type distribution in normal human muscle Histochemical and tensiomyographical evaluation. *J Biomech* 38(12): 2451-9.
- Davidson, A. W. et C. L. Rice (2010). Effect of shoulder angle on the activation pattern of the elbow extensors during a submaximal isometric fatiguing contraction. *Muscle Nerve* 42(4): 514-21.
- Day, S. J. et M. Hulliger. (2001). Experimental simulation of cat electromyogram: evidence for algebraic summation of motor-unit action-potential trains. *J Neurophysiol* 86: 2144-2158.
- De Luca, C. J. (1979). Physiology and mathematics of myoelectric signals. *IEEE Trans Biomed Eng* 26(6): 313-25.
- De Luca, C. J. (1997). The use of surface electromyography in biomechanics. *J appl Biomech* 13: 135-163.
- De Luca, C. J. et Z. Erim (1994). Common drive of motor units in regulation of muscle force. *Trend Neurosci* 17(7): 299-305.
- De Luca, C. J. et E. C. Hostage (2010). Relationship between firing rate and recruitment threshold of motoneurons in voluntary isometric contractions. *J Neurophysiol* 104(2): 1034-1046.
- De Luca, C. J., R. S. LeFever, M. P. McCue et A. P. Xenakis (1982). Control scheme governing concurrently active human motor units during voluntary contractions. *J Physiol* 329: 129-42.

- de Rugy, A., S. Riek, Y. Oytam, T. Carroll, R. Davoodi et R. Carson (2008). Neuromuscular and biomechanical factors codetermine the solution to motor redundancy in rhythmic multijoint arm movement. *Exp Brain Res* 189(4): 421-434.
- de Sèze, M. et J.-R. Cazalets (2008). Anatomical optimization of skin electrode placement to record electromyographic activity of erector spinae muscles. *Surg Radiol Anat* 30(2): 137-143.
- Debicki, D. B. et P. L. Gribble (2004). Inter-joint coupling strategy during adaptation to novel viscous loads in human arm movement. *J Neurophysiol* 92(2): 754-65.
- Desmurget, M. et S. Grafton (2000). Forward modeling allows feedback control for fast reaching movements. *Trends Cogn Sci* 4(11): 423-431.
- Dorel, S., A. Couturier et F. Hug (2008). Influence of different racing positions on mechanical and electromyographic patterns during pedalling. *Scand J Med Sci Sports*. 19(1):44-54
- Dorel, S., J.-M. Drouet, A. Couturier, Y. Champoux et F. Hug (2009). Changes of pedaling technique and muscle coordination during an exhaustive exercise. *Med Sci Sport Exer* 41(6): 1277-1286.
- Drake, J. D. et J. P. Callaghan (2006). Elimination of electrocardiogram contamination from electromyogram signals: An evaluation of currently used removal techniques. *J Electromyogr Kinesiol* 16(2): 175-87.
- Drew, T., J. Kalaska et N. Krouchev (2008). Muscle synergies during locomotion in the cat: a model for motor cortex control. *J Physiol* 586(5): 1239-1245.
- English, A. W., S. L. Wolf et R. L. Segal (1993). Compartmentalization of muscles and their motor nuclei: the partitioning hypothesis. *Phys Ther* 73(12): 857-867.
- Enoka, R. M. et J. Duchateau (2008). Muscle fatigue: what, why and how it influences muscle function. *J Physiol* 586(1): 11-23.
- Enoka, R. M. et D. G. Stuart (1992). Neurobiology of muscle fatigue. *J Appl Physiol* 72(5): 1631-1648.
- Ericson, M. (1986). On the biomechanics of cycling. A study of joint and muscle load during exercise on the bicycle ergometer. *Scand J Rehabil Med Suppl* 16: 1-43.
- Farina, D., C. Cescon et R. Merletti (2002). Influence of anatomical, physical, and detection-system parameters on surface EMG. *Biol Cybern* 86(6): 445-456.
- Farina, D., F. Leclerc, L. Arendt-Nielsen, O. Buttelli et P. Madeleine (2008). The change in spatial distribution of upper trapezius muscle activity is correlated to contraction duration. *J Electromyogr Kinesiol* 18(1): 16-25.
- Farina, D., R. Merletti, B. Indino et T. Graven-Nielsen (2004). Surface EMG crosstalk evaluated from experimental recordings and simulated signals. Reflections on crosstalk interpretation, quantification and reduction. *Methods Inf Med* 43(1): 30-5.
- Farina, D., Roberto Merletti et R. M. Enoka. (2004). The extraction of neural strategies from the surface EMG. *J Appl Physiol* 96: 1486-1495.
- Feldman, A. G., M. F. Levin et D. Sternad (2009). The equilibrium-point hypothesis: past, present and future. *Progress in Motor Control*, Springer US. 629: 699-726.

- Flash, T. et B. Hochner (2005). Motor primitives in vertebrates and invertebrates. *Curr Opin Neurobiol* 15(6): 660-666.
- Fortin, Y. et D. Robertson (1994). Lower extremity muscle function during ergometer rowing. Unpublished Masters of Science Thesis, University of Ottawa,.
- Gandevia, S. C. (2001). Spinal and supraspinal factors in human muscle fatigue. *Physiol. Rev.* 81(4): 1725-1789.
- Georgopoulos, A. P., J. f. Kalaska, R. Caminiti et J. T. Massey (1982). On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex. *J Neurosci* 2(11): 1527-1537.
- Gibbs, J., L. M. Harrison et J. A. Stephens (1995). Organization of inputs to motoneurone pools in man. *J Physiol* 485(Pt 1): 245-256.
- Giszter, S., C. Hart et S. Silfies (2011). Spinal cord modularity: evolution, development, and optimization and the possible relevance to low back pain in man. *Exp Brain Res* 200(3): 283-306.
- Gordon, S. (2003). A mathematical model for power output in rowing on an ergometer. *Sport Eng* 6(4): 221-234.
- Gorelick, M., J. M. Brown et H. Groeller (2003). Short-duration fatigue alters neuromuscular coordination of trunk musculature: implications for injury. *Appl Ergon* 34(4): 317-25.
- Green, R. A. R. et D. J. Wilson (2000). A pilot study using magnetic resonance imaging to determine the pattern of muscle group recruitment by rowers with different levels of experience. *Skeletal Radiol* 29(4): 196-203.
- Grinyagin, I. V., E. V. Biryukova et M. A. Maier (2005). Kinematic and dynamic synergies of human precision-grip movements. *J Neurophysiol* 94(4): 2284-2294.
- Grosse, P., M. J. Cassidy et P. Brown (2002). EEG-EMG, MEG-EMG and EMG-EMG frequency analysis: physiological principles and clinical applications. *Clin Neurophysiol* 113(10): 1523-1531.
- Guevel, A., S. Boyas, V. Guihard, C. Cornu, F. Hug et A. Nordez (2011). Thigh muscle activities in elite rowers during on-water rowing. *Int J Sports Med* 32(2): 109-16.
- Guidetti, L., G. Rivellini et F. Figura (1996). EMG patterns during running: Intra- and inter-individual variability. *J Electromyogr Kinesiol* 6(1): 37-48.
- Hagerman, F. C. (1984). Applied physiology of rowing. *Sports Med* 1(4): 303-26.
- Halliday, S. E., A. B. Zavatsky et K. Hase (2004). Can functional electric stimulation-assisted rowing reproduce a race-winning rowing stroke? *Arch Phys Med Rehabil* 85(8): 1265-72.
- Hart, C. B. et S. F. Giszter (2010). A neural basis for motor primitives in the spinal cord. *J Neurosci* 30(4): 1322-1336.
- Hase, K., M. Kaya, A. B. Zavatsky et S. E. Halliday (2004). Musculoskeletal loadins in ergometer rowing. *J Appl Biomech* 20: 317-323.
- Hautier, C. A., L. M. Arzac, K. Deghdegh, J. Souquet, A. Belli et J. R. Lacour (2000). Influence of fatigue on EMG/force ratio and cocontraction in cycling. *Med Sci Sports Exerc* 32(4): 839-43.

- Henneman, E., G. Somjen et D. O. Carpenter (1965). Functional significance of cell size in spinal motoneuron. *J Neurophysiol* 28: 560-80.
- Hermens, H. J., B. Freriks, C. Disselhorst-Klug et G. Rau (2000). Development of recommendations for SEMG sensors and sensor placement procedures. *J Electromyogr Kinesiol* 10(5): 361-374.
- Hofmijster, M. J., A.J. VAN Soest et J.J. DE Koning (2008). Rowing skill affects power loss on a modified rowing ergometer. *Med Sci Sports Exerc* 40(6): 1101-10.
- Holdefer, R. et L. Miller (2002). Primary motor cortical neurons encode functional muscle synergies. *Exp Brain Res* 146(2): 233-243.
- Holt, P. J., A. M. Bull, P. M. Cashman et A. H. McGregor (2003). Kinematics of spinal motion during prolonged rowing. *Int J Sports Med* 24(8): 597-602.
- Holtermann, A., C. Grönlund, J. S. Karlsson et K. Roeleveld (2008). Differential activation of regions within the biceps brachii muscle during fatigue. *Acta Physiol* 192(4): 559-567.
- Holtermann, A., K. Roeleveld, P. J. Mork, C. Grönlund, J. S. Karlsson, L. L. Andersen, H. B. Olsen, M. K. Zebis, G. Sjøgaard et K. Sjøgaard (2009). Selective activation of neuromuscular compartments within the human trapezius muscle. *J Electromyogr Kinesiol* 19(5): 896-902.
- Holzbaur, K. R., W. M. Murray, G. E. Gold et S. L. Delp (2007). Upper limb muscle volumes in adult subjects. *J Biomech* 40(4): 742-9.
- Hug, F. (2011). Can muscle coordination be precisely studied by surface electromyography? *J Electromyogr Kinesiol* 21(1): 1-12.
- Hug, F., D. Bendahan, Y. Le Fur, P. J. Cozzone et L. Grélot (2004). Heterogeneity of muscle recruitment pattern during pedaling in professional road cyclists: a magnetic resonance imaging and electromyography study. *Eur J Appl Physiol* 92(3): 334-342.
- Hug, F., J. Drouet, Y. Champoux, A. Couturier et S. Dorel (2008). Interindividual variability of electromyographic patterns and pedal force profiles in trained cyclists. *Eur J Appl Physiol* 104(4): 667-678.
- Hug, F., N. A. Turpin, A. Couturier et S. Dorel (2011). Consistency of muscle synergies during pedaling across different mechanical constraints. *J Neurophysiol.* 106(1):91-103
- Hug, F., N. A. Turpin, A. Guevel et S. Dorel (2010). Is interindividual variability of EMG patterns in trained cyclists related to different muscle synergies? *J Appl Physiol* 108: 1727–1736.
- Hug, F. et S. Dorel (2009). Electromyographic analysis of pedaling: A review. *J Electromyogr Kinesiol* 19(2): 182-198.
- Ivanenko, Y. P., G. Cappellini, N. Dominici, R. E. Poppele et F. Lacquaniti (2005). Coordination of Locomotion with Voluntary Movements in Humans. *J. Neurosci.* 25(31): 7238-7253.
- Ivanenko, Y. P., R. E. Poppele et F. Lacquaniti (2004). Five basic muscle activation patterns account for muscle activity during human locomotion. *J Physiol* 556(1): 267-282.
- Ivanenko, Y. P., R. E. Poppele et F. Lacquaniti (2006). Motor Control Programs and Walking. *Neuroscientist* 12(4): 339-348.

- Janshen, L., K. Mattes et G. Tidow (2003). Asymmetrical muscle work of both legs under symmetrical working conditions. Abstracts VIIth IOC Olympic World Congress on Sport Sciences Athens. IOC Medical Commission 91E.
- Janshen, L., K. Mattes et G. Tidow (2009). Muscular coordination of the lower extremities of oarsmen during ergometer rowing. *J Appl Biomech* 25(2): 156-64.
- Jensen, J. L., P. C. D. Marstrand et J. B. Nielsen (2005). Motor skill training and strength training are associated with different plastic changes in the central nervous system. *J Appl Physiol* 99(4): 1558-1568.
- Johnson, M. A., J. Polgar, D. Weightman et D. Appleton (1973). Data on the distribution of fibre types in thirty-six human muscles. An autopsy study. *J Neurol Sci* 18(1): 111-29.
- Kalaska, J. F. (2009). From intention to action: motor cortex and the control of reaching movements. *Progress in Motor Control*: 139-178.
- Kalaska, J. F., D. A. D. Cohen, M. L. Hyde et M. Prud'homme (1989). A comparison of movement direction-related versus load direction-related activity in primate motor cortex, using a two-dimensional reaching task. *J. Neurosci.* 9(6): 2080-2102.
- Kamen, G. et D. Gabriel (2010). Essentials of electromyography. Human kinetics.
- Kargo, W. J. et D. A. Nitz (2003). Early skill learning is expressed through selection and tuning of cortically represented muscle synergies. *J. Neurosci.* 23(35): 11255-11269.
- Kautz, S. A., M. G. Bowden, D. J. Clark et R. R. Neptune (2011). Comparison of motor control deficits during treadmill and overground walking poststroke. *Neurorehabilitation and Neural Repair*.
- Keenan, K. G., D. Farina, K. S. Maluf, R. Merletti et R. M. Enoka (2005). Influence of amplitude cancellation on the simulated surface electromyogram. *J Appl Physiol* 98(1): 120-131.
- Keenan, K. G., D. Farina, R. Merletti et R. M. Enoka (2006). Amplitude cancellation reduces the size of motor unit potentials averaged from the surface EMG. *J Appl Physiol* 100(6): 1928-1937.
- Klarner, T., H. K. Chan, J. M. Wakeling et T. Lam (2010). Patterns of muscle coordination vary with stride frequency during weight assisted treadmill walking. *Gait Posture* 31(3): 360-5.
- Kleine, B.-U., N.-P. Schumann, D. F. Stegeman et H.-C. Scholle (2000). Surface EMG mapping of the human trapezius muscle: the topography of monopolar and bipolar surface EMG amplitude and spectrum parameters at varied forces and in fatigue. *Clin Neurophysiol* 111(4): 686-693.
- Kleshnev, V. (2002). Power in rowing. *International research in sports biomechanics*: 224-230.
- Kleshnev, V. et I. Kleshnev (1998). Dependence of rowing performance and efficiency on motor coordination of the main body segments. *J Sports Sci* 16(5): 418-9.
- Knicker, A. J., H. Bruning et U. Hartmann (1998). Neuromuscular effects of exhausting rowing ergometry. *ISEK-XII* 98.
- Knight, C. A. et G. Kamen (2005). Superficial motor units are larger than deeper motor units in human vastus lateralis muscle. *Muscle Nerve* 31(4): 475-80.

- Knyazev, A. et M. Argentati (2000). An effective and robust algorithm for finding principal angles between subspaces using an A-based scalar product. Tech. Report 163, Center for Computational Mathematics, University of Colorado at Denver.
- Kouzaki, M. et M. Shinohara (2006). The frequency of alternate muscle activity is associated with the attenuation in muscle fatigue. *J Appl Physiol* 101(3): 715-720.
- Krishnamoorthy, V., S. Goodman, V. Zatsiorsky et M. L. Latash (2003). Muscle synergies during shifts of the center of pressure by standing persons: identification of muscle modes. *Biol Cybern* 89(2): 152-61.
- Krouchev, N., J. F. Kalaska et T. Drew (2006). Sequential activation of muscle synergies during locomotion in the intact cat as revealed by cluster analysis and direct decomposition. *J Neurophysiol* 96(4): 1991-2010.
- Kutch, J. J., A. D. Kuo, A. M. Bloch et W. Z. Rymer (2008). Endpoint force fluctuations reveal flexible rather than synergistic patterns of muscle cooperation. *J Neurophysiol* 100(5): 2455-2471.
- Kutch, J. J. et F. J. Valero-Cuevas (2011). Muscle redundancy does not imply robustness to muscle dysfunction. *J Biomech.* 44(7):1264-70
- Kyröläinen, H. et R. Smith (1999). Mechanical power output and muscle activities during maximal rowing with different stroke rates. *J Hum Mov Stud* 36: 75-94.
- Latash, M. L., J. P. Scholz et G. Schoner (2007). Toward a new theory of motor synergies. *Motor Control* 11(3): 276-308.
- Lee, D. D. et H. S. Seung (2001). Algorithms for non-negative matrix factorization. *Adv Neural Info Proc Syst* 13: 556-562.
- Lemon, R. N. (2008). Descending pathways in motor control. *Annu Rev Neurosci* 31(1): 195-218.
- Li, L. et B. S. Baum (2004). Electromechanical delay estimated by using electromyography during cycling at different pedaling frequencies. *J Electromyogr Kinesiol* 14(6): 647-52.
- Lombard, W. (1905). The Action Of Two Joints Muscles. *Am Phy Educ Rev* 8: 141-145.
- Maestu, J., J. Jurimae et T. Jurimae (2005). Monitoring of performance and training in rowing. *Sports Med* 35(7): 597-617.
- McGregor, A. H., L. Anderton et W. M. Gedroyc (2002). The trunk muscles of elite oarsmen. *Br J Sports Med* 36(3): 214-7.
- McGregor, A. H., A. M. Bull et R. Byng-Maddick (2004). A comparison of rowing technique at different stroke rates: a description of sequencing, force production and kinematics. *Int J Sports Med* 25(6): 465-70.
- McGregor, A. H., Z. S. Patankar et A. M. Bull (2005). Spinal kinematics in elite oarswomen during a routine physiological "step test". *Med Sci Sports Exerc* 37(6): 1014-20.
- McKay, J. L. et L. H. Ting (2008). Functional muscle synergies constrain force production during postural tasks. *J Biomech* 41(2): 299-306.

- McNamara, A., M. Tegenthoff, H. Dinse, C. Büchel, F. Binkofski et P. Ragert (2007). Increased functional connectivity is crucial for learning novel muscle synergies. *NeuroImage* 35(3): 1211-1218.
- Mesin, L., S. Smith, S. Hugo, S. Viljoen et T. Hanekom (2009). Effect of spatial filtering on crosstalk reduction in surface EMG recordings. *Med Eng Phys* 31(3): 374-83.
- Monaco, V., A. Ghionzoli et S. Micera (2010). Age-related modifications of muscle synergies and spinal cord activity during locomotion. *J Neurophysiol* 104(4): 2092-102.
- Morrow, M. M., E. A. Pohlmeier, L. E. Miller et D. Sternad (2009). Control of muscle synergies by cortical ensembles. *Progress in Motor Control*, Springer US. 629: 179-199.
- Muceli, S., A. T. Boye, A. d'Avella et D. Farina (2010). Identifying representative synergy matrices for describing muscular activation patterns during multidirectional reaching in the horizontal plane. *J Neurophysiol* 103(3): 1532-1542.
- Mussa-Ivaldi, F. A. et E. Bizzi (2000). Motor learning through the combination of primitives. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 355(1404): 1755-69.
- Nelson, W. N. et C. J. Widule (1983). Kinematic analysis and efficiency estimate of intercollegiate female rowers. *Med Sci Sport Exer* 15(6): 535-541.
- Neptune, R. R., D. J. Clark et S. A. Kautz (2009). Modular control of human walking: a simulation study. *J Biomech* 42(9): 1282-7.
- Nielsen, J. B. et L. G. Cohen (2008). The olympic brain. Does corticospinal plasticity play a role in acquisition of skills required for high-performance sports? *J Physiol* 586(1): 65-70.
- Nowicky, A. V., R. Burdett et S. Horne (2005). The impact of ergometer design on hip and trunk muscle activity patterns in elite rowers: an electromyographic assessment. *J Sports Sci Med* 4: 18-28.
- Overduin, S. A., A. d'Avella, J. Roh et E. Bizzi (2008). Modulation of muscle synergy recruitment in primate grasping. *J Neurosci* 28(4): 880-92.
- Peltonen, J. E., H. K. Rusko, J. Rantamäki, K. Sweins, S. Niittymäki et J. T. Viitasalo (1997). Effects of oxygen fraction in inspired air on force production and electromyogram activity during ergometer rowing. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 76(6): 495-503.
- Pereda, E., R. Q. Quiroga et J. Bhattacharya (2005). Nonlinear multivariate analysis of neurophysiological signals. *Prog Neurobiol* 77(1-2): 1-37.
- Poggio, T. et E. Bizzi (2004). Generalization in vision and motor control. *Nature* 431(7010): 768-74.
- Pollock, C. L., T. R. Jenkyn, I. C. Jones, T. D. Ivanova et S. J. Garland (2009). Electromyography and kinematics of the trunk during rowing in elite female rowers. *Med Sci Sports Exerc* 41(3): 628-36.
- Pollock, C. L., I. C. Jones, T. R. Jenkyn, T. D. Ivanova et S. J. Garland (2011). Changes in kinematics and trunk electromyography during a 2000 m race simulation in elite female rowers. *Scand J Med Sci Sports*: no-no.
- Poppele, R. et G. Bosco (2003). Sophisticated spinal contributions to motor control. *Trends Neurosci* 26(5): 269-276.

