

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE NANTES

Spécialité : Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives (74^{ème} section)

**Quantification du module d'élasticité musculaire au cours de contractions
isométriques : une première étape vers l'estimation de la force musculaire**

Présentée et soutenue publiquement par

Killian BOUILLARD

Le mercredi 19 février 2014

Sous la direction de **Antoine NORDEZ** et **François HUG**

École doctorale Cognition, Education, Interactions (ED CEI n°504)

Laboratoire Motricité Interactions Performance (EA 4334)

Devant le jury composé de :

Laurence CHÈZE
Stéphane PERREY

Professeur des Universités
Professeur des Universités

Université de Lyon 1
Université de Montpellier 1

Rapporteur
Rapporteur

Jean-Luc GENNISSON
Arnaud GUÉVEL

Chargé de recherche, HDR
Professeur des Universités

Institut Langevin, Paris
Université de Nantes

Examineur
Examineur

Antoine NORDEZ
François HUG

Maître de Conférences, HDR
Chercheur, HDR

Université de Nantes
The University of Queensland

Directeur
Co-directeur

Remerciements

Je remercie tous les membres du jury pour m'avoir fait l'honneur d'accepter d'évaluer ce travail, la Pr. Laurence CHÈZE et le Pr. Stéphane PERREY en tant que rapporteurs, et le Dr. Jean-Luc GENNISSON et le Pr. Arnaud GUÉVEL en tant qu'examinateurs.

Je souhaite remercier toutes les personnes avec qui j'ai mené ces travaux, plus particulièrement mes directeurs de thèse Antoine NORDEZ et François HUG. J'ai bien conscience que la réussite d'une thèse est déterminée par beaucoup d'autres choses que les seules qualités du candidat. Parmi toutes ces choses, il y a évidemment la qualité de l'encadrement, scientifique mais aussi humain. Je pense sincèrement que de ce côté-là j'ai été formidablement servi. Quoiqu'il se passe par la suite, j'ai énormément appris auprès de vous. Merci !

Je remercie tous les membres du laboratoire avec qui j'ai échangé de près ou de loin durant ces trois années et demi. Une pensée particulière à tous les doctorants (ou ex-doctorants ; je ne vous oublie pas). Un mot ici pour Tristan, bien qu'on se soit plus vu en-dehors du laboratoire qu'en son sein. Merci d'être qui tu es tout simplement.

En 3,5 ans, il se passe (surtout) beaucoup de choses en dehors de l'Université... Ça en fait des gens à remercier qui n'ouvriront jamais ce manuscrit ! Et pourtant, sans eux -presque paradoxalement quelquefois-, rien n'aurait abouti. Dans cette grande liste -que je ne dresserai pas par peur que la seule personne que j'oublierai vienne vérifier dans ces pages si son nom s'y trouve-, il y aurait tout en haut celui d'Emilie et ceux de mes parents. Je ne développerai pas ici, mais vous savez fort bien que votre amour et votre soutien, apparemment inconditionnels, sont indispensables à mon épanouissement. Évidemment, dans cette liste, il y aurait aussi tous mes amis musiciens qu'ils soient à Nantes ou ailleurs, ainsi que tous ces amis avec qui j'ai habité ou avec qui j'habite aujourd'hui... Merci à vous tous d'exister !

Publications et communications associées à ce travail de thèse

Publications dans des revues scientifiques internationales à comité de lecture

- Bouillard K.**, Nordez A., & Hug F. (2011) Estimation of Individual Muscle Force Using Elastography. *PloS ONE*, 6: e29261.
- Bouillard K.**, Nordez A., Hodges PW., Cornu C., & Hug F. (2012) Evidence of changes in load sharing during isometric elbow flexion with ramped torque. *Journal of Biomechanics*, 45: 1424–1429.
- Bouillard K.**, Hug F., Guével A., & Nordez A. (2012) Shear elastic modulus can be used to estimate an index of individual muscle force during a submaximal isometric fatiguing contraction. *Journal of Applied Physiology*, 113: 1353–1361.
- Bouillard K.**, Jubeau M., Nordez A., & Hug F. (Sous Presse) Effect of vastus lateralis fatigue on load sharing between quadriceps femoris muscles during isometric knee extensions. *Journal of Neurophysiology*, doi : 10.1152/jn.00595.2013.

Publication dans une revue scientifique nationale à comité de lecture

- Nordez A., **Bouillard K.**, & Hug F. (2012) Analyse des sollicitations musculaires via la technique d'élastographie «*supersonic shear imaging*». *Movement & Sport Sciences – Sciences & Motricité* : 39–47.

Travaux menés hors contributions explicitement incluses dans la thèse

- Bouillard K.**, Frère J., Hug F., & Guével A. (2012) Prediction of time-to-exhaustion in the first dorsal interosseous muscle from early changes in surface electromyography parameters. *Muscle & Nerve*, 45: 835–840.
- Bouillard K.**, Guével A., & Hug F. (2011) The electromyographic fatigue threshold is not a valid tool to assess muscle function. *Journal of Electromyography and Kinesiology* 21: 229–235.
- Lacourpaille L., Hug F., **Bouillard K.**, Hogrel J-Y., & Nordez A. (2012) Supersonic shear imaging provides a reliable measurement of resting muscle shear elastic modulus. *Physiological Measurement*, 33: N19–28.
- Maïsetti O., Hug F., **Bouillard K.**, & Nordez A. (2012) Characterization of passive elastic properties of the human medial gastrocnemius muscle belly using supersonic shear imaging. *Journal of Biomechanics*. 45: 978–984.

Communications dans des congrès internationaux

Bouillard K., Nordez A., & Hug F. (2011) Can individual muscle force be estimated from supersonic shear imaging measurements? Poster n°385 ; XXIII^{ème} congrès de l'*International Society of Biomechanics* ; Bruxelles, Belgique.

Nordez A., **Bouillard K.**, & Hug F. (2011) Assessment of elbow flexors activity levels during incremental isometric contractions using Supersonic Shear Imaging. Communication orale au XXIII^{ème} congrès de l'*International Society of Biomechanics*, Bruxelles, Belgique.

Hug F., **Bouillard K.**, & Nordez A. (2012) Estimation of individual muscle force during a fatiguing contraction using Supersonic Shear Imaging. Communication orale au XIX^{ème} congrès de l'*International Society of Electromyography and Kinesiology* ; Brisbane, Australie.

Communications dans des congrès nationaux

Bouillard K., Nordez A., & Hug F. (2011) La force produite par un muscle peut-elle être estimée grâce à la technique d'élastographie supersonic shear imaging ? Communication orale au 4^{ème} colloque Sport & Recherche en Pays de la Loire ; La Roche sur Yon.

Liste des principales abréviations

ADM : *Abductor Digiti Minimi*

BA : *Brachialis*

BB : *Biceps Brachii*

BR : *Brachioradialis*

cf. : *confer*

ddl : degré de liberté

e.g., : *exempli gracia* (par exemple)

EMG : Électromyographie

Eq. : Équation

FDI : *First Dorsal Interosseous*

i.e., : *id est* (c'est-à-dire)

MRE : Élastographie par Résonance Magnétique

MSK : Musculo-Squelettique

MVC : Contraction Maximale Volontaire

RF : *Rectus Femoris*

RMS : *Root Mean Square*

SSI : *Supersonic Shear Imaging*

Tlim : Temps-limite

UM : Unité Motrice

VI : *Vastus Intermedius*

VL : *Vastus Lateralis*

VM : *Vastus Medialis*

VO₂ : consommation d'oxygène

Table des matières

Table des matières

I - Introduction générale.....	8
II - Revue de la littérature.....	11
1. Le problème de la redondance musculaire.....	12
2. Mesure et estimation de la force musculaire.....	15
2.1. Les techniques invasives.....	15
2.2. Les techniques non-invasives autres que l'électromyographie.....	16
2.3. L'électromyographie.....	17
2.3.1. Relation entre la force musculaire isométrique et l'amplitude du signal EMG.....	18
2.3.2. Quantification du <i>load sharing</i> par l'EMG de surface lors de contractions isométriques.....	23
2.3.3. Influence de la fatigue neuromusculaire.....	24
2.3.4. Relation entre la force musculaire et l'amplitude du signal EMG lors de contractions dynamiques.....	25
2.4. Les solutions numériques pour estimer la force musculaire.....	26
2.4.1. Les méthodes basées sur la dynamique inverse et l'optimisation statique.....	29
2.4.2. Les méthodes basées sur la dynamique directe et l'utilisation de données cinématiques.....	30
2.4.3. Les méthodes utilisant des modèles pilotés par l'EMG.....	32
2.5. Conclusion.....	33
3. Utilisation de l'élastographie pour estimer la force musculaire.....	34
3.1. Relation entre élasticité et force musculaire.....	34
3.2. Mesure de l'élasticité musculaire par des méthodes globales.....	35
3.3. Mesure de l'élasticité musculaire par l'élastographie.....	37
3.3.1. L'élastographie statique.....	37
3.3.2. L'élastographie dynamique.....	39
3.3.2.1. Les ondes mécaniques.....	39
3.3.2.2. Élasticité et vitesse de propagation des ondes de cisaillement.....	40
3.3.2.3. Les différentes techniques d'élastographie dynamique.....	42
3.4. Application de l'élastographie à l'étude du muscle en contraction.....	48
3.4.1. Élastographie stationnaire.....	49
3.4.2. Élastographie impulsionnelle.....	50
3.4.3. Supersonic Shear Imaging.....	51
3.4.4. Perspectives.....	52
III - Objectifs.....	53
IV - Matériels & Méthodes.....	56
1. Mesures et outils.....	57
1.1. Couple et force.....	57
1.2. Électromyographie de surface.....	59

1.3. Module d'élasticité de cisaillement.....	60
1.4. Électromyostimulation.....	65
2. Traitement des données.....	66
2.1. Niveau d'activité EMG.....	66
2.2. Module d'élasticité de cisaillement.....	66
2.3. Estimation du couple	67
2.4. Répétabilité.....	68
V - Contributions expérimentales.....	70
Étude #1	
Estimation de la force musculaire par élastographie.....	71
Étude #2	
Modification de la répartition des forces entre les fléchisseurs du coude lors de l'augmentation du niveau de couple de force.	83
Étude #3	
Utilisation du module d'élasticité comme d'un index de la force musculaire lors d'une contraction fatigante....	94
Étude #4	
Effet d'une fatigue localisée du <i>vastus lateralis</i> sur la répartition des forces entre les extenseurs du genou....	109
VI - Discussion.....	124
1. Estimation de la force musculaire à partir du module d'élasticité de cisaillement.....	125
2. Considérations méthodologiques.....	127
2.1. Bras de levier.....	127
2.2. Quantification de la force musculaire.....	128
2.3. Contraintes matérielles.....	130
2.4. Pennation et anisotropie.....	131
2.5. Hystérésis.....	133
3. L'utilisation du module d'élasticité de cisaillement pour l'étude du <i>load sharing</i>	135
3.1. Effets de l'intensité de la contraction.....	135
3.2. Effet de la fatigue.....	137
4. Perspectives.....	140
VII - Bibliographie.....	144

I - Introduction générale

Le mouvement résulte d'une organisation complexe de rotations de segments autour d'articulations. Or, le corps humain est un système qui possède un très grand nombre de degrés de liberté ce qui permet théoriquement de réaliser un mouvement pluri-segmentaire de différentes manières. Ce phénomène est nommé *redondance cinématique* (Zatsiorsky & Prilutsky, 2012). Par ailleurs, chaque mouvement articulaire provient lui-même de l'action de plusieurs muscles. Ainsi, même les mouvements mono-articulaires peuvent théoriquement être le résultat d'une infinité de combinaisons d'activations musculaires. Ce phénomène est nommé *redondance musculaire* (Zatsiorsky & Prilutsky, 2012).

Comprendre la manière dont est contrôlé le mouvement est un enjeu primordial pour de nombreux champs scientifiques tels que la biomécanique, la neurophysiologie, les neurosciences, la robotique, l'orthopédie, la réhabilitation, etc. Par exemple, connaître les répartitions des efforts entre les articulations et des forces entre les muscles permet d'estimer les forces de réactions articulaires et ainsi potentiellement d'améliorer le diagnostic et le suivi de patients présentant des pathologies neurologiques ou orthopédiques (Chèze et al., 2012). Bien que la dynamique inverse permette d'estimer la distribution des efforts entre les différentes articulations impliquées dans le mouvement (i.e., problème posé par la redondance cinématique), elle ne permet pas d'analyser précisément la répartition des forces entre les différents muscles contrôlant une articulation donnée (i.e., problème posé par la redondance musculaire) (Erdemir et al., 2007). L'électromyographie (EMG) qui constitue l'une des techniques les plus utilisées pour l'étude du mouvement, permet de rendre compte d'aspects temporels des coordinations musculaires (e.g., séquences d'activation de différents muscles, co-activations, etc.), mais elle ne permet pas d'estimer les forces musculaires avec suffisamment de précision (Dideriksen et al., 2011; Farina, 2006). Des méthodes numériques ont ainsi été développées afin d'estimer les forces musculaires à partir de critères et de contraintes d'organisation du mouvement (e.g., optimisation de fonctions physiologiques) et/ou de données

expérimentales décrivant certains aspects du mouvement (e.g., données cinématiques, données EMG ; Buchanan et al., 2004). Cependant, en l'absence de données expérimentales précises sur les forces musculaires, ces modèles ne peuvent pas être validés (Erdemir et al., 2007).

Il demeure donc nécessaire de progresser vers le développement d'une méthode expérimentale d'estimation de la force musculaire. A ce titre, la variation de la raideur du muscle au cours de sa contraction permet d'envisager la possibilité d'estimer la force produite par un muscle à partir de la mesure de son élasticité (Dresner et al., 2001). Le premier objectif de ces travaux de thèse est de déterminer si la mesure de l'élasticité musculaire par la technique d'élastographie Supersonic Shear Imaging (SSI) permet d'estimer un index de la force musculaire. Le deuxième objectif est d'utiliser cette technique pour mieux comprendre les stratégies de répartition des efforts entre les muscles au cours de contractions isométriques mono-segmentaires.

Nous proposerons d'abord une revue de la littérature (II-) organisée en trois grandes parties. La première consiste à exposer le problème de la redondance musculaire. La deuxième est destinée à présenter les méthodes qui permettent la mesure (méthodes expérimentales) ou l'estimation (modèles biomécaniques) de la force musculaire. La troisième vise à montrer en quoi la mesure du module d'élasticité de cisaillement offre des perspectives intéressantes pour l'estimation de la force musculaire.

La troisième partie de ce manuscrit (III-) est consacrée à la présentation des matériels et des méthodes utilisés dans le cadre de nos travaux. Puis, après avoir rappelé nos objectifs (IV-), l'ensemble des contributions expérimentales liées à cette thèse sont exposées (V-) et articulées autour de quatre études principales. Enfin, les résultats sont discutés au regard de leurs apports dans la perspective de l'estimation de la force musculaire et de l'étude de la répartition des forces entre muscles synergistes (VI-).

II - Revue de la littérature

1. Le problème de la redondance musculaire

Des couples de force articulaires peuvent être mesurés à l'aide d'ergomètres segmentaires permettant d'isoler le mouvement d'une seule articulation (Kubo et al., 2001 ; Thépaut-Mathieu et al., 1988 ; Wilkie, 1949 ; Zahalak et al., 1976) ou être estimés par la dynamique inverse à partir de données cinématiques du mouvement (Forner-Cordero et al., 1998 ; Silva & Ambrósio, 2004). En effet, les muscles squelettiques agissent par l'intermédiaire des tendons sur des structures osseuses qui sont articulées entre elles. La force musculaire s'exerce donc sur un segment pouvant être mis en rotation autour d'une de ses extrémités considérée alors comme immobile. Il en résulte un couple de force, dont la grandeur dépend à la fois de celle de la force et de celle du bras de levier (Eq. 1) :

$$C = Bdl \times F \quad \text{Eq. 1}$$

où C représente le couple de force exprimé en newton-mètre (N.m), F la force musculaire exprimée en newtons (N), et Bdl le bras de levier exprimé en mètres (m) et défini comme la distance la plus courte entre l'axe de rotation et la ligne d'action de F . Notons que la longueur du bras de levier dépend notamment de l'anatomie de l'individu (Lew & Lewis, 1977 ; Van Hoecke, 1980), de la position articulaire étudiée (Murray et al., 1995) et du niveau de force (Imran et al., 2000 ; Maganaris, 2004). Elle peut être estimée à l'aide de méthodes géométriques ou fonctionnelles grâce à l'utilisation de techniques d'imagerie telles que l'Imagerie par Résonance Magnétique ou l'échographie (Maganaris, 2000 ; Maganaris, 2004). Toutefois, même associée à des estimations de bras de levier, la mesure d'un couple de force articulaire ne permet pas d'estimer la force produite par un muscle. En effet, pour la plupart des articulations le couple de force articulaire est la somme de plusieurs couples de force musculaires car un seul degré de liberté¹ est généralement contrôlé par

¹ En mécanique, un degré de liberté (ddl) correspond à un mouvement relatif indépendant d'un solide par rapport à un autre. Le nombre de ddl d'une articulation correspond donc au nombre de déplacements élémentaires possibles d'un segment par rapport à l'autre, autrement dit au nombre d'axes directeurs (Zatsiorsky, 2002). Par exemple, une articulation de type trochoïde (e.g., l'articulation radio-ulnaire) ne présente qu'un seul axe de rotation : elle ne possède qu'un seul degré de liberté. Au total, le corps humain présente environ 244 ddl.

plus d'un seul muscle (i.e., il existe dans le corps humain 630 muscles pour 244 degrés de liberté). Ce phénomène est appelé redondance musculaire et pose la question de la distribution des forces entre les différents muscles synergistes (i.e., « *load sharing* » or « *force-sharing* » ; e.g., Dul et al., 1984 ; Nelson & Roberts, 2008 ; Prilutsky, et al., 1994 ; Tsirakos et al., 1997 ; Zhang et al., 2003). Ainsi, une articulation d'apparence simple telle que l'articulation du coude est croisée par cinq muscles principaux : trois fléchisseurs (*biceps brachii*, *brachialis*, *brachioradialis*) et deux extenseurs (*triceps brachii* et *anconeus*) (Figure 1).

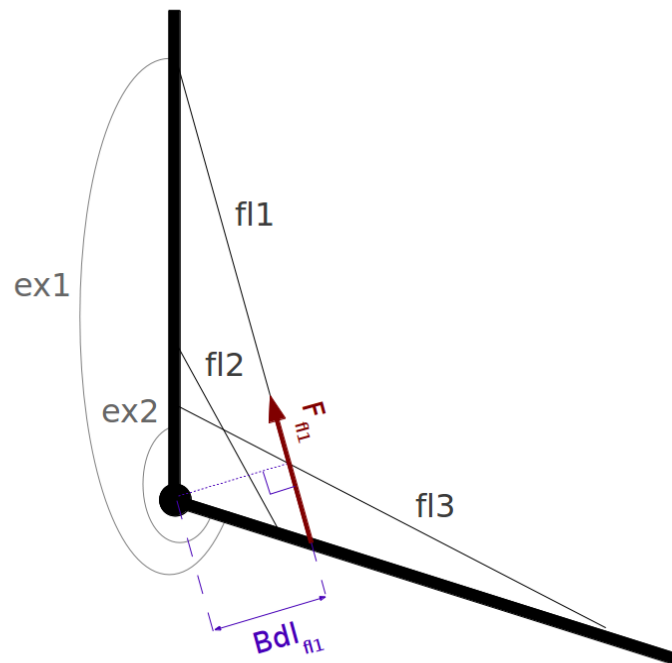


Figure 1 : Illustration de la redondance musculaire au niveau d'un seul degré de liberté (rotation du coude). Le couple articulaire global est égal à la somme des couples musculaires. Cinq principaux muscles croisent l'articulation du coude. Trois sont fléchisseurs : le biceps brachii (fl1), le brachialis (fl2) et le brachioradialis (fl3). Deux sont extenseurs : le triceps brachii (ex1) et l'anconeus (ex2).

Déterminer la force produite par chacun des cinq muscles reviendrait donc à résoudre une équation à cinq inconnues (Eq. 2) :

$$C_r = \sum_{i=1}^3 F_{fl, i} \times Bdl_i - \sum_{i=1}^2 F_{ex, i} \times Bdl_i \quad \text{Eq. 2}$$

où C_r est le couple résultant, $F_{fl, i}$ les forces des fléchisseurs, $F_{ex, i}$ les forces des extenseurs, et Bdl_i les bras de levier correspondant. Cette équation ne peut pas être résolue car il existe dans ce cas une infinité de combinaisons de forces (« *load sharing* ») permettant d'aboutir à une certaine valeur de couple articulaire. C'est la raison pour laquelle la mesure d'un couple articulaire grâce à un ergomètre segmentaire ou son estimation par la dynamique inverse ne permettent pas de déterminer la force exercée par chacun des muscles produisant ce couple. Néanmoins, parvenir à accéder à la force produite par un muscle et ainsi renseigner la façon dont le système nerveux central répartit la force entre des muscles synergistes est primordial pour l'amélioration de la compréhension du contrôle moteur, la mise au point de systèmes robotiques ou prothétiques visant à imiter ou restaurer le mouvement humain (Burton et al., 2011 ; Fleischer et al., 2006 ; Veeger et al., 2004), ou encore pour l'amélioration des programmes de réhabilitation (Fox, 1975 ; Zory et al., 2005). Ainsi, plusieurs méthodes de mesure des forces musculaires ont été développées.

2. Mesure et estimation de la force musculaire

2.1. Les techniques invasives

La mesure directe, *in vivo*, de la force exercée par un muscle nécessite la fixation d'un capteur de force sur le tendon. Ce type de mesure a essentiellement été réalisée chez l'animal (Fowler et al., 1993 ; Gregor et al., 1988 ; Landjerit et al., 1988 ; Maton et al., 1987). Chez l'Homme, elle a été utilisée pour l'étude des muscles fléchisseurs des doigts chez des patients opérés du canal carpien (Dennerlein, 2005 ; Dennerlein et al., 1998, 1999). Mais, le caractère très invasif de cette technique ne permet pas de généraliser son utilisation en-dehors du domaine clinique. Une autre méthode, légèrement moins invasive, consiste en l'utilisation d'une fibre optique implantée au sein du tendon (Finni et al., 1998; Komi et al., 1992; Schuind et al., 1992). Si cette technique permet par exemple d'estimer précisément la force exercée sur le tendon d'Achille au cours de la marche, son application reste limitée à l'étude de tendons volumineux et superficiels (tendon d'Achille et tendon patellaire ; Finni et al., 1998 ; Komi et al., 1992). Il est important que la force exercée sur ces tendons représente la somme des forces produites par plusieurs muscles (pour le tendon d'Achille : *gastrocnemius lateralis*, *gastrocnemius medialis* et *soleus*). Ainsi cette technique ne permet-elle pas de mesurer la force produite par chacun des muscles.

Par ailleurs, plusieurs études se sont intéressées à la pression intramusculaire mesurée, *in vivo*, grâce à l'insertion d'un cathéter au sein du muscle. Elles ont mis en évidence une relation (positive) entre la pression intramusculaire et le couple de force articulaire ou l'amplitude du signal EMG (Järvholm et al., 1989 ; Järvholm et al., 1991 ; Körner et al., 1984 ; Parker et al., 1984). L'erreur RMS liée à l'estimation du couple de force de flexion du coude à partir de la pression intramusculaire du *biceps brachii* n'augmente pas avec l'apparition de la fatigue neuromusculaire, conférant un avantage à cette technique par rapport à l'EMG (cf. § 2.3). Toutefois, compte-tenu de la faible précision des estimations et du caractère invasif de la technique, ces expérimentations n'ont

pas été poursuivies et n'ont donc pas abouti au développement d'une méthode expérimentale d'estimation de la force musculaire.

Face aux limites de ces techniques invasives, des méthodes non-invasives d'estimation des forces musculaires ont été développées. Parmi celles-ci, on distingue les méthodes reposant sur des techniques expérimentales telles que l'EMG (Buchanan et al., 1986 ; Disselhorst-Klug et al., 2009 ; Praagman et al., 2010 ; Zhang et al., 2003), des méthodes reposant sur l'utilisation de modèles biomécaniques (Crowninshield & Brand, 1981 ; Erdemir et al., 2007; Rosenbaum et al., 1993; Tsirakos et al., 1997) intégrant parfois des mesures expérimentales (Buchanan et al., 2004 ; Erdemir et al., 2007).

2.2. Les techniques non-invasives autres que l'électromyographie

Une technique non-invasive permettant d'estimer la force exercée sur un tendon a récemment été proposée par Pourcelot et al. (2005). Celle-ci est basée sur la mesure de la vitesse de propagation des ondes ultrasonores (ondes de compressions). Ces études (*in* et *ex-vivo*) rapportent une augmentation de la vitesse de propagation des ondes ultrasonores à travers un tendon de cheval (*superficial digital flexor*) avec l'augmentation de la charge appliquée sur ce tendon. Si cette technique non-invasive ouvre des perspectives intéressantes, son utilisation demeure limitée. En effet, elle ne permet d'étudier que des tendons relativement longs et superficiels. De plus, tout comme la méthode utilisant la fibre optique, elle ne permet pas de dissocier les forces exercées par chacun des muscles reliés au tendon.

Praagman et al. (2003) ont étudié la relation entre le couple de force externe et la consommation locale d'oxygène (VO_2) grâce à la spectroscopie dans le proche infrarouge (NIRS). Ils ont rapporté une relation linéaire entre le couple de force exercé lors de tâches combinant flexion du coude et prono/supination et la VO_2 du *biceps brachii*, pour des intensités de contraction

comprises entre 10 et 70 % de la MVC. Ceci a permis ensuite de montrer l'influence, déjà largement suspectée (Buchanan et al., 1986 ; Buchanan et al., 1989) de la position articulaire sur la distribution des forces entre des muscles synergistes (Praagman et al., 2010). Plus précisément, pour une tâche donnée, il a été démontré que la modification de la rotation de l'avant bras (prono/supination) engendre un changement de l'implication relative des muscles fléchisseurs du coude. Toutefois, pour chaque condition étudiée, les mesures de VO_2 nécessitent 15 à 60 secondes au cours desquelles le débit sanguin artériel doit être stoppé (i.e., pose d'un garrot) et le niveau de contraction rester stable (Praagman et al., 2003). Les perspectives d'utilisation de la NIRS pour l'estimation de la force musculaire paraissent donc relativement limitées.

2.3. L'électromyographie

L'électromyographie constitue sans aucun doute la technique la plus utilisée dans la perspective de développer une méthode d'estimation de la force musculaire. Cette technique consiste à mesurer les potentiels d'action musculaires qui se propagent le long des fibres musculaires, de part et d'autre de la jonction neuromusculaire, lorsqu'un potentiel électrique suffisamment important est généré au niveau de la plaque motrice. Cette mesure s'effectue *via* des électrodes de surface posées à la surface de la peau en regard du muscle étudié (EMG de surface) ou *via* des électrodes aiguilles (ou filaires) insérées dans le muscle (EMG intramusculaire ou filaire). Dans le cas de l'EMG de surface, l'électromyogramme représente la sommation algébrique de nombreux potentiels d'action musculaires se propageant sur le muscle sous-jacent et traversant le champ de détection des électrodes. Dans le cas de l'EMG intramusculaire, le signal provient d'un nombre de fibres musculaires bien plus limité, permettant dans certains cas de discriminer les potentiels d'action des différentes unités motrices enregistrées (Fuglsang-Frederiksen, 2000 ; Merletti & Parker, 2005 ; Moritani et al., 1987). Compte-tenu de la sélectivité importante des enregistrements

intramusculaires, l'activité enregistrée n'est pas suffisamment représentative du muscle étudié. Ainsi, lorsqu'il s'agit d'évaluer les coordinations musculaires, c'est l'EMG de surface qui est habituellement utilisée. Classiquement, l'activité EMG brute est d'abord rectifiée, puis filtrée *via* un filtre passe-bas (pour revue, Hug, 2011).