- Prasartwuth, O., T. J. Allen, J. E. Butler, S. C. Gandevia et J. L. Taylor (2006). Length-dependent changes in voluntary activation, maximum voluntary torque and twitch responses after eccentric damage in humans. *J Physiol* 571(Pt 1): 243-52.
- Reid, D. A. et P. J. McNair (2000). Factors contributing to low back pain in rowers. *Brit J Sport Med* 34(5): 321-322.
- Ringaud, C., F. Hintzy et N. Forestier (2006). Évolution de l'activité électromyographique au cours d'un test de pédalage de temps limite à 100 % de puissance maximale aérobie. *Sci Sport* 21(1): 29-31.
- Robert, T. et M. L. Latash (2008). Time evolution of the organization of multi-muscle postural responses to sudden changes in the external force applied at the trunk level. *Neurosci Lett* 438(2): 238-241.
- Rodriguez, R. J., R. P. Rogriguez, S. D. Cook et P. M. Sandborn (1990). Electromyographic analysis of rowing stroke biomechanics. *J Sports Med Phys Fitness* 30(1): 103-8.
- Safavynia, S. A. et L. H. Ting (2011). Task-level feedback can explain temporal recruitment of spatially-fixed muscle synergies throughout postural perturbations. *J Neurophysiol.* (in press)
- Saltiel, P., K. Wyler-Duda, A. D'Avella, M. C. Tresch et E. Bizzi (2001). Muscle synergies encoded within the spinal cord: evidence from focal intraspinal NMDA iontophoresis in the frog. *J Neurophysiol* 85(2): 605-619.
- Schieber, M. H. et G. Rivlis (2005). A spectrum from pure post-spike effects to synchrony effects in spike-triggered averages of electromyographic activity during skilled finger movements. *J Neurophysiol* 94(5): 3325-3341.
- Schwartz, A. B. (2007). Useful signals from motor cortex. *JPhysiol* 579(3): 581-601.
- Shadmehr, R. et J. Krakauer (2008). A computational neuroanatomy for motor control. *Exp Brain Res* 185(3): 359-381.
- Shemmell, J., J. R. Tresilian, S. Riek, B. K. Barry et R. G. Carson (2005). Neuromuscular Adaptation During Skill Acquisition on a Two Degree-of-Freedom Target-Acquisition Task: Dynamic Movement. *J Neurophysiol* 94(5): 3058-3068.
- Shiavi, R., C. Frigo et A. Pedotti (1998). Electromyographic signals during gait: criteria for envelope filtering and number of strides. *Med Biol Eng Comput* 36(2): 171-8.
- Smith, R. M. et W. L. Spinks (1995). Discriminant analysis of biomechanical differences between novice, good and elite rowers. *J Sports Sci* 13(5): 377-85.
- Soderberg, G. L. et L. M. Knutson (2000). A guide for use and interpretation of kinesiological electromyographic data. *Phys Ther* 80(5): 485-98.
- Soper, C. et P. A. Hume (2004). Towards an ideal rowing technique for performance : the contributions from biomechanics. *Sports Med* 34(12): 825-48.
- Stegeman, D. F., D. Dumitru, J. C. King et K. Roeleveld (1997). Near- and far-fields: source characteristics and the conducting medium in neurophysiology. *J Clin Neurophysiol* 14(5): 429-42.

- Steinacker, J. M. et N. H. Secher (1993). Advances in physiology and biomechanics of rowing. *Int J Sports Med* 14 Suppl 1: S1-2.
- Tachibana, K., K. Yashiro, J. Miyazaki, Y. Ikegami et M. Higuchi (2007). Muscle cross-sectional areas and performance power of limbs and trunk in the rowing motion. *Sports Biomech* 6(1): 44-58.
- Tate, C. M., G. N. Williams, P. J. Barrance et T. S. Buchanan (2006). Lower extremity muscle morphology in young athletes: an MRI-based analysis. *Med Sci Sports Exer* 38(1): 122-128.
- Ting, L. H. et S. A. Chvatal (2010). Decomposing muscle activity in motor tasks: methods and interpretation. *Motor control: theories, experiments, and applications* F. Danion et M. Latash, Oxford University Press: 102-138.
- Ting, L. H. et J. L. McKay (2007). Neuromechanics of muscle synergies for posture and movement. *Curr Opin Neurobiol* 17(6): 622-628.
- Todorov, E. (2000). Direct cortical control of muscle activation in voluntary arm movements: a model. *Nature* 3(4).
- Todorov, E. (2004). Optimality principles in sensorimotor control. *Nat Neurosci* 7.
- Todorov, E. et Z. Ghahramani (2004). Analysis of the synergies underlying complex hand manipulation. 26th Annual International Conference of the IEEE EMBS San Francisco, CA, USA
- Torres-Oviedo, G., J. M. Macpherson et L. H. Ting (2006). Muscle synergy organization is robust across a variety of postural perturbations. *J Neurophysiol* 96(3): 1530-1546.
- Torres-Oviedo, G. et L. H. Ting (2007). Muscle synergies characterizing human postural responses. *J Neurophysiol* 98(4): 2144-2156.
- Torres-Oviedo, G. et L. H. Ting (2010). Subject-specific muscle synergies in human balance control are consistent across different biomechanical contexts. *J Neurophysiol* 103(6): 3084-3098.
- Tresch, M. C. et E. Bizzi (1999). Responses to spinal microstimulation in the chronically spinalized rat and their relationship to spinal systems activated by low threshold cutaneous stimulation. *Exp Brain Res* 129(3): 401-416.
- Tresch, M. C., V. C. K. Cheung et A. d'Avella (2006). Matrix factorization algorithms for the identification of muscle synergies: evaluation on simulated and experimental data sets. *J Neurophysiol* 95(4): 2199-2212.
- Tresch, M. C. et A. Jarc (2009). The case for and against muscle synergies. *Curr Opin Neurobiol* 19: 601-607.
- Valero-Cuevas, F. J. (2000). Predictive modulation of muscle coordination pattern magnitude scales fingertip force magnitude over the voluntary range. *J Neurophysiol* 83(3): 1469-1479.
- Valero-Cuevas, F. J., M. Venkadesan et E. Todorov (2009). Structured variability of muscle activations supports the minimal intervention principle of motor control. *J Neurophysiol* 102(1): 59-68.

- Vinther, A., I. L. Kanstrup, E. Christiansen, T. Alkjaer, B. Larsson, S. P. Magnusson, C. Ekdahl et P. Aagaard (2006). Exercise-induced rib stress fractures: potential risk factors related to thoracic muscle co-contraction and movement pattern. *Scand J Med Sci Sports* 16(3): 188-96.
- Volianitis, S. et N. H. Secher (2009). Rowing, the ultimate challenge to the human body – implications for physiological variables. *Clin Physiol Funct Imag* 29(4): 241-244.
- Wakeling, J. M. et T. Horn (2009). Neuromechanics of muscle synergies during cycling. *J Neurophysiol* 101(2): 843.
- Westgaard, R. H. et C. J. de Luca (1999). Motor unit substitution in long-duration contractions of the human trapezius muscle. *J Neurophysiol* 82(1): 501-504.
- Wilson, J. M. J., D. G. Robertson et J. P. Stothart (1988). Analysis of lower limb muscle function in ergometer rowing. *Int J Sport Biomech* 4: 315-325.
- Winter, D. A. (1990). *Biomechanics and motor control of human movement*. Wiley, New York.
- Winter, D. A. et H. J. Yack (1987). EMG profiles during normal human walking: stride-to-stride and inter-subject variability. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 67(5): 402-11.
- Zehr, E. P., J. E. Balter, D. P. Ferris, S. R. Hundza, P. M. Loadman et R. H. Stoloff (2007). Neural regulation of rhythmic arm and leg movement is conserved across human locomotor tasks. *J Physiol* 582(1): 209-227.
- Zipp, P. (1982). Recommendations for the standardization of lead positions in surface electromyography. *Eur J Appl Physiol Occ Physiol* 50(1): 41-54.

Annexes

ANNEXE I: Tutoriel SynEmg®

Guide de l'utilisateur / tutoriel *SynEmg V.1.0*

*Logiciel d'analyse et de traitement des données
électromyographiques et mécaniques*

Auteurs : Nicolas A. Turpin & François Hug

Table des matières

Introduction.....	1
Software requis.....	1
I : Installer et démarrer <i>SynEmg</i> sous matlab	2
Démarrer <i>SynEmg</i>	2
II : Données à intégrer	3
Types de fichiers acceptés (extensions).....	3
Organisation des données à traiter	3
Charger des fichiers	3
Créer le <i>header</i> des données	4
III : Description de la fenêtre principale	6
IV : Filtrage et traitement des données.....	7
Filtrage	7
Enveloppe et RMS	7
Général.....	8
V : Définition des cycles.....	10
VI : Sélection des paramètres pour l'extraction des synergies	11
Normalisation.....	11
VII : Analyse complète	13
VIII : Visualisation des synergies	14
IX : Analyse rapide	16
X : Sauver une session	17
Annexe 1 : Listes des fonctions utilisées et des toolbox nécessaires pour l'exécution du programme <i>SynEmg</i>®	18

Toolboxes utilisées par le programme <i>SynEmg</i> [®]	18
Autres sources	18
Fonctions	18

Introduction

SynEmg est une toolbox créée pour analyser les signaux électromyographiques (EMG) et mécaniques, et extraire à partir des données EMG les composantes appelées synergies musculaires. Il permet de traiter le signal (filtrage/RMS), et d'extraire les synergies musculaires (obtenues par analyses factorielles), ainsi que d'effectuer diverses analyses pour un ou plusieurs sujets.

Ce tutoriel a pour but (i) de définir les fonctionnalités de ce programme, (ii) de permettre à l'utilisateur d'identifier les opérations effectuées par le programme.

Software requis

Les routines implémentées dans *SynEmg* nécessitent Matlab®. La toolbox a été testée sous Matlab® V6 – 2008/2009.

Autres Toolbox nécessaires :

Statistic toolbox de Matlab®

Curve fitting toolbox de Matlab®

I : Installer et démarrer *SynEmg* sous matlab

Démarrer Matlab[®], puis soit (1) dans **file**→**setpath** indiquer le chemin d'accès du dossier contenant *SynEmg*, soit (2) ouvrir le dossier contenant **synemg.m** ainsi que les dossiers associés est dans le « directory ».

Démarrer *SynEmg*

Pour démarrer *SynEmg* sous Matlab[®], taper dans la console Matlab[®] :

```
>> SynEmg ;
```

La fenêtre d'accueil s'ouvre et permet (i) de charger des données déjà traitées (**CHARGER>>**), ou (ii) de spécifier au programme les fichiers à traiter (**suivant>>**) (figure A1.1).

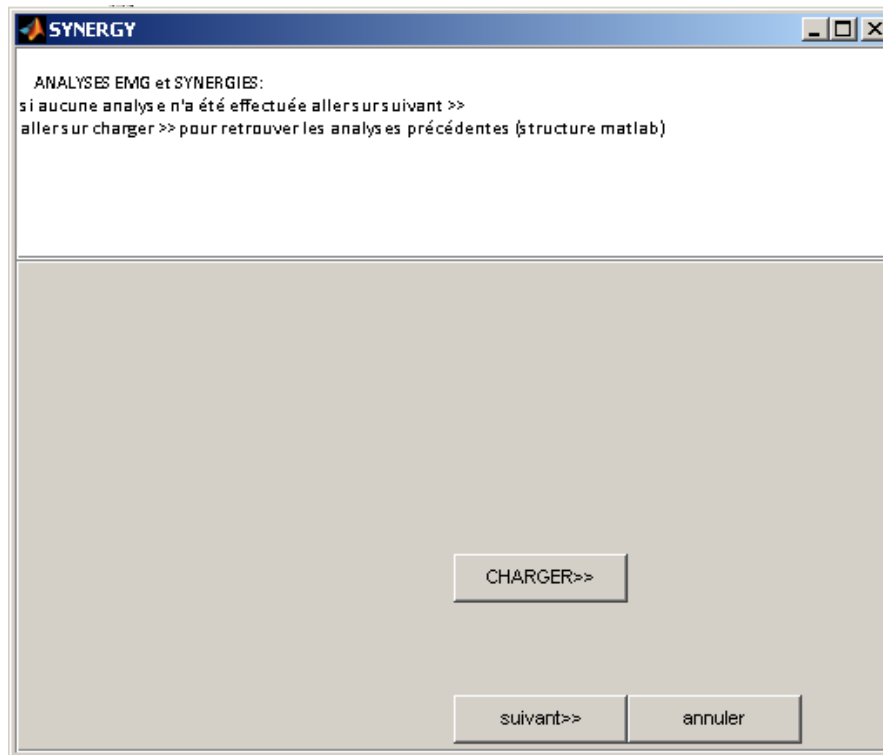


Figure A1.1. Fenêtre principale

II : Données à intégrer

Types de fichiers acceptés (extensions)

Pour les fichiers à traiter : sont traités les fichiers textes (.txt), Matlab[®] (.mat), Delsys[®] (.emg).

Pour les fichiers de découpage des cycles : sont acceptés les fichiers textes (.txt) et Matlab[®] (.mat).

Organisation des données à traiter

Les données doivent être organisées en colonnes, i.e., les données représentent une matrice $n \times m$, où n , le nombre de lignes, représente généralement la dimension temporelle des données, et m , le nombre de colonnes. Chaque colonne représente une voie EMG.

Charger des fichiers

A la sélection **charger>>**, une fenêtre permettant la sélection des données EMG précédemment traitées s'ouvre ; A la sélection de **suivant>>**, une fenêtre permettant de sélectionner (i) les données EMG à traiter, et (ii) le « header » des données s'ouvre (Figure A2.1). Le **header** est une structure Matlab[®] créée par le programme *SynEmg* contenant des informations sur les données à traiter. Si cette structure n'existe pas, elle peut être créée en cliquant sur **créer header**.

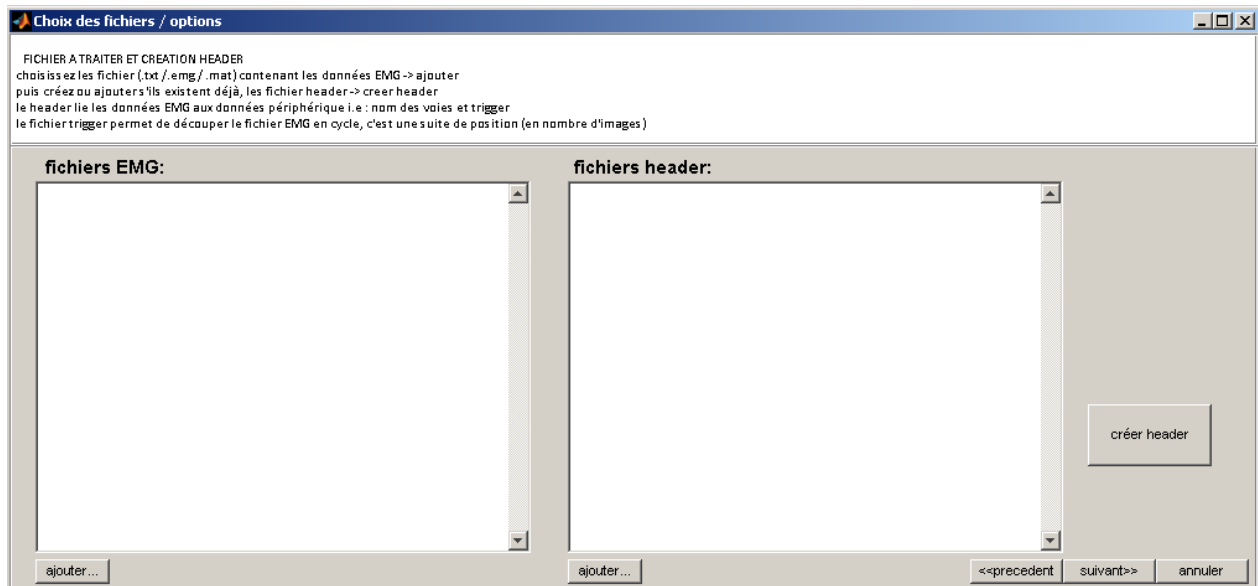


Figure A2.1. Choix des fichiers à traiter

Créer le *header* des données

Le *header* est une structure contenant des informations sur les données : fréquence d'échantillonnage des données, liste de découpage des cycles, nombre et noms des voies, à définir à l'ouverture de la fenêtre (figure A2.2). La liste de découpage des cycles peut être entrée soit manuellement, soit en indiquant un fichier contenant ces données.

Création manuelle du header

fichier associé :
D:\these\all\programmes\SYNERGY\donnees_test\donnee.mat

Fe (Hz)

☐ **entrée manuelle**

☒ **.mat ou var du workspace**

☐ **fichier texte**

nom des voies

RF
TA
Sol
VM
VL

var1
var2
var3

D:\these\all\programmes\SYNERGY\donn...

D:\...\monFichier.txt

sauver à l'emplacement du fichier associé ☒

OK

Figure A2.2. Définition du header des données EMG

III : Description de la fenêtre principale

Une fois les données sélectionnées et le *header* de ces données créé, la fenêtre principale de *SynEmg* est affichée (Figure A3.1). A partir de cette fenêtre, il est possible de :

- (1) définir les paramètres de traitement des données EMG : (EMG>>)
- (2) choisir les cycles ou définir les cycles : (CYCLES>>)
- (3) définir les paramètres d'extraction des synergies : (SYNERGIES>>)
- (4) d'effectuer les analyses : (analyse rapide>> ou analyse complète>>)
- (5) de visualiser les résultats : (visualisation>>)

Les modules d'exportation et de statistiques sont en cours de développement.

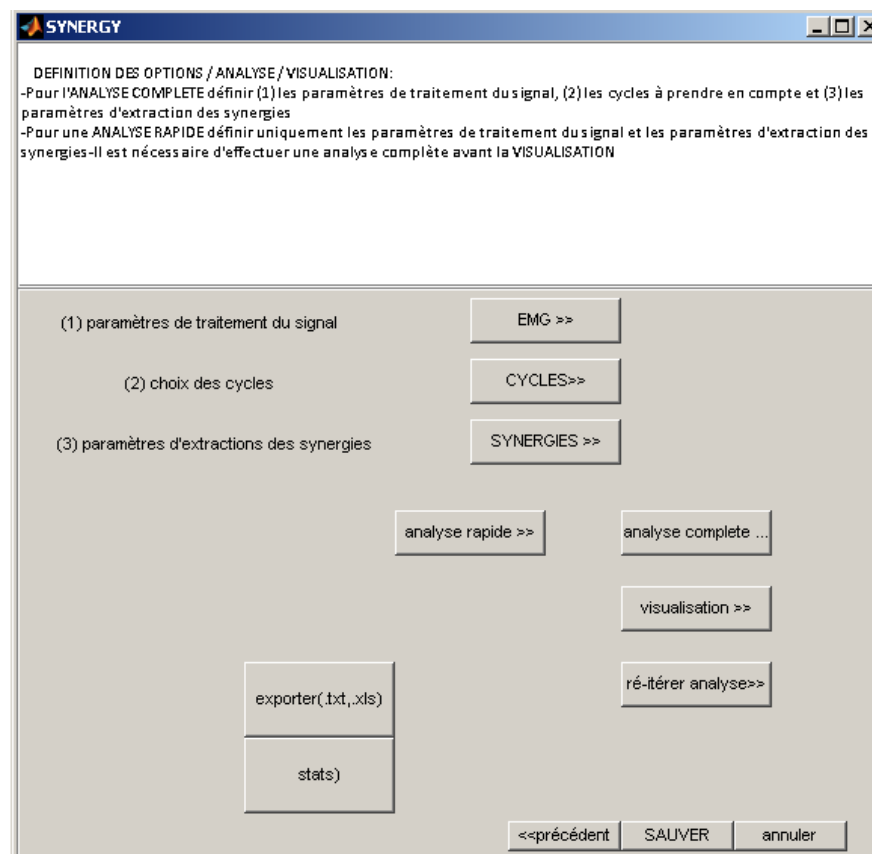


Figure A3.1. Fenêtre principale

IV : Filtrage et traitement des données

La sélection du bouton **EMG»** permet d'ouvrir une fenêtre de dialogue permettant de choisir les options de filtrage. Le filtre de *Butterworth*, classiquement utilisé dans la littérature traitant de l'EMG est utilisée pour toutes les procédures de filtrage utilisé dans le logiciel *SynEmg*[®]. La fonction *filtfilt*[®] de Matlab[®] est utilisée, qui permet d'obtenir un signal filtré sans décalage temporel.

Filtrage

Le logiciel permet de sélectionner l'ordre, le type de filtres (*band-pass*, *high-pass*, *low-pass*, et *stop-band*) et les fréquences de coupure (**Fc**). Dans le cas de la sélection des filtres *band-pass*, et *stop-band* deux fréquences de coupure sont demandées. Ces fréquences fournies par l'utilisateur doivent être mises entre crochets (figure A4.1).

Fe : la fréquence d'échantillonnage du signal.

Fc : fréquence de coupure.

Enlever 50 Hz : cette option permet d'enlever la composante à 50 Hz souvent observée dans des données corrompues par du bruit provenant de sources électriques.

Filtrer : Activer ou non les options de filtrage précédemment sélectionnées.

Enveloppe et RMS

Enveloppe par filtrage

L'enveloppe d'un signal EMG permet sous réserve de procédures de normalisation, de caractériser le niveau d'activité d'un muscle. Elle est obtenue par filtrage ou en prenant la valeur RMS (Root Mean Square) sur plusieurs points. On utilise généralement un filtre passe-bas (*low-pass*) sur les données EMG rectifiées pour l'obtention de l'enveloppe par filtrage.

Ordre : ordre du filtre

Fc : fréquence de coupure pour le filtre passe-bas.

Enveloppe par RMS

Calcul de la RMS (Root Mean Square), d'un signal sur une fenêtre de $2N$ points au point t :

$$RMS(t) = \sqrt{\frac{1}{2N} \sum_{t-N}^{t+N} signal(t)^2}$$

Fenêtre : fenêtre fixe et fenêtre mobile. Pour la fenêtre fixe, les valeurs de RMS correspondent aux points $t = N, 2N, 3N$, etc. Pour la fenêtre mobile ces valeurs correspondent aux points $t = N, N+1, N+2$, etc.

Interpoler : la méthode RMS crée une perte d'information en utilisant $2N$ points pour calculer une valeur RMS, i.e., le nombre de valeurs après traitement ne correspond plus au nombre de valeurs initiales. L'interpolation utilise la méthode des *spline* cubiques pour obtenir un signal possédant un nombre de points égal au nombre de points de départ.

Nbre de points : détermine le nombre de points ($= 2N$) à partir desquels sont calculées les valeurs RMS.

Général

Méthode : choisi la méthode d'obtention des enveloppes, i.e., *RMS*, *enveloppe* (par filtrage numérique), ou *brut* (sans aucun traitement)

re-échant : fixe le nombre de points pour le ré-échantillonnage des données. Cette opération se fait par interpolation dans le cas d'un nombre de points choisi supérieur au nombre de points des données de chaque cycle et par simple sous-échantillonnage dans le cas d'un nombre de points choisi inférieur au nombre de points des données de chaque cycle.

filtrage des données

filtrage général (butterworth)

ordre: 2 type: bandpass

Fe (Hz): 1000

Fc (Hz): [20 400]

enlever 50 Hz ? ☐

filtrer ? ☐

général

Methode: RMS

ré-échant: 200

ENVELOPPE

ordre: 2

Fe (Hz): 1000

Fc (Hz): 5

RMS

fenêtre: mobile

interpoler ? ☒

nbre de pts: 25

OK

Figure A 4.1. Options de traitement des signaux EMG

V : Définition des cycles

Après la sélection de **cycles>>** dans la fenêtre principale, la fenêtre de sélection des cycles s'ouvre. La première étape consiste à charger les données, i.e., commande **charger le sujet**. Des boutons permettent de sélectionner manuellement les parties de données (qui peuvent être découpées en cycle) à utiliser pour extraire les synergies (i.e., **voies à visualiser**, **choix des cycles**). Les données choisies sont traitées (i.e., filtrées) lors de la commande **sauver**. Une option permet de visualiser les données traitées (selon les paramètres définis / voir section IV) ou non. La commande **sauver ceci** permet de sauver les données en cours de visualisation (c'est-à-dire traitées ou non) dans une matrice [temps x voies x cycles].

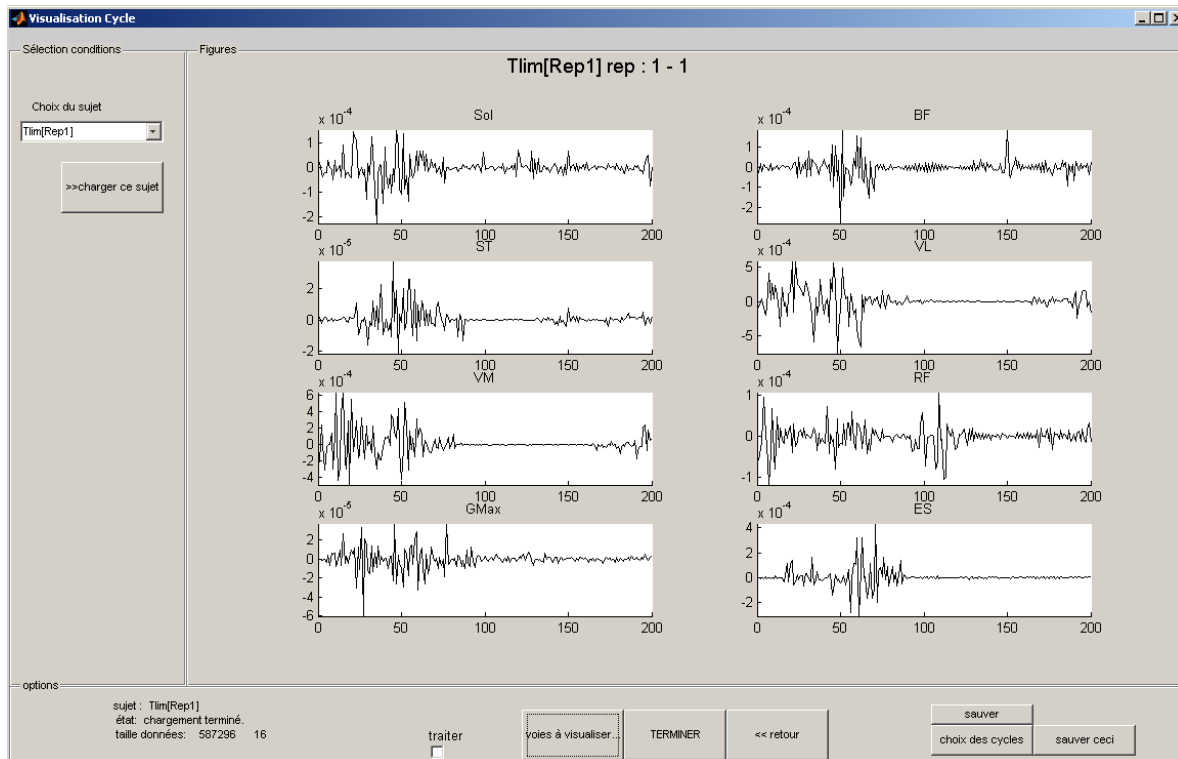


Figure A5.1. Sélections des cycles à traiter

VI : Sélection des paramètres pour l'extraction des synergies

Après la sélection de **synergies»** dans la fenêtre principale, la fenêtre de sélection des options d'extraction des synergies s'ouvre.

Critère : liste déroulante qui permet de déterminer le critère de sélection du nombre de dimension qui compose les données, i.e. = *variance fixe, discriminant, vélicier, scree-test, nombre fixe*.

Variance : liste déroulante qui permet de choisir la méthode de calcul de la variance de matrice, i.e., *rapport de normes, rapport sur centré, rapport centré, rapport centré réduit* (r^2 = corrélation). Les algorithmes sont définis en fonction de la littérature.

Méthode : liste déroulante qui permet de choisir la méthode d'extraction des synergies. Elles correspondent à des factorisations de matrice avec contraintes de non-négativité sauf une (i.e., ACP - analyse en composante principale) qui est associée à une procédure de rotation des facteurs (i.e., *varimax rotation*). Par ailleurs, les méthodes disponibles sont : *lee_seung* , ALS (alternative least square), ACP - *varimax*, ICA, gradient projeté.

Normalisation

Plusieurs normalisations sont proposées avant, pour les signaux EMG (*max, moyenne des pics, moyenne, aucune normalisation*) et après extraction des synergies pour les vecteurs des synergies (*max, norme du vecteur*) et pour les coefficients d'activation des synergies (*max, moyenne des pics, moyenne, aucune normalisation, projection sur vecteurs normés*).

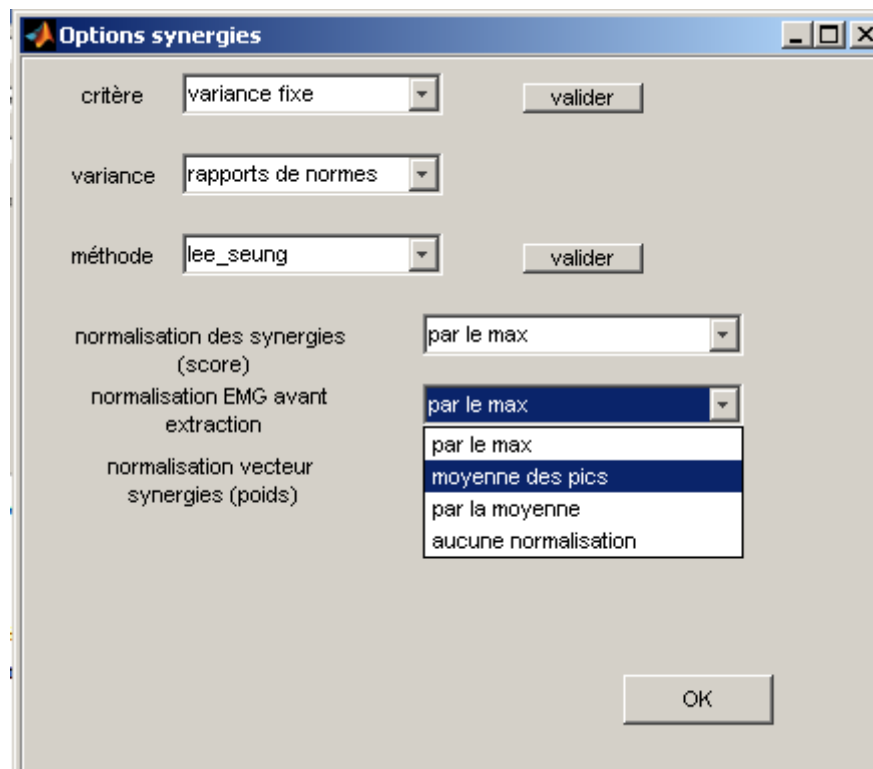


Figure A6.1. Sélection des options pour l'extraction des synergies musculaires

VII : Analyse complète

Après avoir défini les paramètres de filtrage, d'obtention de l'enveloppe et d'extraction des synergies définies, et après avoir choisi les cycles pertinents pour l'analyse, le bouton **analyse complète** permet de lancer les extractions (Figure A6.2).



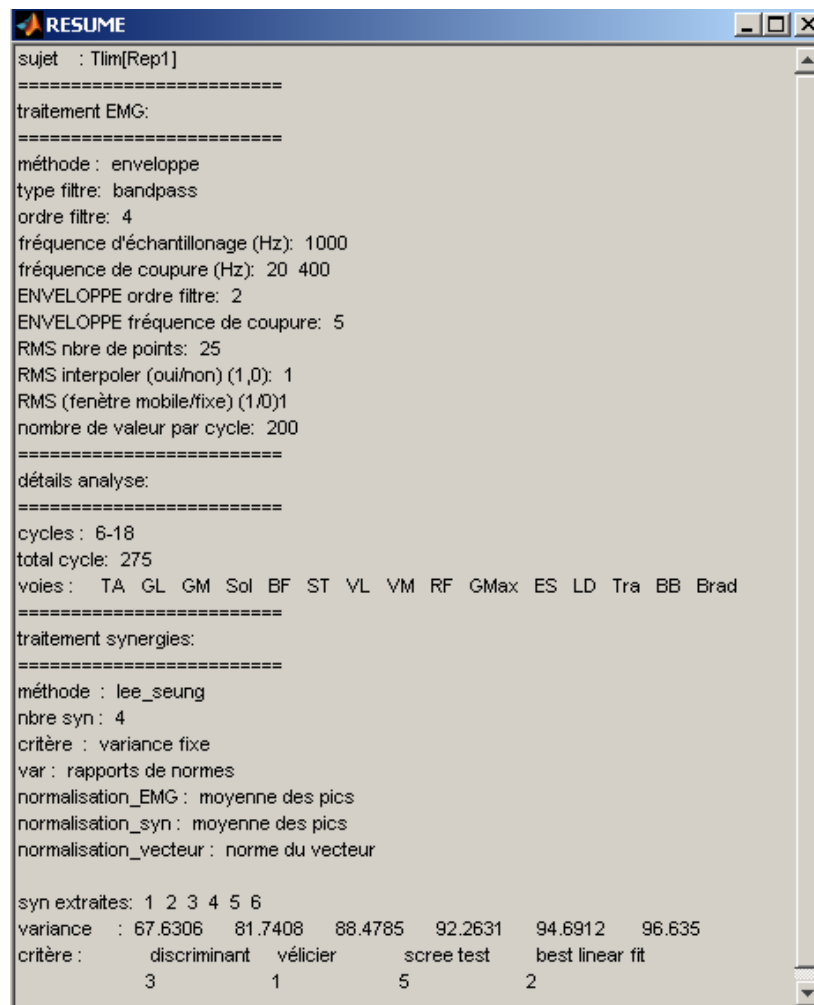
Figure A6.2. Analyse complète. Extraction des synergies musculaires

VIII : Visualisation des synergies

Le bouton **visualisation** permet pour chaque sujet de visualiser les vecteurs des synergies (Figure A6.3), les coefficients d'activation des synergies, et d'obtenir un fichier récapitulant les différents traitements opérés et des informations sur les données (i.e., les cycles choisis, les voies, etc.), ainsi que la méthode d'extraction (Figure A6.4).



Figure A6.3. Extraction des synergies musculaires pour l'un des sujets traités



```

RESUME
sujet : Tlim[Rep1]
=====
traitement EMG:
=====
méthode : enveloppe
type filtre: bandpass
ordre filtre: 4
fréquence d'échantillonnage (Hz): 1000
fréquence de coupure (Hz): 20 400
ENVELOPPE ordre filtre: 2
ENVELOPPE fréquence de coupure: 5
RMS nbre de points: 25
RMS interpoler (oui/non) (1,0): 1
RMS (fenêtre mobile/fixe) (1/0)1
nombre de valeur par cycle: 200
=====
détails analyse:
=====
cycles : 6-18
total cycle: 275
voies : TA GL GM Sol BF ST VL VM RF GMax ES LD Tra BB Brad
=====
traitement synergies:
=====
méthode : lee_seung
nbre syn : 4
critère : variance fixe
var : rapports de normes
normalisation_EMG : moyenne des pics
normalisation_syn : moyenne des pics
normalisation_vecteur : norme du vecteur

syn extraites: 1 2 3 4 5 6
variance : 67.6306 81.7408 88.4785 92.2631 94.6912 96.635
critère : discriminant vélicier scree test best linear fit
          3          1          5          2

```

Figure A6.4. Fichier récapitulatif des paramètres choisis pour l'extraction des synergies musculaires

IX : Analyse rapide

Le bouton **analyse rapide** de l'écran principal permet d'obtenir et de visualiser les patterns EMG moyen ($\pm$ écart type), les EMG bruts rectifiés et les synergies déterminées pour un nombre fourni par l'utilisateur (Figure A8.1). En effet, contrairement à l'analyse complète, cette analyse n'extraît qu'un nombre donné de synergies, ce qui ne permet pas d'estimer le nombre de synergies qui composent les données.

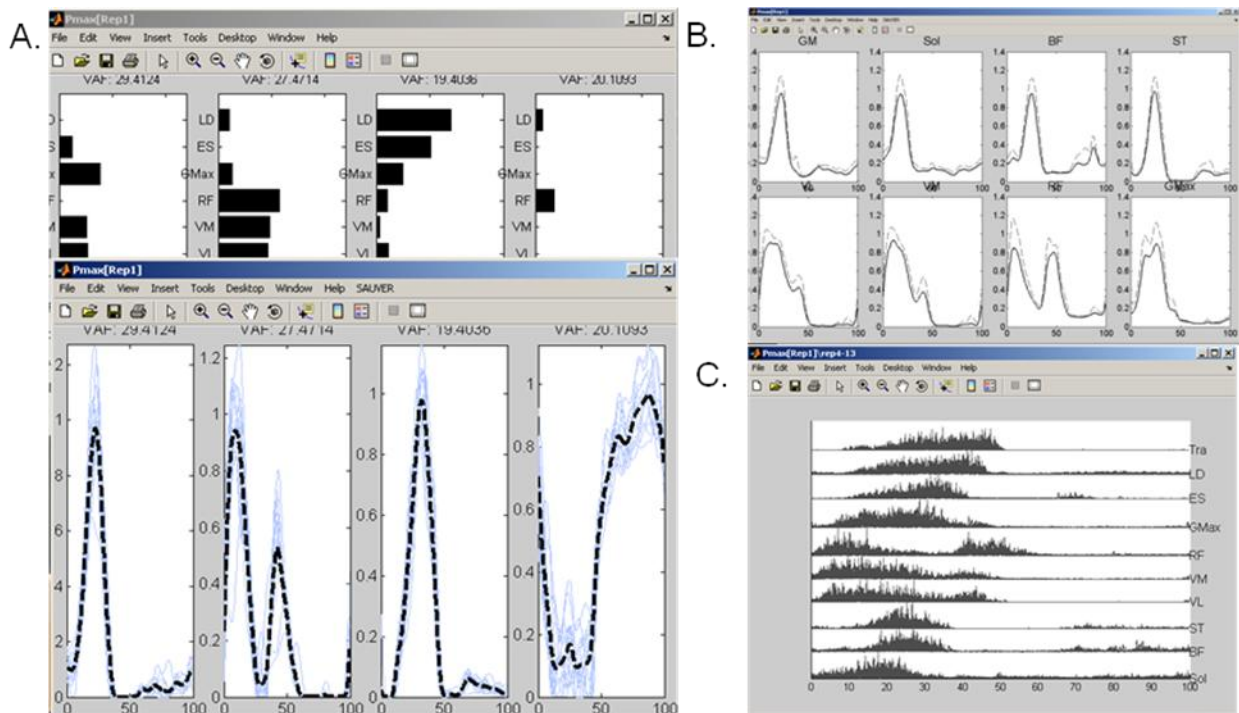


Figure A8.1. Analyse rapide. **A.** exemple de vecteurs synergies et de coefficients d'activation.

B. Exemples de patterns EMG. **C.** EMG bruts rectifiés

X : Sauver une session

Le bouton **SAUVER** de la fenêtre principale permet de sauver la session en cours. Cette opération crée un fichier permettant de retrouver au démarrage de *SynEmg*[®] les chemins d'accès aux fichiers sources, et de conserver les détails des analyses (les paramètres de filtrage et d'extraction des synergies et les cycles par exemples).

Le fichier créé par cette commande peut être chargé lors de l'ouverture de *SynEmg*[®] en utilisant le bouton **CHARGER>>**.

Annexes

Annexe 1 : Listes des fonctions utilisées et des toolbox nécessaires pour l'exécution du programme *SynEmg*[®]

Toolboxes utilisées par le programme *SynEmg*[®]

Statistic toolbox de Matlab[®]

Curve fitting toolbox de Matlab[®]

Autres sources

Matlab Central Files [<http://www.mathworks.fr/matlabcentral/fileexchange>]

Delsys[®]

En noir les fonctions originales

En rouge les fonctions qui utilisent fonctions non-originales

En rouge souligné des fonctions incluses non-originales

En italique les fonctions incluses dans le dossier mais non utile (elles ont été utile, où sont en cours de développement)

Fonctions

ACP2NMF2.m :

AFFICHAGE_analyse_rapide.m :

AFFICHAGE_analyse_rapide_synergies.m :

ALS :

Analyse_rapide.m :

Brut2norm.m :

Choix_EMG.m :

Comparer_criteres.m :

Composante_principale.m (source : Matlab statistic toolbox) :

Corr.m :

Correlation.m :

Creation_matrice_EMG :

Creer_ind.m :

Decoupe_cycle.m :

Derivation.m :

Choix_EMG.m :

EMG.m :enregistrer_matrice_de_reference.m :

EnregistrerWH.m :

[Errorbare.m](#) (source : Matlab Central Files) :

Exporter_donnees .m :

Inverser.m :

Lee_seung.m :

Lee_seung_activity_level.m :

Lee_seungH.m :

Lee_seungW.m :

Lire_fichier.m :

Lire_meca.m :

[Load_emg3](#) : (source : Delsys[®])

[loadEMG_header](#) : (source : Delsys[®])

module_analyse :

NMF2 :

[Nmf_gpsr_bb.m](#) (source : littérature)

[Nmf_PG.m](#) (source : littérature)

NMFn.m

Norm2

Norm_dist

Normalisation_distance

Options_synergies

Options_filtrage

Ordre_muscle

[ParseArg.](#) : (source : Matlab Central Files)

Pattern_moyen

Permutation_matrice.m

Permutation_synergies

Permutation_X

Prajanorm.m

Prajanorm2.m

Ranger.m

Resumer

Selectionner_zone

[Smooth : \(source : curve fitting toolbox de Matlab[®]\)](#)

[Statgetargs : \(source : statistic toolbox de Matlab[®]\)](#)

[Subaxis : \(source : Matlab Central Files\)](#)

[Suptitle : \(source : Matlab Central Files\)](#)

Synchronisation

Synergies_bien_discriminées

Synergies_spe_torres

Traiter_matrice_de_reference

Ttest_perso

Uncorr

Util

VAF

VAF_ddl

Voir_synergies

Without

Zscore

ANNEXE II

Publication :

Hug F, **Turpin NA**, Couturier A, Dorel S. (2011). Consistency of muscle synergies during pedaling across different mechanical constraints. J Neurophysiol. 106(1): 91-103

Consistency of muscle synergies during pedaling across different mechanical constraints

François Hug,¹ Nicolas A. Turpin,¹ Antoine Couturier,² and Sylvain Dorel^{1,2}

¹Laboratory “Motricité, Interactions, Performance” (EA 4334), University of Nantes, Nantes; and ²Laboratory of Biomechanics and Physiology, Research Department, National Institute for Sports, Paris, France

Submitted 15 December 2010; accepted in final form 11 April 2011

Hug F, Turpin NA, Couturier A, Dorel S. Consistency of muscle synergies during pedaling across different mechanical constraints. *J Neurophysiol* 106: 91–103, 2011. First published April 13, 2011; doi:10.1152/jn.01096.2010.—The purpose of the present study was to determine whether muscle synergies are constrained by changes in the mechanics of pedaling. The decomposition algorithm used to identify muscle synergies was based on two components: “muscle synergy vectors,” which represent the relative weighting of each muscle within each synergy, and “synergy activation coefficients,” which represent the relative contribution of muscle synergy to the overall muscle activity pattern. We hypothesized that muscle synergy vectors would remain fixed but that synergy activation coefficients could vary, resulting in observed variations in individual electromyographic (EMG) patterns. Eleven cyclists were tested during a submaximal pedaling exercise and five all-out sprints. The effects of torque, maximal torque-velocity combination, and posture were studied. First, muscle synergies were extracted from each pedaling exercise independently using non-negative matrix factorization. Then, to cross-validate the results, muscle synergies were extracted from the entire data pooled across all conditions, and muscle synergy vectors extracted from the submaximal exercise were used to reconstruct EMG patterns of the five all-out sprints. Whatever the mechanical constraints, three muscle synergies accounted for the majority of variability [mean variance accounted for (VAF) = $93.3 \pm 1.6\%$, $VAF_{\text{muscle}} > 82.5\%$] in the EMG signals of 11 lower limb muscles. In addition, there was a robust consistency in the muscle synergy vectors. This high similarity in the composition of the three extracted synergies was accompanied by slight adaptations in their activation coefficients in response to extreme changes in torque and posture. Thus, our results support the hypothesis that these muscle synergies reflect a neural control strategy, with only a few timing adjustments in their activation regarding the mechanical constraints.

module; non-negative matrix factorization; motor control; cycling

THE REDUNDANCY of the musculoskeletal system (Bernstein 1967) implies vast degrees of freedom. This provides great flexibility but makes the control of these degrees of freedom extremely complex. Consequently, the question of how the central nervous system coordinates activity among numerous muscles is central to understanding motor control. Low-dimensional modules formed by muscles activated in synchrony, named muscle synergies, have been proposed as building blocks that could simplify the construction of motor behaviors (d’Avella and Bizzi 2005; Ivanenko et al. 2003; Ting and Chvatal 2010; Ting and McKay 2007; Torres-Oviedo and Ting 2007). The decomposition algorithm used to identify muscle

synergies is based on two components: a fixed component (referred to as “muscle synergy vectors” in this report), which represents the relative weighting of each muscle within each synergy, and a time-varying component (referred to as “synergy activation coefficient” in this report), which represents the relative activation of muscle synergies (Torres-Oviedo and Ting 2007). For example, it has been demonstrated that five muscle synergies account for the majority of the variability in surface electromyographic (EMG) signals of 32 muscles during human locomotion such as walking (Ivanenko et al. 2006) and running (Cappellini et al. 2006). Additionally, they are associated with kinematic and kinetic events of the gait cycle (Neptune et al. 2009).