2.3.1. Relation entre la force musculaire isométrique et l'amplitude du signal EMG

Puisque l'amplitude du signal EMG représente la commande motrice, il existe un lien entre cette amplitude et la force musculaire (Bigland-Ritchie, 1981; Fuglevand et al., 1993; Inman et al., 1952). Ainsi, une relation linéaire entre le niveau d'activité EMG et le couple articulaire est souvent rapportée au cours de contractions isométriques pour des petits muscles tels que le *first dorsal interosseous* et l'*abductor digiti minimi* (Del Santo et al., 2007; Lawrence & De Luca, 1983; Milner-Brown & Stein, 1975). Pour des muscles plus volumineux tels que le *biceps brachii*, cette relation est curvilinéaire (Bigland-Ritchie, 1981; Lawrence & De Luca, 1983; Nordez & Hug, 2010) (Figure 2).

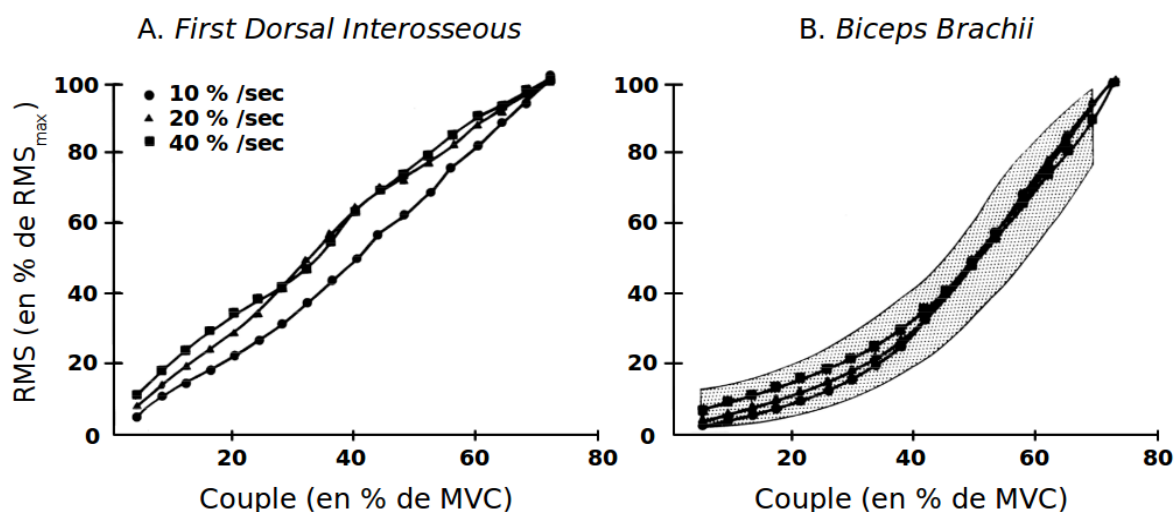


Figure 2 : Relation entre le niveau d'activité EMG et le couple de force externe pour les muscles first dorsal interosseus (A) et biceps brachii (B). Les relations ont été déterminées lors de contractions isométriques en rampe présentant différents niveaux d'incrémentations (augmentation de 10, 20 ou 40 % de la MVC par seconde). Des relations linéaires ont été observées pour le first dorsal interosseus, tandis que des relations non-linéaires ont été rapportées pour le biceps brachii. RMS : root mean square du signal EMG. RMS_{max} : niveau maximal de la RMS enregistré lors d'une contraction maximale. MVC : couple maximal atteint lors d'une contraction maximale. Adapté de Lawrence & De Luca (1983).

Cette différence de formes de relation a été principalement expliquée dans la littérature par les stratégies de recrutement des unités motrices (UMs) (Campy et al., 2009 ; De Luca et al., 1982 ; Lawrence & De Luca, 1983). En effet, l'augmentation de la force produite par un muscle est le résultat de l'augmentation du nombre d'UMs recrutées (sommation spatiale) et/ou de l'augmentation de la fréquence de décharge des UMs (sommation temporelle) (Henneman et al., 1974). Une relation non-linéaire pour un muscle volumineux entre le couple de force et le niveau d'activité EMG serait associée à un mode de gradation de la force utilisant principalement le recrutement de nouvelles UMs (De Luca et al., 1982; Fuglevand et al., 1993; Lawrence & De Luca, 1983). Ce phénomène expliquerait donc l'existence d'une relation non-linéaire pour le *biceps brachii*, puisque l'augmentation de la force produite par ce muscle est principalement due à la sommation spatiale

des UMs (Kukulka & Clamann, 1981). *A contrario*, la relation linéaire rapportée pour de petits muscles tels que le *first dorsal interosseous* serait due au fait que l'augmentation de la force s'effectue principalement *via* une augmentation de la fréquence de décharge des UMs (Milner-Brown & Stein, 1975). Cependant, il est important de noter qu'à l'instar des travaux évoqués précédemment et hormis de rares exceptions, la plupart de ces travaux considèrent le couple de force articulaire et non la force produite par le muscle étudié. Or, le couple articulaire est le résultat des actions conjointes de plusieurs muscles agonistes et antagonistes. La nature de la relation entre le couple externe et le niveau d'activité EMG d'un muscle ne reflète donc pas forcément la nature de la relation entre la force produite par ce muscle et son niveau d'activité EMG. Par exemple, la relation non-linéaire observée entre le niveau d'activité EMG du *biceps brachii* et le couple articulaire de flexion du coude pourrait s'expliquer par un changement des contributions relatives de chacun des agonistes (e.g., *brachialis*, *brachioradialis*, *biceps brachii*) avec l'augmentation du couple articulaire. En d'autres termes, la relation non-linéaire entre le couple et le niveau d'activité EMG du *biceps brachii* pourrait être liées à l'existence d'une relation non-linéaire entre le couple articulaire global et la force produite par ce muscle (Staudenmann et al., 2010). L'abduction de l'index ne faisant intervenir qu'un seul muscle, i.e., le *first dorsal interosseous* (Chao, 1989), la relation linéaire entre le couple et le niveau d'activité EMG de ce muscle rapportée par Lawrence & De Luca (1983) pourrait donc s'expliquer par l'impossibilité d'une redistribution des forces entre différents muscles.

Afin de déterminer la relation entre la force produite par un muscle et son niveau d'activité EMG malgré l'absence de données expérimentales, certaines études ont tenté de modéliser les effets de certains paramètres physiologiques et non-physiologiques liés à l'augmentation de la force sur l'amplitude du signal EMG (Fuglevand et al., 1993; Hashemi et al., 2013; Liu et al., 1999; Zhou & Rymer, 2004). Mais, ces facteurs ayant des effets souvent contraires et difficilement quantifiables,

ces études n'ont pas réussi à déterminer une allure typique pour la relation entre la force et l'amplitude du signal EMG (Farina et al., 2004; Staudenmann et al., 2010). Par exemple, l'ordre de recrutement des UM s lors d'une augmentation progressive de la force musculaire respecte le principe de la taille ou « principe de Henneman », i.e., les plus petites sont d'abord recrutées (Henneman et al., 1974) (Figure 3). Or, la force produite par une UM étant proportionnelle à sa taille, les dernières UM s recrutées possèdent théoriquement une capacité de production de force supérieure aux UM s déjà recrutées. Ainsi, il y aurait une augmentation plus rapide du niveau de force que du niveau d'activité EMG, i.e., une relation non linéaire entre la force et le niveau d'activité EMG d'allure logarithmique (Fuglevand et al., 1993). Ceci pourrait d'ailleurs être renforcé par le phénomène de « *signal cancellation* » qui est dû à la superposition des phases positives et négatives des potentiels d'actions de différentes UM s (Keenan et al., 2005) et qui induit une sous-estimation de l'amplitude du signal EMG. Mais l'effet des stratégies de recrutement des UM s sur la relation entre la force et l'amplitude du signal EMG n'est pas si évidente. En effet, la part relative d'une UM dans l'amplitude du signal EMG de surface dépend notamment de la distance entre cette UM et les électrodes (Farina et al., 2004; Knight & Kamen, 2005). A ce titre, la répartition hétérogène des différents types d'UM s (i.e., les UM s de type II se trouvent majoritairement à la surface du muscle, et les UM s de type I majoritairement en profondeur ; Dahmane et al. 2005; Knight & Kamen, 2005) induit une distance plus courte par rapport aux électrodes pour les UM s recrutées à des hauts niveaux de force que pour les UM s recrutées à de plus bas niveaux. Ce phénomène pourrait ainsi induire, contrairement au principe de la taille et au phénomène de « *signal cancellation* », une relation d'allure exponentielle entre la force musculaire et le niveau d'activité EMG (Staudenmann et al., 2010). De plus, le fait que la force maximale d'une UM est atteinte pour une fréquence de décharge sous-maximale (i.e., la fréquence de décharge d'une UM augmente encore malgré l'atteinte du niveau de force maximal ; Enoka & Fuglevand, 2001)

conduirait à un découplage entre la force produite par l'UM et la quantité de signal enregistré, une fois la force maximale de l'UM atteinte (Staudenmann et al., 2010). Ceci tendrait donc également à produire une relation d'allure exponentielle entre la force et le niveau d'activité EMG.

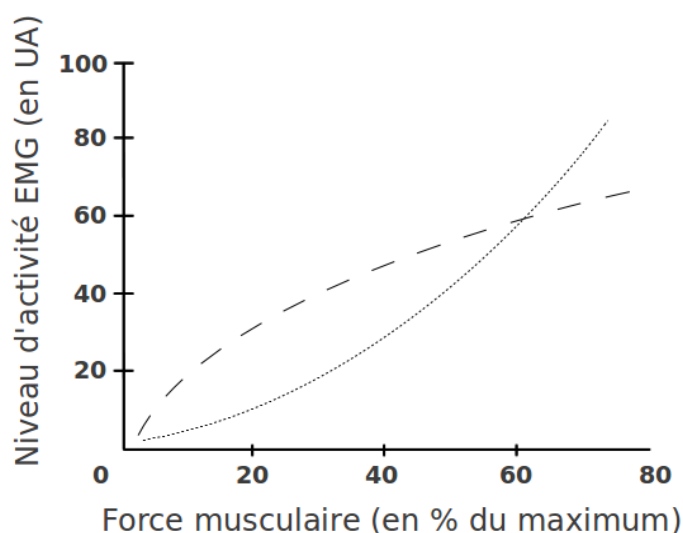


Figure 3 : Influence de paramètres physiologiques et non-physiologiques sur l'allure de la relation entre la force musculaire et le niveau d'activité EMG. Le recrutement des UMs selon le principe de la taille et l'augmentation du phénomène de « signal cancellation » pourraient induire une augmentation plus rapide du niveau de force que de l'amplitude du signal EMG (courbe en pointillés longs). À l'inverse, la répartition inégale des différents types d'UMs et le découplage force-fréquence de décharge observé pour une UM isolée pourraient induire une augmentation moins rapide de la force que de l'amplitude du signal EMG (courbe en pointillés courts). UA: unités arbitraires. D'après Staudenmann et al. (2010).

Bien que certaines précautions méthodologiques susceptibles de minimiser l'impact de certains des facteurs évoqués dans le paragraphe précédent [e.g., enregistrement monoplaire (Stegeman, et al. 1997), filtre passe-haut (Staudenmann et al., 2007)] semblent conduire à des relations davantage linéaires entre le couple externe et l'amplitude du signal EMG, l'allure de la relation entre la force musculaire et l'amplitude du signal EMG ne peut pas être clairement identifiée (Gielen, 2000). Malgré cette limite, de nombreuses études ont estimé la force musculaire lors de contractions isométriques non-fatigantes en considérant cette relation comme linéaire

(Buchanan et al., 1993; Laursen et al., 1998; Maton et al., 1987; Zhang et al., 2003). Certaines études ont alors tenté d'étudier la répartition des forces entre des muscles synergistes (*load sharing*).

2.3.2. Quantification du *load sharing* par l'EMG de surface lors de contractions isométriques.

Il été suggéré par Zhang et al. (2003) que le *load sharing* entre les extenseurs du genou lors de contractions isométriques était influencé par le niveau de couple articulaire. Plus précisément, la contribution relative au couple articulaire total du *vastus intermedius* diminuerait progressivement (de 51,8 % à 39,6%) lors de l'augmentation du couple de 0 % à 20 % de la MVC, tandis que les contributions des trois autres muscles augmenteraient (de 9,5% à 12,2 %, de 18,0 % à 24,2 % et de 20,7 % à 25,1 %, respectivement pour le *vastus lateralis*, le *vastus medialis* et le *rectus femoris*). Afin d'estimer la contribution de chacun des agonistes à partir du signal EMG de surface, ces auteurs ont utilisé une méthode originale consistant à déterminer la relation entre le couple évoqué et le potentiel d'action musculaire enregistré (onde M) lors de la stimulation sélective de chacun des muscles à différentes intensités. Néanmoins, pour réaliser ces estimations, les auteurs ont supposé une relation linéaire entre l'amplitude du signal EMG et le couple musculaire, et une équivalence entre les amplitudes de deux signaux EMG d'origines et de natures très différentes (l'onde M causée par l'activation simultanée de l'ensemble des UM par électrostimulation vs. le signal EMG dû à l'activation volontaire et désynchronisée d'une partie des UM). Ces choix théoriques sont susceptibles d'influencer les résultats de cette étude. D'une part, il n'est pas certain que chacun de ces muscles présente une relation linéaire entre la force qu'il produit et l'amplitude de son signal EMG. D'autre part, il est probable que le niveau de force associé à un niveau d'activité EMG donné soit différent lors d'une contraction volontaire et lors d'une contraction évoquée par électrostimulation. Ainsi, il est difficile de savoir si les résultats de cette étude reflètent bien une

stratégie de *load sharing* utilisée par le système nerveux central ou s'ils ne représentent qu'un artéfact méthodologique.

2.3.3. Influence de la fatigue neuromusculaire.

Si des estimations de force sont parfois réalisées en considérant qu'il existe une relation linéaire entre la force et l'amplitude du signal EMG d'un muscle, celles-ci restent néanmoins limitées aux contractions isométriques non-fatigantes (De Luca, 1984 ; Dideriksen et al., 2011). En effet, le développement de la fatigue se traduit par une diminution de la force produite par les UMs pour une certaine fréquence de décharge (Fuglevand et al., 1999), nécessitant ainsi une augmentation de la commande motrice pour le maintien d'une force constante (De Luca, 1984 ; Fuglevand et al., 1993). Il est alors classiquement rapporté une augmentation de l'amplitude du signal EMG lors d'une contraction isométrique prolongée à un niveau de couple constant (De Luca, 1984 ; Edwards & Lippold, 1956). Mais, la façon dont est modifiée par la fatigue la relation entre la force et l'amplitude du signal EMG dépend fortement des caractéristiques de la tâche (Enoka & Stuart, 1992). Par conséquent, plusieurs études ont conclu en l'incapacité d'estimer la force à partir du signal EMG lors d'exercices fatigants (Carpentier et al., 2001 ; De Luca, 1984 ; Dideriksen et al., 2011; Edwards & Lippold, 1956).

Néanmoins, ont été rapportées à plusieurs reprises des stratégies d'activation alternée entre trois muscles extenseurs du genou (i.e., *rectus femoris*, *vastus lateralis* et *vastus medialis*) au cours d'une contraction isométrique menée à une très faible intensité et prolongée jusqu'à épuisement (Akima, et al., 2012 ; Kouzaki & Shinohara, 2006 ; Kouzaki et al., 2004 ; Kouzaki et al., 2002). Sans utiliser de modèle d'estimation de la force à partir de l'amplitude du signal EMG, les auteurs ont pu mettre en évidence des rotations soudaines entre l'activation des *vastii* d'une part et l'activation du *rectus femoris* d'autre part (Figure 4). Ce phénomène n'a été rapporté qu'à de très

faibles niveaux de couple (i.e., $<5\%$ de la MVC ; Kouzaki et al., 2002). Cependant, compte-tenu de la modification de la relation entre le couple et l'amplitude du signal EMG avec l'apparition de fatigue neuromusculaire, des variations d'amplitude du signal EMG lors de contractions prolongées ne peuvent pas être uniquement interprétées comme des évolutions de forces musculaires.

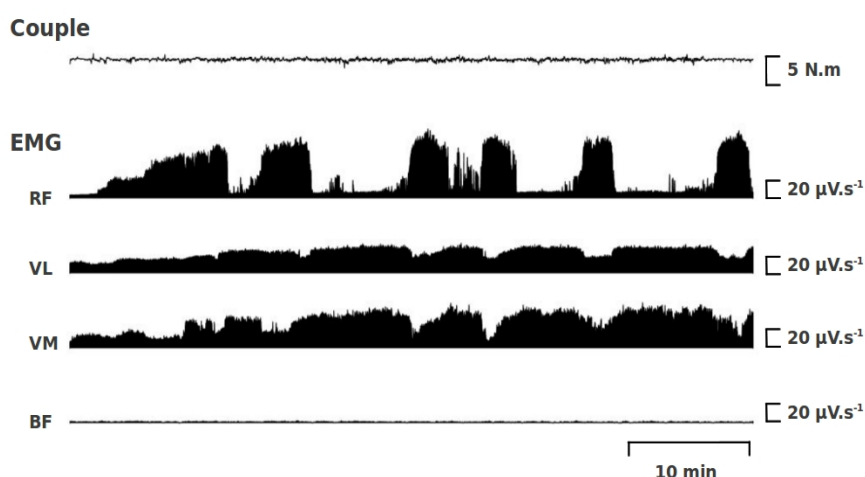


Figure 4 : Exemple d'activations alternées de plusieurs extenseurs du genou au cours d'une contraction prolongée. Le sujet réalisait une extension isométrique du genou à 2,5 % de la MVC pendant 60 min. On observe une alternance entre l'activation du rectus femoris (RF) d'une part et des muscles vastus lateralis (VL) et vastus medialis (VM) d'autre part. BF : biceps femoris (muscle antagoniste). Adapté de Kouzaki et al. (2002).

2.3.4. Relation entre la force musculaire et l'amplitude du signal EMG lors de contractions dynamiques.

Aucune estimation de force musculaire ne peut être réalisée à partir de l'amplitude du signal EMG lors de contractions dynamiques (Farina, 2006). En effet, plusieurs phénomènes associés à la contraction musculaire dynamique peuvent modifier la relation entre le niveau d'activité EMG et la force musculaire (Farina et al., 2004). Par exemple, la force obtenue pour un niveau d'activité EMG donné dépend à la fois de la longueur et de la vitesse de contraction du muscle (Disselhorst-Klug et al., 2009 ; Hill, 1949 ; Komi & Buskirk, 1972 ; Staudenmann et al., 2010). De plus, un changement de longueur du muscle entraîne un déplacement des électrodes de surface par rapport aux fibres

actives et un changement de la conductivité du tissu par la modification de la direction des fibres musculaires (Farina, 2006). Malgré des tentatives de correction, l'utilisation de méthodes basées sur l'enregistrement du signal EMG ne permet pas d'aboutir à une estimation satisfaisante de la force lors de contractions dynamiques (Farina, 2006). Pour réaliser des estimations de force dans ces conditions, il est nécessaire d'avoir recours à des méthodes basées sur des modèles numériques de système musculo-squelettique.

2.4. Les solutions numériques pour estimer la force musculaire

Les limites inhérentes aux techniques expérimentales sur lesquelles sont basées de nombreuses méthodes d'estimations de la force musculaire ont conduit au développement de méthodes d'estimations basées sur des modèles numériques (Erdemir et al., 2007; Tsirakos et al., 1997). La prédiction des forces musculaires grâce à ces méthodes peut ensuite être utilisée pour calculer les forces de réaction articulaires, ce qui devrait permettre d'améliorer le diagnostic et le suivi du traitement des certaines pathologies neurologiques et orthopédiques (Chèze et al., 2012). La plupart de ces méthodes repose sur l'utilisation de données cinétiques et cinématiques du mouvement, et ne s'appliquent donc qu'à des contractions dynamiques (Chèze et al., 2012). Compte-tenu de la redondance musculaire, les équations décrivant le système musculo-squelettique conduisent pour un même mouvement à une infinité de solutions, i.e., une infinité de combinaisons de forces musculaires. Pour aboutir à une solution unique, il est ainsi nécessaire d'insérer des contraintes au sein des modèles. A ce titre, il a été rapporté à de très nombreuses reprises l'existence de caractéristiques invariantes dans la cinématique et la cinétique d'un mouvement (Dounskaia et al., 2005 ; Morasso, 1981 ; Nakano et al., 1999) et dans les profils d'activité musculaire associés (Buchanan et al., 1989 ; Nozaki, 2009 ; Nozaki et al., 2005). Il a été démontré que les formes de mouvements qui résultent de l'existence de ces caractéristiques invariantes sont optimales sous

certaines aspects (Biess et al., 1998 ; Lebedev et al., 2001 ; Nozaki, 2009). En conséquence, le contrôle du mouvement consisterait à sélectionner des activations musculaires qui permettent d'optimiser un critère de performance ou un coût physiologique particuliers (Prilutsky, 2000 ; Prilutsky & Zatsiorsky, 2002 ; Tsirakos et al., 1997). Afin de résoudre le problème de la redondance motrice (i.e., infinité de combinaisons de forces musculaires), les méthodes numériques d'estimation de la force font ainsi presque toujours appel à des modèles d'optimisation d'une fonction mathématique représentant un paramètre physiologique ou mécanique (Chèze et al., 2012 ; Erdemir et al., 2007 ; Tsirakos et al., 1997). Nous présenterons ces méthodes en fonction des grandes stratégies sur lesquelles sont basés leurs fonctionnements, la dynamique inverse et la dynamique directe (Otten, 2003) (Figure 5).

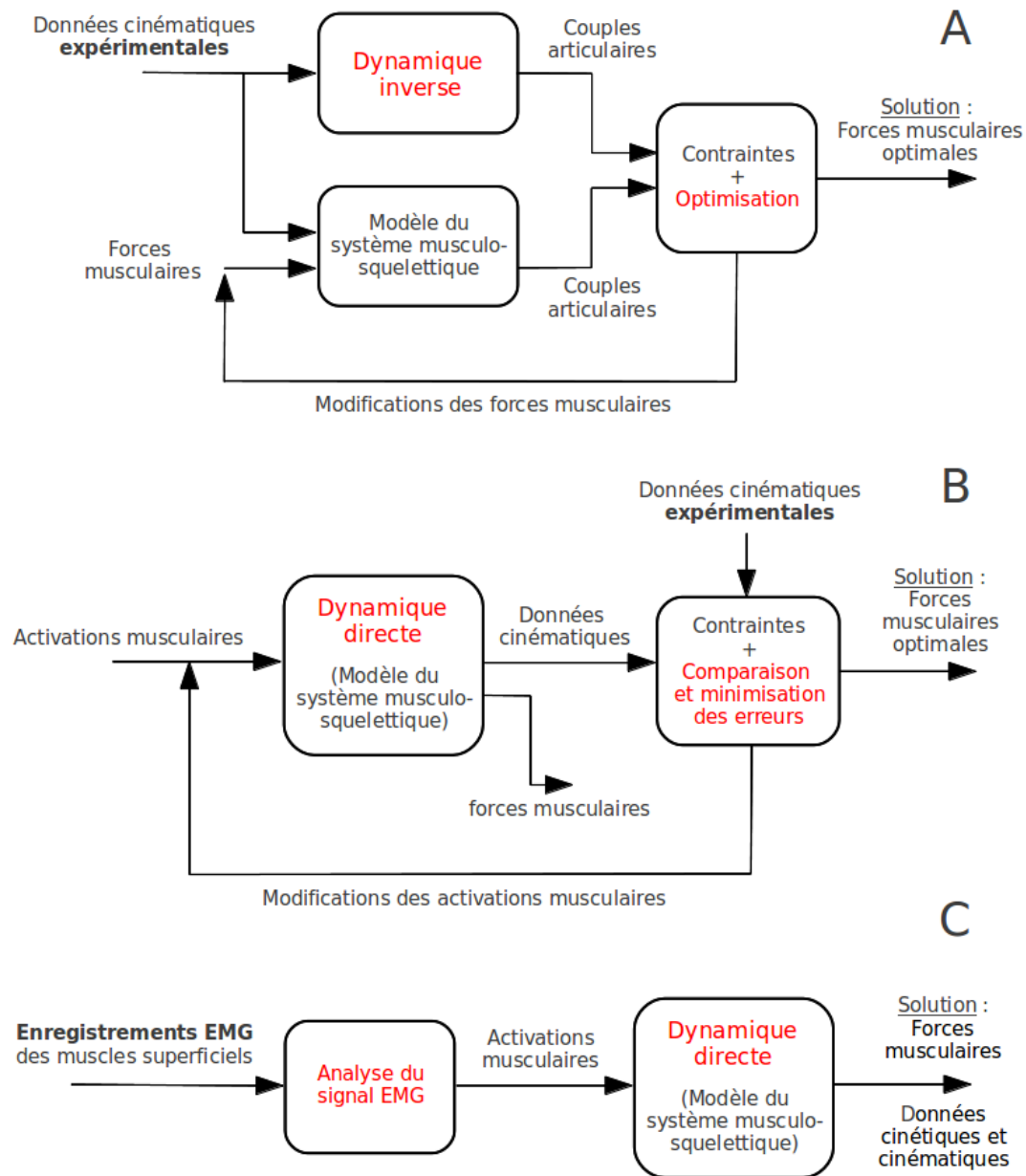


Figure 5 : (A) Modèle d'estimation basé sur la dynamique inverse et l'optimisation statique. Les couples articulaires sont calculés à partir de données cinématiques expérimentales. Les forces musculaires sont alors estimées (par itérations successives) en respectant certaines contraintes et en minimisant un certain coût physiologique ou mécanique. (B) Modèle d'estimation basé sur la dynamique directe. Un groupe d'activations musculaires initial est utilisé pour calculer les couples articulaires et les données cinématiques. Ces résultats sont comparés à des données cinématiques expérimentales. Les activations musculaires sont alors modifiées par optimisation jusqu'à la minimisation des différences entre les données calculées et les données mesurées. (C) Modèle d'estimation piloté par EMG. Des enregistrements EMG permettent de déterminer des niveaux d'activation musculaire qui sont utilisés comme données d'entrée du modèle musculo-squelettique. L'utilisation de la dynamique directe permet alors d'aboutir aux forces musculaires et à la cinématique du mouvement. Adapté de Erdemir et al. (2007).