Although numerous studies have suggested that the central nervous system produces movement through the flexible combination of muscle synergies (Torres-Oviedo et al. 2006; Torres-Oviedo and Ting 2007; Tresch et al. 1999), others have suggested that muscle synergies better reflect task constraints rather than reflecting a neural control strategy (Kutch et al. 2008; Valero-Cuevas et al. 2009). As evidence that the central nervous system uses similar muscle synergy combinations for the construction of different types of locomotion, d’Avella and Bizzi (2005) reported that combinations of a small number of synergies accounted for a large fraction of the variation in the EMG patterns observed during jumping, swimming, and walking in frogs. However, due to different muscle architectures and fiber type composition (and thus to different mechanical advantages) among muscles participating in the same muscle synergy, one would expect specific adaptations of each individual muscle in response to change in mechanical constraints (e.g., posture, load, and/or movement velocity). This would lead to changes in already active muscle synergies and/or new synergies, suggesting that they emerge from the mechanics of the task rather than reflecting a neural control strategy. Interestingly, Wakeling and Horn (2009) recently showed variation in the EMG patterns across muscles that belong to the same muscle synergies (extracted via principal component analysis) in response to changes in load and/or movement velocity during pedaling. Nevertheless, this study extracted a fixed number of muscle synergies (i.e., six) and thus did not focus on the putative change in the number of muscle synergies in response to altered mechanical constraints. While changes in torque and cadence mainly imply modifications in the kinetics of pedaling (Takaishi et al. 1998), changes induced by different postures (e.g., standing vs. seated) also induced kinematic modifications (Li and Caldwell 1998). As suggested by Tresch and Jarc (2009), the use of similar muscle synergies associated with different kinematic and kinetic patterns would provide

Address for reprint requests and other correspondence: F. Hug, Laboratory “Motricité, Interactions, Performance” (EA 4334), Univ. of Nantes, 25 bis Boulevard Guy Mollet, BP 72206, 44322 Nantes cedex 3, France (e-mail: francois.hug@univ-nantes.fr).

additional evidence that the central nervous system produces movement through the flexible combination of muscle synergies.

Taking these elements in mind, the purpose of the present study was to determine whether muscle synergies are constrained by the mechanics of movement during pedaling. First, we tested the effect of “torque” between two pedaling conditions performed at the same pedaling rate but at two extremely different torque levels (i.e., submaximal exercise vs. all-out sprint). Since our goal was to induce different mechanical constraints rather than to isolate the effect of “load” and “movement velocity,” we chose to study all-out sprint because it is an interesting model previously unstudied in the literature. In fact, despite the same maximal involvement of the subjects, manipulating the pedaling rate provides the possibility to place the subjects in different torque-velocity scenarios and hence power-velocity constraints (Dorel et al. 2010). In this way, two extreme conditions were compared, i.e., a maximal sprint at a very high torque and hence a low pedaling rate and a maximal sprint at a high pedaling rate and a low torque. Since the changes in torque and power-velocity combinations mainly induced a change in the kinetics of pedaling, we finally compared two different postures (i.e., seated vs. standing) to add changes in the kinematics of pedaling and in transfers between limbs. For the purpose of this study, we used a non-negative matrix factorization algorithm to identify muscle synergies during pedaling under different mechanical constraints. We focused on the analysis of the number of muscle synergies [providing information on the complexity of motor control (Clark et al. 2010)], muscle synergy vectors, and synergy activation coefficients. We hypothesized that muscle synergies would remain fixed but that the activation of these synergies could vary, resulting in the observed variations in individual EMG patterns.

METHODS

Subjects. Because reaching very high pedaling rates (>180 rpm) would be impossible for untrained subjects, highly trained cyclists were recruited so that a wide range of mechanical conditions could be studied. Eleven subjects (4 women and 7 men) volunteered to participate in this study (age: 21.3 ± 2.9 yr, body mass: 62.1 ± 5.5 kg, height: 166.5 ± 5.2 cm, and maximal anaerobic power: $1,043 \pm 126$ W for women; and age: 22 ± 4 yr, body mass: 85 ± 6.8 kg, height: 177.9 ± 6.1 cm, and maximal anaerobic power: $1,730 \pm 196$ W for men). Subjects were informed of the possible risks and discomfort associated with the experimental procedures before they gave their written consent to participate. The experimental design of the study was approved by the local Ethical Committee of Saint-Germain-en-Laye (France; acceptance no. 06016) and was carried out in accordance with the Declaration of Helsinki.

Exercise protocol. Subjects exercised on an electronically braked cycle ergometer (Excalibur Sport, Lode) equipped with standard cranks (length: 170 mm). Vertical and horizontal positions of the saddle, handlebar height, and stem length were set to match the usual racing positions of the participants.

During the first session, subjects performed a force-velocity test that revealed their power-velocity characteristics. They first performed a 20-min warm up consisting of 15 min of cycling at 100–150 W followed by two brief sprints (4–5 s in duration, separated by 5 min of rest). Participants were then asked to perform three maximal cycling sprints (5 s in duration with 8 min of total recovery) according to the protocol proposed by Dorel et al. (2010). Three different resistive torques of 0, 0.7–1, and 1.4–1.8 Nm/kg body mass were

applied to obtain maximum force and power values on a large range of pedaling rates among the three bouts. After computation, the cumulated data from the three sprints were used to draw force- and power-velocity relationships and hence to determine the maximum power and corresponding specific optimal pedaling rate (f_{opt}) at which maximum power occurred (for details, see Dorel et al. 2010).

After at least 2 wk, subjects performed a second experimental session consisting of a submaximal cycling exercise at a constant pedaling rate and five maximal cycling exercises performed in an isokinetic mode. After a warm up identical to the one performed during the first session, subjects were asked to perform, in randomized order, a submaximal 3-min exercise at 300 W for men and 220 W for women performed at a constant pedaling rate corresponding to 80% of f_{opt} ; four 6-s all-out sprint exercises at 60%, 80%, 100%, and 140% of f_{opt} in a seated position; and one 6-s all-out sprint at 100% of f_{opt} in a standing position.

The effect of absolute torque (and hence power output) was evaluated by comparing the submaximal exercise and all-out sprint performed at 80% of f_{opt} (“torque effect”). The effect of maximal torque-velocity combinations was evaluated by comparing the all-out sprints performed at 60% and 140% of f_{opt} (“torque-velocity effect”). Finally, the effect of posture was evaluated by comparing the sprints performed at 100% of f_{opt} in a seated and standing position (“posture effect”). Before the subjects settled on the ergometer and began the effort, the flywheel was set at the target velocity. This procedure reduced the acceleration phase at the start of the sprint and made it possible to briefly reach the isokinetic condition of maximal pedaling without fatigue. A complete 8-min recovery period was performed between each bout. The surface EMG of 11 lower limbs muscles and mechanical parameters of the cycle ergometer were recorded continuously during each exercise.

Material and data collection. The torque exerted on the left and right cranks was measured by strain gauges located in the crank arms of the cycle ergometer. The crank angle and angular velocity were calculated (by derivative) based on transistor-transistor logic (TTL) rectangular pulses delivered each 2° by the ergometer. An additional TTL pulse was used to detect the top dead center (TDC; i.e., the highest position of the right pedal with crank arm angle at 0°). Surface EMG activity was continuously recorded for the following 11 muscles in the right lower limb: gluteus maximus (GMax), semimembranosus (SM), long head of the biceps femoris (BF), tensor fasciae latae (TF), vastus medialis (VM), rectus femoris (RF), vastus lateralis (VL), gastrocnemius medialis (GM), gastrocnemius lateralis (GL), soleus (SOL), and tibialis anterior (TA).

A pair of surface Ag/AgCl electrodes (Blue sensor, Ambu) was attached to the skin with a 2-cm interelectrode distance. The electrodes were placed longitudinally with respect to the underlying muscle fiber arrangement and located according to the recommendations of Surface EMG for Non-Invasive Assessment of Muscles when available (Hermens et al. 2000). Before electrode application, the skin was shaved and cleaned with alcohol to minimize impedance. The wires connected to the electrodes were well secured with adhesive tape to avoid movement-induced artifacts. Raw EMG signals were amplified close to the electrodes (gain: 305, bandwidth: 8–500 Hz) and simultaneously digitized with TDC pulses at a sampling rate of 1 kHz (ME6000P16, Mega Electronics).

Muscle synergy extraction from each condition independently. EMG signals were high-pass filtered (20 Hz, Butterworth filter), rectified, and smoothed with a zero lag low-pass filter. Since the low-pass cutoff frequency influences the smoothing of EMG patterns and thus could influence the number of extracted muscle synergies (Hug 2011), the low-pass cutoff frequency was adapted to the pedaling rate to obtain the same pattern smoothing across conditions (5 Hz for 60% of f_{opt} , 7 Hz for 80% of f_{opt} , 9 Hz for 100% of f_{opt} , and 12 Hz for 140% of f_{opt}). For each condition (i.e., the submaximal exercise and each of the 5 sprints) and each muscle, EMG activity was normalized to the average

of its peak value across the cycles, similar to previous studies focusing on muscle synergies (Hug et al. 2010; Ting and Macpherson 2005).

As done in previous studies (Cheung et al. 2009b; Ivanenko et al. 2005; Torres-Oviedo et al. 2006), non-negative matrix factorization was performed from a set of consecutive pedaling cycles. The advantage of this technique is to take into account the intercycle variability (Clark et al. 2010). For this purpose, we implemented the Lee and Seung algorithm (Lee and Seung 2001). Matrix factorization minimizes the residual Frobenius norm between the initial matrix and its decomposition, given as follows:

$$\begin{aligned} \mathbf{E} &= \mathbf{W}\mathbf{C} + \mathbf{e} \\ \min_{\mathbf{W} \geq 0, \mathbf{C} \geq 0} \|\mathbf{E} - \mathbf{W}\mathbf{C}\|_{\text{FRO}} \end{aligned}$$

where $\mathbf{E}$ is a $p \times n$ initial matrix (where p is the number of muscles and n is the number of time points), $\mathbf{W}$ is a $p \times s$ matrix (where s is the number of synergies), $\mathbf{C}$ is a $s \times n$ matrix, and $\mathbf{e}$ is a $p \times n$ matrix. FRO establishes the Frobenius norm, $\mathbf{E}$ represents the initial matrix, $\mathbf{W}$ represents the muscle synergy vector matrix, $\mathbf{C}$ represents the synergy activation coefficient matrix, and $\mathbf{e}$ is the residual error matrix. The algorithm is based on iterative updates of an initial random guess of $\mathbf{W}$ and $\mathbf{C}$ that converge to a local optimal matrix factorization (see Lee and Seung 2001 for more details). To avoid local minima, the algorithm was repeated 20 times for each subject. The lowest cost solution was kept (i.e., minimized squared error between original and reconstructed EMG patterns).

A pedaling cycle was defined as a complete revolution of the right crank arm as it rotated from the highest pedal position (0%, TDC) to the lowest pedal position [50%, bottom dead center (BDC)] and back to TDC to complete a 360° crank cycle. $\mathbf{E}$ consisted of 6–10 consecutive cycles (depending on the number of cycles performed at the same targeted velocity, i.e., without fatigue) for the 11 muscles. Each cycle was interpolated to 100 time points. $\mathbf{E}$ was thus an 11-row and 600- to 1,000-column matrix. $\mathbf{C}$ was normalized by the average of its peak from all cycles (Hug et al. 2010).

In all our subjects, we iterated the analysis by varying the number of synergies between 1 and 11 and then selected the least number of synergies that accounted for >90% of the variance accounted for (VAF) (Torres-Oviedo et al. 2006). Mean total VAF was defined as follows (Torres-Oviedo et al. 2006):

$$\text{VAF} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n (\mathbf{e}_{i,j})^2}{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n (\mathbf{E}_{i,j})^2}$$

According to Torres-Oviedo (2007), we calculated VAF for each muscle to ensure that each muscle activity pattern was well accounted for by the extracted muscle synergies [i.e., muscle VAF ($\text{VAF}_{\text{muscle}}$) > 75%]. VAF was defined as the uncentered Pearson correlation coefficient. Each vector of muscle activation was compared with its reconstruction as follows:

$$\text{VAF}_{\text{muscle}_m} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (\mathbf{e}_{m,i})^2}{\sum_{i=1}^n (\mathbf{E}_{m,i})^2}$$

where i goes from 1 to n (where n is the number of time points) and m is the number of muscles (m assumes a value from 1 to p , where p is the number of muscles).

Cross-validation of the extracted muscle synergies. As proposed by previous studies (Cheung et al. 2005, 2009; Torres-Oviedo et al. 2006, 2010; Ting and Chvatal 2010; Clark et al. 2010), to verify the robustness of the extracted muscle synergies, we used a cross-validation procedure. First, we extracted muscle synergies from the entire data pooled across all conditions. To have the same amount of

data for each condition, only six pedaling cycles were taken into consideration for each pedaling condition. Thus, we compared these muscle synergies with those extracted independently from each condition. Second, we checked that the muscle synergies (in terms of muscle synergy vectors) extracted from the submaximal condition (i.e., control condition herein) accounted for individual EMG patterns in all other pedaling conditions, as determined by $\text{VAF}_{\text{muscle}} > 75\%$ (Torres-Oviedo et al. 2007). To do this, the muscle synergy matrix extracted from the submaximal condition ($\mathbf{W}_{\text{submax}}$) was held fixed in the algorithm and the activation coefficient matrix ($\mathbf{C}_{\text{condition}}$) was free to vary. $\mathbf{C}_{\text{condition}}$ was initialized with random values and iteratively updated until convergence. The EMG data matrix ($\mathbf{E}_{\text{condition}}$) of the other pedaling conditions was provided to the algorithm with the following update rule (Lee and Seung 2001):

$$(\mathbf{C}_{\text{condition}})_{ij} \leftarrow (\mathbf{C}_{\text{condition}})_{ij} \frac{(\mathbf{W}_{\text{submax}} \mathbf{E}_{\text{condition}})_{ij}}{(\mathbf{W}_{\text{submax}} \mathbf{W}_{\text{submax}} \mathbf{C}_{\text{condition}})_{ij}}$$

If they did not explain a sufficient percentage of variability, then “specific muscle synergies” were extracted from the remaining variability of the data.

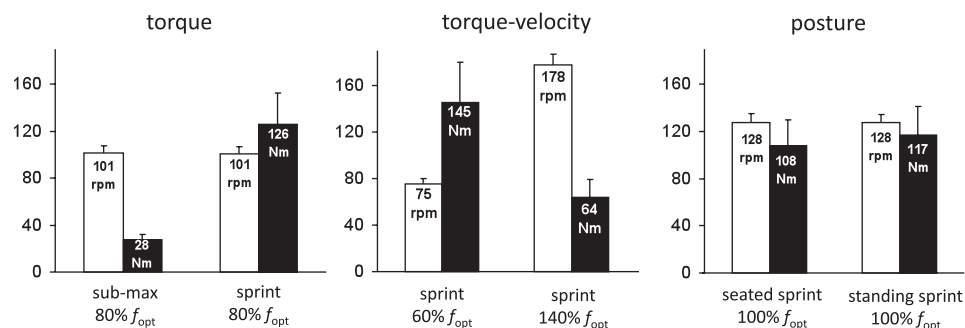
Statistical analysis. Data distributions consistently passed the Shapiro-Wilk normality test (Statistica version 6, Statsoft, Maison-Alfort, France). Therefore, values are reported as means $\pm$ SD. Modification of the individual EMG patterns, mechanical patterns, and synergy activation coefficients were assessed using two criteria: the lag time and r_{max} coefficient (Hug 2011). The lag times assess differences in the timing of the activations (i.e., the magnitude of the time shift between EMG patterns or between synergy activation coefficients) and were calculated as the lag time at the maximum of the cross-correlation function obtained using the Matlab xcorr function for centered data (option = “coeff”). One-sample Student’s t -tests were performed to evaluate the differences in the lag time values from a reference value (i.e., zero). r_{max} corresponds to the correlation coefficient at this maximum of the cross-correlation function and gives an indication on the similarity of the waveforms (i.e., the shape of the EMG, synergy activation coefficients, and mechanical patterns). Pearson’s correlation coefficient (r) was used as a similarities criterion for the muscle synergy vectors. As performed in previous studies (Hug et al. 2010; Turpin et al. 2011), r_{max} and r statistics were based on Z-transformed values. One-way ANOVA with repeated measures was performed to test the effect of each mechanical constraint on pedaling rate, power output, and VAF. Orthogonal contrasts were used as the post hoc test. P values below 0.05 were considered statistically significant.

RESULTS

Mechanical data. Figure 1 shows the mechanical data for each of the pedaling conditions. Significant differences in crank torque were logically found between the submaximal pedaling exercise and the sprint performed at 80% of f_{opt} ($P < 0.001$) and between the sprints performed at 60% and 140% of f_{opt} . Also, a lower but significant ($P = 0.03$) difference was found between the two postures.

The shape of the effective torque normalized to peak torque obtained for each pedaling exercise is shown in Fig. 2. r_{max} was used as an indicator of the waveform consistency across conditions. Mean r_{max} values were 0.95 ± 0.02 between the submaximal exercise and the all-out sprint, 0.95 ± 0.03 between the two sprints performed at 60% and 140% of f_{opt} , and 0.98 ± 0.01 between the seated and standing positions. Despite these high similarities in the waveforms, we found a significant shift backward of the effective torque profile for the all-out sprint condition ($-2.3 \pm 1.3\%$, $P < 0.001$) compared with the sub-

Fig. 1. Mechanical data for each pedaling condition. Crank torque was significantly higher ($P < 0.001$) during the sprint compared with the submaximal exercise ("torque effect"). Both pedaling rate and crank torque were significantly affected ($P < 0.001$) by the two different maximal torque-velocity combinations ("torque-velocity effect"). For the "posture effect," a slight but significantly ($P = 0.03$) higher crank torque was measured during standing. f_{opt} is the optimal pedaling rate determined during the torque-velocity test.



maximal condition. In contrast, the mechanical pattern shifted forward for the sprint performed at 140% of f_{opt} compared with 60% of f_{opt} ($6.3 \pm 3.8\%$, $P < 0.001$). Also, a significant shift forward was found for the standing posture compared with the seated posture ($2.4 \pm 1.2\%$, $P < 0.001$).