2.4.1. Les méthodes basées sur la dynamique inverse et l'optimisation statique

Les méthodes basées sur la dynamique inverse utilisent comme point de départ des mesures cinématiques et d'efforts de contact. A partir de ces données, et en utilisant le modèle de la dynamique inverse, il est possible de calculer des couples articulaires pour chaque instant du mouvement (Forner-Cordero et al., 2006 ; Kuo, 1998 ; Silva & Ambrósio, 2004). La répartition des forces entre les différents muscles est ensuite déterminée par une optimisation qui vise à minimiser un coût qui est physiologique (Happee & Van der Helm, 1995 ; Niemenen et al., 1995) ou mécanique (Buchanan & Shreeve, 1996 ; Crowninshield & Brand, 1981 ; Raikova & Aladjov, 2003 ; Seireg & Arvikar, 1973), e.g., la somme des forces musculaires, les forces de réaction articulaires. D'autres contraintes peuvent également être intégrées aux modèles, comme par exemple des limites concernant les directions de la force résultante au niveau articulaire afin d'éviter des dislocations articulaires (van der Helm, 1994). Notons que la force maximale pouvant être attribuée à chaque muscle est contrainte par certains paramètres du modèle musculo-squelettique (Raikova & Aladjov, 2003). Les couples de force musculaires sont en général calculés à partir des forces musculaires estimées et des bras de levier déterminés grâce à des modèles anatomiques prenant en compte dans certains cas l'angle articulaire. Ces méthodes d'estimation de la force associant dynamique inverse et optimisation ont couramment été utilisées depuis les années 1980. Ceci s'explique certainement parce qu'elles sont jugées peu coûteuses d'un point de vue informatique et peuvent donc facilement être utilisées sur une grande quantité de données (Erdemir et al., 2007 ; Chèze et al., 2012). En revanche, la précision des estimations peut être très affectée par les erreurs inhérentes aux mesures cinématiques initiales (Riemer et al., 2008 ; Valero-Cuevas et al., 2003). En outre, le choix de la fonction d'optimisation utilisée (e.g., minimisation de la somme des forces musculaires, des forces musculaires élevées au carré, des contraintes musculaires ou encore des forces appliquées sur les ligaments ; Collins, 1995) influence fortement les résultats obtenus. Ainsi,

il semble que la fonction aboutissant à la meilleure estimation ne soit pas la même selon la tâche considérée (Erdemir et al., 2007). Par exemple, la méthode la plus utilisée pour estimer les forces musculaires au cours de la marche est basée sur la minimisation de la somme des contraintes appliquées sur chaque muscle élevée au carré (Crowninshield & Brand, 1981 ; Modenese et al., 2011), tandis que, pour les mouvements des membres supérieurs, la minimisation de la somme des forces musculaires élevée au carré semble plus appropriée (Erdemir et al., 2007). Toutefois, la principale difficulté reste l'évaluation de la validité des résultats obtenus. Celle-ci est généralement qualitative, il faut donc rester prudent sur son résultat. Plus précisément, elle se fait habituellement par comparaison des patrons de forces estimés à des patrons d'activité EMG. Dans la plupart des cas, de bonnes similarités ont été rapportées, mais la qualité de la prédiction des co-contractions semble très variable en fonction des caractéristiques de la méthode d'optimisation (Herzog & Binding, 1992, 1993 ; Herzog & Leonard, 1991 ; Hughes et al., 1995). Certains auteurs ont ainsi décidé d'intégrer des données EMG dans leurs modèles, dans le but, entre autre, de contraindre les niveaux de co-activations (Amarantini et al., 2010 ; Brookham et al., 2011).

2.4.2. Les méthodes basées sur la dynamique directe et l'utilisation de données cinématiques

Les méthodes basées sur la dynamique directe reposent sur une toute autre stratégie pour résoudre le problème de la redondance musculaire. Un groupe d'activations musculaires est intégré à un modèle du système musculo-squelettique qui estime, par calculs successifs, les effets de ces données sur le mouvement en termes cinétiques et cinématiques (Erdemir et al., 2007 ; Chèze et al., 2012). Ces résultats sont comparés à des données expérimentales (données cinématiques) et les activations musculaires initialement intégrées au modèle sont alors modifiées en fonction des erreurs observées. Le processus est ainsi répété jusqu'à minimisation de l'erreur entre les données

calculées et les données expérimentales. Notons que les estimations de forces musculaires sont, ici aussi, limitées par différentes contraintes. Cette méthode a été utilisée pour l'analyse de nombreuses activités et, dans la plupart des cas, elle aboutit à un bon accord entre les données cinématiques prédites et mesurées (Erdemir et al., 2007). De plus, les estimations réalisées sont moins affectées par les erreurs inhérentes aux mesures cinématiques que les estimations basées sur la dynamique inverse (Erdemir et al., 2007 ; Chèze et al., 2012). Mais l'évaluation des résultats pose également problème. Comme pour les méthodes basées sur la dynamique inverse, elle se fait par comparaison qualitative à des patrons d'activité EMG (Davy & Audu, 1987 ; Neptune et al., 2001). La principale limite de ces méthodes basées sur la dynamique directe réside dans le fait que de très nombreux paramètres musculo-squelettiques sont déterminés à partir de tables et ne sont pas adaptés aux caractéristiques des sujets. Cette méthode a toutefois été utilisée pour estimer les contraintes subies par le ligament croisé antérieur lors de mouvements, permettant ainsi d'identifier des causes potentielles de lésion (McLean et al., 2004 ; McLean et al., 2003). En effet, une fois déterminées les activations permettant d'aboutir au mouvement réellement observé, le modèle présente un caractère prédictif qui rend par exemple possible la simulation des effets de la modification de la répartition des forces. Cependant, la généralisation de l'application de cette méthode au domaine clinique est difficile compte-tenu de sa demande importante de ressources informatiques et la difficulté de personnaliser les modèles (Erdemir et al., 2007). Enfin, notons que, pour une même série de données cinématiques, il est possible d'aboutir à différentes solutions (i.e., activations musculaires). Afin de déterminer une solution unique, plusieurs auteurs ont donc intégré l'optimisation statique à leurs modèles, c'est-à-dire la contrainte de minimiser un certain coût physiologique [e.g., somme de contraintes musculaires (Yamaguchi et al., 1995), consommation énergétique (Davy & Audu, 1987)].

2.4.3. Les méthodes utilisant des modèles pilotés par l'EMG

Compte-tenu de la précision assez variable des méthodes basées sur la dynamique inverse et de la demande importante en ressources informatiques des méthodes associant dynamique directe et données cinématiques, certaines études ont exploré de nouvelles stratégies basées sur des modèles pilotés par l'EMG (« *EMG-driven forward dynamic models* » ; Buchanan et al., 2004 ; Koo & Mak, 2005 ; Piazza & Delp, 1996, 2001). Concrètement, le signal EMG est exploité pour déterminer les niveaux d'activation musculaire au cours du mouvement (Buchanan et al., 2004 ; Lloyd & Besier, 2003) qui sont ensuite utilisés comme données d'entrée du modèle musculo-squelettique (Buchanan et al., 2004 ; Lloyd & Besier, 2003). Ainsi, une unique simulation -nécessitant généralement de contraindre la trajectoire de certains membres par des données cinématiques- permet d'aboutir aux forces musculaires et à la cinématique du mouvement. Ceci diminue nettement la quantité de ressources informatiques nécessaire aux calculs, car celle-ci est proportionnelle au nombre d'itérations habituellement engendré par l'utilisation de la dynamique directe. L'autre avantage de ces méthodes est qu'elles prennent implicitement en compte les patrons d'activité et les niveaux de co-activation propres à chaque sujet. Toutefois, ces méthodes sont directement affectées par les imprécisions des paramètres des modèles musculo-squelettiques. Ainsi, elles nécessitent généralement leur calibration en ajustant les paramètres aux caractéristiques du sujet (e.g., détermination des relations EMG-couple). De plus, les résultats sont influencés par les limites inhérentes à la technique EMG (Erdemir et al, 2007), e.g., seuls les signaux EMG des muscles superficiels peuvent être intégrés à l'analyse. Par ailleurs, les résultats obtenus peuvent très difficilement être évalués. En effet, ils ne peuvent pas être comparés à des signaux EMG, car ceux-ci sont déjà utilisés pour élaborer les données d'entrée du modèle (i.e., niveaux d'activation musculaire).

2.5. Conclusion

Pour mieux comprendre la manière dont est généré le mouvement humain, il est important de connaître les forces produites par chacun des muscles. Mais, les techniques de mesure directe de la force sont peu utilisées *in vivo* du fait de leur caractère très invasif. Les méthodes non-invasives d'estimations de la force présentent elles aussi des limites. Par exemple, si l'estimation de la force musculaire à partir du signal EMG est parfois réalisée lors de contractions isométriques non-fatigantes, cela ne peut pas être le cas lors de contractions fatigantes ou lors de contractions dynamiques (Farina et al., 2006). Les méthodes numériques permettent quant à elles des estimations de force en condition dynamique. Toutefois, ces estimations sont réalisées grâce à des modèles musculo-squelettiques faisant intervenir de nombreux paramètres qui sont généralement difficiles à ajuster aux caractéristiques de chaque participant. De plus, l'évaluation des résultats obtenus chez l'Homme se fait habituellement par comparaison à des données EMG, ce qui permet de juger de la pertinence des résultats obtenus, mais pas d'évaluer précisément les niveaux des forces estimées (Chèze et al., 2012). L'amélioration ou la validation de ces méthodes numériques nécessite donc l'apport de données expérimentales sur les forces musculaires (Erdemir et al., 2007). L'une des perspectives prometteuses semble être le développement de méthodes basées sur la mesure non-invasive des propriétés mécaniques du muscle. En effet, certaines de ces propriétés varient en fonction du niveau de contraction musculaire et donc du niveau de force produite (Joyce et al., 1974 ; Toft et al., 1991).

3. Utilisation de l'élastographie pour estimer la force musculaire

3.1. Relation entre élasticité et force musculaire

Le module d'Young (E) caractérise l'élasticité d'un solide (Royer & Dieulesaint, 1996). Il est la dérivée de la relation entre la contrainte appliquée au solide (σ) et la déformation (ε) qu'il subit (Eq. 3) :

$$E = \frac{d\sigma}{d\varepsilon} \quad \text{Eq. 3}$$

Pour les tissus biologiques tels que le muscle, cette relation est non-linéaire (Fung, 1993). Ainsi, il existe une valeur de module d'Young propre à chaque valeur de contrainte, c'est-à-dire qu'il existe une relation (de forme inconnue) entre le module d'Young et la contrainte (Figure 6). Or, contrainte et force (F) appliquées sur un solide sont reliées par l'équation suivante (Eq. 4) :

$$\sigma = \frac{F}{S} \quad \text{Eq. 4}$$

où S représente la surface d'application de la force F. Il existe donc théoriquement, dans le cas des tissus biologiques, une relation de forme indéterminée entre le module d'Young et la force appliquée sur ce tissu. Mesurer l'élasticité d'un tissu, à travers la mesure de son module d'Young, devrait par conséquent permettre d'estimer la force qui est appliquée sur ce tissu. En d'autres termes, la mesure du module d'Young pourrait permettre l'estimation de la force musculaire.

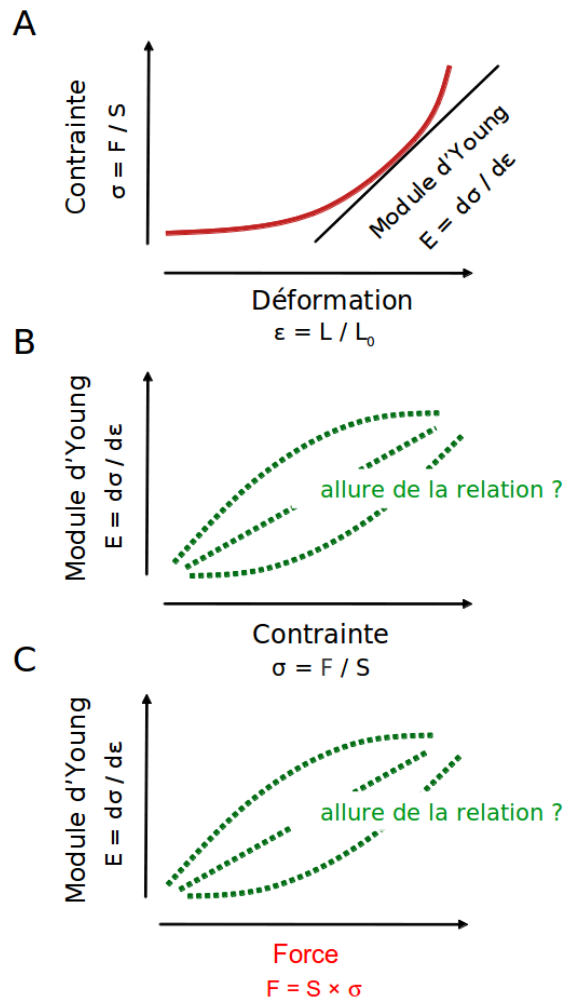


Figure 6 : Relations entre la contrainte (σ), la déformation (ϵ), le module d'Young (E) et la force (F) dans les tissus biologiques. Il existe pour les tissus biologiques une relation non-linéaire entre la contrainte et la déformation (A ; Fung, 1993). Le module d'Young étant la dérivée de cette relation, il existe donc une relation (d'allure indéterminée) entre la σ et E (B). La contrainte étant directement reliée à F , il existe une relation entre F et E (C).

3.2. Mesure de l'élasticité musculaire par des méthodes globales

Trois méthodes expérimentales non-invasives ont été particulièrement explorées pour caractériser, *in vivo*, les propriétés élastiques du complexe muscle-tendon lors de contractions musculaires. La première, appelée détente rapide ou *quick release*, consiste en un relâchement brusque d'un muscle préalablement maintenu dans un état de contraction isométrique (Goubel &

Lensel-Corbeil, 2003). Lors des tous premiers instants qui suivent le relâchement, les premières variations de longueurs observées peuvent être attribuées au relâchement des éléments élastiques du complexe muscle-tendon mis en tension par la contraction (Goubel & Pertuzon, 1973). La répétition de cette manipulation à différents niveaux de force rend possible la construction d'une relation tension-extension (non-linéaire) du complexe muscle-tendon, analogue à la relation contrainte-déformation habituellement déterminée pour caractériser les propriétés élastiques d'un matériau. La deuxième méthode consiste en l'application de perturbations mécaniques (aléatoires ou sinusoïdales) de faibles amplitudes au cours d'une contraction musculaire. Celles-ci sont imposées à différentes fréquences (de 1 à 20 Hz) et pour différentes valeurs de couple produit (Hunter & Kearney, 1982). Les calculs du rapport entre la variation d'angle et la variation de couple ainsi que le retard de phase entre l'angle et le couple permettent alors de caractériser les propriétés dynamiques du complexe musculo-articulaire en terme d'élasticité et de viscosité (Rack, 1966 ; Rack & Westbury, 1974). La troisième méthode est basée sur l'évaluation de la résistance à l'étirement du muscle en contraction (Morgan, 1977 ; Rack & Westbury, 1974). Les amplitudes d'étirements sont faibles, afin de ne pas induire de réorganisations internes du muscle (i.e., ruptures de ponts actine-myosine). Cette méthode, ainsi appelée *short-range stiffness*, permet comme les deux premières méthodes d'évaluer l'élasticité combinée du muscle et des structures tendineuses.

Ces trois techniques conduisent à des évaluations globales. Si dans certains cas elles permettent de dissocier une élasticité musculaire et une élasticité tendineuse (Morgan, 1977), elles ne permettent toutefois pas de dissocier les propriétés élastiques des différents muscles impliqués dans la production d'un même couple articulaire (i.e., problème de la redondance musculaire). L'estimation de la force à partir de l'élasticité musculaire nécessite donc une mesure d'élasticité plus locale, c'est-à-dire propre à chaque muscle. Celle-ci peut être envisagée par l'utilisation de l'élastographie.

3.3. Mesure de l'élasticité musculaire par l'élastographie

Le principe de cette technique est d'évaluer l'élasticité d'un tissu en mesurant par imagerie les effets induits par une sollicitation mécanique. Plus précisément, deux étapes se succèdent : 1) l'excitation du milieu par l'application d'une contrainte statique ou dynamique, puis 2) l'observation des perturbations engendrées (i.e., déplacement d'éléments du milieu, son émis ou vitesse de propagation des ondes de cisaillement). Il existe plusieurs techniques d'élastographie qui se différencient par le type d'excitation générée ainsi que par les méthodes utilisées pour produire cette excitation et observer les perturbations engendrées.

3.3.1. L'élastographie statique

L'élastographie statique a été la première technique d'élastographie utilisée dans le début des années 1990 (Konofagou et al., 1997 ; Ophir et al., 1991). Son principe repose sur l'application d'une contrainte statique sur le tissu par l'intermédiaire de la sonde échographique, i.e., pression manuelle de la sonde sur le tissu (Figure 7). Par comparaison des images échographiques obtenues avant et après l'application de la contrainte, la déformation du tissu peut être mesurée. Considérant une contrainte constante, la carte d'élasticité (ou élastogramme ; Figure 8) est construite à partir des déformations mesurées. Elle permet donc de visualiser des différences relatives d'élasticité entre les éléments du tissu imagé, sans toutefois quantifier les niveaux d'élasticité. En outre, elle est limitée à l'exploration des tissus superficiels (i.e., les tissus pouvant être déformés par une contrainte appliquée à la surface de la peau) et ne permet pas une résolution temporelle suffisante pour analyser des changements d'état relativement rapides. Ainsi, l'élastographie statique n'est pas adaptée à la quantification de l'élasticité du muscle en contraction, et donc à l'estimation de la force. Les techniques d'élastographie dites « dynamiques » paraissent plus adaptées.

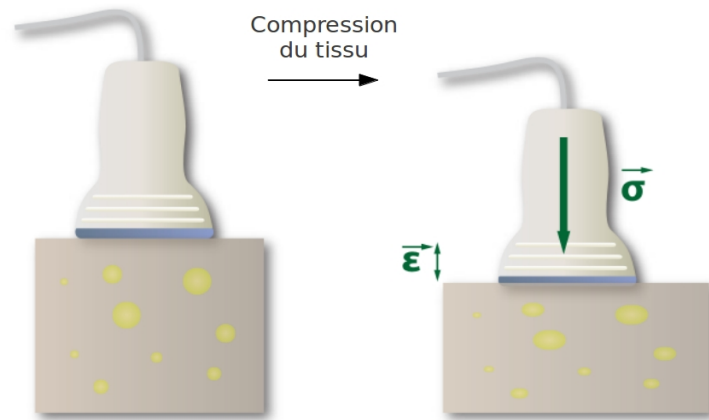


Figure 7 : L'élastographie statique. L'élasticité des différents éléments de l'image est estimée à partir des déformations (ϵ) enregistrées à la suite de l'application, avec à la sonde échographique, d'une contrainte statique (σ). La valeur de la contrainte étant inconnue, les valeurs de E restent indéterminées. Cette technique n'étant pas quantitative, elle permet uniquement de distinguer les éléments d'une image par comparaison des niveaux de déformations ; elle ne donne pas lieu à une quantification du module d'Young et n'offre donc pas la possibilité d'étudier le muscle en contraction. Adapté de Gennisson et al. (2013).

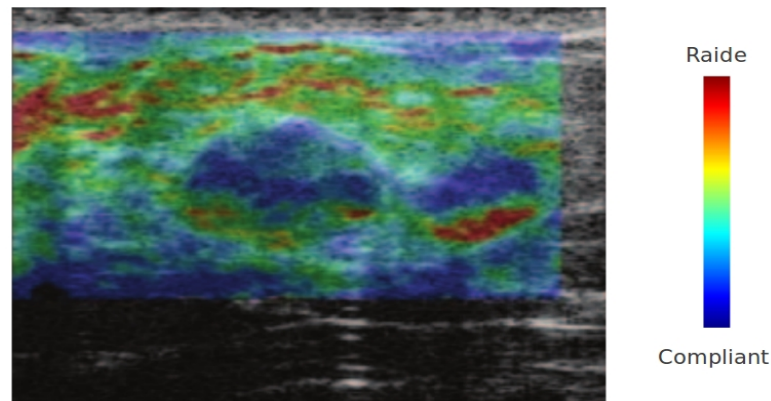


Figure 8 : Elastogramme obtenu par élastographie statique. Plus la couleur d'une zone s'approche du rouge, plus la zone est raide ; plus la couleur s'approche du bleu marine, plus la zone est compliant. Adapté de Itoh et al. (2006).

3.3.2. L'élastographie dynamique

3.3.2.1. Les ondes mécaniques

Une onde mécanique correspond à des déplacements locaux et éphémères des éléments constitutifs d'un milieu, engendrés par une rupture locale des conditions d'équilibre (Royer & Dieulesaint, 1996). Elle peut être stationnaire, comme la vibration d'une corde tenue aux deux extrémités, ou progressive, c'est-à-dire qu'elle se propage de proche en proche, comme les ondes sismiques. On distingue deux types d'ondes progressives : les ondes de compression (ou longitudinales) qui sont des variations successives de volume du milieu parallèlement à la direction de la propagation de l'onde (e.g., les ultrasons) et les ondes de cisaillement (ou perpendiculaires) qui sont des mouvements successifs perpendiculaires à la direction de propagation de l'onde (Figure 9 ; Gennisson et al., 2013). Ces deux types d'ondes coexistent. Par exemple, lors d'un séisme, deux trains d'ondes peuvent être enregistrés ; le premier est constitué d'ondes de compression, le second, plus tardif et plus destructeur, est constitué d'ondes de cisaillement. La vitesse de propagation et l'atténuation de ces ondes sont dépendantes des propriétés mécaniques (respectivement l'élasticité et la viscosité) du milieu de propagation et non de la nature de la perturbation (Royer & Dieulesaint, 1996). L'analyse de ces caractéristiques peut donc permettre d'évaluer les propriétés mécaniques du milieu (Gao et al., 1996).

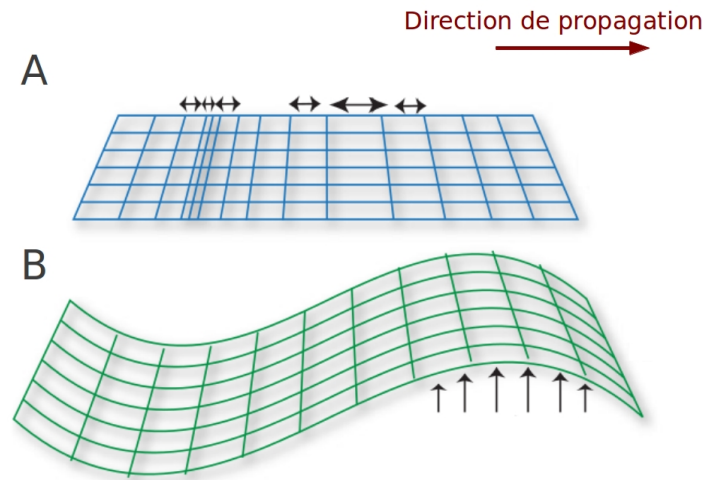


Figure 9 : Les ondes progressives : l'onde de compression et l'onde de cisaillement. La propagation d'une onde compression (A) se fait par des variations successives de volume du milieu, parallèlement à la direction de la propagation. La propagation d'une onde de cisaillement (B) entraîne des mouvements successifs perpendiculaires à la direction de propagation. D'après Genisson et al. (2013).

3.3.2.2. Élasticité et vitesse de propagation des ondes de cisaillement

Considérant un milieu élastique linéaire et isotrope, le module d'Young est lié, par les équations Eq. 5 et Eq. 6, à deux indices mécaniques qui caractérisent chacun un aspect particulier de l'élasticité d'un matériau : le module d'élasticité de compression, noté K , et le module d'élasticité de cisaillement, noté μ (Royer & Dieulesaint, 1996).

$$E = \frac{\mu(3\lambda + 2\mu)}{\mu + \lambda} \quad \text{Eq. 5}$$

$$K = \lambda + \frac{2}{3}\mu \quad \text{Eq. 6}$$

où λ est le premier coefficient de Lamé. K représente la difficulté à modifier le volume d'un solide en lui appliquant une pression hydrostatique, c'est-à-dire en appliquant simultanément une contrainte sur toutes ses faces. Il peut être quantifié par la mesure de la vitesse de propagation des ondes de compression. Mais, puisque la variabilité de la vitesse de propagation de ces ondes dans

les tissus biologiques est relativement faible, le module d'élasticité de compression rend difficilement possible la discrimination des différents tissus. μ représente quant à lui la difficulté à cisailier un solide. Il peut être quantifié par la mesure de la vitesse de propagation des ondes de cisaillement. Ces vitesses sont plus faibles et plus variables d'un tissu à un autre que les vitesses de propagation des ondes de compression (Sarvazyan, 1993), ce qui permet de discriminer plus facilement les tissus biologiques.

Les tissus biologiques, notamment le tissu musculaire, sont quasi-incompressibles (Sarvazyan, 1993), mais facilement déformables, parce qu'ils sont essentiellement composés d'eau. Notons toutefois qu'ils ne sont pas totalement incompressibles, sinon les ondes de compression ne s'y propageraient pas, rendant par exemple impossible la réalisation d'échographies. Puisque $K \gg \mu$ (i.e., quasi-incompressibilité), on a donc $K \approx \lambda$ (i.e., simplification de Eq. 6). L'équation Eq. 5 peut alors être simplifiée de la façon suivante (Eq. 7) :

$$E \approx 3\mu \quad \text{Eq. 7}$$

Ainsi, le module d'Young, qui rend compte de l'élasticité évaluée par la palpation, peut être approché par la mesure du module d'élasticité de cisaillement. Or, nous avons déjà dit que μ est directement lié à la vitesse de propagation des ondes de cisaillement (Eq. 8) :

$$\mu = \rho V_s^2 \quad \text{Eq. 8}$$

où ρ est la masse volumique (environ égale à 1000 kg.m^{-3} pour le muscle) et V_s est la vitesse de propagation des ondes de cisaillement. Ainsi, la mesure de la vitesse de propagation des ondes de cisaillement induites par une perturbation mécanique peut permettre de quantifier l'élasticité d'un tissu. Toutes les techniques d'élastographie dynamiques reposent sur ce principe, faisant se succéder très rapidement l'induction d'une perturbation et l'enregistrement de la propagation des ondes de cisaillement (Gennisson et al., 2013 ; cf. § 3.3.2.3.). Il est important de noter que si le muscle peut-être considéré comme un milieu isotrope transverse, il demeure globalement anisotrope (Gennisson

et al., 2010 ; Gennisson et al., 2003). La mesure du module d'élasticité de cisaillement dans un plan ne fournit donc pas une valeur de module d'Young, car ce dernier est utilisé pour caractériser l'élasticité d'un milieu purement isotrope. Les niveaux d'élasticité musculaire mesurés par les techniques d'élastographie dynamique doivent par conséquent être rapportés en termes de vitesse de propagation des ondes de cisaillement (en m.s^{-1}) ou en termes de module d'élasticité de cisaillement (en kPa).

3.3.2.3. Les différentes techniques d'élastographie dynamique

L'élastographie par résonance magnétique (MRE) est une technique reposant sur l'utilisation d'une contrainte dynamique stationnaire et de l'imagerie par résonance magnétique (IRM) (Bensamoun et al., 2006 ; Debernard et al., 2013 ; Dresner et al., 2001 ; Jenkyn et al., 2003). Plus précisément, un vibreur est utilisé pour solliciter les tissus à une fréquence habituellement comprise entre 50 et 100 Hz, induisant la propagation d'ondes dans le milieu. Les mouvements engendrés par la propagation des ondes de cisaillement sont alors mesurés grâce à l'IRM. Ces mesures conduisent à l'estimation du module d'élasticité de cisaillement avec une bonne résolution spatiale (Figure 10). En outre, cette technique permet d'étudier tous les muscles pouvant être atteints par les ondes créées par le vibreur. Cependant, le temps d'acquisition est compris entre 15 secondes et 10 minutes, et nécessite un état stable du tissu (Bensamoun et al., 2008). Par conséquent, l'étude du muscle en contraction impose la réalisation de paliers de force généralement longs, limitant le nombre de contractions et leur intensité (Bensamoun et al., 2008 ; Debernard et al., 2011 ; Dresner, 2001 ; Heers et al., 2003).

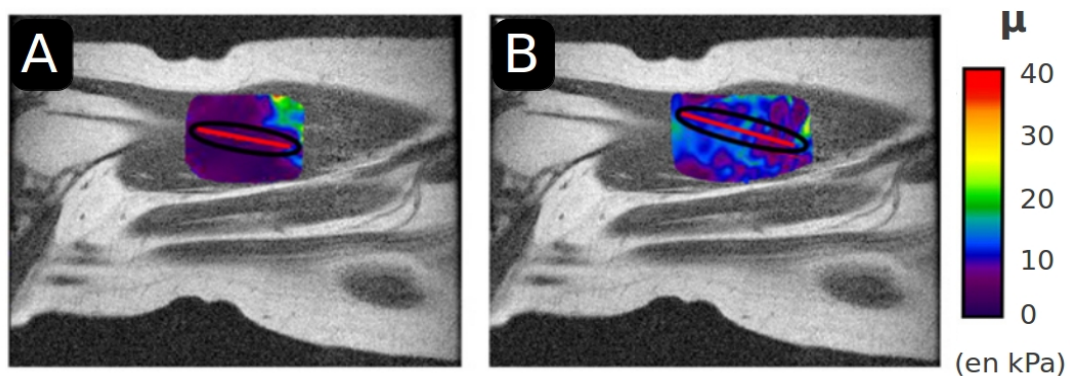


Figure 10 : Carte d'élasticité du vastus medialis obtenu par élastographie par résonance magnétique (MRE) à l'état de repos (A) et lors d'une contraction de faible intensité (10 % de la MVC ; B). La ligne rouge indique la direction de propagation des ondes de cisaillement, parallèlement à la direction des fibres musculaires. L'élasticité est quantifiée par la valeur du module d'élasticité de cisaillement, μ (en kPa), représentée par une échelle de couleur. Adapté de Debernard et al. (2011).

La vibroacoustographie est, comme la MRE, une technique d'élastographie dynamique stationnaire (Fatemi & Greenleaf, 1998). L'excitation du milieu repose sur la pression de radiation développée par l'équipe de J. Greenleaf. (*Mayo Clinic and Foundation*, Rochester, États-unis) Cette méthode permet de générer une force à distance à partir d'un transfert de quantité de mouvement entre une onde créée par les ultrasons et le milieu dans lequel elle se propage. Ce transfert est dû à l'atténuation et aux réflexions de l'onde. Comme la vibration pour la MRE, la pression de radiation est ici répétée à une certaine fréquence, grâce à deux faisceaux ultra-sonores. La vibration de la zone de tissu sollicitée produit un son qui peut être enregistré et qui permet de déduire les propriétés mécaniques du tissu, notamment sa raideur (Silva et al., 2006). En balayant toutes les zones de l'image, on peut construire un élastogramme. Mais, dans ce cas aussi, le temps nécessaire pour l'acquisition est long (de 1 à 8 minutes ; Urban et al., 2011). D'autre part, la mesure réalisée ne dépend pas seulement de l'élasticité, mais aussi de l'amplitude de la force générée et de la géométrie du tissu ; cette technique ne donne donc pas lieu actuellement à une quantification du module d'élasticité (Gennisson et al., 2013).

L'Acoustic Radiation Force Imaging (ARFI) utilise également la pression de radiation, mais celle-ci n'est produite que par un seul faisceau ultrasonore (Nightingale et al., 2001). Dans ce cas, ce n'est pas le son émis par le choc qui est enregistré, mais les mouvements du tissu. En effet, après excitation du milieu, la sonde ultrasonore retourne au mode de fonctionnement d'un échographe classique afin de mesurer ces mouvements. Cependant, compte tenu de la faible fréquence d'acquisition par rapport à la vitesse des déplacements créés dans le tissu, ces déplacements sont estimés par stroboscopie à partir de plusieurs chocs répétés successivement en un même point. Les calculs renseignent alors sur l'élasticité ainsi que sur la viscosité à l'endroit de la focalisation. L'élastogramme est alors obtenu par un balayage de toute la zone d'intérêt. Toutefois, à cause de la répétition des focalisations ultrasonores sur une même zone de l'image, le temps d'acquisition est long et l'échauffement des tissus peut être très important (Palmeri & Nightingale, 2004). De plus, les mesures réalisées ne permettent pas de quantifier le module d'Young, car les mouvements mesurés ne dépendent pas seulement de sa valeur mais aussi de plusieurs autres paramètres (géométrie du faisceau ultrasonore, géométrie du tissu). Notons qu'actuellement, pour répondre à cette limite, les techniques de vibroacoustographie et ARFI évoluent vers l'étude de la propagation des ondes de cisaillement (Palmeri et al., 2008 ; Urban et al., 2011). C'est la raison pour laquelle ces techniques sont présentées dans ce manuscrit comme des techniques d'élastographie dynamique.

L'élastographie impulsionnelle consiste à quantifier l'élasticité à partir de la mesure, par échographie, de la vitesse de propagation d'ondes de cisaillement provoquées par l'application d'une impulsion unique et brève sur le milieu (Gennisson et al., 2013). Elle a d'abord été réalisée dans une seule dimension, celle de la profondeur (Catheline, 1998). Dans ce cas, le choc est généré en surface de la peau par un vibreur impulsionnel et engendre la propagation d'une onde sphérique au sein du tissu. Les déplacements induits sont estimés à partir des rétro-diffusions d'ondes ultra-sonores

acquises à très haute fréquence (i.e., > 1 kHz) et selon un seul axe. Ceci permet d'évaluer la vitesse de propagation de l'onde de cisaillement et, en considérant le milieu comme non-visqueux et homogène, d'estimer le module d'Young. Des mesures ont ainsi été réalisées sur le muscle au repos et en contraction (Gennisson et al., 2005 ; Nordez et al., 2008 ; Nordez et al., 2009). Cependant, la reproductibilité des résultats est faible (Nordez et al., 2008), certainement à cause du caractère très localisé de la mesure (une seule dimension). Afin de permettre la création de réelles cartes d'élasticité, cette technique a été étendue à deux dimensions, i.e., mesure réalisée dans le plan de l'image échographique (Sandrin et al., 2002). Dans ce cas, la barrette échographique est montée sur le vibreur. C'est donc l'ensemble de la barrette qui vient heurter le tissu pour générer une onde de cisaillement plane, se propageant dans la profondeur du tissu (Figure 11). L'enregistrement des mouvements induits par la propagation de l'onde de cisaillement sur toute la largeur de l'image échographique nécessite ici l'utilisation de l'échographie ultra-rapide. En s'affranchissant du fonctionnement classique par focalisations répétées d'ultrasons, l'échographie ultra-rapide permet d'atteindre des fréquences d'acquisition nettement supérieures à l'échographie standard (jusqu'à 30 kHz contre 50 à 100 Hz pour l'échographie standard ; Bercoff et al., 2003 ; Sandrin et al., 1999). Cette technique se base sur l'émission d'une unique onde échographique plane illuminant l'ensemble du milieu en une seule fois (Bercoff, 2004). Le temps nécessaire à la reconstruction d'une image échographique entière est par conséquent très largement diminué par rapport à l'échographie standard, cette durée allant même jusqu'à approcher celle d'un simple aller-retour des ultrasons. La fréquence maximale dépend donc dans ce cas de la profondeur de tissu imagé (e.g., théoriquement 15 kHz pour une profondeur de 5 cm ; Deffieux et al., 2009). Bien que la résolution latérale soit dégradée par rapport à l'échographie standard, elle demeure suffisante pour enregistrer les mouvements engendrés par la propagation des ondes de cisaillement (Bercoff et al., 2004). Grâce à la très haute fréquence d'acquisition atteinte, l'échographie ultra-rapide permet de suivre la

propagation de ces mouvements, autrement dit de mesurer la vitesse de propagation d'une onde de cisaillement. Toutefois, le dispositif d'élastographie impulsionnelle 2D doit être tenu manuellement par l'expérimentateur et, malgré de premiers résultats cliniques intéressants, il s'est avéré lourd et encombrant, au point d'affecter la stabilité du protocole d'acquisition (Bercoff et al., 2003). Or, la mesure d'élasticité réalisée est très sensible à la qualité du positionnement du dispositif par l'expérimentateur (Bercoff et al., 2003). L'amélioration de la technique s'est ainsi orientée rapidement vers la modification de la façon dont sont générées les ondes de cisaillement. Plus précisément, vers le remplacement du vibreur impulsionnel par la pression de radiation (Bercoff et al., 2003 ; Bercoff et al., 2004).

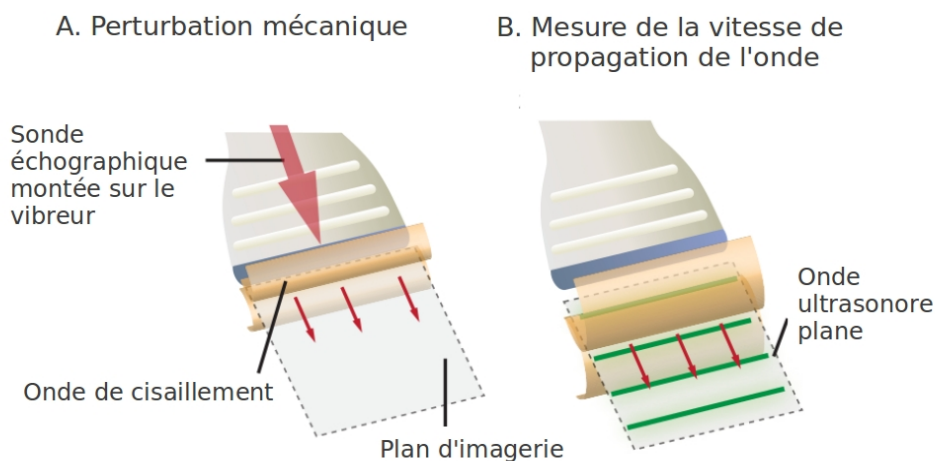


Figure 11 : Élastographie impulsionnelle 2D. L'impulsion est appliquée par l'intermédiaire de la sonde échographique, engendrant la propagation d'une onde de cisaillement plane vers la profondeur du tissu (A). La vitesse de propagation est mesurée à partir de l'imagerie du milieu par échographie ultra-rapide (B). Adapté de Gennisson et al (2013).

La technique **Supersonic Shear Imaging** est la dernière née des techniques d'élastographie impulsionnelle. Elle a été développée au sein de l'Institut Langevin (Bercoff, 2004). Cette technique allie pression de radiation ultrasonore et échographie ultra-rapide (Figure 12). D'abord, lors de la phase d'excitation du milieu, plusieurs chocs (produits grâce à la pression de radiation) sont

appliqués successivement à différentes profondeurs, en un temps très bref. Ainsi, les différentes ondes sphériques générées en chaque point de focalisation interfèrent à la manière d'un cône de mach, ce qui produit, dans le plan d'imagerie, un front d'ondes planes se propageant perpendiculairement aux faisceaux ultra-sonores (Figure 12) (Bercoff et al., 2004). La propagation de ces ondes planes de cisaillement permet donc de balayer une grande partie du milieu en une seule fois. Ensuite, l'échographe bascule en mode d'imagerie ultra-rapide, permettant de mesurer à très haute fréquence les mouvements induits par la propagation des ondes de cisaillement et ainsi d'estimer la vitesse de propagation de ces ondes (Bercoff et al., 2004). Il n'est donc pas besoin de répéter le stimulus pour obtenir le champ de vitesse par stroboscopie comme le nécessitent les autres techniques utilisant la pression de radiation (vibroacoustographie et ARFI). La succession de ces deux étapes, gérées par un seul accessoire (la sonde échographique), rend donc possible la mesure de l'élasticité du milieu en deux dimensions et en temps réel puisque l'ensemble du milieu est excité et imagé en un temps très bref (< 30 millisecondes ; Gennisson et al., 2013). Par ailleurs, l'utilisation de la pression de radiation semble ici résoudre le problème de la standardisation de l'excitation du milieu posée par les techniques d'élastographie impulsionnelle antérieures.

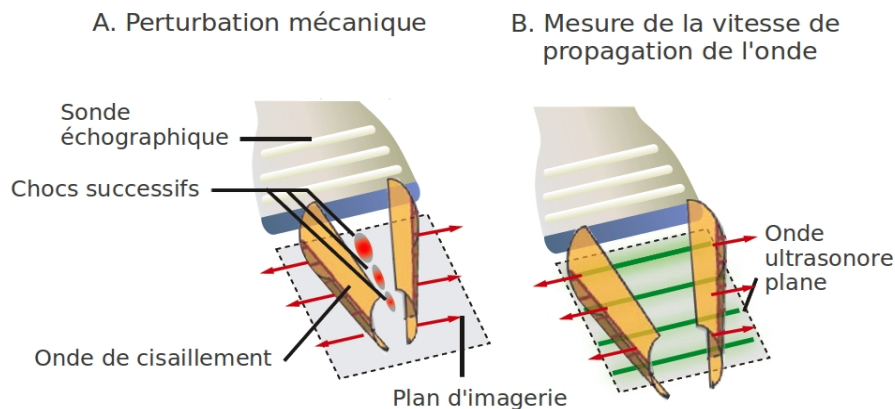


Figure 12 : Supersonic Shear Imaging. A. Des chocs, provoqués par des focalisations d'ultrasons (i.e., pressions de radiation), sont successivement induits à différentes profondeurs dans le milieu. Ceci entraîne la formation d'un cône de mach et, par conséquent, la propagation de deux ondes de cisaillement planes. B. Comme pour l'élastographie impulsionnelle, la vitesse de propagation de ces ondes de cisaillement est mesurée grâce à l'utilisation de l'échographie ultra-rapide. Adapté de Deffieux (2008).

La technique Supersonic Shear Imaging (SSI) est actuellement implémentée dans l'échographe Aixplorer® commercialisé par la société « Supersonic Imagine », start-up créée en 2005 dans le but de développer et de commercialiser SSI. Bien que les recherches concernant d'autres techniques s'orientent également aujourd'hui vers la mesure de la vitesse de propagation de l'onde de cisaillement, la technique SSI demeure encore la seule méthode disponible sur le marché qui permet de quantifier en temps réel l'élasticité d'un tissu biologique.

3.4. Application de l'élastographie à l'étude du muscle en contraction

Comme évoqué précédemment (cf. § 3.1), il existe une relation théorique entre la force appliquée sur un tissu biologique et son module d'élasticité de cisaillement. Déterminer la nature de cette relation (e.g., linéaire, exponentielle, etc.) pourrait permettre d'estimer la force produite par ce muscle à partir de la mesure de la vitesse de propagation des ondes de cisaillement.

3.4.1. Élastographie stationnaire

À notre connaissance, la première étude utilisant l'élastographie pour quantifier le module d'élasticité d'un muscle en contraction chez l'Homme est celle de Levinson et al., (1995). L'élasticité était alors évaluée à partir de l'estimation, par échographie, de la vitesse de propagation d'ondes de cisaillement produites par une sollicitation stationnaire (vibration en surface de la peau). Les auteurs ont rapporté des relations linéaires entre les vitesses de propagation longitudinale mesurées au niveau du *quadriceps* et la charge maintenue lors de l'extension de la jambe. Toutefois, les coefficients de corrélation étaient relativement faibles ($0,27 < r < 0,73$) certainement à cause, d'une part, du faible nombre de mesures réalisées pour construire les relations élasticité-niveau de contraction (seulement 3 mesures, i.e., au repos, 7,5 kg et 15 kg) et, d'autre part, des limites techniques et technologiques influençant la précision de mesures d'élasticité qui étaient alors relativement novatrices (faible résolution de l'échographie, faible fréquence d'acquisition, i.e., mesure par stroboscopie des déplacements induits dans le milieu). A la suite de ces travaux, plusieurs études ont utilisé la MRE pour quantifier l'élasticité du muscle en contraction (Dresner et al., 2001; Heers et al., 2003 ; Jenkyns et al., 2003). Dresner et al. (2001) ont émis l'hypothèse que le module d'élasticité de cisaillement représenterait à la fois la raideur des structures passives ($g_{passive}$) et la raideur de l'appareil contractile ($f_{contractile}$) (Eq. 9).

$$\mu = f_{contractile} + g_{passive} \quad \text{Eq. 9}$$

De plus, la raideur de l'appareil contractile serait linéairement reliée au nombre de ponts d'union formés entre l'actine et la myosine, comme suggéré lors d'expériences menées sur des muscles isolés de grenouille (Ford et al., 1981), et donc linéairement reliée à la force produite par le muscle. Ces auteurs ont alors mesuré les vitesses de propagation des ondes de cisaillement au sein du muscle *biceps brachii* lors du maintien de différents niveaux de charges. Conformément à leur hypothèse, ils ont rapporté des relations linéaires entre le module d'élasticité de cisaillement et le

niveau de contraction ($0,797 < r < 0,989$). Toutefois, étant donnée la longue durée d'acquisition nécessaire à la MRE, imposant des contractions stables et prolongées (1 minute 44 secondes), le nombre et l'étendue des mesures réalisées pour chacun des 5 participants étaient relativement limités (i.e., seulement 5 niveaux de contraction, i.e., de 0 à 10 kg) (Figure 13).

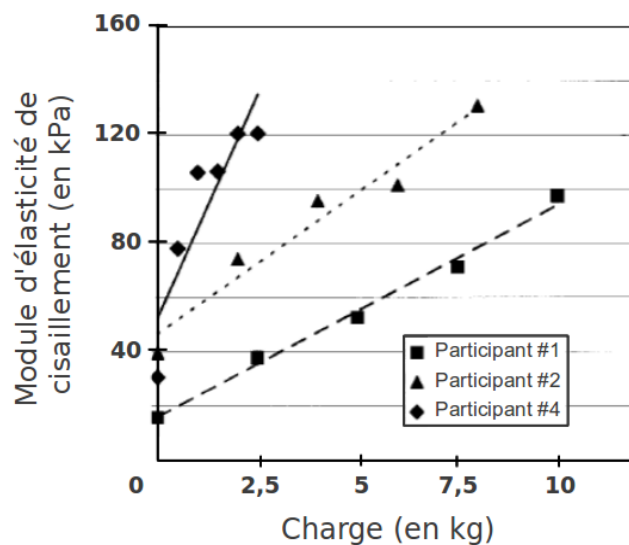


Figure 13 : Relations individuelles entre le module d'élasticité de cisaillement et la charge. $r = 0,989$ pour le participant #1 ; $r = 0,954$ pour le participant #2 ; $r = 0,797$ pour le participant #4. Le module d'élasticité de cisaillement était calculé à partir de la mesure par MRE de la vitesse de propagation des ondes de cisaillement. D'après Dresner et al. (2001).

Heers et al. (2003) ont quand à eux rapporté des relations linéaires entre l'amplitude du signal EMG et la vitesse de propagation des ondes de cisaillement ($0,82 < r < 0,90$). Mais, un fois encore, à cause des contraintes liées à l'utilisation de la MRE, seules trois intensités de contraction ont pu être testées.

3.4.2. Élastographie impulsionnelle

La relation entre le niveau d'activité électromyographique et le module d'Young a pu être

étudiée de manière plus fine par Gennisson et al. (2005) grâce à l'utilisation de l'élastographie impulsionnelle 1D. Les auteurs ont obtenu une valeur du module d'élasticité transversale toutes les 5 sec au cours d'une contraction isométrique de 120 sec, consistant en une augmentation progressive de l'intensité de contraction de 0 à 50 % du niveau maximal d'activité EMG. Ils ont alors rapporté, pour chaque sujet, une relation linéaire entre l'élasticité et l'amplitude du signal EMG du *biceps brachii*. Par la suite, Nordez et al. (2009) ont montré qu'au cours d'une contraction fatigante prolongée à un niveau de couple constant (i.e., flexion du coude à 40 % de la MVC) l'élasticité musculaire locale évaluée par cette technique ne présentait pas d'évolution significative, tandis que, conformément à la littérature (De Luca, 1984 ; Fuglevand et al., 1993), l'amplitude du signal EMG augmentait. Notons que ces travaux de recherche n'ont pas été prolongés parce que la répétabilité des relations entre le couple et l'élasticité musculaire déterminée par la technique d'élastographie impulsionnelle 1D a été jugée faible (ICC = 0,631 ; SEM = 10,35 m⁻² ; CV = 60.4% ; Nordez et al., 2008). Deux hypothèses ont été avancées pour expliquer cette faible répétabilité (Nordez et al., 2009, Nordez & Hug, 2010): i) le fait que la mesure est très locale (une seule dimension) et donc certainement peu représentative de l'ensemble du muscle et ii) la difficulté à standardiser l'impulsion mécanique imposée par le vibreur.

3.4.3. Supersonic Shear Imaging

L'utilisation de la technique Supersonic Shear Imaging (SSI) semble pouvoir répondre à ces deux limites. Ainsi, Nordez et Hug (2010) ont montré une bonne répétabilité des mesures de module d'élasticité de cisaillement du muscle lors de contractions isométriques. En outre, cette étude a rapporté de fortes corrélations ($r = 0,94 \pm 0,05$) entre l'amplitude du signal EMG et le module d'élasticité de cisaillement du *biceps brachii* sur une plage de couple de flexion du coude de 0 à 40% de MVC (Figure 14).

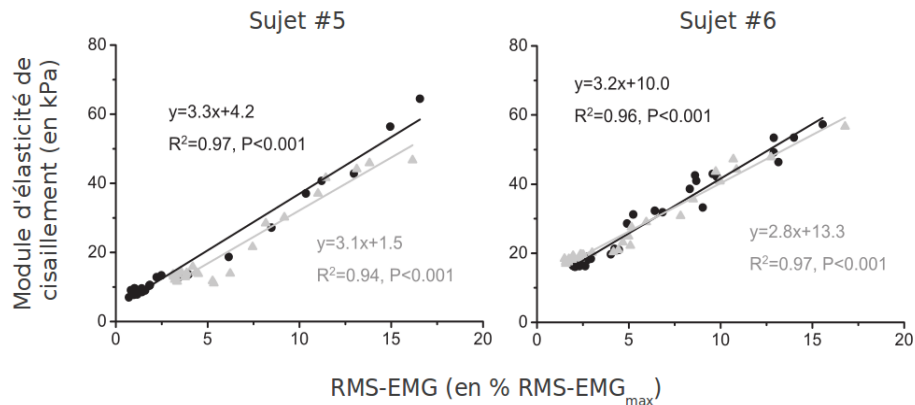


Figure 14 : Exemples individuels de relations entre le niveau d'activité électromyographique (RMS-EMG) et le module d'élasticité de cisaillement. Le module était mesuré par SSI sur le biceps brachii à la fréquence de 1Hz au cours de contractions (flexions isométriques du coude) en rampe de 0 à 40 % de la MVC. Afin de tester la répétabilité des mesures, chaque sujet a réalisé deux essais. Les lignes noires et les lignes grises correspondent respectivement au premier et au deuxième essai. $RMS-EMG_{max}$: niveau d'activité EMG maximal enregistré au cours d'une contraction maximale. D'après Nordez et Hug (2010).

3.4.4. Perspectives

Les résultats de l'ensemble de ces études suggèrent une relation linéaire entre la force produite par un muscle et la valeur de son module d'élasticité de cisaillement. Ainsi, il paraît possible d'envisager le développement d'une méthode d'estimation de la force musculaire, basée sur la mesure du module d'élasticité de cisaillement par la technique SSI. Toutefois, pour réaliser ces estimations, il demeure nécessaire d'étudier plus précisément la relation entre la force musculaire et le module d'élasticité de cisaillement. En effet, l'ensemble des études précédentes n'ont pas mesuré des forces musculaires, mais des couples de force articulaires qui sont le résultat de l'action conjointe de plusieurs muscles. Or, la répartition des forces entre ces muscles est susceptible de varier en fonction du niveau de couple de force articulaire exercé.

III - Objectifs

Compte-tenu du phénomène de redondance musculaire, il n'est pas possible de connaître la force produite par un muscle donné à partir de la mesure d'un couple de force articulaire. Ainsi, estimer la force musculaire est un enjeu primordial pour la compréhension du contrôle moteur (Erdemir et al., 2007), pour l'optimisation des programmes de réhabilitation (Zory et al., 2005) ou encore pour l'élaboration de prothèses restaurant ou reproduisant le mouvement humain (Veeger et al., 2004). En effet, la mise au point d'une méthode d'estimation de la force rendrait possible l'étude précise de la répartition des efforts entre les muscles au cours de contractions. Ce type de connaissances pourrait par exemple permettre de repérer les muscles affectés par une infirmité motrice cérébrale pour orienter précisément l'intervention chirurgicale, ou de comprendre les causes biomécaniques de certaines pathologies (e.g., ostéoporose, douleurs articulaires) pour orienter plus efficacement le programme de réhabilitation vers la prévention de la rechute. Mais il n'existe aujourd'hui aucune technique expérimentale non-invasive permettant de réaliser une estimation précise de la force musculaire. La technique d'EMG, bien qu'étant largement utilisée pour évaluer le niveau d'activité musculaire, ne permet pas d'estimer précisément la force produite par un muscle, notamment lors de contractions fatigantes et/ou dynamiques. En outre, de part l'absence de données expérimentales, il demeure impossible de valider les modèles numériques d'estimation de la force musculaire (Erdemir et al., 2007).

La raideur d'un muscle augmentant avec l'intensité de contraction, il paraît envisageable de développer une méthode d'estimation de la force musculaire basée sur la mesure de l'élasticité du muscle. Cependant, les techniques basées sur l'utilisation d'ergomètres (e.g., *quick release*, *short-range stiffness*) ne permettent pas de dissocier l'élasticité des différents muscles croisant une articulation. Au contraire, l'élastographie permet une mesure d'élasticité locale et semble donc particulièrement intéressante pour l'étude d'un muscle donné. La technique Supersonic Shear Imaging (Bercoff et al., 2004) semble être la plus appropriée pour l'étude de la relation entre

l'élasticité d'un muscle et la force qu'il produit.

Le premier objectif de ces travaux de thèse est de déterminer l'allure de cette relation. Pour ce faire, il est nécessaire d'isoler la force produite par un muscle. Nous avons donc étudié des contractions isométriques (abduction du petit doigt et abduction de l'index) dans lesquelles le couple articulaire est produit par un seul muscle (**étude #1**).

La deuxième étape consiste à utiliser cette relation pour étudier les modifications du *load sharing* au niveau d'une articulation présentant de la redondance musculaire. Plus précisément, nous nous sommes intéressés à l'évolution de la répartition des forces entre les fléchisseurs du coude avec l'augmentation du niveau de couple (**étude #2**).