Individual EMG patterns. For each condition, the EMG patterns for the 11 muscles investigated are shown in Fig. 3. Overall, EMG patterns were similar to those already reported in the literature (for a review, see Hug and Dorel 2009). The intercondition index of similarity (i.e., r_{max}) averaged across all muscles was 0.82 ± 0.09 , 0.89 ± 0.09 , and 0.92 ± 0.04 for torque, torque-velocity, and posture effects, respectively. That indicates that there was overall good similarity in the shape of the EMG patterns between the two maximal torque-velocity combinations and between the two postures. However, a relative lower similarity was found between the submaximal pedaling condition and the all-out sprint. This was partly due to a lower similarity for TF ($r_{max} = 0.77 \pm 0.15$) between these two conditions (Table 1, indexes of similarity, and Fig. 3). In fact, taking into account each muscle individually, it appears that some muscles were more

affected (i.e., lower r_{max} values) whatever the constraint, e.g., TA, TF, and SM (Table 1, indexes of similarity).

Table 1 also shows the lag times of the EMG patterns for each comparison. A significant shift backward in the EMG patterns was observed for the four leg muscles in sprint compared with the submaximal condition. In contrast, a significant shift forward was found for 9 of the 11 muscles in the standing posture compared with the seated posture. For the torque-velocity effect, while some leg muscles (GL and GM) were recruited later as the cadence increased, thigh muscles were recruited earlier (Table 1, lag times).

Extracted muscle synergies from each condition independently. Figure 4A shows the cumulative percentages of variance explained by each synergy for each condition. Using the criteria previously described (i.e., VAF $> 90\%$), three synergies were identified for all conditions. Nevertheless, three muscle synergies accounted for a significantly lower VAF for the submaximal exercise ($90.7 \pm 1.4\%$ of the total VAF) than for the all-out sprints (ranging from $93.2 \pm 1.4\%$ to $95.8 \pm 0.8\%$ of the total VAF for the sprint performed at 80% and 60% of f_{opt} , respectively). Based on the results of Tresch et al. (2006) showing the influence of the signal-to-noise ratio on VAF values, a lower VAF value during the submaximal exercise might be explained by a lower signal-to-noise ratio of the EMG signals (i.e., a lower phasic EMG activity and an unchanged baseline level).

Figure 4B shows VAF for each muscle and for each condition for the three extracted muscle synergies. VAF_{muscle} values were generally more affected by changes in the mechanics of pedaling in muscles that transmit force (e.g., SOL and TA) than in power producer muscles (e.g., VL and VM). However, three muscle synergies accounted for VAF_{muscle} $> 75\%$ for all muscles (range from $82.5 \pm 4.2\%$ to $97.9 \pm 1.0\%$ of total VAF for SOL during the submaximal exercise and GL during the all-out sprint performed at 60% of f_{opt} , respectively; Fig. 4B). Therefore, three muscle synergies can reproduce initial EMG patterns for all pedaling conditions.

By analyzing both the muscle synergy vectors (Fig. 5) and synergy activation coefficients (Fig. 6) during the submaximal exercise, very similar properties to those reported by Hug et al. (2010) were identified for each muscle synergy, as described below for synergies 1–3.

Synergy 1 mainly consists of extensor activity from GMax, the two monoarticular muscles of the quadriceps group (VL and VM), and also, to a lesser extent, RF, SOL, and TF (Fig. 5A). It is active during the downstroke phase of the pedaling cycle (Fig. 6A) with peak activity occurring during the first part of this phase. Note that TF is inserted on the iliotibial tract

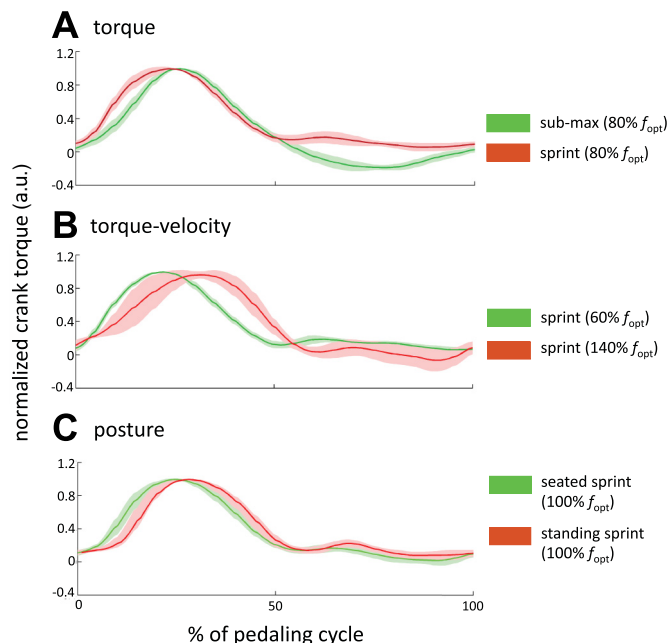


Fig. 2. Ensemble-averaged ($\pm$ SD) torque profile for each condition. The crank torque patterns were averaged across 6–10 consecutive pedaling cycles and expressed as a function of the percentage of the pedaling cycle as it rotated from the highest pedal position [top down center (TDC), 0%] to the lowest pedal position [bottom down center (BDC), 50%] and back to TDC to complete a 360° crank cycle. Torque profiles were normalized to peak torque in each condition.

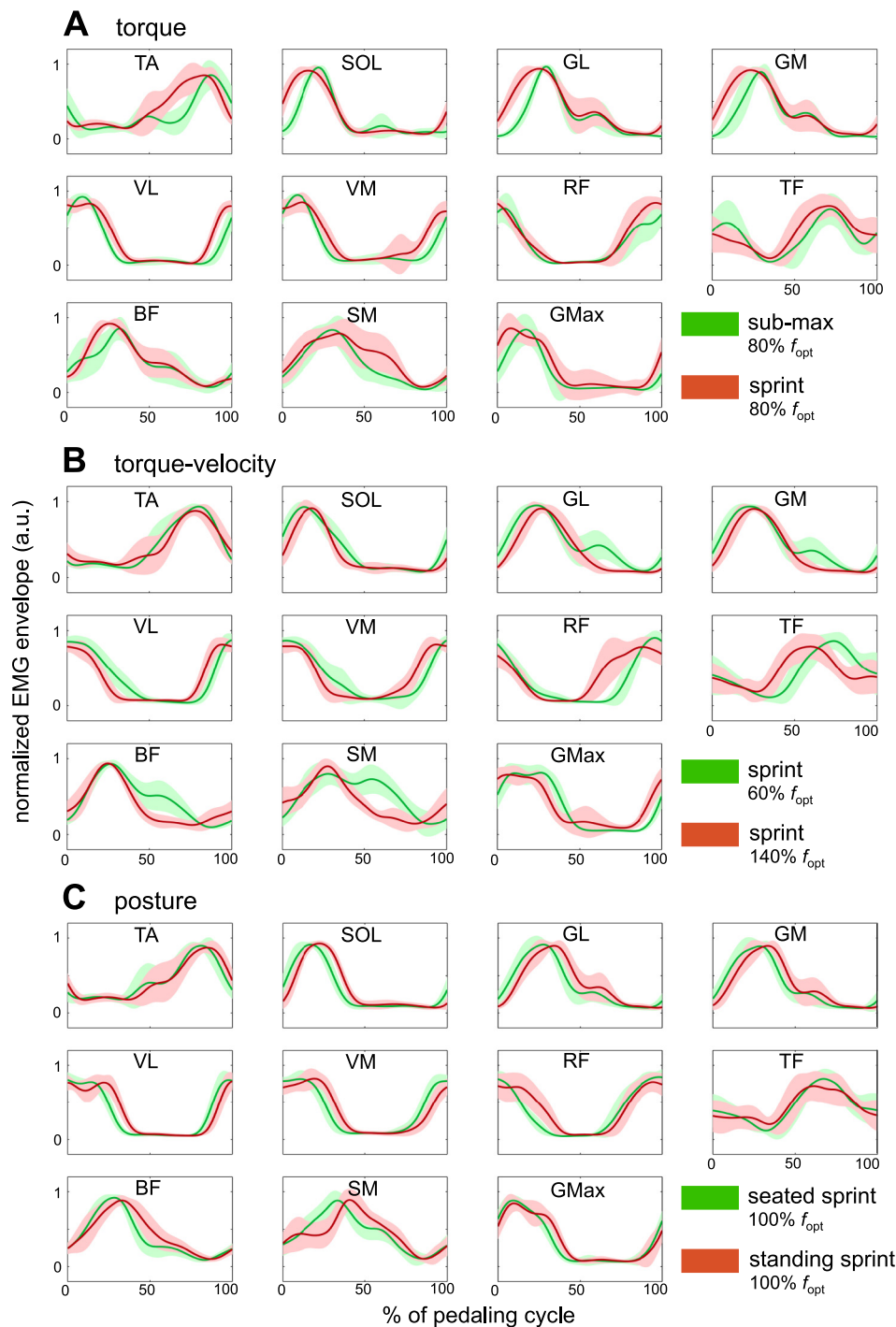


Fig. 3. Ensemble-averaged ($\pm$ SD) electromyographic (EMG) patterns of the 11 recorded muscles for each condition. EMG patterns were averaged across 6–10 consecutive pedaling cycles and expressed as a function of the percentage of the pedaling cycle as it rotated from the highest pedal position (TDC, 0%) to the lowest pedal position (BDC, 50%) and back to TDC to complete a 360° crank cycle. TA, tibialis anterior; SOL, soleus; GL, gastrocnemius lateralis; GM, gastrocnemius medialis; VL, vastus lateralis; VM, vastus medialis; RF, rectus femoris; TF, tensor fascia latae; BF, biceps femoris; SM, semimembranosus; GMax, gluteus maximus.

(which crosses the knee) and thus cannot be strictly classified as a monoarticular hip flexor muscle. This could explain its non-negligible implication in this synergy with the knee extensors in this first part of the downstroke phase. GMax, vastii, and SOL were found to be a necessary synergy to deliver power to the crank (Neptune et al. 2000). More precisely, SOL has to be activated synergistically to allow the transfer to the crank of the limb segment energy generated by the two other muscle groups (i.e., hip and knee extensors). This could therefore explain why GMax (hip extensor) and SOL (ankle plantar flexor) are represented in *synergy 1*, whereas GL and GM (also both plantar flexors) are not.

Synergy 2 is primarily active during the second part of the downstroke phase and, to a lesser extent, at the beginning of the upstroke phase (Fig. 6A). It consists of activity in the biarticular hamstring group (SM and BF), the biarticular plantar flexors (GL and GM), SOL, and, to a lesser extent, GMax (Fig. 5A). In this phase, the hamstrings and plantar flexors mainly participate in the transfer of additional mechanical energy stored in the limbs to the crank (Raasch and Zajac 1999) and to the optimization of the resultant pedal force orientation (Van Ingen Schenau et al. 1992).

Synergy 3 is active from the middle of the upstroke phase to the beginning of the downstroke phase (Fig. 6A). It mainly

Table 1. Comparison of individual EMG patterns across conditions

	Torque (Submaximal vs. Sprint Exercises)	Torque-Velocity (60% vs. 140% of f_{opt})	Posture (Seated vs. Standing)
Indexes of similarity (r_{max} values)			
TA	0.82 ± 0.12	0.89 ± 0.08	0.91 ± 0.08
SOL	0.90 ± 0.10	0.94 ± 0.05	0.98 ± 0.01
GL	0.84 ± 0.07	0.89 ± 0.05	0.94 ± 0.04
GM	0.84 ± 0.07	0.94 ± 0.04	0.96 ± 0.02
VL	0.88 ± 0.07	0.86 ± 0.06	0.91 ± 0.04
VM	0.84 ± 0.13	0.83 ± 0.10	0.92 ± 0.03
RF	0.89 ± 0.10	0.82 ± 0.12	0.90 ± 0.07
TF	0.77 ± 0.15	0.88 ± 0.09	0.90 ± 0.07
BF	0.87 ± 0.11	0.82 ± 0.11	0.95 ± 0.04
SM	0.86 ± 0.07	0.69 ± 0.12	0.82 ± 0.17
GMax	0.89 ± 0.07	0.89 ± 0.07	0.94 ± 0.05
Lag times, % of pedaling cycle			
TA	-7.8 ± 6.9*	1.8 ± 6.3	2.8 ± 3.4*
SOL	-4.9 ± 2.7*	1.5 ± 3.4	4.5 ± 2.0*
GL	-4.0 ± 2.9*	2.5 ± 2.9*	3.7 ± 2.0*
GM	-5.0 ± 3.9*	2.3 ± 2.5*	3.5 ± 2.1*
VL	-0.7 ± 1.3	-2.5 ± 2.7*	2.9 ± 2.9*
VM	-2.2 ± 6.9	-2.5 ± 2.8*	3.6 ± 2.2*
RF	8.2 ± 24.7	-9.3 ± 8.7*	4.0 ± 3.9*
TF	4.7 ± 17.2	-11.2 ± 5.6*	-0.6 ± 6.1
BF	-0.7 ± 4.1	-3.5 ± 3.6*	4.3 ± 3.1*
SM	2.0 ± 4.4	-13.8 ± 14.5*	3.6 ± 8.4
GMax	-2.5 ± 3.6	-3.3 ± 7.8	2.5 ± 2.3*

Values are means ± SD. f_{opt} is the optimal pedaling rate determined during the torque-velocity test. r_{max} corresponds to the correlation coefficient at the maximum of the cross-correlation function and gives an indication of the similarity of the waveforms. Lags were calculated as the lag times that maximized the cross-correlation function. A negative bias indicates that the second pattern shifted earlier in the cycle relative to the first pattern. TA, tibialis anterior; SOL, soleus; GL, gastrocnemius lateralis; GM, gastrocnemius medialis; VL, vastus lateralis; VM, vastus medialis; RF, rectus femoris; TF, tensor fascia latae; BF, biceps femoris; SM, semimembranosus; GMax, gluteus maximus. *Lag time significantly different from zero ($P < 0.05$).

consists of the activity in TA, TF, and RF (Fig. 5A). As previously suggested (Neptune et al. 2000), while RF and TF generate energy to the limb segments, TA transmits this energy to the crank.

Effect of mechanical constraints on the muscle synergies. As shown in Table 2 (indexes of similarity), the intercondition similarity for muscle synergy vectors was high for the three synergies (i.e., most of the r values were >0.8). The lowest similarity was found between the submaximal exercise and the all-out sprint (torque effect; mean r value = 0.74 and 0.78 for synergies 1 and 3, respectively). The weighting of two thigh biarticular muscles (RF and SM) seemed to be more affected by the mechanics of movement (Fig. 5). More precisely, during the all-out sprint condition performed at 80% of f_{opt} , RF was more implicated in synergy 1 with the muscles of its anatomic group (i.e., VL and VM) than during the submaximal exercise. It occurred certainly to enhance the extension action of the knee at the TDC and during the beginning of the downstroke phase. SM remained represented in synergy 2, but its weighting increased in synergy 3 compared with the submaximal condition. This may be due to a more active participation of this muscle in knee flexion to enhance energy generated to the crank during the upstroke phase. Similar adjustments were observed between the two extreme torque-velocity sprint conditions with a more pronounced implication of RF in synergy 1 and SM and BF in synergy 3 at 60% of f_{opt} (with very high torque) compared with 140% of f_{opt} (very high velocity and lower torque). However, despite these slight adjustments, it should be kept in mind that the muscle synergy vectors were robust across the different mechanical constraints. This was confirmed by the cross-validation procedure (see below).

Table 2 (indexes of similarity) also shows that the intercondition similarity for the shape of the synergy activation coefficients was high (i.e., most of the r_{max} values were >0.8). However, there was a significant lag time of all the synergies for the torque and posture effects: a backward shift during sprint compared with submaximal exercise (especially in synergy 3) and a forward shift during standing compared with the seated sprint (Table 2, lag times). The shift backward observed during the sprint condition lead to a higher time period of activation across the crank cycle (e.g., synergies 1 and 2; Fig. 6).

Cross-validation of the similarity of muscle synergies across conditions. As explained in the METHODS, two additional analyses were performed to cross-validate the extracted muscle synergies and their putative robustness across the pedaling conditions. First, when the muscle synergies were extracted from the entire data pooled across all conditions, three synergies were identified for all subjects, which accounted for a mean VAF of $92.3 \pm 1.2\%$ of the total VAF (VAF_{muscle} ranged from $88.2 \pm 3.6\%$ to $95.8 \pm 2.3\%$ for GMax and VL, respectively). Figure 7 shows an individual example demonstrating a very high similarity between the three muscle synergies (especially for the muscle synergy vectors) extracted from the entire data set and those extracted for each condition independently. Both the composition and activation of these three extracted synergies were very similar to those extracted independently from each condition ($r > 0.86$ and $r_{max} > 0.87$ for muscle synergy vectors and synergy activation coefficients, respectively; Table 3). This high similarity indicates that the non-negative matrix factorization algorithm has more likely identified underlying physiological features of the data (Ting and Chvatal 2010) that are consistent across the pedaling task.

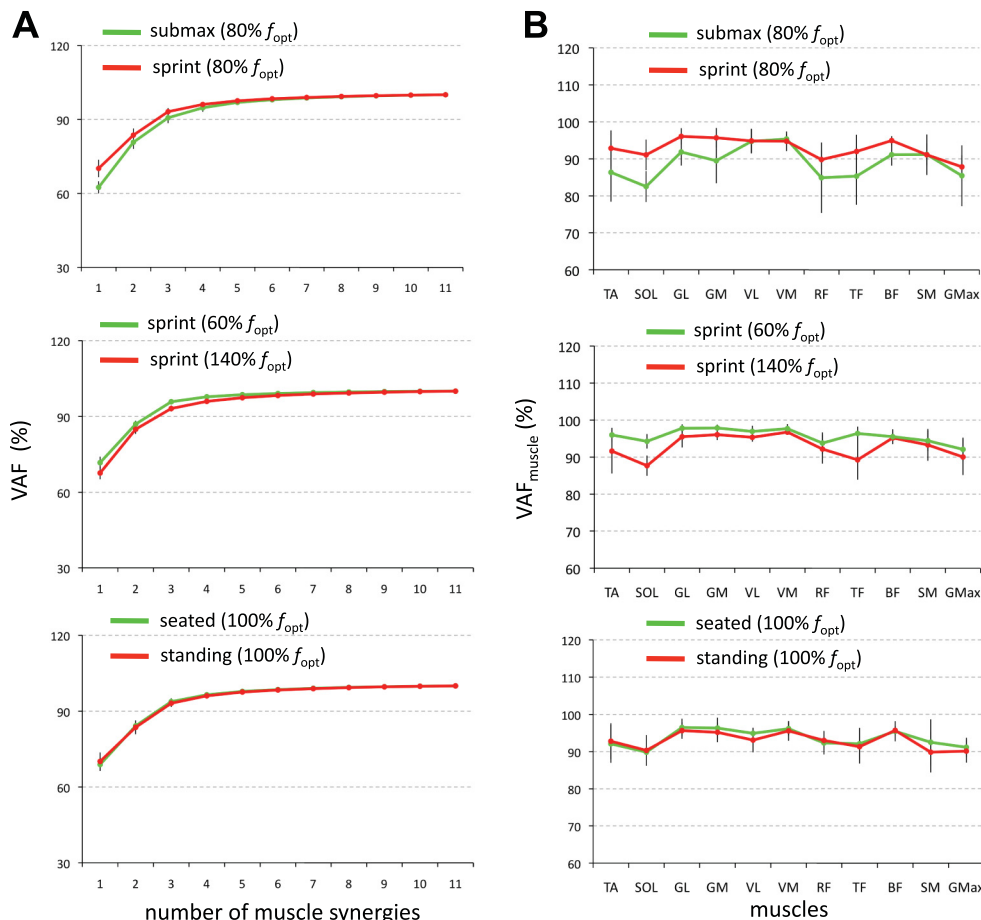


Fig. 4. Overall variance accounted for (VAF) as a function of the number of extracted muscle synergies (A) and muscle VAF for 3 extracted muscle synergies (B). A: three muscle synergies accounted for a mean VAF of $90.7 \pm 1.4\%$ of total VAF for the submaximal pedaling condition. Also, three muscle synergies were identified for all the sprint conditions (VAF ranged from $93.2 \pm 1.4\%$ to $95.8 \pm 0.8\%$ of the total VAF for the sprint performed at 80% and 60% of f_{opt} , respectively). B: three muscle synergies accounted for a muscle VAF (VAF_{muscle}) $>75\%$ for all muscles. For muscle abbreviations, see Fig. 3.

Second, as shown in Fig. 8, the muscle synergy vectors extracted for the submaximal condition were sufficient to explain $>75\%$ of the variability for each individual muscle in all sprint conditions (VAF_{muscle} ranged from $79.1 \pm 9.4\%$ to $95.2 \pm 1.9\%$ of total VAF for SM during the all-out sprint performed at 100% of f_{opt} in the standing position and for GL during the all-out sprint performed at 100% of f_{opt} in the seated position, respectively). Therefore, we concluded that specific muscle synergies were not needed. Figure 9 shows an individual example of the reconstruction of the individual EMG patterns obtained during the sprint performed at 60% of f_{opt} from the muscle synergy vectors extracted during the submaximal exercise.