Il semble raisonnable de poser l'hypothèse que le module d'élasticité n'est pas influencé par la fatigue neuromusculaire et donc qu'il peut être utilisé pour estimer la force musculaire lors d'une contraction fatigante. Nous avons testé cette hypothèse en évaluant l'impact de la fatigue sur la relation entre la force musculaire et la module d'élasticité (**étude #3**).

Dans le cadre de la dernière étude, nous avons utilisé cette technique d'estimation de la force pour tester des hypothèses neurophysiologiques qui ne peuvent pas être testées par les techniques classiques (principalement l'EMG). Plus précisément, nous avons étudié les stratégies de coordinations musculaires utilisées lors d'un exercice fatigant (**étude #4**).

Ces études ont été soutenues financièrement par le Fond Européen de Développement Régional (FEDER, n° 37400), l'Association Française contre les Myopathies (n°14597) et la région des Pays de la Loire.

IV - Matériels & Méthodes

Les travaux présentés dans ce mémoire de thèse ont été conduits chez des sujets sains. Les caractéristiques anthropométriques sont mentionnées dans le résumé de chaque étude (voir « chapitre VI : contributions expérimentales »). Le programme expérimental a été approuvé par le Comité de Protection des Personnes (CPP) Nantes Ouest IV (n° d'enregistrement : CPP-MIP-001).

1. Mesures et outils

1.1. Couple et force

Les études #1 et #3 impliquent la mesure du couple de force isométrique produit par l'abduction de l'index et/ou l'abduction du petit doigt. Pour cela nous avons réalisé un ergomètre (Figure 15) à partir d'un plateau canadien et d'un capteur de force (SML-50, Interface, Arizona, USA ; gamme de force : 0-225 N, précision : $\pm 0,05\%$). Pendant les expérimentations, les sujets étaient assis devant la table sur laquelle était placé ce dispositif. Leur coude droit était fléchi à environ 120° (180° correspondant à l'extension complète) et leur avant-bras était posé sur le plateau en position de pronation. La paume de la main était orientée vers la table, tous les doigts en extension complète. La main et les doigts non-mobilisés dans la tâche étaient maintenus grâce à des sangles Velcro pour limiter les stratégies compensatrices. Le bord latéral de l'index ou de l'auriculaire (selon la tâche réalisée) était placé en contact du capteur de force, au niveau de la première articulation inter-phalangienne. L'ergomètre a subi de légères modifications entre l'étude #1 et l'étude #3 (e.g., remplacement de certaines pièces), améliorant la mesure de la force maximale volontaire.

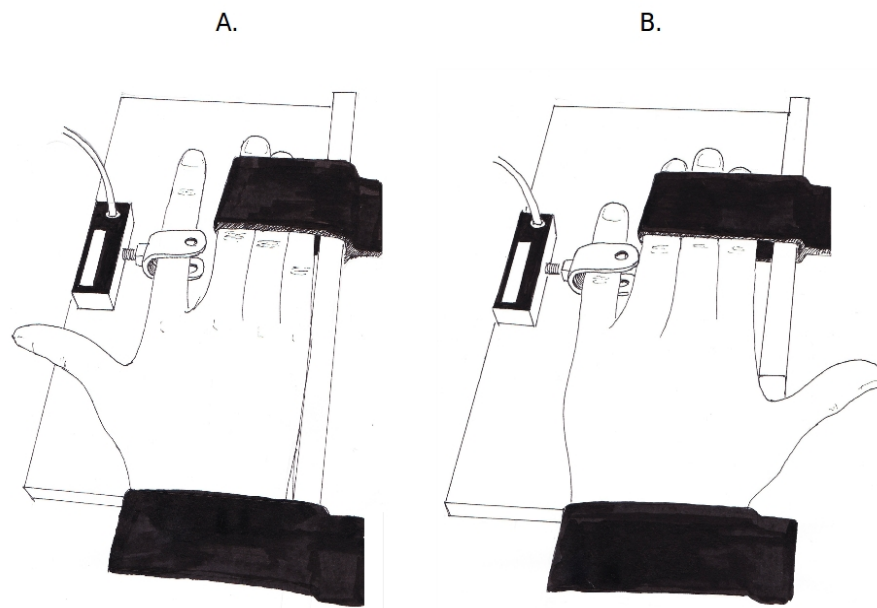


Figure 15 : Ergomètre permettant la mesure de la force produite par l'abduction de l'index (A) et l'abduction du petit doigt (B). D'après Bouillard et al. (2011).

Pour réaliser les mesures de couple de force des études #2, #3 et #4, nous avons utilisé un ergomètre segmentaire (Biodex 3 medical, Shirley, NY) permettant de placer les articulations du genou et du coude à un angle donné et de mesurer les couples de force articulaires produits. Dans toutes ces études, les sujets étaient assis sur l'ergomètre et sanglés au fauteuil au-niveau de la taille et du torse, afin d'éviter tout changement de position au cours du protocole. Leur tronc était fléchi à 90°. Une fois le sujet installé, nous procédions à l'ensemble des réglages (hauteur et position latérale du dynamomètre, hauteur et profondeur du fauteuil, distance entre le dynamomètre et le fauteuil) nécessaires pour aligner l'axe du dynamomètre avec l'axe de rotation supposé du coude ou du genou. L'avant-bras ou la jambe était alors sanglé à l'appareil au niveau du poignet ou de la cheville. Enfin, l'ergomètre était réglé en mode isométrique et l'appareil placé de façon à ce que l'articulation soit fléchie à 90° (études #2 et #3) ou 80° (étude #4).

Toutes les études impliquaient la réalisation de contractions isométriques consistant à augmenter linéairement le couple de force et/ou maintenir un niveau de couple constant jusqu'à épuisement. Ces tâches nécessitant un contrôle précis de l'intensité de contraction, un feedback visuel du couple de force était affiché sur un écran placé en face des sujets.

1.2. Électromyographie de surface

Nous avons utilisé différentes chaînes d'acquisition pour mesurer le signal électromyographique (EMG) de surface (en configuration bipolaire). Un système d'acquisition multi-canaux à vecteurs d'électrodes (Spesmedica, Battipaglia, Italy ; vecteur de 8 électrodes espacées de 5mm) a d'abord été utilisé dans l'étude #1, puis un système d'acquisition plus classique dans l'étude #3 (Système Bagnoli 16 voies, Delsys Inc, Boston, MA, USA ; distance inter-électrodes = 10 mm). L'utilisation de vecteurs de 8 électrodes permettait de couvrir totalement chacun des deux muscles de la main (i.e., le *first dorsal interosseous* et l'*abductor digiti minimi*) et ainsi d'obtenir un signal représentatif de l'activité musculaire totale (en faisant la moyenne de 7 ou 8 voies, selon la taille du muscle). Compte-tenu de l'hétérogénéité spatiale de l'amplitude du signal EMG rapportée dans la littérature (Bouillard et al., 2012 ; Farina et al., 2008 ; Zijdwind et al., 1995), l'utilisation d'un vecteur devait permettre d'optimiser l'estimation de la force musculaire par l'EMG (étude #1).

Avant de positionner les électrodes, la peau était rasée et nettoyée avec un mélange d'alcool et d'éther afin de minimiser l'impédance entre la peau et l'électrode. Après repérage des muscles et de leur architecture grâce à l'image échographique, les électrodes étaient orientées dans l'axe des fascicules musculaires pour les muscles *abductor digiti minimi*, *vastus lateralis* et *vastus medialis* ; et dans l'axe de raccourcissement pour les muscles *first dorsal interosseous* et *rectus femoris* (i.e., muscles bi-pennés). L'électrode de référence était placée au niveau du poignet ou du genou. Les

signaux EMG recueillis étaient amplifiés ($\times 500$ pour l'étude #1 et $\times 1000$ pour l'étude #3), filtrés (bande passante : 6 à 400 Hz) et numérisés à une fréquence d'échantillonnage de 4 kHz.

1.3. Module d'élasticité de cisaillement

Les mesures du module d'élasticité de cisaillement ont été réalisées par la technique Supersonic Shear Imaging (Bercoff et al., 2004) implémentée sur l'échographe Aixplorer (Supersonic Imagine, Aix en Provence, France), sous l'appellation *Shear Wave Elastography* (SWE). Comme détaillé précédemment (cf § 3.3.2), cette technique utilise la pression de radiation pour générer par l'intermédiaire de la sonde échographique une perturbation transitoire au sein du tissu. Cette perturbation entraîne la propagation d'ondes de cisaillement. L'échographe bascule alors en mode d'acquisition ultra-rapide afin d'imager le tissu à une très haute fréquence (environ 5 kHz), ce qui permet de mesurer la vitesse de propagation de ces ondes. En émettant l'hypothèse d'un comportement purement élastique du muscle (Bercoff et al., 2004 ; Catheline et al., 2004 ; Deffieux et al., 2009 ; Gennisson et al., 2003 ; Nordez et al., 2008), le module d'élasticité de cisaillement peut être calculé par l'équation Eq. 8.

L'utilisation du mode SWE sur l'échographe Aixplorer permet d'obtenir une carte 2-D d'élasticité sur l'image échographique standard (B-mode) (Figure 16). Le niveau d'élasticité est alors représenté par un code couleur. La résolution de la carte est de $0,5 \times 0,5$ mm, mais sa taille peut être ajustée (Tableau 1). La fréquence d'acquisition du mode SWE est de 1 Hz, c'est-à-dire que la carte d'élasticité est rafraîchie chaque seconde.

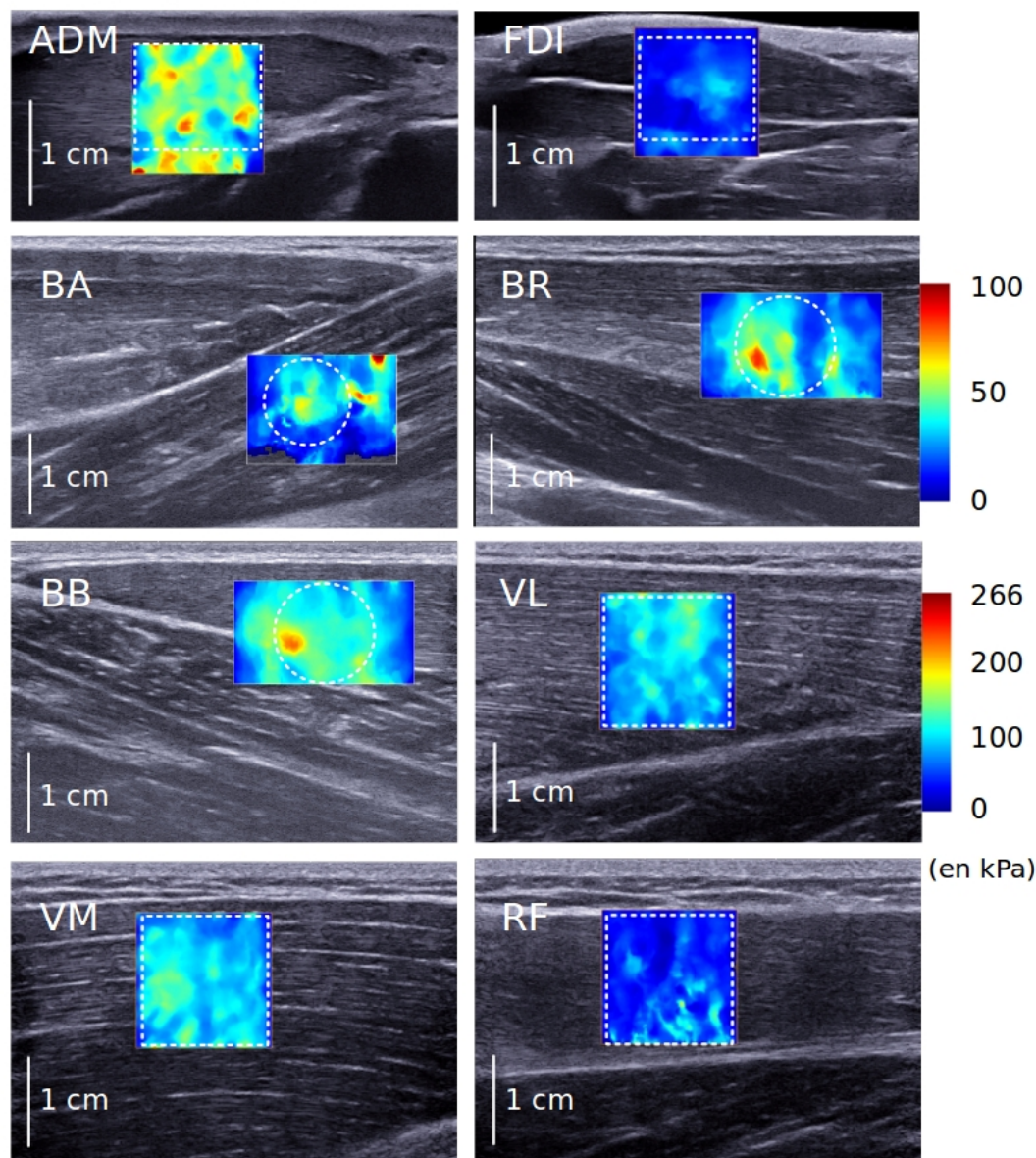


Figure 16 : Exemples de cartes d'élasticité obtenues pour chacun des muscles étudiés au cours des travaux de cette thèse : ADM, abductor digiti minimi (à 40 % de la MVC) ; FDI, first dorsal interosseus (à 15 % de la MVC) ; BA, brachialis (à 15 % de la MVC) ; BR, brachioradialis (à 25 % de la MVC) ; BB, biceps brachii (à 25 % de la MVC) ; VL, vastus lateralis (à 20 % de la MVC) ; VM, vastus medialis (à 20 % de la MVC) ; RF, rectus femoris (à 20 % de la MVC). Les études n'ayant pas toutes été réalisées avec le même mode d'élastographie (i.e., général vs. MSK ; cf tableau 6.1), les limites de saturation n'étaient pas les mêmes. Ainsi, les cartes d'élasticité de BA, du BB et du BR se réfèrent à la première échelle de couleur (i.e., valeur maximale de module d'élasticité = 100 kPa) ; tandis que celles de l'ADM, du FDI, du VL, du VM et du RF se réfèrent à la deuxième (i.e., valeur maximale = 266 kPa). Les rectangles ou ronds en ligne pointillée correspondent à la zone d'analyse du module d'élasticité de cisaillement pour chaque carte (cf. § 2.2).

Tableau 1 Mode d'élastographie utilisé, dimensions moyennes de la zone traitée et limite de saturation dans chaque étude. Le mode général a été utilisé lors de l'étude #2 car celle-ci a été réalisée la première, avant le développement du mode MSK (mode optimisé pour les mesures d'élasticité du muscle) et son implémentation dans l'échographe du laboratoire (décembre 2010).

Étude	#1	#2	#3		#4
			Partie I	Partie II	
Mode d'élastographie	MSK	Général	MSK		MSK
Dimension moyenne de la zone traitée	Carré de $1,1 \times 1,1$ cm	Cercle de 1,2 cm de diamètre	Carré de $1,1 \times 1,1$ cm	Carré de $1,4 \times 1,4$ cm	Carré de $1,4 \times 1,4$ cm
Limite de saturation	266 kPa	100 kPa	266 kPa		266 kPa

Notons que le réglage de plusieurs paramètres peut influencer l'aspect et la qualité des cartes d'élasticité. D'abord, il est possible de choisir entre un mode « résolution » théoriquement optimisé pour l'exploration de structures superficielles, un mode « standard » et un mode « pénétration » optimisé pour l'exploration des structures profondes. Pour l'étude de la contraction musculaire, il est préférable d'utiliser le mode « pénétration » (même si le muscle étudié est superficiel) puisque le mode « standard » ne permet souvent pas d'obtenir des valeurs d'élasticité sur l'ensemble de la carte (carte d'élasticité incomplète ; Figure 17). D'autre part, il est possible de procéder à un lissage temporel plus ou moins important des valeurs d'élasticité (réglage « persistance »). Pour l'étude des co-variations entre la force musculaire et le module d'élasticité, il semble préférable d'utiliser un faible niveau de lissage temporel. Remarquons néanmoins que l'absence totale de lissage temporel peut parfois faire apparaître des valeurs saturées pour certains points de la carte, probablement à cause d'erreurs de mesures (bruit). Enfin, le niveau de lissage spatial peut être choisi (paramètre « lissage », réglable de 0 à 6) (Figure 18). Tout comme la persistance, un lissage minimal semble faire apparaître des erreurs de mesure. Ainsi, « persistance » et « lissage » agiraient comme des

filtres qui peuvent être utile à la qualité des mesures. Néanmoins, un lissage spatial suffisamment faible permet de distinguer nettement les différences d'élasticité entre les tissus (tendon, aponévrose, muscle).

Il est important de noter que la valeur maximale de module d'élasticité de cisaillement pouvant être mesurée (limite de saturation ; Figure 19) était de 100 kPa au moment de l'acquisition de l'échographe (Version 3). Pour le *biceps brachii*, cette valeur était atteinte à environ 30 % de la MVC. Avec le développement d'un mode spécifiquement dédié aux mesures réalisées sur le muscle (mode MSK), la limite de saturation a été repoussée à 266 kPa. Toutefois, cela ne permettait toujours pas d'atteindre la force maximale d'un muscle sans saturation de certaines zones de la carte d'élasticité. Le mode MSK a été implémenté dans l'échographe du laboratoire en décembre 2010, après la réalisation de l'étude #2.

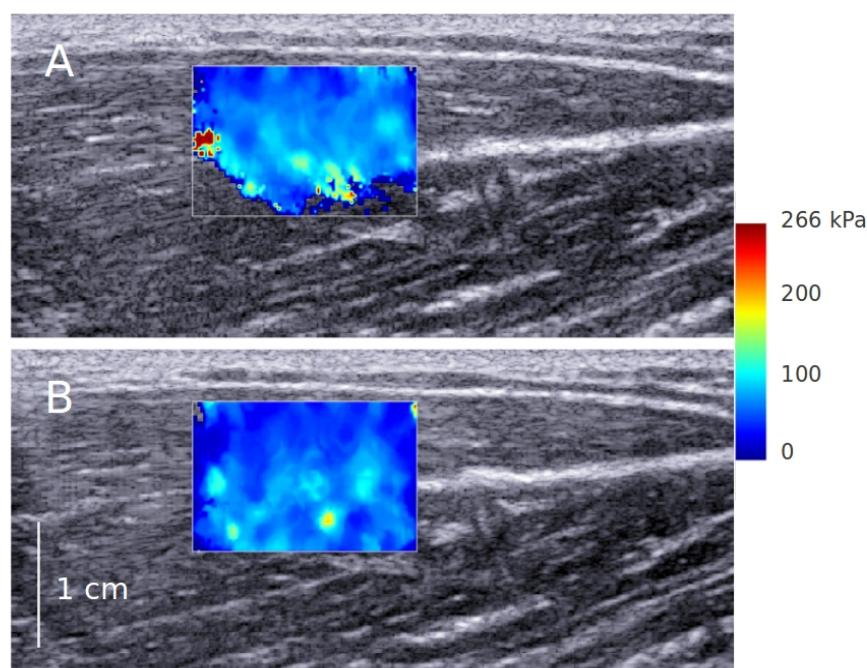


Figure 17 : Effet du mode « pénétration » sur le remplissage de la carte d'élasticité : Les cartes d'élasticité ont été obtenues pour le biceps brachii à 20 % de la MVC en mode « résolution » (A) et en mode « pénétration » (B). L'utilisation du mode « pénétration » permet généralement un meilleur remplissage de la carte d'élasticité d'un muscle en contraction.

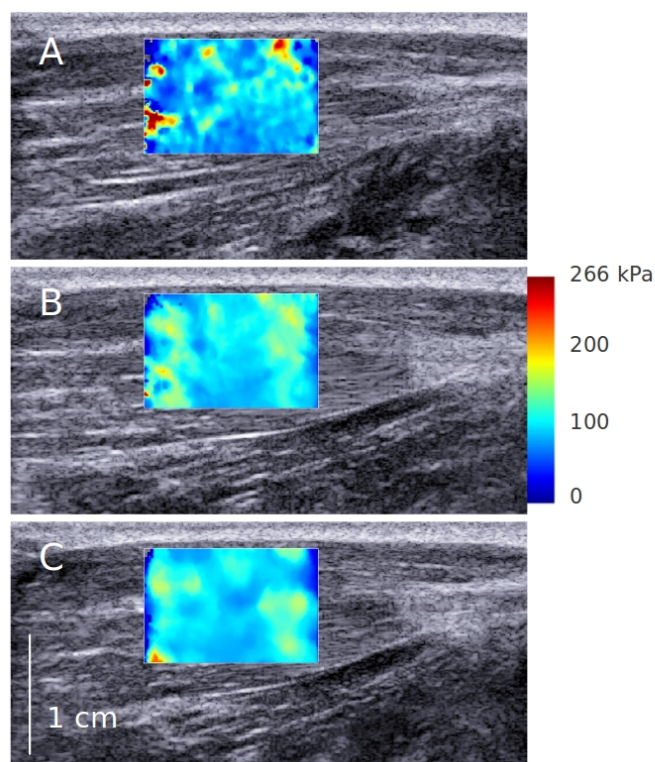


Figure 18 : Effet du mode «lissage» sur la qualité des cartes d'élasticité : Les cartes d'élasticité ont été obtenues pour l'abductor digiti minimi à 20 % de la MVC à 3 niveaux de lissages : A, lissage = 1 (minimum) ; B, lissage = 3 ; C, lissage = 5 (maximum). Un niveau de lissage très faible fait parfois apparaître des valeurs d'élasticité extrêmes pour certains points de la carte. Ces valeurs pourraient être des artefacts.

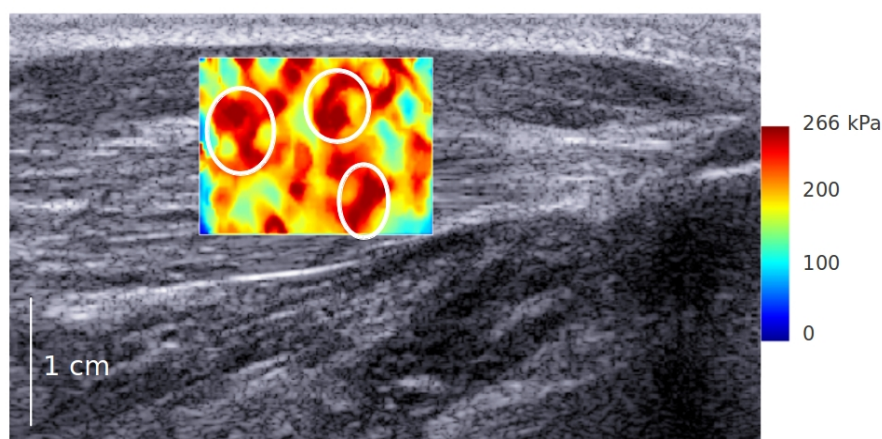


Figure 19 : Zones de saturation sur une carte d'élasticité : La carte d'élasticité a été obtenue pour l'abductor digiti minimi à 50 % de la MVC. Les taches sombres correspondent à des zones pour lesquelles la valeur maximale de module d'élasticité est atteinte.

Pour procéder aux mesures de module d'élasticité, la sonde échographique était orientée dans l'axe des fibres musculaires (pour les muscles *abductor digiti minimi*, *vastus lateralis* et *vastus medialis*) ou dans l'axe de raccourcissement pour les muscles bi-pennés (*first dorsal interosseous* et *rectus femoris*) (Figure 16). Nous avons enregistré des séquences vidéos comprenant l'ensemble des mesures d'élasticité réalisées au cours d'une contraction (à la fréquence de 1 Hz). Notons que la taille de la carte d'élasticité était, autant que possible, ajustée aux dimensions de l'image échographique du muscle. Toutefois, pour les muscles volumineux tels que les muscles du quadriceps, les dimensions maximales de la carte d'élasticité étaient atteintes, i.e., $1,5 \times 1,5$ cm. Le fait que la taille de la zone analysée était relativement petite comparativement à la taille du muscle pose la question de la représentativité de la mesure réalisée. Néanmoins, des évolutions de modules semblables ont été rapportées pour deux régions du biceps (cercles de 1 cm de diamètre) distantes d'environ 3 cm (Nordez & Hug, 2010).

1.4. Électromyostimulation

La réalisation de l'étude #4 nécessitait d'induire une fatigue sélective du *vastus lateralis* par électromyostimulation. Nous avons utilisé un stimulateur électrique (Digitimer DS7A, Digitimer, Letchworth Garden City, UK) délivrant des trains de stimulation rectangulaires (400 V) d'une durée de 500 μ s à la fréquence de 50 Hz pendant 3 secondes. Chaque période de stimulation était suivie de 2 secondes de repos. Le cycle stimulation/repos était répété 60 fois, pour atteindre une durée totale d'exercice de 5 minutes. Les électrodes de stimulation étaient placées sur la peau le long de l'axe formé par la tête du fémur et le bord latéral de la patella. La cathode (5×10 cm) était placée à environ 10 cm de l'épine iliaque antéro-inférieure, tandis que l'anode (5×5 cm) était placée à une distance d'environ 5 cm du bord latéral de la *patella* (Akima, Foley, Prior, Dudley, & Meyer, 2002). L'intensité de la stimulation était réglée de manière à ce que le couple évoqué atteigne 20 % de la

MVC. Toutefois, avec le développement de la fatigue, le couple évoqué pour une intensité donnée diminue. Pour compenser cette chute, l'intensité de stimulation était progressivement augmentée au cours du protocole (dans la limite de l'intensité maximale tolérée par chaque participant).

2. Traitement des données

L'ensemble des données a été traité avec Matlab®, à l'exception des données d'élasticité de l'étude #2 qui ont été analysées grâce au logiciel de l'échographe (QBox).

2.1. Niveau d'activité EMG

Pour quantifier le niveau d'activité EMG, la Root Mean Square (EMG RMS) a été calculée sur une fenêtre de 1 seconde. Pour l'étude #1 (ADM et FDI), l'EMG RMS a été moyennée entre 7 ou 8 voies du vecteur EMG, selon la taille du muscle, afin d'obtenir un niveau d'activité EMG représentatif de l'ensemble du muscle. Chez certains sujets, les voies situées aux extrémités du vecteur d'électrodes n'étaient pas situées au regard du muscle et n'ont donc pas été prises en compte dans le calcul de la moyenne. Comme recommandé par Keenan et al. (2005), l'amplitude du signal EMG était normalisé par rapport à la valeur maximale atteinte au cours d'une contraction maximale isométrique (MVC) pour limiter l'influence du phénomène de *signal cancellation*.

2.2. Module d'élasticité de cisaillement

Pour toutes les études, exceptée l'étude #2, les cartes de module d'élasticité ont été exportées au format « .mp4 » puis converties en images au format « .jpeg ». Le module d'élasticité était moyenné sur la zone musculaire la plus large possible, afin d'obtenir une valeur représentative. La taille de cette zone variait d'un muscle à l'autre en fonction de son épaisseur et de la présence d'aponévroses/fascias sur l'image échographique (Tableau 1). L'utilisation du logiciel de

l'échographe (étude #2) contraignait l'analyse à une zone circulaire tandis que l'utilisation de Matlab (autres études) permettait l'analyse d'une zone rectangulaire couvrant une surface plus importante (Figure 20). Rappelons que l'échographe ne permettait pas de mesurer des valeurs de module d'élasticité de cisaillement supérieures à 100 kPa pour l'étude #2 et 266 kPa pour les études #1, #3 et #4 (Tableau 1). Au-delà de ces niveaux de raideur, l'onde de cisaillement se déplaçait trop rapidement pour que sa vitesse soit mesurée avec une fiabilité suffisante. Ainsi, dès qu'un point de la zone analysée atteignait la limite de saturation, la carte d'élasticité n'était pas prise en compte.

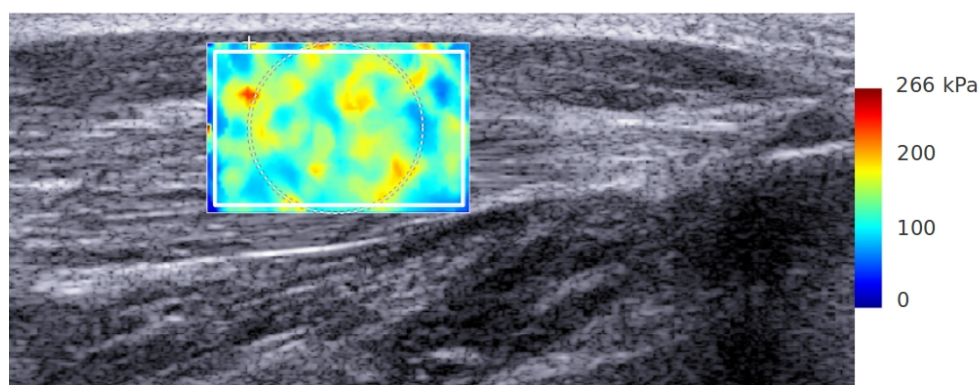


Figure 20 : Forme et taille de la zone d'analyse du module d'élasticité de cisaillement en fonction de la méthode utilisée: L'utilisation du logiciel de l'échographe contraignait à l'analyse d'une zone circulaire tandis que l'utilisation des scripts Matlab® permettait l'analyse d'une zone rectangulaire couvrant une surface plus importante. La carte d'élasticité a été obtenue pour l'abductor digit minimi à 30% de la MVC.

2.3. Estimation du couple

Pour déterminer la relation entre l'amplitude du signal EMG et le couple ou entre le module d'élasticité de cisaillement et le couple, il était demandé aux participants de réaliser une contraction consistant à augmenter linéairement la force pendant 30 secondes, jusqu'à une valeur cible exprimée en pourcentages de la MVC (contractions dites « en rampe »). Bien que de nombreuses études ont utilisé des « plateaux de force », c'est-à-dire des contractions de courte durée avec un niveau de

force constant (Campy et al., 2009 ; Del Santo et al., 2007 ; Watanabe & Akima, 2009), nous avons choisi d'utiliser les contractions « en rampe » parce qu'elles permettent une meilleure résolution des relations EMG/couple ou module/couple (i.e., plus de points), tout en limitant le nombre de contractions, et donc l'effet de la fatigue. De plus, ce type de contraction permet de s'affranchir d'une potentielle relaxation induite par les contractions à couple constant (Mademli & Arampatzis, 2008). Les relations EMG/couple et module/couple ont été décrites par des modèles linéaires parce que ceux-ci présentaient de bons résultats ($0,847 < R^2 < 0,992$ pour les relations EMG/couple et $0,951 < R^2 < 0,997$ pour les relations module/couple) et parce qu'ils permettaient facilement, en se basant sur les équations des relations, de réaliser des estimations du couple (en % de MVC) à partir des valeurs d'EMG RMS ou de module d'élasticité de cisaillement (Eq. 10) :

$$C_{\text{estimé}} = aX + b \quad \text{Eq. 10}$$

où a et b sont respectivement la pente et l'ordonnée à l'origine de la relation linéaire, $C_{\text{estimé}}$ est le couple estimé (en % de MVC), X est la valeur d'EMG RMS (en % de la valeur maximale) ou la valeur de module d'élasticité de cisaillement (en kPa) mesurées pendant la contraction.

Ces estimations du couple conduisent à une erreur (en % de MVC) pouvant être mesurée par le calcul de l'erreur RMS (Eq. 11) :

$$RMS_{\text{erreur}} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (C_{\text{mesuré}, i} - C_{\text{estimé}, i})^2}{n}} \quad \text{Eq. 11}$$

où $C_{\text{mesuré}}$ est le couple mesuré (en % de MVC), n est le nombre d'estimations réalisées au cours de la contraction considérée.

2.4. Répétabilité

Nous avons quantifié la répétabilité des relations entre le module d'élasticité et la force

(étude #2 et #3) et entre l'EMG-RMS et la force (étude #3). Différentes méthodes ont été utilisées en fonction de la spécificité de chaque protocole expérimental. Ces méthodes seront donc présentées séparément dans le résumé de chacune des études concernées (cf. V - Contributions expérimentales).

V - Contributions expérimentales

Étude #1

Estimation de la force musculaire par élastographie

Publication associée :

Bouillard K., Nordez A., & Hug F. (2011)
Estimation of individual muscle force using elastography.
PLoS ONE, 6(12):e29261.

Communication associée :

Bouillard K., Nordez A., & Hug F. (2011)
Can individual muscle force be estimated from supersonic shear imaging measurements? Poster n°385 ; XXIII^{ème} congrès de l'*International Society of Biomechanics* ; Bruxelles, Belgique.

Introduction

Compte-tenu de la non-linéarité des propriétés mécaniques des tissus biologiques (Fung, 1993), il existe une relation entre le module d'élasticité d'un muscle et la contrainte qu'il subit ou, en d'autres termes, entre le module d'élasticité d'un muscle et la force qu'il produit. Cependant, l'allure de cette relation n'est pas connue, bien que les résultats de certaines études suggèrent une relation linéaire (Dresner et al., 2001; Jenkyns et al., 2003). Si cela est confirmé, le module d'élasticité de cisaillement pourrait alors être utilisé comme un index de la force musculaire, c'est-à-dire que les évolutions du module d'élasticité permettraient de connaître les évolutions de la force d'un muscle donné. L'utilisation d'une nouvelle technique d'élastographie (Supersonic Shear Imaging, SSI) permettant des mesures reproductibles (Lacourpaille et al., 2012 ; Nordez & Hug, 2010) en temps réel (1 Hz) pourrait permettre d'établir cette relation.

Il n'est pas possible d'étudier la relation entre le module d'élasticité et la force musculaire lors d'une tâche faisant intervenir plusieurs muscles (redondance musculaire). En effet, dans ce cas, la mesure des évolutions du couple articulaire ne permet pas de connaître les évolutions de la force produite par chacun des muscles impliqués, car la répartition des forces entre ces différents muscles est susceptible de changer en fonction du niveau de couple articulaire. Il est donc nécessaire d'étudier une tâche pour laquelle le couple n'est produit que par un seul muscle. Pour cette raison, nous avons décidé d'étudier l'abduction de l'index et l'abduction du petit doigt, impliquant respectivement le *first dorsal interosseous* (FDI ; Chao, 1989) et l'*abductor digiti minimi* (ADM ; Lebreton, 2010). Par ailleurs, il a été rapporté un effet de l'angle entre la sonde échographique et la direction des fascicules musculaires sur la valeur de module d'élasticité de cisaillement d'un muscle en contraction (Gennisson et al., 2010). L'architecture musculaire (pennation) est donc susceptible d'influencer les estimations de force réalisées à partir du module d'élasticité. L'étude du FDI (muscle bi-penné) et de l'ADM (muscle fusiforme) devrait permettre de tester cette hypothèse.

Cette étude présente trois objectifs : (i) déterminer si la mesure du module d'élasticité de cisaillement par la technique SSI permet d'estimer un index de la force musculaire, ii) étudier l'influence de l'architecture musculaire (i.e., pennation) sur la précision de cette estimation et iii) comparer la précision de cette estimation à celle d'une estimation réalisée à partir de l'amplitude du signal EMG.

Méthode

11 sujets ont participé à cette étude ($25,0 \pm 2,7$ ans; $179,3 \pm 7,9$ cm; $75,4 \pm 9,1$ kg). Ils devaient réaliser une session expérimentale pendant laquelle le même protocole était répété deux fois (une première fois pour les enregistrements EMG et une deuxième fois pour la mesure du module d'élasticité de cisaillement). Le protocole était divisé en deux étapes, l'une consacrée à l'étude de l'abduction de l'index, l'autre à l'abduction du petit doigt. Les sujets devaient réaliser une contraction isométrique de 30 secondes consistant à augmenter linéairement le couple de 0 à 60 % de la MVC pour l'abduction de l'index et de 0 à 30 % de la MVC pour l'abduction du petit doigt. Ces valeurs maximales correspondaient aux intensités maximales pouvant être atteintes sans saturation de la carte d'élasticité. Ils devaient ensuite réaliser une nouvelle contraction de 30 secondes au cours de laquelle il leur était demandé de faire varier aléatoirement la force entre 0 et 60 % de la MVC (abduction de l'index) et entre 0 et 30 % de la MVC (abduction du petit doigt) (Figure 21). Deux sujets ont participé à une expérimentation supplémentaire visant à quantifier l'hystérésis entre les relations module-couple ascendantes (i.e., augmentation progressive du couple) et descendantes (i.e., diminution progressive du couple), car celui-ci était susceptible d'affecter les estimations de force basées sur le module d'élasticité. Il leur a été demandé de réaliser une contraction consistant à augmenter puis diminuer linéairement le couple entre 0 et 30 ou 60 % de la MVC (selon le muscle étudié).

Résultats & Discussion

Pour les deux muscles étudiés, nous avons déterminé des relations linéaires entre l'amplitude du signal EMG (EMG RMS) et le couple, ainsi qu'entre le module d'élasticité de cisaillement et le couple (Figure 21).

Les régressions linéaires entre l'amplitude du signal EMG et le couple présentaient des coefficients de détermination moyens de $0,961 \pm 0,032$ pour le *first dorsal interosseous* et $0,936 \pm 0,036$ pour l'*abductor digiti minimi*. Ces relations conduisaient à des erreurs RMS moyennes entre la force mesurée et la force estimée de $3,0 \pm 1,5\%$ de MVC pour le *first dorsal interosseous* et $2,7 \pm 1,5\%$ de MVC pour l'*abductor digiti minimi*. Les coefficients de détermination moyens des relations linéaires entre le module d'élasticité de cisaillement et le couple étaient de $0,986 \pm 0,007$ pour le *first dorsal interosseous* et de $0,977 \pm 0,016$ pour l'*abductor digiti minimi*. Les valeurs d'erreur RMS associées étaient $1,7 \pm 0,8\%$ de MVC pour le *first dorsal interosseous* et $1,05 \pm 0,44\%$ de MVC pour l'*abductor digiti minimi*. L'erreur RMS était significativement plus faible ($P < 0,001$) lorsque l'estimation du couple était réalisée à partir du module d'élasticité que lorsqu'elle était réalisée à partir du niveau d'activité EMG.

Les équations des régressions linéaires ont ensuite été utilisées pour estimer le couple lors des variations aléatoires (Figure 21). En utilisant les données EMG, l'erreur RMS de l'estimation du couple était de $7,3 \pm 3,5\%$ de MVC pour le *first dorsal interosseous* et $9,2 \pm 7,7\%$ de MVC pour l'*abductor digiti minimi*. Lorsque l'estimation du couple était réalisée à partir du module d'élasticité de cisaillement, l'erreur RMS était de $5,8 \pm 2,3\%$ de MVC pour le *first dorsal interosseous* et $3,2 \pm 1,3\%$ de MVC pour l'*abductor digiti minimi*. Pour ces contractions également, l'erreur RMS était significativement plus faible ($P < 0,05$) lorsque l'estimation du couple était réalisée à partir du module d'élasticité que lorsqu'elle était réalisée à partir du niveau d'activité EMG.

Chez les 2 sujets testés, l'hystérésis était négligeable ($-6,9\%$ pour le *first dorsal*

interosseous et 4,2 % pour l'*abductor digiti minimi* pour le sujet #1 ; 2,8 % pour le *first dorsal interosseous* et 4,3 % pour l'*abductor digiti minimi* pour le sujet #2).

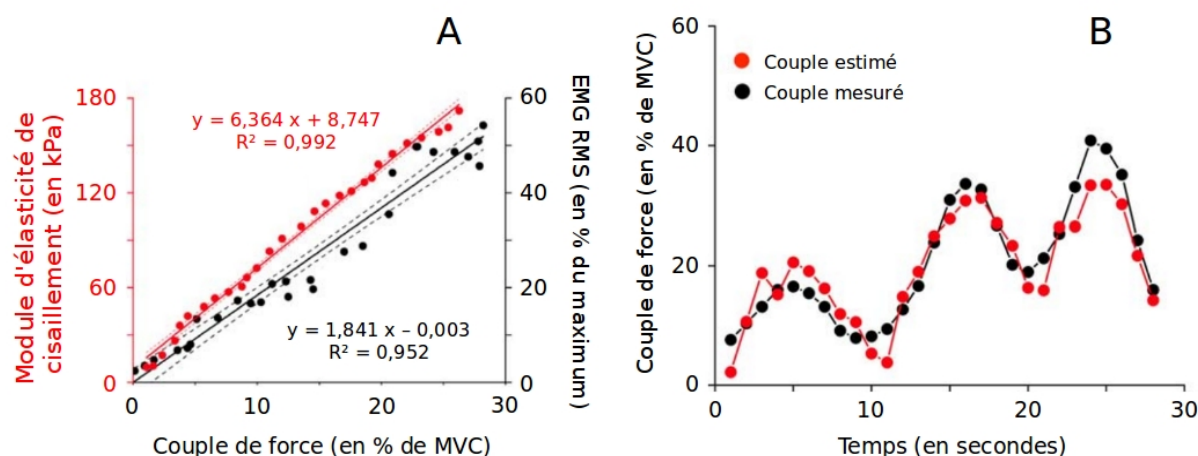


Figure 21 : A - Exemples individuels de relations linéaires entre le couple et le module d'élasticité, et entre le couple et l'amplitude du signal EMG. B - Exemples individuels d'estimations du couple réalisées à partir du module d'élasticité lors d'une contraction consistant à faire varier le couple de manière aléatoire. Les estimations du couple étaient réalisées à partir des équations des relations linéaires. Ces données ont été obtenues lors de tâches d'abduction de l'index.

Conclusion

Cette étude montre l'existence d'une relation linéaire entre le module d'élasticité de cisaillement mesuré par SSI et la force produite par les muscles *first interosseous dorsal* et *abductor digiti minimi*. En outre, cette étude démontre que l'estimation de la force musculaire est significativement plus précise lorsqu'elle est effectuée à partir de la valeur de module d'élasticité qu'à partir de l'amplitude du signal EMG. Néanmoins, rappelons que la mesure du module d'élasticité de cisaillement ne permet pas d'estimer réellement la force musculaire (en N), mais seulement un index de la force ou de la variation de force produite, car ceci nécessiterait des mesures de géométrie musculaire (bras de levier, CSA...) et la normalisation du module d'élasticité par rapport à sa valeur maximale (cf. VI - Discussion). Ces résultats permettent d'envisager l'utilisation du module d'élasticité pour étudier la modification de la répartition des forces entre les différents muscles d'un système redondant lors de l'augmentation de l'intensité de la contraction.

Estimation of Individual Muscle Force Using Elastography

Killian Bouillard, Antoine Nordez*, François Hug

University of Nantes, Laboratory «Motricité, Interactions, Performance» (EA 4334), Nantes, France

Abstract

Background: Estimation of an individual muscle force still remains one of the main challenges in biomechanics. In this way, the present study aimed: (1) to determine whether an elastography technique called Supersonic Shear Imaging (SSI) could be used to estimate muscle force, (2) to compare this estimation to that one provided by surface electromyography (EMG), and (3) to determine the effect of the pennation of muscle fibers on the accuracy of the estimation.

Methods and Results: Eleven subjects participated in two experimental sessions; one was devoted to the shear elastic modulus measurements and the other was devoted to the EMG recordings. Each session consisted in: (1) two smooth linear torque ramps from 0 to 60% and from 0 to 30% of maximal voluntary contraction, for the *first dorsal interosseous* and the *abductor digiti minimi*, respectively (referred to as “ramp contraction”); (2) two contractions done with the instruction to freely change the torque (referred to as “random changes contraction”). Multi-channel surface EMG recordings were obtained from a linear array of eight electrodes and the shear elastic modulus was measured using SSI. For ramp contractions, significant linear relationships were reported between EMG activity level and torque ($R^2 = 0.949 \pm 0.036$), and between shear elastic modulus and torque ($R^2 = 0.982 \pm 0.013$). SSI provided significant lower $RMS_{deviation}$ between measured torque and estimated torque than EMG activity level for both types of contraction (1.4 ± 0.7 vs. $2.8 \pm 1.4\%$ of maximal voluntary contraction for “ramp contractions”, $p < 0.01$; 4.5 ± 2.3 vs. $7.9 \pm 5.9\%$ of MVC for “random changes contractions”, $p < 0.05$). No significant difference was reported between muscles.

Conclusion: The shear elastic modulus measured using SSI can provide a more accurate estimation of individual muscle force than surface EMG. In addition, pennation of muscle fibers does not influence the accuracy of the estimation.

Citation: Bouillard K, Nordez A, Hug F (2011) Estimation of Individual Muscle Force Using Elastography. PLoS ONE 6(12): e29261. doi:10.1371/journal.pone.0029261

Editor: Jose A. L. Calbet, University of Las Palmas de Gran Canaria, Spain

Received: October 11, 2011; **Accepted:** November 23, 2011; **Published:** December 21, 2011

Copyright: © 2011 Bouillard et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: This work was supported by the Association Française contre les Myopathies (AFM - contract 14597), the Région des Pays de la Loire (2010_11120), and the Fonds Européen de Développement Régional. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: antoine.nordez@univ-nantes.fr

Introduction

Estimation of individual muscle force could provide considerable insight into neuromuscular physiology, motor control, biomechanics, and robotics. It can also contribute to improved diagnosis and management of both neurological and orthopaedic diseases [1]. However, due to muscle redundancy, this estimation represents one of the main challenges in biomechanics. Classically, muscle activity level is evaluated by surface electromyography (EMG), but several limitations inherent to this technique can preclude an accurate estimation of muscle force [2,3]. In addition, although several modelling approaches have been proposed in the literature to estimate muscle force with or without EMG data [1,4,5], these models cannot be fully validated because of the lack of accurate *in vivo* experimental procedures [1].

Because of the non-linearity of the mechanical properties of biological tissues, muscle stress is linked to its elastic modulus [6]. In this way, a linear relationship between muscle stiffness and muscle force has been established in isolated frog muscle [7]. Ford et al. [8] considered that, for isometric contractions, the number of active cross bridges could be the source of both tension and active stiffness of the muscle. Consequently, muscle stiffness could

provide an estimation of muscle force during contraction. However, classical methods used to study the elastic behavior of muscle *in vivo* (e.g., quick release, sinusoidal perturbation) assess the global mechanical properties at a joint level [9,10] without any differentiation of the different structures (i.e., muscle, tendon, or joint) and of the various muscles involved in the task. This problem could be solved by using a new elastographic technique, called supersonic shear imaging (SSI) [11,12]. This technique consists of calculating shear elastic modulus by measuring the local shear wave velocity propagation from a remote mechanical vibration. It has been shown to provide reliable measurements of shear elastic modulus at rest (Lacourpaille L. et al., submitted) and during contraction [13].

Therefore, the aim of this study was to determine whether SSI could be used to estimate individual muscle force and to compare this estimation to that obtained with surface EMG. For that purpose, it was necessary to investigate a task involving a muscle without synergist, i.e., a task in which the measured torque is produced by only one muscle. Thus, we studied isometric index abduction (mainly involving the *first dorsal interosseous* [14]), and isometric little finger abduction (mainly involving the *abductor digiti minimi* [15]). Since shear elastic modulus can be sensitive to the

orientation of muscle fibers [16], the other aim of this study was to determine the effect of the pennation of muscle fibers on the relationship between shear elastic modulus and torque. Because the *first dorsal interosseus* is bi-pennated and the *abductor digiti minimi* is fusiform, these two muscles could provide interesting information on the influence of muscle architecture on the relationship between shear elastic modulus and torque.

Materials and Methods

Participants

Eleven healthy males volunteered to participate in this study (25 ± 2.7 years; 179.3 ± 7.9 cm; 75.4 ± 9.1 kg). Participants were informed of the purpose of the study and methods used before providing written consent. The experimental design of the study was approved by the Ethical Committee of Nantes Ouest IV (reference: n°CPP-MIP-001) and was conducted in accordance with the Declaration of Helsinki (last modified in 2004).

Measurements

Ergometer. A homemade ergometer was used to measure the torque produced by index finger abduction and little finger abduction (Fig. 1). Briefly, the subjects were seated with their right elbows flexed to 120° (180° corresponds to the full extension of the elbow), and the pronated forearm was supported by a platform; all fingers were extended with the palm facing down. The hand and fingers #3 to #5 or #2 to #4 (for index abduction and little finger abduction, respectively) were immobilized with Velcro straps to prevent any movement during the contractions (Fig. 1). The lateral side of the index finger or little finger was in contact with a rigid interface, with the proximal interphalangeal joint aligned with the force sensor (SML-50, Interface, Arizona, USA). As depicted in Fig. 1, the thumb was not restrained during index abduction in order to avoid compensation with the *adductor pollicis brevis* involved in the closing of the index-thumb holder. Participants were instructed to not move the thumb during the index abduction.

Electromyography. Multi-channel surface EMG recordings were obtained from the *first dorsal interosseus* and the *abductor digiti minimi* using an adhesive linear array of eight electrodes with 5-mm inter-electrode distances (Spesmedica, Battipaglia, Italy). The electrode array was located over the muscle belly (for both muscles) and followed the direction of muscle fibers (for the fusiform muscle, the *abductor digiti minimi*). A reference electrode was placed at the level of the wrist. Prior to electrode placement, the skin was cleaned with alcohol in order to minimize impedance. To ensure proper skin-electrode contact, 20 μ L of conductive gel were inserted into the cavities of the electrode. Signals were amplified ($\times 500$, EMG-USB, LISIN-OttinoBioelettronica, Turin, Italy), band-pass filtered (6–400 Hz), digitized at a sampling rate of 4096 Hz, and stored by a computer.

Elastography. For measurements of shear elastic modulus, an Aixplorer ultrasonic scanner (Version 4.2, Supersonic Imagine, Aix en Provence, France) was used in the SSI mode (musculo-skeletal preset). As described by Bercoff et al. [11], the system consisted of a transient and remote mechanical vibration generated by radiation force induced by a focused ultrasonic beam (i.e., “pushing beam”). Each pushing beam generated a remote vibration that resulted in the propagation of a transient shear wave. Then, an ultrafast echographic imaging sequence was performed to acquire successive raw radio-frequency data at a very high frame rate (up to 20 kHz). A one-dimensional cross correlation of successive radio-frequency signals was used to determine the shear wave velocity (V_s) along the principle axis of the probe using a time-of-flight estimation. Then, considering a linear elastic behavior, a shear elastic modulus (μ) was calculated using V_s as follows:

$$\mu = \rho V_s^2 \quad (1)$$

where ρ is the density of muscle ($1,000 \text{ kg/m}^3$).

Note that the linear [11,17–20] and purely elastic [18,20] behaviors are classically considered in most of the studies of muscle elastography.

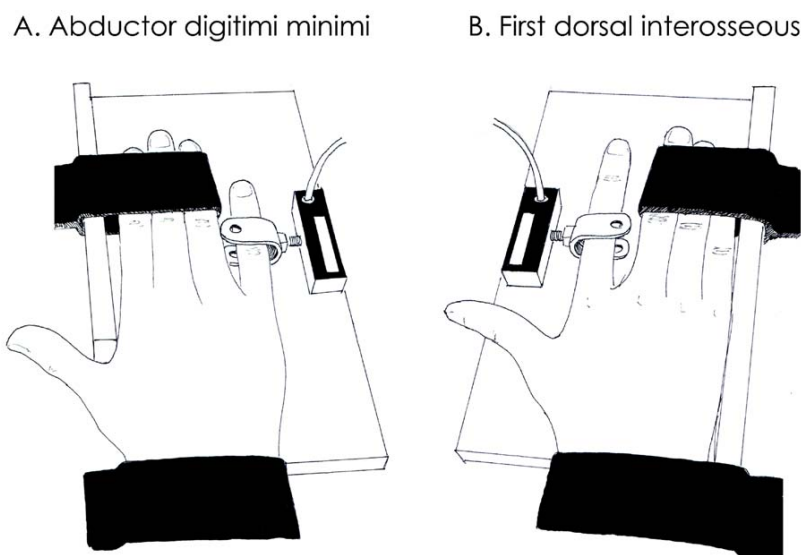


Figure 1. Experimental setup. The right pronated forearm was supported on a platform and all fingers were extended with the palm facing down. The hand and fingers 2 to 4 for little finger abduction (A) or 3 to 5 for index abduction (B) were immobilized with Velcro straps to prevent any movement and compensation during contractions. The little finger (A) or lateral side of the index finger (A) was in contact with a rigid interface, with the proximal interphalangeal joint aligned with the force sensor.
doi:10.1371/journal.pone.0029261.g001

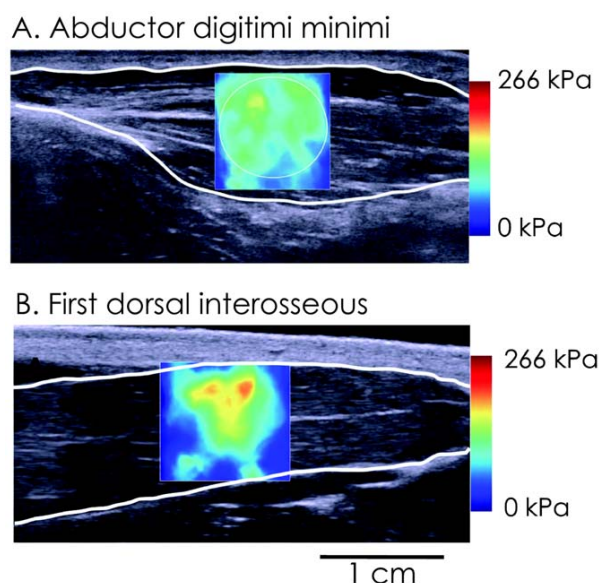


Figure 2. Typical example of shear elastic modulus measurement of the *abductor digiti minimi* (A) and the *first dorsal interosseous* (B). These data were obtained in a representative subject during the “ramp contraction”. The colored region represents the shear elasticity map with the scale to the right of the figure. The shear elastic modulus (in kPa) was averaged over the greatest muscular area avoiding aponeurosis.

doi:10.1371/journal.pone.0029261.g002

Measurements were made from the *first dorsal interosseous* and *abductor digiti minimi* muscles. For each of these muscles, the probe was aligned carefully with the direction of shortening of the muscle. Maps of the shear elastic modulus were obtained at 1 Hz (i.e., maximal sampling frequency of the device) with a spatial resolution of 1x1 mm (Fig. 2). The shear elasticity map was chosen as large as possible (about from 1x1.5 cm to 1.5x1.5 cm, depending on the muscle depth/thickness) to obtain a representative averaged shear elastic modulus value.