DISCUSSION

The results of the present study show that, whatever the mechanical constraints, three muscle synergies accounted for the majority of variability in the EMG signals of 11 lower limb muscles during pedaling. In addition, there was robust consistency in the global structure of these synergies (i.e., muscle synergy vectors and synergy activation coefficients), especially between the sprints performed at different torque-velocity combinations and with different upper body postures. Thus, based on this considerable similarity in the composition of the three extracted synergies, our results support the hypothesis that these muscle synergies reflect a neural control strategy during a cyclic task, with a slight timing adjustment of their activation regarding the mechanical constraints.

Three muscle synergies well explain surface EMG signals of the lower limb muscles during pedaling. The results of the present study obtained in the submaximal condition are in agreement with a recent work (Hug et al. 2010) that reported that 3 muscle synergies account for the majority of variability in the surface EMG signals of 10 muscles during pedaling. These three synergies are very similar to three of the four muscle synergies proposed by Raasch and Zajac (1999) from a pedaling simulation study. Hug et al. (2010) hypothesized that the fourth muscle synergy (i.e., the muscle group composed of the monoarticular hip and knee flexor muscles acting during the upstroke phase) identified by Raasch and Zajac (1999) was not represented, because they did not record EMG activity in monoarticular hip and knee flexors. In the present work, additional TF muscle activity was recorded, since this muscle can be primarily considered as a hip flexor acting during the upstroke phase. However, neither additional muscle synergy nor modification of already existed synergies was observed compared with the results reported by Hug et al. (2010). In fact, in this condition, TF was included in the third muscle synergy (in addition to TA and RF), which mainly acts at the end of the limb flexion phase and during the limb transition from flexion to extension. Moreover, across all mechanical constraints, the same three muscle synergies were extracted despite some adjustments in their characteristics. Overall, this supports the fact that given the impossibility of measuring other hip and knee flexors noninvasively, three muscle synergies well explain the surface EMG signals of the lower limb muscles during pedaling. Major monoarticular hip and knee flexor muscles should

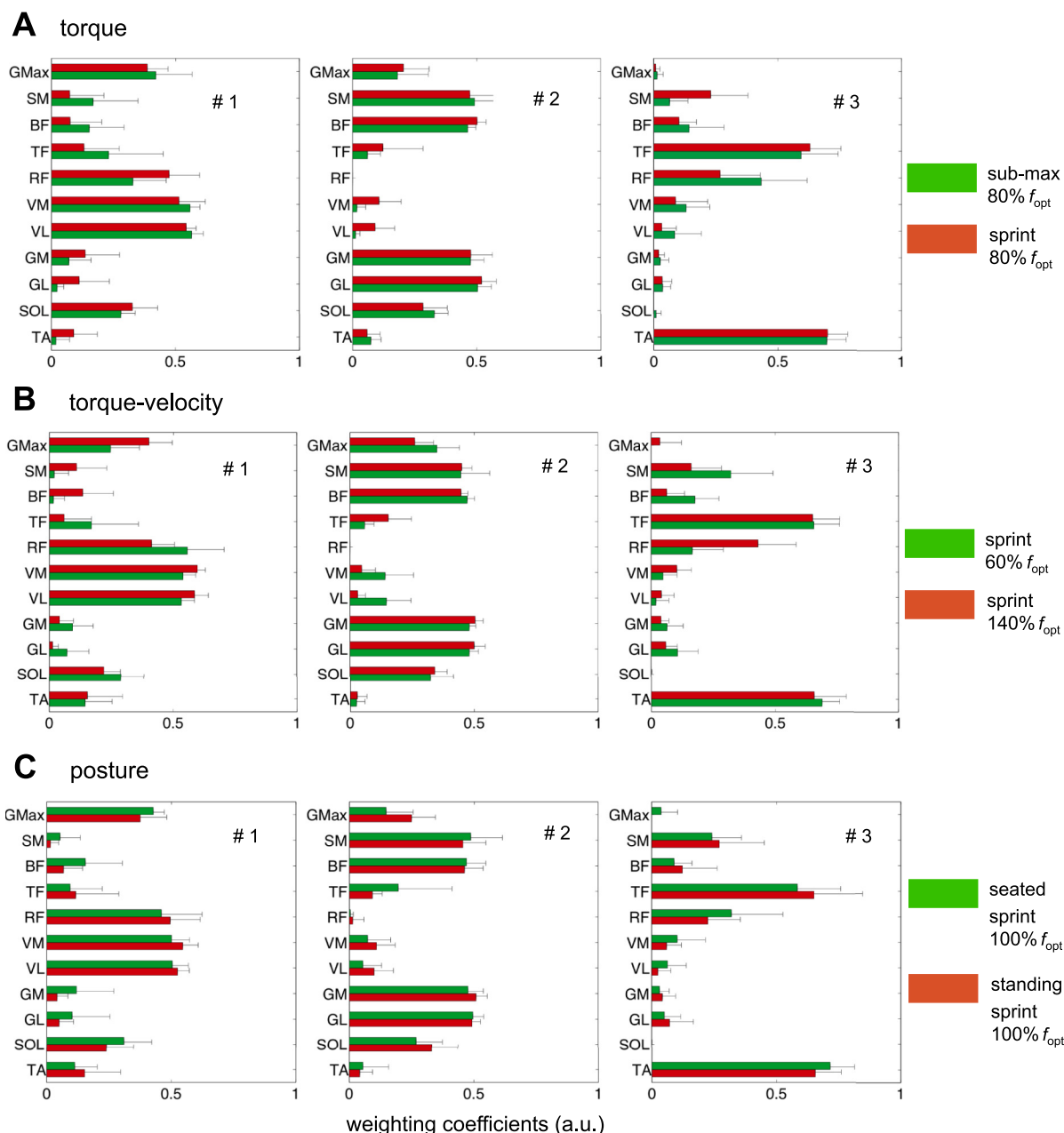


Fig. 5. Muscle synergy vectors extracted from each condition independently. The muscle synergy vectors were averaged ($\pm$ SD) across subjects for each condition. Individual muscle weightings are shown for each muscle within each synergy (#1, synergy 1; #2, synergy 2; #3, synergy 3). a.u., Arbitrary units. For muscle abbreviations, see Fig. 3.

be recorded in future studies to confirm (or not) the existence of a fourth muscle synergy.

To the best of our knowledge, only Wakeling and Horn (2009) previously explored the influence of mechanical constraints on muscle synergies during pedaling. However, because they extracted a fixed number of synergies and used a different methodology to extract muscle synergies, it is difficult to make a direct comparison (Ting and Chvatal 2010). In addition, they limited their analysis to submaximal conditions with lower alteration of the mechanical characteristics of the pedaling task (i.e., 60–140 rpm and 6.5–40 Nm) compared with those imposed in the present study (from 60 to 190 rpm and from 20 to 200 Nm with additional changes in the body configuration).

Functional significance of muscle synergy adjustments across mechanical constraints. Note that, to our knowledge, this study is the first that compares muscle coordination between submaximal and all-out sprint exercises. Despite a few adjustments in the weighting of some muscles, especially in RF and SM in response to an alteration of torque and torque-velocity constraints (Fig. 5), the present results highlight global consistency in the muscle synergy vectors across different mechanical constraints. Consequently, the changes observed at the level of individual muscle patterns (e.g., GL, GM, and SOL; Fig. 3), for which the weighting was only slightly affected, could be better explained by change in the activation profile of activation of the synergies to which they belong.

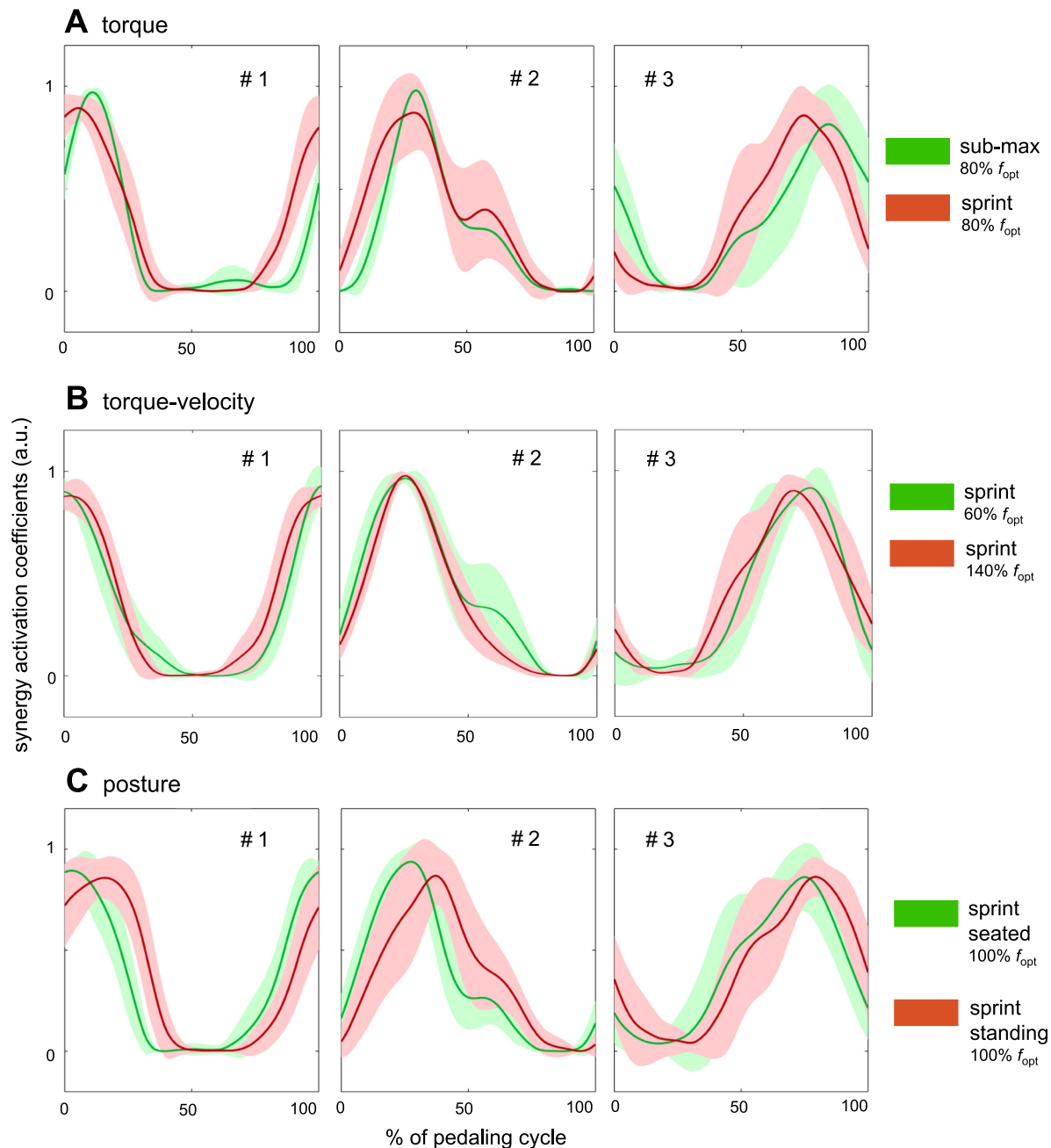


Fig. 6. Synergy activation coefficients extracted from each condition independently. The synergy activation coefficients were averaged ($\pm$ SD) across subjects for each condition. They were expressed as a function of the percentage of the pedaling cycle as it rotated from the highest pedal position (TDC, 0%) to the lowest pedal position (BDC, 50%) and back to TDC to complete a 360° crank cycle.

Although the shapes of each of the three synergy activation coefficients were similar across conditions ($r_{\max} > 0.84$), r values (not reported here; e.g., 0.64 ± 0.22 for *synergy 3* between submaximal and sprint conditions) were lower than those obtained for muscle synergy vectors, mainly because some lag times appeared for the torque and posture effects (Fig. 6 and Table 2, lag times). In the all-out sprint conditions, adjustments in the timing of the synergy activation coefficients led to a longer period of activity for the two first synergies across the crank cycle compared with the submaximal condition (Fig. 6). These adaptations probably reflect an interesting control strategy to enhance the duty cycle and hence the net mechanical production throughout the cycle by increasing the

activity during the TDC transition by *synergy 1*, the total power produced and transferred to the crank during the downstroke phase as a whole by *synergy 2*, and the propulsive action in the BDC and upstroke phase by *synergy 3*. Despite significant changes at the level of individual muscles induced by changes in torque-velocity constraints, the synergy activation coefficients were similar, as shown by the very high $r_{\max}$ values and the absence of a significant time shift. Consistent with the literature (Hug and Dorel 2009; Neptune et al. 1997; Wakeling and Horn 2009), earlier activation of the thigh muscles was found as the pedaling rate increased. This can be viewed as a compensatory strategy used to develop pedal force in the same crank sector despite the constant electromechanical delay (Hug

Table 2. Comparison of the muscle synergies across conditions

	Torque (Submaximal vs. Sprint Exercises)	Torque-Velocity (60% vs. 140% of f_{opt})	Posture (Seated vs. Standing)
Indexes of similarity			
Synergy activation coefficients (r_{max} values)			
Synergy 1	0.84 ± 0.07	0.90 ± 0.09	0.89 ± 0.10
Synergy 2	0.90 ± 0.02	0.94 ± 0.06	0.90 ± 0.08
Synergy 3	0.87 ± 0.11	0.92 ± 0.03	0.93 ± 0.07
Muscle synergy vectors (r values)			
Synergy 1	0.74 ± 0.20	0.79 ± 0.10	0.85 ± 0.28
Synergy 2	0.91 ± 0.11	0.88 ± 0.10	0.89 ± 0.17
Synergy 3	0.78 ± 0.25	0.84 ± 0.12	0.88 ± 0.19
Lag times, % of pedaling cycle			
Synergy activation coefficients			
Synergy 1	-3.2 ± 2.9*	-0.9 ± 2.2	4.7 ± 5.4*
Synergy 2	-4.4 ± 5.2*	0.5 ± 4.0	7.4 ± 7.8*
Synergy 3	-10.5 ± 8.2*	-2.1 ± 8.3	5.2 ± 7.4*

Values are means ± SD. Lags were calculated as the lag times that maximized the cross-correlation function. A negative bias indicates that the second pattern shifted earlier in the cycle relative to the first pattern *Lag time significantly different from zero ($P < 0.05$).

and Dorel 2009; Neptune et al. 1997). However, as already reported (Dorel et al. 2010; Samozino et al. 2007), this compensatory strategy was not sufficient to fully prevent the forward shift of the force production at high pedaling rates, as shown in Fig. 2. This could be explained by the fact that no modification (SOL and TA) or a slightly later activation (GL and GM) was observed for leg muscles as the pedaling rate increased. In fact, as previously suggested (Raasch et al. 1997), if the ankle extensors are not activated synchronously with the vastii and GMax, the transfer of the power produced by the knee and hip extensors to the crank is not optimal. The same statement could be made for the dorsiflexor and hip/knee flexors during the upstroke phase. Consequently, in the present study, the opposite temporal changes in recruitment of the leg muscles compared with the thigh muscles might be in opposition with an optimal transfer and thus could be partly responsible of a slight shift forward of the pedal force production. Finally, in the standing condition, the forward shift of the activation for the three muscle syner-

gies ranged from 4.7% to 7.4% of the pedaling cycle (Table 2). This is most likely the result of a shift in the kinematic data of the limb segments among the cycle, i.e., the increase of angular positions of the three articulations as a function of crank position, as reported by Li and Caldwell (1998). The forward shift of the torque profile (Fig. 2) reinforces this hypothesis.

Neurophysiological interpretations. As a whole, the analysis of structure of the muscle synergies demonstrated a good robustness of the set of the three extracted synergies. Indeed, both muscle synergy vectors and, to a lesser extent, synergy activation coefficients were only slightly affected by the different mechanical constraints. The consistency of the muscle synergy vectors confirmed some results obtained during different postural tasks (Torres-Oviedo et al. 2006; Torres-Oviedo and Ting 2010), different behaviors in animals (d’Avella and Bizzi 2005; d’Avella et al. 2003), or different power outputs during a rowing task (Turpin et al. 2011). By comparing muscle synergies between healthy subjects and patients with

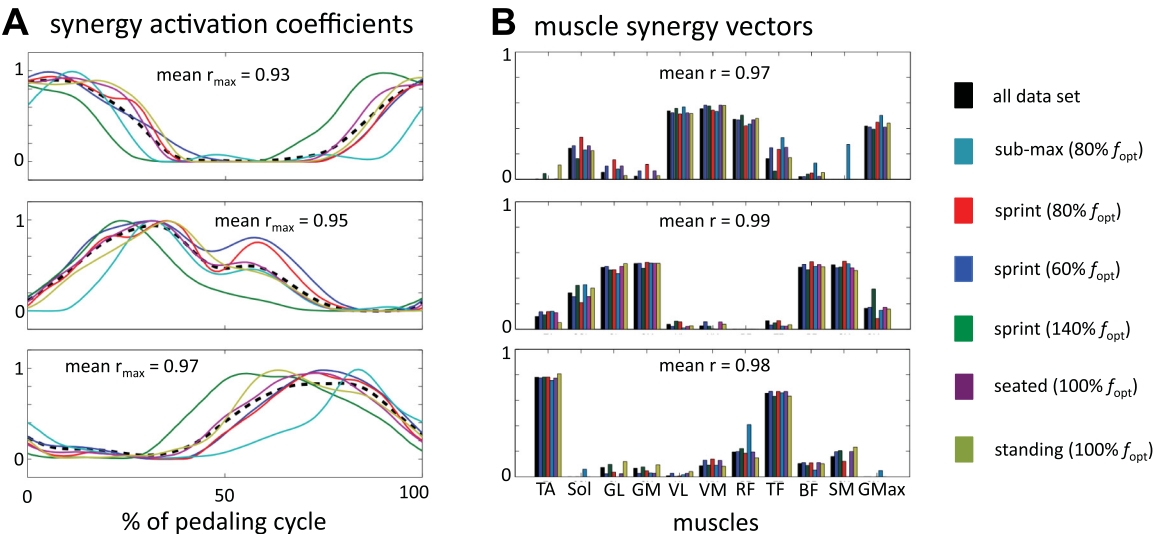


Fig. 7. Individual example of the comparison between muscle synergies extracted from the entire data set and those extracted for each condition independently. For both synergy activation coefficients (A) and muscle synergy vectors (B), high similarity was found between the extraction from the entire data pooled across all conditions and the extraction for each condition independently. Note that despite the high consistency of the waveforms of the synergy activation coefficients across conditions (assessed by the r_{max} value), a significant lag time was measured.

Table 3. Comparison between the three muscles synergies extracted from the entire data set and those extracted for each condition independently

	Submaximal Exercise (80% of f_{opt})	Seated Sprints				Standing Sprint (100% of f_{opt})
		60% of f_{opt}	80% of f_{opt}	100% of f_{opt}	140% of f_{opt}	
Synergy activation coefficients (r_{max} values)						
<i>Synergy 1</i>	0.87 ± 0.05	0.93 ± 0.06	0.98 ± 0.02	0.96 ± 0.09	0.92 ± 0.05	0.94 ± 0.03
<i>Synergy 2</i>	0.93 ± 0.03	0.97 ± 0.02	0.98 ± 0.01	0.98 ± 0.02	0.97 ± 0.02	0.94 ± 0.06
<i>Synergy 3</i>	0.87 ± 0.13	0.96 ± 0.04	0.96 ± 0.04	0.94 ± 0.13	0.95 ± 0.03	0.97 ± 0.02
Muscle synergy vectors (r values)						
<i>Synergy 1</i>	0.86 ± 0.11	0.91 ± 0.10	0.94 ± 0.06	0.94 ± 0.09	0.91 ± 0.08	0.94 ± 0.05
<i>Synergy 2</i>	0.97 ± 0.02	0.93 ± 0.09	0.97 ± 0.02	0.95 ± 0.11	0.95 ± 0.11	0.93 ± 0.10
<i>Synergy 3</i>	0.91 ± 0.09	0.94 ± 0.06	0.97 ± 0.04	0.95 ± 0.12	0.95 ± 0.05	0.96 ± 0.03

Values are means ± SD.

stroke lesions, some authors have also reported a robustness of the muscle synergy vectors (Cheung et al. 2009a; Clark et al. 2010). Thus, our results can constitute additional evidence to confirm the hypothesis that neural drive select, activate, and flexibly combine muscle synergies to produce a wide range of movements (Cheung et al. 2009b). As suggested by another work (Saltiel et al. 2001), these muscle synergies could be specified by networks in the spinal cord and/or brain stem. This type of neural mechanism effectively reduces the musculoskeletal redundancy inherent in the multisegmented limb (d'Avella and Bizzi 2005).