Protocol

The experimental protocol was divided into three sessions. The first session was devoted to the familiarization. The second and third sessions were separated by 48 hours; one was devoted to the SSI measurements, and the other was devoted to the EMG recordings (randomly assigned). Each of these two sessions proceeded in two stages (randomly assigned); one stage was devoted to index abduction (i.e., measurement of the *first dorsal interosseous*), the other stage was devoted to little finger abduction (i.e., measurement of the *abductor digiti minimi*). First, for each muscle, maximal isometric voluntary contractions (MVC) were measured during three maximal contractions lasting 3 s that were separated by 2 min of recovery. The largest of the three forces was considered as the maximum voluntary force and was used to normalize subsequent submaximal contractions. Then, participants were asked to perform one smooth linear torque ramp (referred to as “ramp contraction” in this report) of 30 s from 0 to 60% of the previously determined MVC for index abduction and from 0 to 30% of MVC for little finger abduction. These ranges were the maximal range of torque that can be developed without saturation of the SSI measurement (discussed below) assessed during a preliminary experiment. To control the ramping of the

torque, the participants had to follow a visual feedback displayed on a monitor placed in front of them. After a 5-min recovery period, the subjects performed a new 30-s contraction with the instruction to randomly and slowly change the torque throughout the trial (referred to as “random changes contraction” in this report). They were instructed to develop torque within the range used during the ramp contraction (i.e., between 0 and 60% of MVC for the *first dorsal interosseous* and between 0 and 30% for the *abductor digiti minimi*), and to explore all of this range of torque. During each contraction, depending on the session, shear elastic modulus or surface EMG were recorded and synchronized with torque measurements.

To determine whether hysteresis can interfere in the ability to accurately estimate muscle force, two participants performed an additional experiment consisting of up-going/down-going ramps cycles (i.e., 20-s linear increase of the torque until 30% (*abductor digiti minimi*) or 60% (*first dorsal interosseous*) of MVC, followed by linear 20-s decrease).

Data analysis

Data processing was performed using MATLAB® scripts (The Mathworks, Natick, USA). Prior to data analysis, the raw EMG signals were checked, and putative channels corresponding to the muscle/tendon junction were removed from further analysis (0 to 2 channels, depending on the subject/muscle). Then, for each remaining channel, EMG was Root Mean Squared (RMS) using a time-averaging period of 1 s and averaged across all the channels to obtain a representative EMG activity of the whole muscle. As recommended by Keenan et al. [21], EMG RMS was normalized to the maximal value achieved over 150 ms during MVC contractions to limit signal cancellation.

SSI recordings were exported from software (Version 4.2, Supersonic Imagine, Aix en Provence, France) in “mp4” format, sequenced in “jpeg.” An average value of shear elastic modulus over the largest muscular region available on the shear elastic modulus map, excluding aponeurosis from the analyzed region, was calculated for each map, i.e., each second (Fig. 2). Due to limitations of the current version of the ultrasonic scanner, shear elastic modulus measurements saturated at 266 kPa, limiting the range of analysis for most of the participants. If one value in the analyzed region reached 266 kPa, the mean value of this region (for both “ramp” and “random changes” contractions) and all the following values (for only “ramp contractions”) were discarded from further analysis.

According to the literature, the relationships between EMG RMS and torque obtained for “ramp contractions” were fitted using a linear model (eq. 2) [22–24]. Based on pilot experiments that showed an excellent correlation between the shear elastic modulus and torque, linear fits (eq. 2) were also performed for the relationship between shear elastic modulus and torque. This model was chosen because it is the simplest one that could be used in the future to assess muscle force in a redundant system. a and b coefficients were classically calculated by minimization of the squared difference between the predicted ($T_{\text{predicted}}$) and the measured (T_{measured}) torque values during “ramp contractions”.

$$T_{\text{predicted},i} = aX_i + b \quad (2)$$

where X is the EMG RMS (in % of MVC) or the shear elastic modulus (in kPa) and i the index of the shear elastic modulus or RMS EMG sampled at 1 Hz.

The coefficient of determination (R^2) and the $\text{RMS}_{\text{deviation}}$ (eq. 3) were calculated to assess goodness of fit and the error of estimation for both EMG and SSI measurements.

$$RMS_{deviation} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (T_{measured,i} - T_{predicted,i})^2}{n}} \quad (3)$$

Previously determined “a” and “b” coefficients (eq. 2) were used to estimate the torque during the “random change contractions” for both EMG and SSI measurements. $RMS_{deviation}$ was also calculated (eq. 3) to quantify the error of estimation during these contractions.

To quantify hysteresis in the two tested participants, relationships between shear elastic modulus and torque were plotted for up-going and down-going conditions. Normalized area of the hysteresis defined as the normalized difference between the areas under the up-going ramp relationship and under the down-going ramp relationship was calculated.

Statistical analysis

Data distributions consistently passed the Kolmogorov-Smirnov normality test (Statistica®V6, Statsoft, Maison-Alfort, France), and thus the values are reported as mean ± standard deviation throughout the text and the figures.

Two-way repeated-measure ANOVAs (random factor - participant, between subject factor - method and muscle) were used to test the effect of the method (i.e., EMG and SSI) and of the muscle (i.e., *first dorsal interosseus* and *abductor digiti minimi*) on both the coefficient of determination and $RMS_{deviation}$ for “ramp” and “random changes contraction”. The level of significance was set as $p < 0.05$.

Results

Range of analysis

Of the 22 “ramp contractions” (2 muscles × 1 ramp × 11 subjects), the saturation level of the shear elastic modulus at 266 kPa was reached 15 times before the end of the ramp. Consequently, “ramp contractions” were analyzed up to $39.1 \pm 12.6\%$ of MVC (range: 23.8–55.4% of MVC) for *first dorsal interosseus* and up to $25.3 \pm 4.2\%$ of MVC (range: 16.3–32.2% of MVC) for *abductor digiti minimi*.

EMG RMS/torque and shear elastic modulus/torque relationships

For both *first dorsal interosseus* and *abductor digiti minimi*, Fig. 3 depicts a typical example of the relationship between EMG RMS and torque and between shear elastic modulus and torque.

Mean R^2 of the linear regressions fitted to EMG RMS/torque data was 0.961 ± 0.032 (range: 0.881–0.992) for the *first dorsal interosseus* and 0.936 ± 0.036 (range: 0.847–0.977) for the *abductor digiti minimi*. The mean $RMS_{deviation}$ linked to this fitting was $3.0 \pm 1.5\%$ of MVC (range: 1.1–5.1% of MVC) for the *first dorsal interosseus* and $2.7 \pm 1.5\%$ of MVC (range: 1.0–5.9% of MVC) for the *abductor digiti minimi*.

The linear regressions fitted to shear elastic modulus/torque data led to R^2 values greater than 0.95 for both muscles of all subjects. More precisely, mean R^2 was 0.986 ± 0.007 (range: 0.976–0.997) for the *first dorsal interosseus* and 0.977 ± 0.016 (range: 0.951–0.995) for the *abductor digiti minimi*. $RMS_{deviation}$ was $1.7 \pm 0.8\%$ of MVC (range: 0.4–2.9% of MVC) for the *first dorsal interosseus* and $1.05 \pm 0.44\%$ of MVC (range: 0.6–1.9% of MVC) for the *abductor digiti minimi*.

Accuracy of torque estimation

For both *first dorsal interosseus* and *abductor digiti minimi*, Fig. 4 depicts a typical example of the torque measurements and the torque estimations during “random changes contractions”.

Estimation of torque during “random change contractions” used linear regression equations as calibrations and thus combined two sources of deviation: one from linear fitting and the other one from torque estimation. Using EMG RMS, mean $RMS_{deviation}$ of the torque estimation was $7.3 \pm 3.5\%$ of MVC (range: 4.0–13.3% of MVC) for the *first dorsal interosseus* and $9.2 \pm 7.7\%$ of MVC (range: 1.9–28.2% of MVC) for the *abductor digiti minimi*. Using the shear elastic modulus, mean $RMS_{deviation}$ of the torque estimation was $5.8 \pm 2.3\%$ of MVC (range: 1.3–9.2% of MVC) for the *first dorsal interosseus* and $3.2 \pm 1.3\%$ of MVC (range: 1.7–6.0% of MVC) for the *abductor digiti minimi*.

Comparison between SSI and EMG

ANOVA revealed a main effect of “method” on both the coefficient of determination and on the $RMS_{deviation}$ of the linear fitting obtained during the “ramp contractions.” More precisely, we

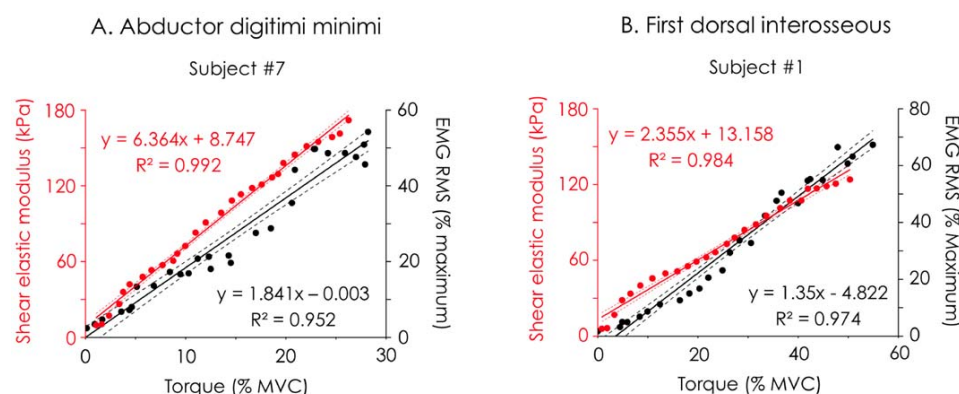


Figure 3. Typical EMG RMS/torque and shear elastic modulus/torque relationships calculated during “ramp contraction”. Linear regressions (and their 95% of confidence interval in dashed lines) between normalized EMG RMS and torque (black dots/lines) and between shear elastic modulus and torque (red or grey dots/lines) are depicted for both the *abductor digiti minimi* (A) and the *First dorsal interosseus* (A). MVC, Maximal Voluntary Contraction; EMG RMS, Root mean square value of the electromyographic signal.
doi:10.1371/journal.pone.0029261.g003

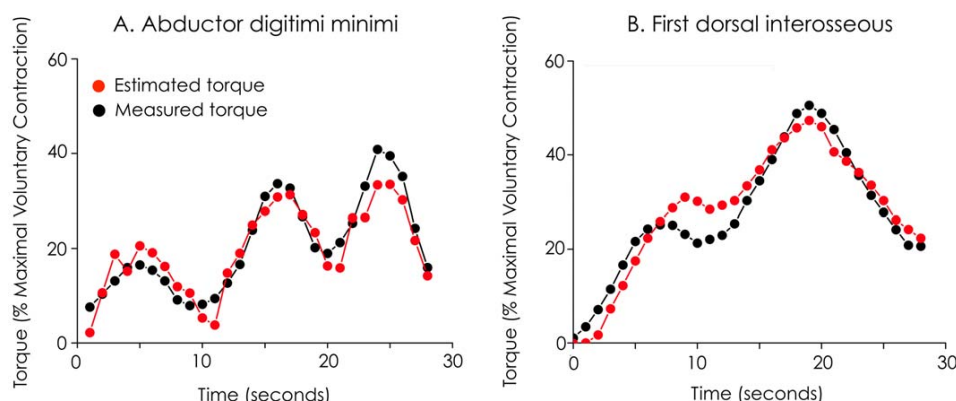


Figure 4. Typical example of torque estimation using supersonic shear imaging. Shear elastic modulus and torque (black dots/lines) measurements were obtained during “random changes contraction”. Torque estimation (red or grey dots/lines) was performed using the equation of the linear regression obtained for “ramp contraction” (Eq 2 in the manuscript). Torque measurements and torque estimations are depicted for both the *abductor digiti minimi* (A) and the *first dorsal interosseous* (B). doi:10.1371/journal.pone.0029261.g004

found a significantly greater R^2 ($p < 0.001$) and a significantly lower $RMS_{deviation}$ ($p < 0.001$) for shear elastic modulus/torque relationships compared to RMS EMG/torque relationships (Fig. 5). ANOVA also revealed a main effect of “method” on the $RMS_{deviation}$ for “random changes contractions”. $RMS_{deviation}$ was significantly lower ($p < 0.05$) for shear elastic modulus than for EMG RMS (Fig. 5).

Effect of the pennation of muscle fibers

ANOVA revealed no main effect of “muscle” on the coefficients of determination of the linear regressions obtained for the “ramp contractions” ($p = 0.10$) or on $RMS_{deviations}$ for

both “ramp contractions” ($p = 0.17$) and “random change contractions” ($p = 0.61$).

Hysteresis

Figure 6 depicts an individual example of the negligible hysteresis calculated for shear elastic modulus measurements. For subject #1, hysteresis was 4.15% for *abductor digiti minimi* and -6.87% for *first dorsal interosseous*; for subject #2, it was 4.3% for *abductor digiti minimi* and 2.8% for *first dorsal interosseous*.

Discussion

The present study reported linear relationships between EMG activity level and torque and between shear elastic modulus and torque for both the *first dorsal interosseous* (from 0 to about 40% of MVC) and the *abductor digiti minimi* muscles (from 0 to 25% of MVC). The results also showed that estimation of individual muscle force is more accurate using shear elastic modulus measured with SSI than surface EMG.

The *first dorsal interosseous* responsible of about 93% of the force produced during index finger abduction [14]. Subjects with a transfer of the *abductor digiti minimi* are not able to perform a little finger abduction [15]. Consequently, one could reasonably consider that the measured torque was produced by only one muscle in both tasks. In other words, the measured external torque can be considered as the individual muscle torque. This condition resolves the indeterminacy problem of load sharing (due to muscle redundancy), which usually complicates the relationship between individual muscle torque and the external global torque. For instance, Nordez and Hug [13] reported the shear elastic modulus/torque relationship during an isometric elbow flexion involving various synergist muscles. Because changes in load sharing can occur during this task (Bouillard K., et al., submitted), they were unable to establish the relationship between modulus and individual muscle torque. To the best of our knowledge, the present study is the first to report robust linear regression between the shear elastic modulus and individual muscle torque. Using magnetic resonance imaging, other authors measured the muscle shear elastic modulus during contraction [25,26]. However, due to the long acquisition time (up to 1 min) of this technique, these studies

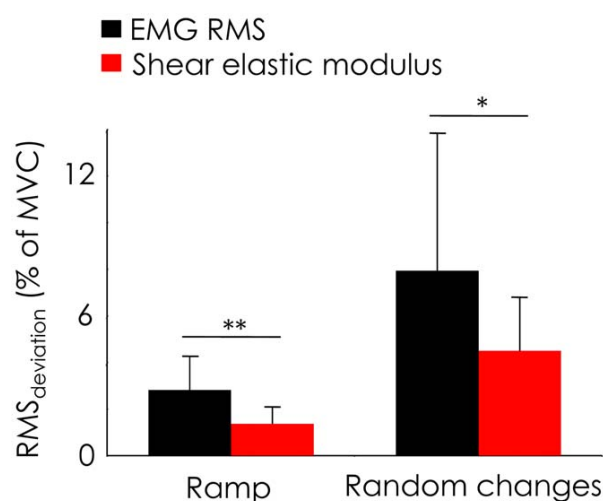


Figure 5. Accuracy of individual muscle force estimation. $RMS_{deviation}$ between estimated torque and measured torque was calculated for “ramp contractions” and “random changes contractions” from both EMG RMS and shear elastic modulus. *: $p < 0.05$ **: $p < 0.01$ MVC, Maximal Voluntary Contraction. doi:10.1371/journal.pone.0029261.g005

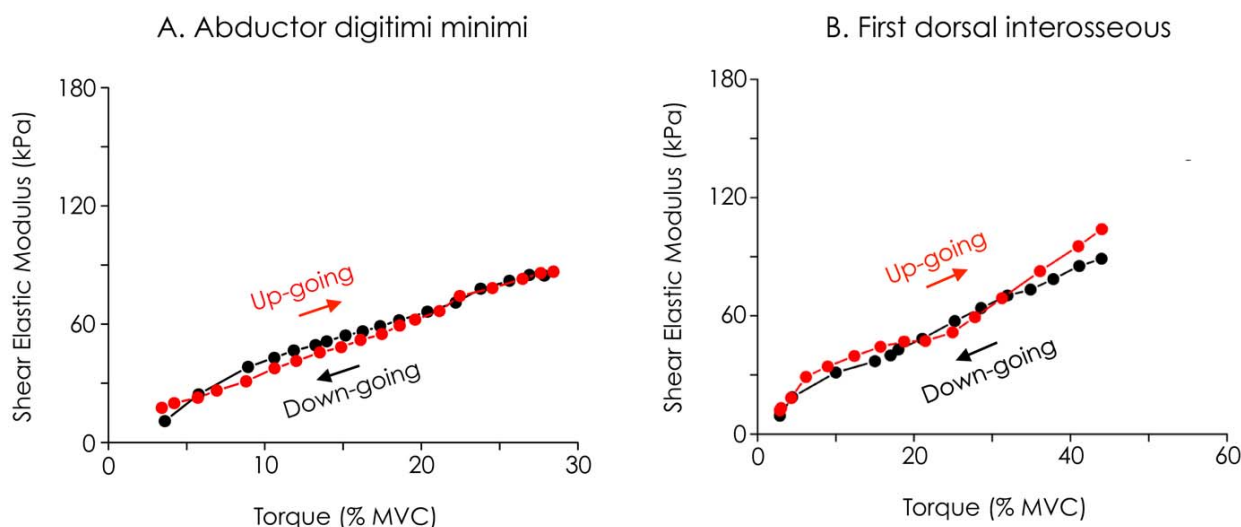


Figure 6. Illustration of the absence of hysteresis. Two subjects performed up-going/down-going ramps cycles (i.e., 20-s linear increase of the torque until 30% (*abductor digiti minimi*) or 60% (*first dorsal interosseus*) of maximal voluntary contraction (MVC) directly followed by linear 20-s decrease). The relationship between shear elastic modulus and torque is depicted for the *abductor digiti minimi* (A) and the *first dorsal interosseus* (B). The results show that there was no hysteresis effect on the relationship between shear elastic modulus and torque.
doi:10.1371/journal.pone.0029261.g006

tested only a few torque levels and thus were not able to provide robust shear elastic modulus/torque relationships. Taking into account the high coefficients of determination (i.e., $R^2 > 0.95$ in all of the cases) and the low deviation (i.e., $\text{RMS}_{\text{deviation}} < 2.9\%$ of MVC in all of the cases) reported herein, the relationship between shear elastic modulus and individual muscle torque seems to be fitted correctly by linear regression. Furthermore, we can reasonably extend our results to individual muscle force, confirming expectations that a stiffness measurement can provide an estimation of muscle force [7,8]. Thus, individual muscle force can be simply estimated using SSI and a linear calibration.

In accordance with previous studies, relationships between EMG activity level and muscle torque were fitted well by a linear model for both the *first dorsal interosseus* [22,23] and the *abductor digiti minimi* [24], at least over the torque ranges examined in present study. However, statistical analysis showed a significantly lower $\text{RMS}_{\text{deviation}}$ obtained from shear elastic modulus compared to EMG activity level for both “ramp contractions” and “random changes contractions.” This demonstrates that SSI provides a more precise estimation of muscle force than EMG.

Note that estimation of muscle force during “random changes contractions” using SSI could be affected by hysteresis on the ascending (i.e., torque increase) and descending (i.e., torque decrease) shear elastic modulus/torque relationship (i.e., higher shear elastic modulus values during the ascending phase compared to the descending phase). To determine whether this phenomenon could have influenced the measurement of shear elastic modulus, an additional experiment was performed on two subjects. Fig. 6 clearly shows that there was no hysteresis effect on the shear elastic modulus/torque relationship. This was confirmed by the calculation of the normalized area of the hysteresis. Since hysteresis was demonstrated for EMG activity level/torque relationship [27], this result can also explain the more accurate estimation of individual muscle force using SSI compared to EMG.

Regarding the influence of the angle between muscle fascicles and the SSI probe on the measurements of shear elastic modulus

[16], we tested the effect of muscle architecture on the precision of the estimation of muscle torque. In this way, the present study reported data for a bi-pennated muscle (i.e., the *first dorsal interosseus*, pennation angle $\approx 15^\circ$) [28], and a fusiform muscle (i.e., the *abductor digiti minimi*). The accuracy of the estimation of individual muscle force using both SSI and EMG was not significantly different between muscles. It must be acknowledged that, due to saturation limitation, the experiments were not performed on the same range of torque for both muscles (i.e., $39.1 \pm 12.6\%$ of MVC for the *first dorsal interosseus* vs. $25.3 \pm 4.2\%$ of MVC for the *abductor digiti minimi*). However, the same range of values of the shear elastic modulus was tested. Overall, this conclusion should be confirmed in other conditions because it might be specific to the present experimental procedure (task and muscle).

Conclusions and perspectives

The present study focused on tasks involving only one synergist muscle to show that the shear elastic modulus measured using SSI can provide an accurate estimation of individual muscle force until 40% of MVC and during isometric contraction. Further investigations should associate moment arm measurements (e.g., using magnetic resonance imaging) to shear elastic modulus measurements to estimate individual muscle forces more directly during more complex movement, allowing us to precisely quantify the load sharing among all the synergists. In addition, the shear elastic modulus measurement using SSI would provide a unique way to validate the numerous models implemented to estimate muscle force [1].

Acknowledgments

The authors thank Jean Hug for drawing Fig. 1.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: KB AN FH. Performed the experiments: KB. Analyzed the data: KB. Contributed reagents/materials/analysis tools: KB AN FH. Wrote the paper: KB AN FH.

References

1. Erdemir A, McLean S, Herzog W, van den Bogert AJ (2007) Model-based estimation of muscle forces exerted during movements. *ClinBiomech (Bristol, Avon)* 22: 131–154.
2. Farina D, Merletti R, Enoka RM (2004) The extraction of neural strategies from the surface EMG. *J ApplPhysiol* 96: 1486–1495.
3. Hug F (2011) Can muscle coordination be precisely studied by surface electromyography? *J ElectromyogrKinesiol* 21: 1–12.
4. Buchanan TS, Lloyd DG, Manal K, Besier TF (2004) Neuromusculoskeletal modeling: estimation of muscle forces and joint moments and movements from measurements of neural command. *J ApplBiomech* 20: 367–395.
5. Zajac FE, Neptune RR, Kautz SA (2003) Biomechanics and muscle coordination of human walking: part II: lessons from dynamical simulations and clinical implications. *Gait Posture* 17: 1–17.
6. Fung Y-cheng (1993) *Biomechanics: mechanical properties of living tissues*. Springer. 590 p.
7. Mason P (1977) Dynamic stiffness and crossbridge action in muscle. *BiophysStructMech* 4: 15–25.
8. Ford LE, Huxley AF, Simmons RM (1981) The relation between stiffness and filament overlap in stimulated frog muscle fibres. *J Physiol (Lond)* 311: 219–249.
9. Cornu C, Goubel F, Fardeau M (2001) Muscle and joint elastic properties during elbow flexion in Duchenne muscular dystrophy. *J Physiol (Lond)* 533: 605–616.
10. Weiss PL, Hunter IW, Kearney RE (1988) Human ankle joint stiffness over the full range of muscle activation levels. *J Biomech* 21: 539–544.
11. Bercoff J, Tanter M, Fink M (2004) Supersonic shear imaging: a new technique for soft tissue elasticity mapping. *IEEE Trans UltrasonFerroelectr Freq Control* 51: 396–409.
12. Shinohara M, Sabra K, Gennisson J-L, Fink M, Tanter M (2010) Real-time visualization of muscle stiffness distribution with ultrasound shear wave imaging during muscle contraction. *Muscle Nerve* 42: 438–441.
13. Nordez A, Hug F (2010) Muscle shear elastic modulus measured using supersonic shear imaging is highly related to muscle activity level. *J ApplPhysiol* 108: 1389–1394.
14. Chao EY (1989) *Biomechanics of the hand: a basic research study*. World Scientific. 208 p.
15. Lebreton E (2010) Hypothenar eminence. *Chir Main* 29: 213–223.
16. Gennisson J-L, Defieux T, Macé E, Montaldo G, Fink M, et al. (2010) Viscoelastic and anisotropic mechanical properties of in vivo muscle tissue assessed by supersonic shear imaging. *Ultrasound Med Biol* 36: 789–801.
17. Gennisson J-L, Catheline S, Chaffai S, Fink M (2003) Transient elastography in anisotropic medium: application to the measurement of slow and fast shear wave speeds in muscles. *J Acoust Soc Am* 114: 536–541.
18. Catheline S, Gennisson JL, Delon G, Fink M, Sinkus R, et al. (2004) Measuring of viscoelastic properties of homogeneous soft solid using transient elastography: an inverse problem approach. *J Acoust Soc Am* 116: 3734–3741.
19. Nordez A, Gennisson JL, Casari P, Catheline S, Cornu C (2008) Characterization of muscle belly elastic properties during passive stretching using transient elastography. *J Biomech* 41: 2305–2311.
20. Defieux T, Montaldo G, Tanter M, Fink M (2009) Shear wave spectroscopy for in vivo quantification of human soft tissues visco-elasticity. *IEEE Trans Med Imaging* 28: 313–322.
21. Keenan KG, Farina D, Maluf KS, Merletti R, Enoka RM (2005) Influence of amplitude cancellation on the simulated surface electromyogram. *J ApplPhysiol* 98: 120–131.
22. Milner-Brown HS, Stein RB (1975) The relation between the surface electromyogram and muscular force. *J Physiol (Lond)* 246: 549–569.
23. Lawrence JH, De Luca CJ (1983) Myoelectric signal versus force relationship in different human muscles. *J ApplPhysiol* 54: 1653–1659.
24. Del Santo F, Gelli F, Ginanneschi F, Popa T, Rossi A (2007) Relation between isometric muscle force and surface EMG in intrinsic hand muscles as function of the arm geometry. *Brain Res* 1163: 79–85.
25. Dresner MA, Rose GH, Rossman PJ, Muthupillai R, Manduca A, et al. (2001) Magnetic resonance elastography of skeletal muscle. *J MagnReson Imaging* 13: 269–276.
26. Basford JR, Jenkyn TR, An K-N, Ehman RL, Heers G, et al. (2002) Evaluation of healthy and diseased muscle with magnetic resonance elastography. *Arch Phys Med Rehabil* 83: 1530–1536.
27. Orizio C, Baruzzi E, Gaffurini P, Diemont B, Gobbo M (2010) Electromyogram and force fluctuation during different linearly varying isometric motor tasks. *J ElectromyogrKinesiol* 20: 732–741.
28. Infantolino BW, Challis JH (2010) Architectural properties of the first dorsal interosseous muscle. *J Anat* 216: 463–469.

Étude #2

Modification de la répartition des forces entre les fléchisseurs du coude lors de l'augmentation du niveau de couple de force.

Publication associée :

Bouillard K., Nordez A., Hodges P.W., Cornu C., & Hug F. (2012)
Evidence of changes in load sharing during isometric elbow flexion with ramped torque.
Journal of Biomechanics, 45(8):1424-9.

Communication associée :

Nordez A., **Bouillard K.**, & Hug F. (2011)
Assessment of elbow flexors activity levels during incremental isometric contractions using Supersonic Shear Imaging. Communication orale au XXIIIème congrès de l'*International Society of Biomechanics*, Bruxelles, Belgique.