Pedaling is a useful paradigm because task mechanics can be controlled and manipulated. Nevertheless, the circular constraint trajectory of the end point force (i.e., the pedal) could certainly be considered as a reason for the low number of extracted muscle synergies and hence less complexity of motor control organization compared with postural tasks (Torres-Oviedo et al. 2006) or other locomotor tasks, such as running (Cappellini et al. 2006). Nevertheless, the diversity of mechanical constraints that have been imposed herein necessarily induced some important perturbations of the task such as difference in the sensory input signals (muscle tension, velocity of the limbs, etc.) or additional degrees of freedom (in the standing position). Interestingly, it appeared that the timing of the muscle synergies could be modulated, whereas changes in muscle synergy vectors could be considered as unaffected. It confirms previous observations suggesting that the composition of muscle synergies (i.e., muscle synergy vectors) is relatively fixed but that their activation (i.e., synergy activation

coefficients) can be modified by the specific constraints of the task (Cheung et al. 2009a; Cheung et al. 2009b). In other words, accordingly to previous observations made during postural perturbations (Torres-Oviedo and Ting 2010), our results suggest that the repertoire of pedaling tasks performed in the present study was achieved through the modulation of muscle synergy recruitment but not muscle synergy structure. As proposed by Cheung et al. (2005), sensory afferents may serve to adapt the activation of muscle synergies (i.e., synergy activation coefficients) by modulating the duration and timing so that their functions can be carried out even with mechanical constraints.

The fact that the lag times of two groups of muscles (i.e., gastrocnemii and hamstrings, mainly represented in the same synergy, synergy 2) were differently affected by the torque-velocity constraints could corroborate the uncoupled activity of individual muscles observed within the extracted synergy by Wakeling and Horn (2009). Nevertheless, in our opinion, it is not in contradiction with the hypothesis of the use of flexible combination of muscle synergies by the central nervous system to produce movement. In fact, previous works have shown a clear dissociation of hamstring and gastrocnemii patterns in

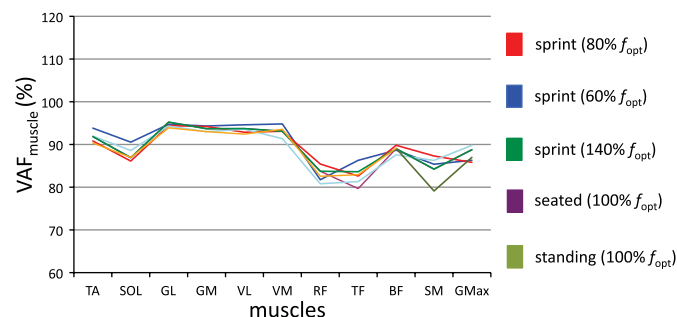


Fig. 8. VAF_{muscle} values obtained when individual EMG patterns were reconstructed from muscle synergy vectors extracted for the submaximal condition. Muscle synergy vectors extracted for the submaximal condition were sufficient to explain >75% of the variability for each individual muscle (VAF_{muscle} ranged from $79.1 \pm 9.4\%$ to $95.2 \pm 1.9\%$ of total VAF). For muscle abbreviations, see Fig. 3.

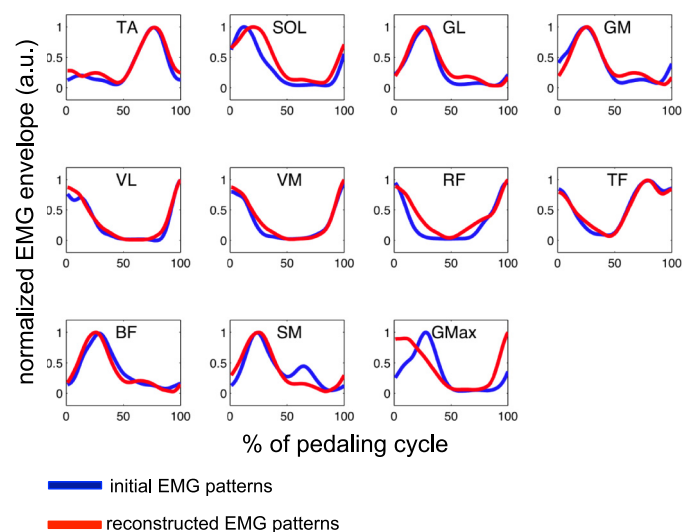


Fig. 9. Individual example of the EMG pattern reconstruction using the muscle synergy vectors extracted for the submaximal pedaling condition. Individual EMG patterns were reconstructed for the sprint condition (performed at 60% of f_{opt}) using the synergy vectors extracted during the submaximal exercise (for more details, see METHODS). For muscle abbreviations, see Fig. 3.

backward pedaling (Schindler-Ivens et al. 2004; Ting et al. 1999). Thus, one would expect *synergy 2* to result from functionally merged synergies rather than from an intrinsic unit of control; such functionally merged synergies have been reported during walking (Clark et al. 2010). However, our cross-validation procedure failed to highlight this phenomenon. In addition, the earlier activity in the hamstrings (BF and SM) and hip flexors (TF and RF) and later activity in the leg muscles (GL, GM, and TA) could reflect a proximodistal trend in the adaptation of individual muscle EMG patterns at high pedaling rates. In this way, it has been argued that the axonal conduction velocity of the motoneuron could explain the coordination problem of distal muscles, especially in large animals (More et al. 2010). In our study, considering a mean conduction velocity of ~ 45 m/s (Yap and Hirota 1967) and a distance of 0.55 m between BF/SM and GL/GM motor points, the nerve conduction velocity could be responsible for a latency of 12 ms between the EMG manifestation of a common neural command for the distal muscle (GL/GM) compared with the proximal muscle (e.g., BF/SM). The higher the pedal velocity, the higher the difference in terms of the crank position, i.e., $\sim 3.8\%$ of the total crank cycle at 190 rpm. This phenomenon could partially explain that muscles implied in the same synergy (SM, BF, GM, and GL in *synergy 2* or RF, TF, and TA in *synergy 3*) could present different lag times in their EMG pattern. Finally, specifically considering the pedaling task, reaching a very high value of movement velocity seems to constitute the more critical limits of this coordination strategy. Thus, it remains unclear to what extent the sensory input could still assume a modulatory role on the activation of the pre-determined muscle synergies in this extreme condition.

Methodological considerations. As done in previous works (Hug et al. 2010; Ting and Macpherson 2005; Torres-Oviedo et al. 2006), EMG activity from each muscle and each of the six pedaling conditions was normalized to the average of its peak value. Therefore, the degree of muscle activity was not taken into consideration for the comparison of individual EMG patterns across conditions or for the comparison of muscle synergies. Thus, it was not possible to directly quantify the power output contributions from each muscle synergy. This choice was motivated by the fact that an ideal normalization method to quantify the degree of muscle activity does not exist (Burden et al. 2010). Also, little is known about the influence of the normalization method on synergy extraction. For instance, it is unclear in which component of the muscle synergies, information about the degree of muscle activity, should be considered (i.e., muscle synergy vectors, synergy activation coefficients, or both)? Moreover, the results of Weijss et al. (1999) suggest that the timing and amplitude of EMG patterns are controlled independently. Consequently, we considered muscle synergy as a covariation of muscle activation where the output level of this activation was not taken into consideration.

Also, it should be kept in mind that the subjects were trained cyclists. Thus, the results of the present study could have been partially influenced by the fact that they were trained to pedal under these different mechanical constraints. However, as previously mentioned, only these subjects could achieve these torque and torque-velocity constraints.

Conclusions. Overall, our findings are consistent with evidence that, during pedaling, muscle synergy structures are

preserved across different mechanical constraints (i.e., torque, maximal torque-velocity combinations, and/or posture). Our results support the hypothesis that muscle synergies reflect a neural control strategy, with only few timing adjustment in their activation regarding the mechanics of movement.

GRANTS

This work was funded in part by French Ministry of Sport Contract 10-R-019. N. Turpin was supported by a scholarship of the "Région Pays de la Loire" (Project OPERF2A).

DISCLOSURES

No conflicts of interest, financial or otherwise, are declared by the author(s).

REFERENCES

- Bernstein N. *Coordination and Regulation of Movements*. Oxford: Pergamon, 1967.
- Burden A. How should we normalize electromyograms obtained from healthy participants? What we have learned from over 25 years of research? *J Electromyogr Kinesiol* 6: 1023–1035, 2010.
- Cappellini G, Ivanenko YP, Poppele RE, Lacquaniti F. Motor patterns in human walking and running. *J Neurophysiol* 95: 3426–3437, 2006.
- Cheung VC, d'Avella A, Tresch MC, Bizzi E. Central and sensory contributions to the activation and organization of muscle synergies during natural motor behaviors. *J Neurosci* 25: 6419–6434, 2005.
- Cheung VC, Piron L, Agostini M, Silvoni S, Turolla A, Bizzi E. Stability of muscle synergies for voluntary actions after cortical stroke in humans. *Proc Natl Acad Sci USA* 106: 19563–19568, 2009a.
- Cheung VCK, d'Avella A, Bizzi E. Adjustments of motor pattern for load compensation via modulated activations of muscle synergies during natural behaviors. *J Neurophysiol* 101: 1235–1257, 2009b.
- Clark DJ, Ting LH, Zajac FE, Neptune RR, Kautz SA. Merging of healthy motor modules predicts reduced locomotor performance and muscle coordination complexity post-stroke. *J Neurophysiol* 103: 844–857, 2010.
- d'Avella A, Bizzi E. Shared and specific muscle synergies in natural motor behaviors. *Proc Natl Acad Sci USA* 102: 3076–3081, 2005.
- d'Avella A, Saltiel P, Bizzi E. Combinations of muscle synergies in the construction of a natural motor behavior. *Nat Neurosci* 6: 300–308, 2003.
- Dorel S, Couturier A, Lacour JR, Vandewalle H, Hautier C, Hug F. Force-velocity relationship in cycling revisited: benefit of two-dimensional pedal forces analysis. *Med Sci Sports Exerc* 42: 1174–1183, 2010.
- Hermens HJ, Freriks B, Disselhorst-Klug C, Rau G. Development of recommendations for SEMG sensors and sensor placement procedures. *J Electromyogr Kinesiol* 10: 361–374, 2000.
- Hug F. Can muscle coordination be precisely studied by surface electromyography? *J Electromyogr Kinesiol* 21: 1–12, 2011.
- Hug F, Dorel S. Electromyographic analysis of pedaling: a review. *J Electromyogr Kinesiol* 19: 182–198, 2009.
- Hug F, Turpin NA, Guevel A, Dorel S. Is interindividual variability of EMG patterns in trained cyclists related to different muscle synergies? *J Appl Physiol* 108: 1727–1736, 2010.
- Ivanenko YP, Cappellini G, Dominici N, Poppele RE, Lacquaniti F. Coordination of locomotion with voluntary movements in humans. *J Neurosci* 25: 7238–7253, 2005.
- Ivanenko YP, Grasso R, Zago M, Molinari M, Scivoletto G, Castellano V, Macellari V, Lacquaniti F. Temporal components of the motor patterns expressed by the human spinal cord reflect foot kinematics. *J Neurophysiol* 90: 3555–3565, 2003.
- Ivanenko YP, Poppele RE, Lacquaniti F. Motor control programs and walking. *Neuroscientist* 12: 339–348, 2006.
- Kutch JJ, Kuo AD, Bloch AM, Rymer WZ. Endpoint force fluctuations reveal flexible rather than synergistic patterns of muscle cooperation. *J Neurophysiol* 100: 2455–2471, 2008.
- Lee DD, Seung HS. Algorithms for non-negative matrix factorization. *Adv Neural Inform Process Syst*: 556–562, 2001.
- Li L, Caldwell GE. Muscle coordination in cycling: effect of surface incline and posture. *J Appl Physiol* 85: 927–934, 1998.
- More HL, Hutchinson JR, Collins DF, Weber DJ, Aung SKH, Donelan JM. Scaling of sensorimotor control in terrestrial mammals. *Proc Biol Sci* 277: 3563–3568, 2010.

- Neptune RR, Kautz SA, Hull ML.** The effect of pedaling rate on coordination in cycling. *J Biomech* 30: 1051–1058, 1997.
- Neptune RR, Clark DJ, Kautz SA.** Modular control of human walking: a simulation study. *J Biomech* 42: 1282–1287, 2009.
- Raasch CC, Zajac FE, Ma B, Levine WS.** Muscle coordination of maximum-speed pedaling. *J Biomech* 30: 595–602, 1997.
- Raasch CC, Zajac FE.** Locomotor strategy for pedaling: muscle groups and biomechanical functions. *J Neurophysiol* 82: 515–525, 1999.
- Saltiel P, Wyler-Duda K, d'Avella A, Tresch MC, Bizzi E.** Muscle synergies encoded within the spinal cord: evidence from focal intraspinal NMDA iontophoresis in the frog. *J Neurophysiol* 85: 605–619, 2001.
- Samozino P, Horvais N, Hintzy F.** Why does power output decrease at high pedaling rates during sprint cycling? *Med Sci Sports Exerc* 39: 680–687, 2007.
- Schindler-Ivens S, Brown DA, Brooke JD.** Direction-dependent phasing of locomotor muscle activity is altered post-stroke. *J Neurophysiol* 92: 2207–2216, 2004.
- Takaishi T, Yamamoto T, Ono T, Ito T, Moritani T.** Neuromuscular, metabolic, and kinetic adaptations for skilled pedaling performance in cyclists. *Med Sci Sports Exerc* 30: 442–449, 1998.
- Ting LH, Chvatal SA.** Decomposing muscle activity in motor tasks: methods and interpretation. In: *Motor Control*, edited by Danion F, Latash ML. Oxford: Oxford Univ. Press, 2010.
- Ting LH, Kautz SA, Brown DA, Zajac FE.** Phase reversal of biomechanical functions and muscle activity in backward pedaling. *J Neurophysiol* 81: 544–551, 1999.
- Ting LH, Macpherson JM.** A limited set of muscle synergies for force control during a postural task. *J Neurophysiol* 93: 609–613, 2005.
- Ting LH, McKay JL.** Neuromechanics of muscle synergies for posture and movement. *Curr Opin Neurobiol* 17: 622–628, 2007.
- Torres-Oviedo G, Macpherson JM, Ting LH.** Muscle synergy organization is robust across a variety of postural perturbations. *J Neurophysiol* 96: 1530–1546, 2006.
- Torres-Oviedo G, Ting LH.** Muscle synergies characterizing human postural responses. *J Neurophysiol* 98: 2144–2156, 2007.
- Torres-Oviedo G, Ting LH.** Subject-specific muscle synergies in human balance control are consistent across different biomechanical contexts. *J Neurophysiol* 103: 3084–3098, 2010.
- Tresch MC, Jarc A.** The case for and against muscle synergies. *Curr Opin Neurobiol* 19: 601–607, 2009.
- Tresch MC, Saltiel P, Bizzi E.** The construction of movement by the spinal cord. *Nat Neurosci* 2: 162–167, 1999.
- Tresch MC, Cheung VCK, d'Avella A.** Matrix factorization algorithms for the identification of muscle synergies: evaluation on simulated and experimental data sets. *J Neurophysiol* 95: 2199–2212, 2006.
- Turpin NA, Guével A, Durand S, Hug F.** Effect of power output on muscle coordination during rowing. *Eur J App Physiol*; doi:10.1007/s00421-011-1928-x.
- Valero-Cuevas FJ, Venkadesan M, Todorov E.** Structured variability of muscle activations supports the minimal intervention principle of motor control. *J Neurophysiol* 102: 59–68, 2009.
- Van Ingen Schenau GJ, Boots PJM, de Groot G, Snackers RJ, van Woensel WWLM.** The constrained control of force and position in multi-joint movements. *Neuroscience* 46: 197–207, 1992.
- Wakeling JM, Horn T.** Neuromechanics of muscle synergies during cycling. *J Neurophysiol* 10: 843–854, 2009.
- Weijts WA, Sugimura T, van Ruyven LJ.** Motor coordination in a multi-muscle system as revealed by principal components analysis of electromyographic variation. *Exp Brain Res* 127: 233–243, 1999.
- Yap CB, Hirota T.** Sciatic nerve motor conduction velocity. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 30: 233–239, 1967.
- Zajac FE.** Understanding muscle coordination of the human leg with dynamical simulations. *J Biomech* 35: 1011–1018, 2002.



ANNEXE III

Article soumis :

Hug F, **Turpin NA**, Dorel S, Guével A. Smoothing of electromyographic signal can influence the number of extracted muscle synergies (soumis à *Clinical Neurophysiology*).

Smoothing of electromyographic signals can influence the number of extracted muscle synergies

François HUG*, PhD

Nicolas A. TURPIN, MsC

Sylvain DOREL, PhD

Arnaud GUÉVEL, PhD

University of Nantes, Laboratory “Motricité, Interactions, Performance” (EA 4334),
F-44000, Nantes, France

Short title: muscle synergies are affected by electromyographic signal processing

Word count for the abstract: 155

Word count for the manuscript: 1612

Nb of tables: 0

Nb of figures: 4

*Correspondence and reprints:

François HUG, PhD

University of Nantes

Laboratory « Motricité, Interactions, Performance » (EA 4334)

25 bis boulevard Guy Mollet

BP 72206

44322 Nantes cedex 3

France

Ph: +33 (0)2 51 83 72 24

Fax: +33 (0)2 51 83 72 10

E-mail: francois.hug@univ-nantes.fr

Abstract

The purpose of the present study was to determine whether smoothing of the linear envelope of the electromyographic (EMG) signals affects the number of identified muscle synergies. Surface EMG signals measured during pedaling were high-pass filtered, rectified and smoothed with a low-pass filter (4Hz, 10Hz, or 15Hz). A nonnegative matrix factorization was applied to differentiate muscle synergies. A significant dependency of the number of extracted muscle synergies to the low-pass cut-off frequency was found for two of the four methods used to determine the number of muscle synergies. More precisely, the higher the cut-off frequency, the higher the number of extracted synergies. These results indicate that a comparison of the number of muscle synergies identified from an EMG dataset using different smoothing procedures should be conducted with caution. In addition, the low-pass cut-off frequency of the initial EMG signals should be chosen so that there is a neurophysiological basis for interpreting the extracted muscle synergies.

Keywords: low-pass filter, modules, muscle, nonnegative matrix factorization, coordination.

Introduction

When studying muscle coordination, the question of how the central nervous system coordinates activity among numerous muscles is central. Low-dimensional modules formed by muscles activated in synchrony, named muscle synergies (or modules), have been proposed as building blocks that simplify the construction of motor behaviors^{1,2}. Each muscle synergy is presumed to be modulated by a single neural command signal³. Consequently, it provides an attractive simplifying strategy for the control of complex movements because it reduces the number of output patterns that the nervous system has to specify for numerous muscles. For example, Clark et al.⁴ showed that fewer muscle synergies are needed to account for muscle activity during walking in post-stroke subjects compared to healthy subjects (2.7 ± 0.8 vs. 3.5 ± 0.7), suggesting a lower complexity in motor control.

The determination of the number of muscle synergies is not a trivial matter and remains an open problem⁵. To date, there is no agreement on the best method to be used. In addition to the choice of method, the processing of the initial individual EMG signals is an important issue. A wide variety of low-pass filters have been used in the literature aimed at extracting muscle synergies, e.g., from 4 Hz in Clark et al.⁴ to 15 Hz in Monaco et al.⁶ during walking. However, smoothing of the linear envelope of the initial EMG signals could influence the Variance Accounted For (VAF) value at a given number of muscle synergies, i.e., the reconstruction performance of the algorithm. Consequently, one would expect that the smoothing of the linear envelope would affect the number of extracted muscle synergies, and thus the interpretations of the results.

The purpose of the present study was therefore to determine whether smoothing of the linear envelope of the initial EMG signals affects the number of identified muscle synergies extracted by a non-negative matrix factorization algorithm.

Methods

Ten cyclists (4 women and 6 men) volunteered to participate in this study (age: 21.1 ± 2.3 years) and gave their written consent. Seven of them were already involved in a similar protocol⁷. The experimental design of the study was approved by the local Ethical Committee and was carried out in accordance with the Declaration of Helsinki.

Subjects exercised on an electronically-braked cycle ergometer (Excalibur Sport, Lode[®], Netherlands). After a 20-min standardized warm-up, the participants were asked to perform a sub-maximal 3-min exercise at 300 Watts for the men and 220 Watts for the women performed at a constant pedaling rate (between 90 and 105 rpm).

Surface EMG activity was continuously recorded for the following 11 muscles in the right lower limb: gluteus maximus, semimembranosus, long head of Biceps femoris, tensor fasciae latae, vastus medialis, rectus femoris, vastus lateralis, gastrocnemius medialis and lateralis, soleus and tibialis anterior. A pair of surface Ag/AgCl electrodes (Blue sensor, Ambu[®], Denmark) was attached to the skin with a 2 cm inter-electrode distance, longitudinally with respect to the underlying muscle fibers arrangement. Prior to electrode application, the skin was shaved and cleaned with alcohol to minimize impedance. Raw EMG signals were amplified close to the electrodes (gain 305, bandwidth 8-500 Hz) and digitized at a sampling rate of 1 kHz (ME6000P16, Mega Electronics Ltd[®], Finland).

EMG signals were high-pass filtered (20 Hz, Butterworth filter, 4th order), rectified and smoothed with a zero lag low-pass filter (Butterworth filter, 2nd order). In accordance to the different cut-off values used in the literature about muscle synergies, three different cut-off frequencies were tested, i.e., 4 Hz^{4,8}, 10 Hz⁹ and 15 Hz⁶. A typical example of the EMG profiles obtained with these three cut-off frequencies is depicted in Figure 1. EMG activity was normalized to the average of its peak value across the cycles.

A non-negative matrix factorization was performed from a set of 20 consecutive pedaling cycles¹⁰. Matrix factorization minimizes the residual Frobenius norm between the initial matrix and its decomposition, given as:

$$\mathbf{E} = \mathbf{WC} + \mathbf{e}$$

$$\min_{\substack{\mathbf{W} \geq 0 \\ \mathbf{C} \geq 0}} \|\mathbf{E} - \mathbf{WC}\|_{FRO}$$

where $\mathbf{E}$ is a p-by-n initial matrix (p=number of muscles and n=number of time points), $\mathbf{W}$ is a p-by-s matrix (s=number of synergies), $\mathbf{C}$ is a s-by-n matrix and $\mathbf{e}$ is a p-by-n matrix.

$\|\bullet\|_{FRO}$ establishes the Frobenius norm, $\mathbf{W}$ represents the muscle synergy vectors matrix, $\mathbf{C}$ is the synergy activation coefficients matrix and $\mathbf{e}$ is the residual error matrix. The algorithm is based on iterative updates of an initial random guess of $\mathbf{W}$ and $\mathbf{C}$ that converge to a local optimal matrix factorization. To avoid local minima, the algorithm was repeated 20 times for each subject. The lowest cost solution was kept. For more details about the procedure, see previous papers^{7,11,12}. We iterated the analysis by varying the number of synergies between 1 and 11. Then, mean total Variance Accounted For (VAF) was defined as¹³:

$$VAF = 1 - \frac{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n (\mathbf{e}_{i,j})^2}{\sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n (\mathbf{E}_{i,j})^2}$$

The determination of the number of underlying muscle synergies n was performed using four different methods used in the literature. First, a fixed threshold method (FT) was used, that selected the least n that accounted for 90% of VAF^{4,7,12}. Second, we used the best linear fit (BLF) method which selected the smallest n such that a linear fit of the “VAF” vs. “number of synergies” curve, from n to 11, had a residual mean square error less than 5×10^{-5} (i.e., the point at which the VAF curve plateaus to a straight line; see^{14,15}. Third, changes in slope were assessed

by computing the curvature of every three adjacent points in the “VAF” vs. “number of synergies” curve. A concave curvature > 0.075 indicated the knee point and thus n (For details, see Tresch et al., 2006 – named “KP” method herein). Finally, we used a method recently reported by Cheung et al.¹⁶, named “KP2” herein. Briefly, the “VAF” vs. “number of synergies” curve was constructed from both the original EMG dataset and an unstructured EMG dataset generated by randomly shuffling the original dataset across time and muscles. n was then defined as the point beyond which the original-slope drops below 75% of the surrogate-slope. It corresponds to the number beyond which any further increase in the number of extracted synergies yields a VAF increase smaller than 75% of that expected from chance.

A one-way ANOVA was used to evaluate the effect of the low pass cut-off frequency on the VAF for each number of identified synergies. For each method, the dependence between the number of identified synergies and the filter cut-off frequency was assessed using the chi-square test. A P-value below 0.05 was considered statistically significant.

Results

The cumulative percentage of variance explained by each synergy was significantly affected by the smoothing of the initial EMG patterns (Figure 2). More precisely, the higher the cut-off frequency of the low-pass filter, the lower the VAF.

Figure 3 depicts the number of extracted muscle synergies with each method and each low-pass cut-off frequency. The chi-square test revealed a significant dependency of the number of extracted muscle synergies to the low-pass cut-off frequency for two of the four methods, i.e., FT ($p < 0.001$) and BLF ($p = 0.035$). More precisely, the higher the cut-off frequency of the low-pass filter, the higher the number of extracted muscle synergies. No significant dependency was found for KP and KP2.

Discussion

This pilot study showed that, depending on the method used, the low-pass cut-off frequency used to smooth the initial EMG signals could significantly affect the number of synergies extracted from continuous motor tasks (e.g., locomotion). Of note, other methodological parameters could influence the extraction of muscle synergies (e.g., number of recorder muscles, signal-to-noise ratio)¹⁷. Therefore, one would expect that the magnitude of the dependency of the number of extracted muscle synergies to the low pass cut-off frequency would be dependant on the experimental EMG signal.

Two recommendations can be formulated from these results. Firstly, a comparison of the number of muscle synergies extracted from an EMG dataset and using different smoothing procedures should be conducted with caution. This raises concerns about the comparisons among different studies but also among different experimental conditions performed within the same study. For instance, as illustrated in Figure 4, when different movement velocities are compared, the low-pass cut-off frequency should be adapted to provide the same smoothing EMG profiles¹⁸.

Secondly, further caution should be taken in the choice of the smoothing procedure used in studies aimed at extracting muscle synergies. Specifically, the low-pass cut-off frequency of the initial EMG signals should be chosen such that a neurophysiological basis exists for interpreting the EMG patterns, and thus the number of extracted muscle synergies. Nevertheless, this is not a trivial matter^{19,20}. In studies aim at looking at the EMG-to-force relationship as part of a musculoskeletal modelling, a relatively low cut-off frequency (below 4/10 Hz depending on the movement velocity) can be used (Winter, 1991). However, it is less obvious in neurophysiological studies, when EMG is taken as an indicator of the input to the motoneurons (i.e., the motor command). Some authors recommended selecting the cut-off frequency based on

a power spectrum analysis (Shiavi et al., 1998). One would also recommend using the residual analysis procedure reported for mechanical data (Winter, 1991). To our knowledge, there is no consensus and further research is clearly needed to address this crucial issue.

The use of four different methods highlighted the fact that they are affected differently by the smoothing procedure. This information could be useful when comparing different studies. However, although two methods (KP and KP2) did not show any dependence on the low-pass cut-off frequency, it is not obvious whether they extracted the correct number of muscle synergies, and thus it cannot be concluded that they have to be preferred over the others.

Conflict of interest

None of the authors have any financial and personal relationships with other people or organizations that could inappropriately influence this work.

Acknowledgements.

This study was funded in part by the French Ministry of Sport (contract 10-R-019).

Nicolas TURPIN was supported by a scholarship of the “Région Pays de la Loire” (Project OPERF2A).

The authors thank Dr Antoine COUTURIER for his help during the preparation of the manuscript, and especially for helpful discussions about the smoothing procedures.

References

1. d'Avella, A. & Bizzi, E. Shared and specific muscle synergies in natural motor behaviors. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**, 3076-3081 (2005).
2. Ting, L.H. & Chvatal, S.A. Decomposing muscle activity in motor tasks: methods and interpretation. in *Motor control* (eds. Danion, F. & Latash, M.L.) (Oxford University Press, 2010).
3. Ting, L.H. & McKay, J.L. Neuromechanics of muscle synergies for posture and movement. *Current Opinion in Neurobiology* **17**, 622-628 (2007).
4. Clark, D.J., Ting, L.H., Zajac, F.E., Neptune, R.R. & Kautz, S.A. Merging of healthy motor modules predicts reduced locomotor performance and muscle coordination complexity post-stroke. *J Neurophysiol* **103**, 844-857 (2010).
5. Tresch, M.C., Cheung, V.C.K. & d'Avella, A. Matrix Factorization Algorithms for the Identification of Muscle Synergies: Evaluation on Simulated and Experimental Data Sets. *J Neurophysiol* **95**, 2199-2212 (2006).
6. Monaco, V., Ghionzoli, A. & Micera, S. Age-related modifications of muscle synergies and spinal cord activity during locomotion. *J Neurophysiol* **104**, 2092-2102 (2010).
7. Hug, F., Turpin, N.A., Couturier, A. & Dorel, S. Consistency of muscle synergies during pedaling across different mechanical constraints. *J Neurophysiol* (2011).
8. Neptune, R.R., Clark, D.J. & Kautz, S.A. Modular control of human walking: a simulation study. *J Biomech* **42**, 1282-1287 (2009).
9. Cappellini, G., Ivanenko, Y.P., Poppele, R.E. & Lacquaniti, F. Motor patterns in human walking and running. *J Neurophysiol* **95**, 3426-3437 (2006).
10. Lee, D.D. & Seung, H.S. Algorithms for Non-negative Matrix Factorization. *Advances In Neural Information Processing Systems*, 556-562 (2001).
11. Turpin, N.A., Guevel, A., Durand, S. & Hug, F. Effect of power output on muscle coordination during rowing. *Eur J Appl Physiol* (2011).
12. Hug, F., Turpin, N.A., Guevel, A. & Dorel, S. Is interindividual variability of EMG patterns in trained cyclists related to different muscle synergies? *J Appl Physiol* **108**, 1727-1736 (2010).
13. Torres-Oviedo, G., Macpherson, J.M. & Ting, L.H. Muscle Synergy Organization Is Robust Across a Variety of Postural Perturbations. *J Neurophysiol* **96**, 1530-1546 (2006).
14. Ajiboye, A.B. & Weir, R.F. Muscle synergies as a predictive framework for the EMG patterns of new hand postures. *J Neural Eng* **6**, 036004 (2009).
15. Cheung, V.C., d'Avella, A., Tresch, M.C. & Bizzi, E. Central and sensory contributions to the activation and organization of muscle synergies during natural motor behaviors. *J Neurosci* **25**, 6419-6434 (2005).
16. Cheung, V.C., *et al.* Stability of muscle synergies for voluntary actions after cortical stroke in humans. *Proc Natl Acad Sci U S A* **106**, 19563-19568 (2009).
17. d'Avella, A. & Tresch, M. Muscle synergies for motor control. in *Handbook of Neural Engineering* (ed. Akay, M.) 449-465 (IEEE, 2007).
18. Shiavi, R., Frigo, C. & Pedotti, A. Electromyographic signals during gait: criteria for envelope filtering and number of strides. *Med Biol Eng Comput* **36**, 171-178 (1998).
19. Hug, F. Can muscle coordination be precisely studied by surface electromyography? *J Electromyogr Kinesiol* **21**, 1-12 (2011).

20. Kleissen, R.F. Effects of electromyographic processing methods on computer-averaged surface electromyographic profiles for the gluteus medius muscle. *Phys Ther* **70**, 716-722 (1990).

Legends of the figures.

Figure 1. Individual example of the influence of the low-pass cut-off frequency on the EMG pattern waveform. Three different low-pass cut-off frequencies were tested: 4 Hz as used in Clark et al. (2010), 10 Hz as used by Cappellini et al. (2006) and 15 Hz as used by Monaco et al. (2010).

Figure 2. Overall variance accounted for (VAF) as a function of the number of extracted synergies. *, Significant effect ($P < 0.05$) of the low pass cut-off frequency on the VAF value.

Figure 3. Number of subjects as a function of the number of extracted muscle synergies for the three low-pass cut-off frequencies (i.e., 4, 10 and 15 Hz) and the four methods.

The mean number of extracted muscle synergies is depicted for each filter and each method.

FT, fixed threshold method; BLF, best linear fit method; KP, knee point method and KP2, knee point method reported by Cheung et al. (2009).

Figure 4. Individual example of the influence of the movement velocity on the smoothing of the EMG signal. This example was constructed from data published by Hug et al. (2011). The subject was asked to perform two all-out sprint exercises at 165 and 65 revolutions per minute. If the same cut-off frequency (12 Hz) was applied to both EMG datasets (panel A and B), the resultant smoothing differed when the same numbers of cycles were taken into account.

As recommended by Shiavi et al. (1998), the cut-off frequency was adapted to the movement

velocity. For this example, given a cut-off frequency of 12 Hz at 165 rpm, one would use a cut-off frequency of 5 Hz at 65 rpm. Applying this rule, the smoothing of the EMG signal was similar (Panel A and C).

Figure 1.

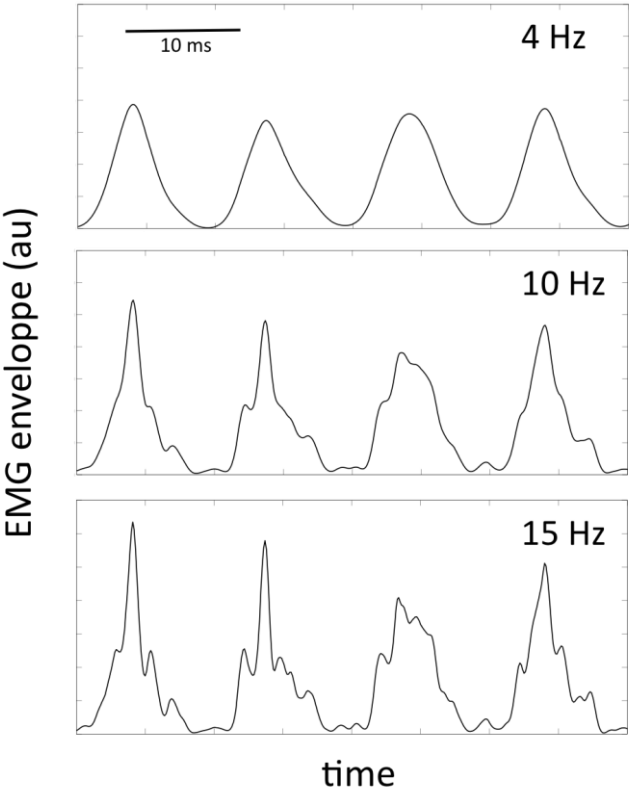


Figure 2.

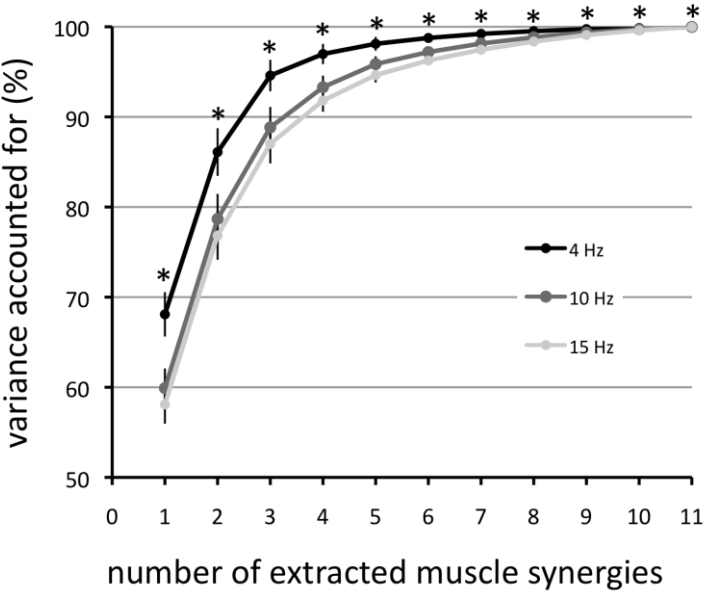


Figure 3.

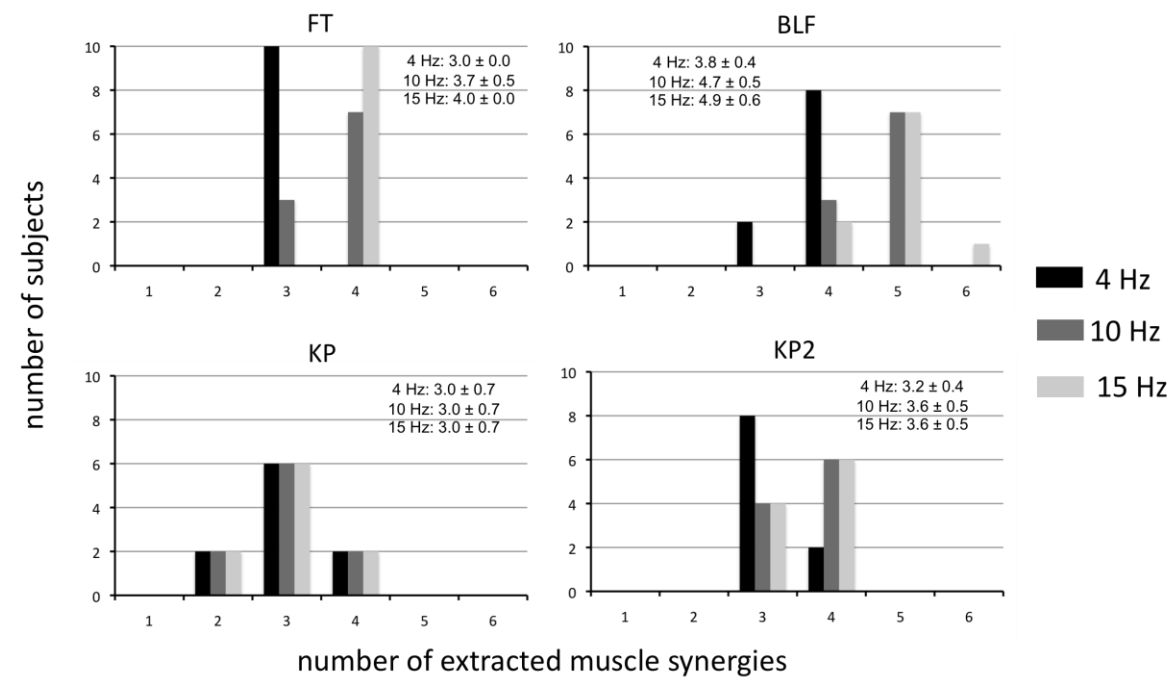
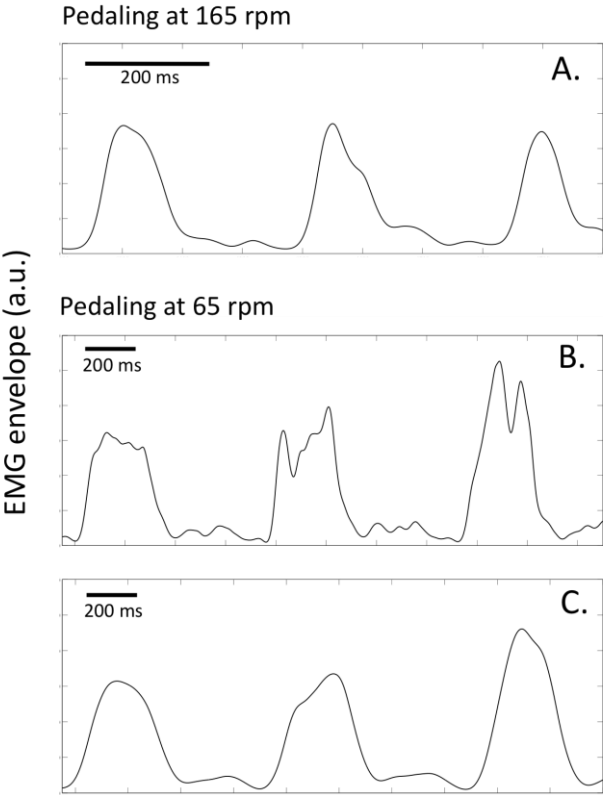


Figure 4.



Résumé : Etude des coordinations musculaires par extraction des synergies: application au geste d'aviron

L'objet principal de ce travail de thèse était d'étudier les coordinations musculaires lors du geste d'aviron et d'évaluer l'effet de l'expertise, de la puissance et de la fatigue sur celles-ci. Nous nous sommes aussi intéressés à l'hypothèse de l'utilisation des synergies musculaires pour le contrôle des coordinations musculaires. Les synergies musculaires sont définies ici comme l'activation simultanée d'un groupe de muscles contrôlés comme une unité. Nous avons montré que les coordinations musculaires en aviron sont construites autour d'un nombre limité de synergies (i.e., 3). Les synergies extraites sont reproductibles et spécifiques au sujet, i.e., les mesures de similarité sont toujours plus grandes pour un même sujet testé deux fois qu'entre deux sujets différents. Les synergies extraites sont similaires entre les deux populations testées i.e., rameurs entraînés *versus* novice. Cependant, chez les rameurs entraînés l'une des synergies identifiées montre des couplages plus importants entre les muscles du haut et du bas du corps. L'activité des synergies observées est modulée de manière similaire lors du cycle d'aviron entre les deux populations, entraînées et novices. Les synergies extraites sont peu modifiées par la puissance ou la fatigue. En effet, ces contraintes induisent des adaptations importantes du niveau d'activité mais très peu de changement de l'organisation spatio-temporelle des activations musculaires. Ces travaux suggèrent que l'entraînement conduit probablement davantage à des modifications de la mécanique musculaire et des paramètres énergétiques plutôt qu'à une réorganisation des coordinations musculaires utilisées « spontanément » par les sujets novices.

Mots clefs : coordination musculaire – aviron – expertise – fatigue - performance

Summary: Investigation of muscles coordination by extraction of synergies: a rowing task application.

The main purpose of this PhD dissertation was to study muscle coordination during rowing and to evaluate the effect of expertise, power-output and fatigue on them. We were also interested in a more fundamental hypothesis on the use of muscle synergies as a way of controlling muscle activities. Muscle synergies are defined here as the synchronous activation of a group of muscles controlled as a unit. We showed that muscle coordination during rowing is built through a limited number of muscle synergies (i.e., 3). The extracted synergies were reproducible and specific to the subject, i.e., similarity was higher for the same subject tested twice than between two different subjects. The three extracted synergies were similar between the two populations i.e., trained rowers *versus* untrained subjects. However, in trained rowers, one of the synergies exhibited greater coupling between the major muscles of the upper and lower body. The activation of the synergies was modulated similarly during the rowing cycle for the two populations. The extracted synergies remained unaltered with power-output or fatigue. Indeed, these constraints induced large changes in muscles activity levels rather than alterations of the spatio-temporal organization of the muscle activations. Our results suggest that training induces more likely changes in the muscle mechanics and energetic parameters rather than a reorganization of the muscle coordination that are “instinctively” used by the untrained subjects.

Keys words: muscle coordination – rowing – expertise – fatigue - performance