Introduction

La relation entre l'amplitude du signal EMG et le couple de force externe a été décrite comme étant linéaire pour les muscles *first dorsal interosseous* (Del Santo et al., 2007) et *abductor digiti minimi* (Lawrence & De Luca, 1983 ; Milner-Brown et Stein, 1975) ou comme non-linéaire pour d'autres muscles tels que le *biceps brachii* (Lawrence & De Luca, 1983 ; Nordez & Hug, 2010). Ces différences sont principalement expliquées dans la littérature par des facteurs électrophysiologiques (Lawrence & De Luca, 1983). Plus précisément, les muscles pour lesquels l'augmentation de la force est principalement liée à une augmentation du nombre d'unités motrices recrutées (recrutement spatial) présenteraient des relations non-linéaires, tandis que les muscles pour lesquels l'augmentation de la force est principalement liée à une augmentation de la fréquence de décharge des unités motrices (recrutement temporel) présenteraient des relations linéaires. Une hypothèse alternative peut être avancée : celle du changement de la répartition des forces entre les muscles synergistes lors de l'augmentation du couple de force externe global. En effet, dans ce cas, on observerait des relations non-linéaires entre le couple externe et la force produite par les différents muscles synergistes et donc entre le couple et l'amplitude du signal EMG (Nordez & Hug, 2010 ; Staudenmann et al., 2010). Ceci expliquerait que ces relations non-linéaires soient rapportés pour des muscles impliqués dans un système redondant (i.e., compensations possibles entre les muscles) alors que des relations linéaires sont rapportées pour les muscles *first dorsal interosseous* et *abductor digit minimi* qui contribuent à la quasi-totalité du couple de force. Aucune étude n'a testé cette hypothèse, probablement à cause de la difficulté d'obtenir des données suffisamment précises sur les forces produites par chacun des muscles impliqués. L'utilisation du module d'élasticité de cisaillement comme un index de la force musculaire (étude #1) devrait permettre de tester cette hypothèse.

L'objectif de cette deuxième étude est donc d'utiliser le module d'élasticité mesuré par SSI

pour quantifier les modifications de la répartition des forces entre les différents muscles fléchisseurs du coude avec l'augmentation du couple de force articulaire.

Méthode

10 sujets ont participé à cette étude (3 femmes, 7 hommes; age = $24,9 \pm 3,6$ ans). Ils devaient réaliser 10 contractions de 30 secondes entrecoupées de 2 minutes de récupération. Chaque contraction consistait en une flexion isométrique du coude avec augmentation linéaire du couple de 0 à 40 % de la MVC. Au cours de chaque contraction, le module d'élasticité de cisaillement était mesuré sur un des fléchisseurs du coude. Cinq muscles étaient étudiés alternativement: chef court (BBSH) et chef long (BBLH) du *biceps brachii*, *brachialis* (BA), *brachioradialis* (BR) et *triceps brachii* (TB). Chacun de ces muscles a été étudié deux fois pour tester la répétabilité des relations entre le module d'élasticité de cisaillement et le couple externe (i.e., 2×5 muscles = 10 contractions).

Résultats & Discussion

Une bonne répétabilité des relations entre le module d'élasticité de cisaillement des quatre fléchisseurs et le couple de force a été mise en évidence : les coefficients de corrélation entre les deux relations obtenues pour chaque muscle étant compris entre 0,85 et 0,94. Ceci a permis de considérer que la coordination utilisée pour réaliser le mouvement à chaque essai était répétable. Il était donc possible de comparer l'allure des relations entre le module et le couple entre les différents muscles (Figure 22), bien que ces relations n'aient pas été obtenues au cours de la même contraction.

Pour les deux chefs du *biceps brachii*, les relations entre le module d'élasticité de cisaillement et le couple étaient non-linéaires (Figure 22). Plus précisément, une faible

augmentation du module était observée pour de faibles niveaux de couple (i.e., jusqu'à environ 10 % de la MVC), puis une plus forte augmentation pour des niveaux de couple supérieurs (Figure 22). D'autre part, si l'augmentation du module du muscle *brachioradialis* était relativement progressive avec l'augmentation du couple, celle du muscle *brachialis* présentait une évolution non-linéaire inverse à celle du *biceps brachii* (i.e., forte augmentation suivie, à partir d'environ 10 % de la MVC, d'un plateau ; Figure 22).

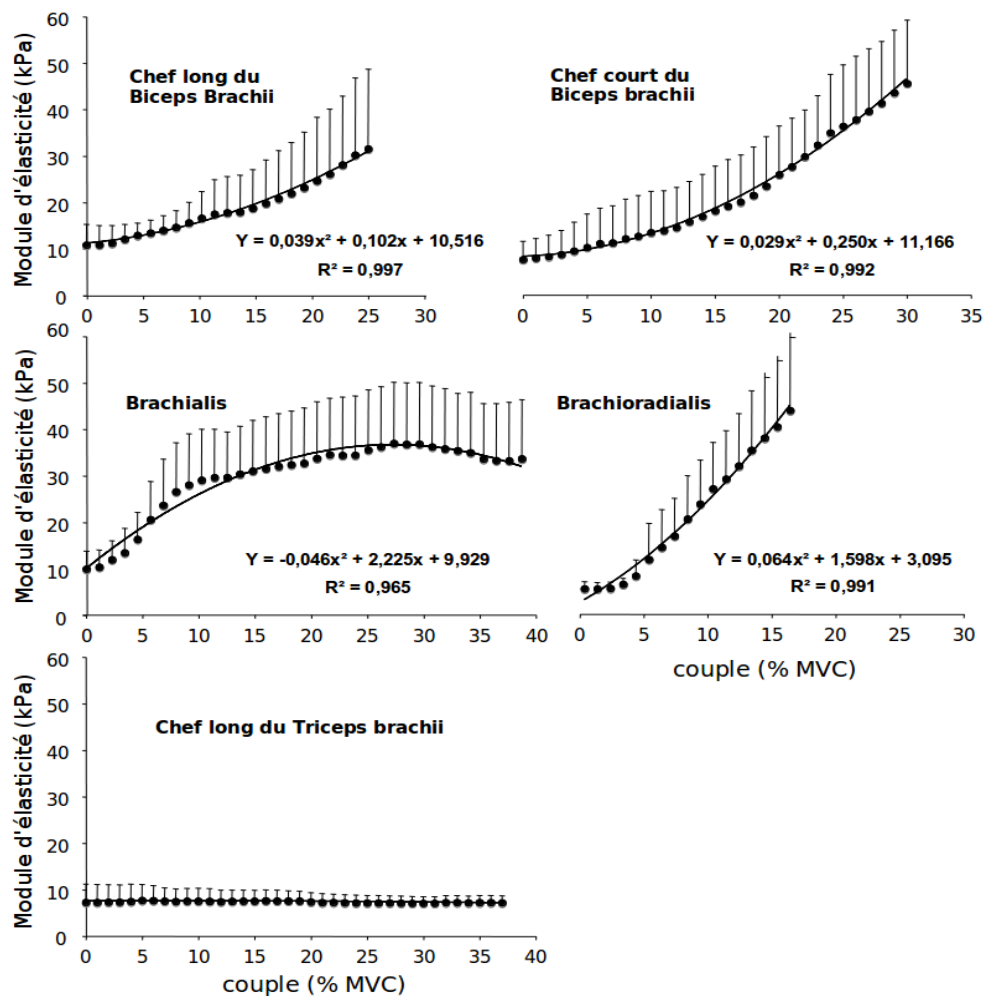


Figure 22 : Relations moyennes entre le module d'élasticité de cisaillement et le couple de force externe lors d'une flexion isométrique du coude. Les écart-types et les modèles mathématiques décrivant le mieux ces relations sont également représentés.

Étant donné que le module d'élasticité de cisaillement peut représenter un index de la force musculaire (étude #1), la complémentarité rapportée entre les évolutions de module de certains synergistes (i.e., *biceps brachii* et *brachialis*) démontre que des modifications des contributions relatives de chacun de ces muscles surviennent avec l'augmentation du couple. Ceci peut expliquer, au moins partiellement, la non-linéarité des relations rapportées entre l'amplitude du signal EMG et le couple. Le *biceps brachii* présentant un bras de levier environ deux fois plus important que le *brachialis* à l'angle du coude testée dans notre étude (i.e., 90° ; Murray et al., 1995 ; Murray et al., 2002), les résultats de cette étude pourraient être expliqués par le fait que le système nerveux répartit l'activation des muscles en prenant en compte leurs avantages biomécaniques (production de niveaux de couple importants pour le *biceps* vs. gradation plus précise du couple pour le *brachialis*).

Conclusion

Substituer la mesure du module d'élasticité de cisaillement à la mesure de l'amplitude du signal EMG pour évaluer un index de la force musculaire a permis de rapporter l'existence d'une modification de la répartition des forces entre les différents synergistes lors de l'augmentation du couple de flexion du coude. Ces résultats proposent une nouvelle explication à l'existence d'une relation non-linéaire entre l'amplitude du signal EMG d'un muscle et le couple de force externe.



Evidence of changes in load sharing during isometric elbow flexion with ramped torque

Killian Bouillard^a, Antoine Nordez^a, Paul W Hodges^b, Christophe Cornu^a, François Hug^{a,*}

^a University of Nantes Laboratory "Motricité, Interactions, Performance" (EA 4334), 25 bis boulevard Guy Mollet, BP 72206 44322, Nantes cedex 3, France

^b The University of Queensland, NHMRC Centre of Clinical Research Excellence in Spinal Pain, Injury and Health, School of Health and Rehabilitation Sciences, Brisbane, Australia

ARTICLE INFO

Article history:

Accepted 21 February 2012

Keywords:

Shear elastic modulus
Elastography
Muscle
Ultrasound
Supersonic shear imaging

ABSTRACT

This study aimed to: (1) test the repeatability of Supersonic Shear Imaging measures of muscle shear elastic modulus of four elbow flexor muscles during isometric elbow flexion with ramped torque; (2) determine the relationship between muscle shear elastic modulus and elbow torque for the four elbow flexor muscles, and (3) investigate changes in load sharing between synergist elbow flexor muscles with increases in elbow flexor torque. Ten subjects performed ten isometric elbow flexions consisting of linear torque ramps of 30-s from 0 to 40% of maximal voluntary contraction. The shear elastic modulus of each elbow flexor muscle (biceps brachii long head [BB_{LH}], biceps brachii short head [BB_{SH}], brachialis [BA], and brachioradialis [BR]) and of triceps brachii long head [TB] was measured twice with individual muscles recorded in separate trials in random order. A good repeatability of the shape of the changes in shear elastic modulus as a function of torque was found for each elbow flexor muscle (*r*-values: 0.85 to 0.94). Relationships between the shear elastic modulus and torque were best explained by a second order polynomial, except BA where a higher polynomial was required. Statistical analysis showed that BB_{SH} and BB_{LH} had an initial slow change at low torques followed by an increasing rate of increase in modulus with higher torques. In contrast, the BA shear elastic modulus increased rapidly at low forces, but plateaued at higher forces. These results suggest that changes in load sharing between synergist elbow flexors could partly explain the non-linear EMG-torque relationship classically reported for BB during isometric efforts.

© 2012 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Since the work of Inman et al. (1952), the relationship between muscle activity level assessed using surface electromyography (EMG) and external torque has been established for many muscles. Although a linear relationship has been reported for some small muscles such as the first dorsal interosseous or abductor digiti minimi muscles during isometric contractions (e.g., Del Santo et al., 2007; Milner-Brown and Stein, 1975; Lawrence and De Luca, 1983), a non-linear relationship is frequently reported for larger muscles such as the biceps brachii (BB; e.g., Lawrence and De Luca, 1983; Nordez and Hug, 2010). In addition to problems associated with the effects of antagonist contraction on muscle force and the drawbacks inherent with surface EMG (e.g., crosstalk and/or heterogeneity of muscle activity; Farina et al., 2004), differences in the EMG-torque relationship between muscles are mainly explained by differences in motor unit recruitment strategy (De Luca et al., 1982; Lawrence

and De Luca, 1983; Campy et al., 2009). Indeed, muscle force can be graduated by recruitment of additional motor units (population coding) and/or increased discharge rate (rate coding) (Henneman et al., 1974). A non-linear EMG-torque relationship has been argued to arise in muscles that increase force primarily by recruitment of additional motor units (De Luca et al., 1982; Lawrence and De Luca, 1983). This could explain the non-linear relationship between EMG and torque for BB, which relies primarily on population coding (Kukulka and Clamann, 1981), and the linear relationship for the first dorsal interosseous, which relies primarily on rate coding to increase its force (Milner-Brown and Stein, 1975). Based on this explanation, the non-linear relationship between EMG and torque would be due to myoelectrical phenomena rather than to a non-linear relationship between individual muscle force and joint torque.

Surprisingly, no study has explored the putative influence of changes in load sharing between synergist muscles on non-linear EMG-torque relationships. This is probably explained by the inability to selectively record EMG activity from deep muscles using surface electrodes and the excess selectivity of intramuscular EMG that compromises the representativeness of recordings. Although the first dorsal interosseous is the sole muscle that

* Correspondance author. Tel.: +33 2 51 83 72 24; fax: +33 2 51 83 72 10.
E-mail address: francois.hug@univ-nantes.fr (F. Hug).

abducts the index finger (Chao, 1989), during elbow flexion the load is shared among four agonist muscles (i.e., BB long head [BB_{LH}], BB short head [BB_{SH}], brachialis [BA] and brachioradialis [BR]) (Murray et al., 2002). Changes in load sharing could partly explain a non-linear EMG-torque relationship for the BB as relative contribution of this muscle and its synergists to torque may change as a function of torque.

Recently, an innovative elastographic technique, known as Supersonic Shear Imaging (SSI), has been shown to reliably estimate the shear elastic modulus (Gennisson et al., 2010; Nordez and Hug, 2010; Shinohara et al., 2010). Since Nordez and Hug (2010) showed that this modulus is linearly related to muscle contraction intensity as recorded with EMG, SSI may provide an alternative non-invasive technique to indirectly estimate muscle activity and would be particularly useful for deep muscles. This technique overcomes some limitations of surface EMG recording, such as crosstalk and signal cancellation, and allows averaging over a wide region of the muscle to be more representative of muscle activity than surface or intramuscular EMG.

This study aimed to: (1) compare SSI measures of muscle shear elastic modulus of the 4 elbow flexor muscles between 2 repetitions of isometric elbow flexion with ramped torque; (2) determine the relationship between muscle shear elastic modulus and elbow torque for the four elbow flexor muscles, including the deeply situated BA muscle; and (3) investigate changes in load sharing between synergist elbow flexor muscles with increases in elbow flexor torque. We tested the hypothesis that the non-linear relationship between muscle activity level of biceps brachii and elbow torque during an isometric contraction would be explained by changes in load sharing.

2. Methods

2.1. Participants

Ten healthy volunteers participated in this study (3 women, 7 men; aged 24.9 ± 3.6 years). Participants were informed of the purpose of the study and methods used before providing written consent. The experimental design of the study was approved by the local Ethical Committee and was conducted in accordance with the Declaration of Helsinki (last modified in 2004).

2.2. Measurements

Ergometer. A Biodex system 3 research (Biodex medical, Shirley, NY) isokinetic dynamometer was used to measure elbow angle and torque. The position of the subjects was similar to the position previously described (Gennisson et al., 2005; Nordez and Hug, 2010). Briefly, subjects sat on the dynamometer with their right upper arm and forearm flexed to 90°, and the wrist supinated.

Elastography. An Aixplorer ultrasonic scanner (Supersonic Imagine, Aix-en-Provence, France), coupled with a linear transducer array (4–15 MHz, SuperLinear 15-4, Vermon, Tours, France) was used in SSI mode as has previously been described in detail (Bercoff et al., 2004; Tanter et al., 2008). Briefly, the system consists of a transient and remote mechanical vibration generated by radiation force induced by a focused ultrasonic beam (i.e., pushing beam). Each “pushing beam” generates a remote vibration that results in the propagation of a transient shear wave. An ultrafast echographic imaging sequence is then performed to acquire successive raw radio-frequency data at a very high frame rate (up to 20 kHz). One-dimensional cross-correlation of successive radio-frequency signals is used to determine the shear wave velocity (V_s) along the principal axis of the probe using a time-of-flight estimation. Measurements were made from the BB_{SH}, BB_{LH}, BA, BR, and triceps brachii long head (TB). For the superficial muscles, the probe was placed over the muscle belly. For the deep muscle (i.e., Brachialis), it was placed as described by Hodges et al. (2003), in the medial and distal part of arm, near the fold of the joint. For all muscles, the probe was carefully aligned with the direction of shortening of the muscle. Considering a linear elastic behavior, a shear elastic modulus (μ) was calculated using V_s as follows:

$$\mu = \rho V_s^2 \quad (1)$$

where ρ is the muscle mass density (1,000 kg/m³), and μ is the shear elastic modulus (in kPa).

The linear (Gennisson et al., 2003; Bercoff et al., 2004; Catheline et al., 2004; Nordez et al., 2008; Deffieux et al., 2009) and purely elastic (Catheline et al., 2004; Deffieux et al., 2009) behaviors have been most often considered in the studies of elastography for biologic tissues.

Maps of the shear elastic modulus were obtained at 1 Hz (i.e., the maximal sampling rate of SSI measurements of the current version of the ultrasonic scanner) with a spatial resolution of 1×1 mm. This measure was performed in less than 20 ms (Bercoff et al., 2004).

2.3. Protocol

Participants performed three 3-s maximal isometric voluntary elbow flexion efforts (1-min rest between contractions) to determine the maximal voluntary contraction (MVC). Then, they were asked to perform ten isometric contractions (2-min rest between tasks). Each consisted of a smooth linear torque ramp from 0 to 40% of MVC over 30 s. To control the ramping of the torque, the participants had to follow a visual feedback displayed on a monitor placed in front of them. The shear elastic modulus of each muscle (BB_{SH}, BB_{LH}, BA, BR and TB) was measured twice during the ten ramps with individual muscles recorded in separate trials in random order. To ensure consistent location between the two trials, the position of the probe was marked using a waterproof felt-tip pen. Before each trial, participants were asked to completely relax for a 5-s period for measurement of the shear elastic modulus at rest.

2.4. Data analysis

The shear elasticity modulus value was averaged over a circular region located in the middle of the map (from 0.5 to 1.5 cm in diameter, depending on muscle thickness) (Fig. 1). This region was slightly moved to take into account for the slight muscle displacements observed during the isometric contraction. Due to technical limitations of the ultrasonic scanner, measurements saturated at 100 kPa, limiting the range of analysis for some muscles, for most participants. If one value in the circular region reached 100 kPa, this measurement of the trial and all the following measurements were discarded from further analysis. The five shear elastic measurements performed at rest before each contraction were averaged to obtain a resting value for each muscle.

The shear elastic modulus/torque relationship was plotted for each ramp of each subject, and the shear elastic modulus was linearly interpolated to obtain a value at every 1% elbow flexion MVC. For each muscle, a mean pattern was obtained by averaging the shear elastic modulus values across subjects. The best trial of each subject (i.e., the ramp for which there were few or no single shear elastic modulus measurements rejected due to saturation) was retained for the averaging.

2.5. Statistical analysis

Data distributions consistently passed the Shapiro-Wilk normality test (Statistica[®]V6, Statsoft, Maison-Alfort, France). Values are reported as mean $\pm$ SD. The level of significance was set as $P < 0.05$.

To satisfy the first aim, the repeatability of the shape of the shear elastic modulus/torque relationship between the two trials was assessed for each subject and each muscle by calculating the Pearson's correlation coefficient (r). For the second aim the shape of the modulus-torque relationship was quantified in 2 ways. First, linear and polynomial regressions were fitted to the data. The order of polynomial required to produce an R^2 value greater than 0.99 was identified and the equation recorded. Second, the threshold torque at which the elastic modulus changed from the value at rest was identified. This threshold was identified using a repeated-measures ANOVA for each muscle (random factor - participant, between subject factor - torque) (Statistix[®], Tallahassee, FL, USA). If a main effect was identified for “torque” (i.e. modulus was significantly changed as a function of torque) Duncan's post-hoc test was used to identify the first torque increment at which the modulus was different from the modulus value recorded during the rest periods between ramp contractions. Duncan's test is less conservative than other tests such as Tukey's, but this was deemed appropriate considering the exploratory nature of the present study and the required sensitivity to detect changes in shear elastic modulus from rest values. For aim three, load sharing was considered qualitatively by comparison of the shape and threshold torque values.

Additional analysis was conducted for depiction of the rate of change in elastic modulus between muscles during different stages of the contractions. The 0–16% of MVC was the maximal range of torque common to all muscles and all subjects. Thus, the relative change in shear elastic modulus was quantified for each muscle on three stages of 1% MVC increments in torque: (i) between 4 and 5% MVC, (ii) between 9 and 10% MVC, (iii) between 14 and 15% of MVC. If the shear elastic modulus of all muscles changed in an identical manner with increased torque (i.e., no change in load sharing), the relative change on each of the three 1% MVC increments would be the same for all muscles.

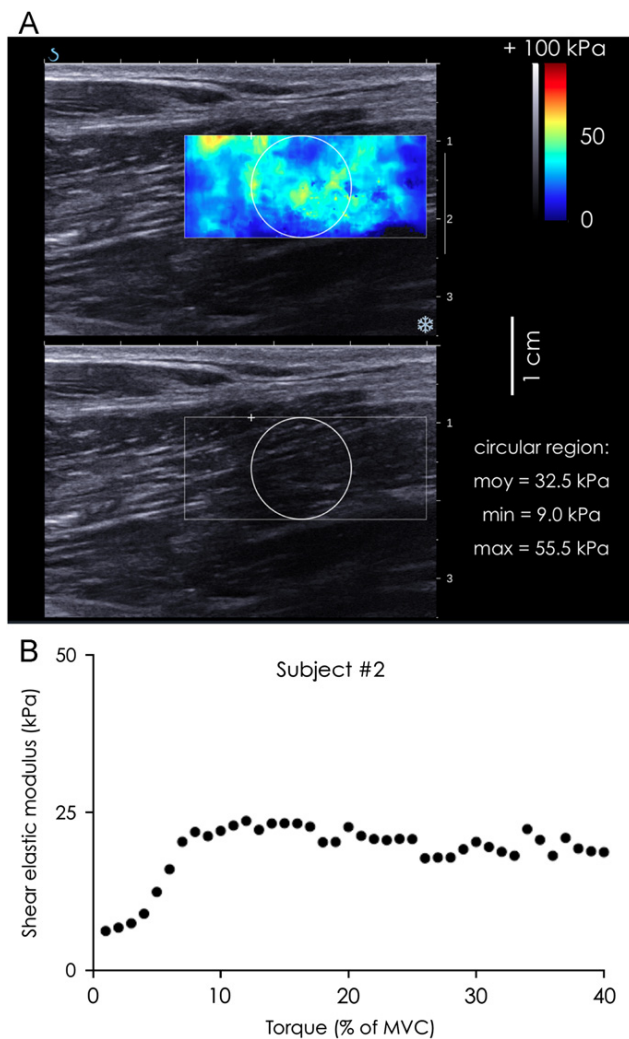


Fig. 1. A. Typical example of shear elastic modulus measurement of the brachialis muscle. The region of interest (colored region) was chosen using an echographic image. For the sake of clarity, the echographic image without the color map is depicted at the bottom of the figure. The shear elastic modulus was measured over the circular region. B. Individual example of changes of the shear elastic modulus of the *Brachialis* with external torque. (For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

3. Results

The maximal torque recorded during the MVC efforts was 57 ± 18 N.m, ranging from 28 to 87 N.m. The 40% MVC (target peak torque) was 22.8 ± 7.2 N.m. Of the 100 ramps (10 ramps $\times$ 10 subjects), the 100 kPa maximal value of the shear elastic modulus was reached 34 times before the 40% of MVC was reached. Consequently, the full ramp could not be analysed and instead data were analysed for each muscle up to the highest percentage torque that was available across the subjects. Thus, the isometric contractions were analyzed up to $34.5 \pm 4.7\%$ (BB_{SH}); $34.9 \pm 7.9\%$ (BB_{LH}); $24.1 \pm 7.1\%$ (BR); $37.4 \pm 6.6\%$ (BA); and $38.9 \pm 3.8\%$ of MVC (TB).

Fig. 1 depicts an individual example of changes in shear elastic modulus of BA. Table 1 reports the mean correlation coefficients between the two ramps for each muscle. Excluding the data for TB, which was minimally active in the elbow flexion task, individual r -values ranged from 0.85 to 0.94 which demonstrates

Table 1

Mean correlation coefficients (r) between the shear elastic modulus/torque relationships obtained during the two ramps.

Muscle	r
BB_{SH}	0.93 ± 0.08
BB_{LH}	0.94 ± 0.04
BA	0.93 ± 0.05
BR	0.85 ± 0.12
TB	0.19 ± 0.52^a

BB_{SH} : Biceps brachii short head, BB_{LH} : Biceps brachii long head, BR: Brachioradialis, BA: Brachialis, TB: Triceps brachii long head.

^a The low r -value obtained in TB is explained by no increase in shear elastic modulus for this muscle.

good repeatability of the shape of the changes in shear elastic modulus as a function of elbow flexion torque.

Fig. 2 depicts, for each muscle, the mean shear elastic modulus/torque relationship averaged across subjects. A significant main effect of torque on the shear elastic modulus was identified for all muscles, except TB, indicating a significant increase in muscle shear elastic modulus with torque (Table 2). However, the modulus increased in a non-linear manner. Relationships were best explained by a second order polynomial. For all muscles except TB and BA an R^2 of greater > 0.99 ($P < 0.05$) could be achieved with a second order polynomial (Fig. 2, Table 2). Increasing the order of the polynomial to a 4th order equation increased the R^2 for BA to 0.978 ($P < 0.05$), suggesting a more complex relationship between torque and elastic modulus for BA compared to the other muscles. Inspection of Fig. 2 and the results of the ANOVA show that the shear elastic modulus of BB_{SH} and BB_{LH} had an initial slow change at low torques and did not increase above resting values until 10% ($p = 0.030$) and 11% ($p = 0.012$) of MVC for BB_{LH} and BB_{SH} , respectively, followed by an increasing rate of increase in modulus with higher torques; at higher torque levels (BB_{LH} contractions $> 20\%$ MVC; BB_{SH} contractions $> 21\%$ MVC) a shear elastic modulus was significantly increased with force increments of 3–4% MVC. In contrast to the two heads of BB, the BA shear elastic modulus increased rapidly at low forces and was significantly higher than the rest value with contractions at 5% of MVC ($P = 0.008$, Table 2). However, at higher force levels there was no further increase in shear elastic modulus as the relationship plateaued, i.e. at torque increments above 8% the shear elastic modulus did not undergo further change and was not different to the final value at 35% MVC (Fig. 2). After a short period of no change at low torque levels, the BR shear elastic modulus increased significantly when torque reached 6% of MVC ($P = 0.011$). The TB shear elastic modulus was not significantly changed during the isometric ramps, suggesting no influence of antagonist co-activation on the relationships between torque and estimated of activity.

Fig. 3 shows the change in relative increase in shear elastic modulus between muscles with increments in torque at different levels. At the increment in force from 4–5% MVC there is a large change in BA and BR modulus compared to the heads of BB. At the increment from 14–15% this relationship has changed and the biggest change is for BB_{SH} . This demonstrates a torque-dependent change in sharing load between muscles.

4. Discussion

The data of the present study show a unique relationship between torque and shear elastic modulus for each muscle, and inspection of these data suggest that changes in the load sharing

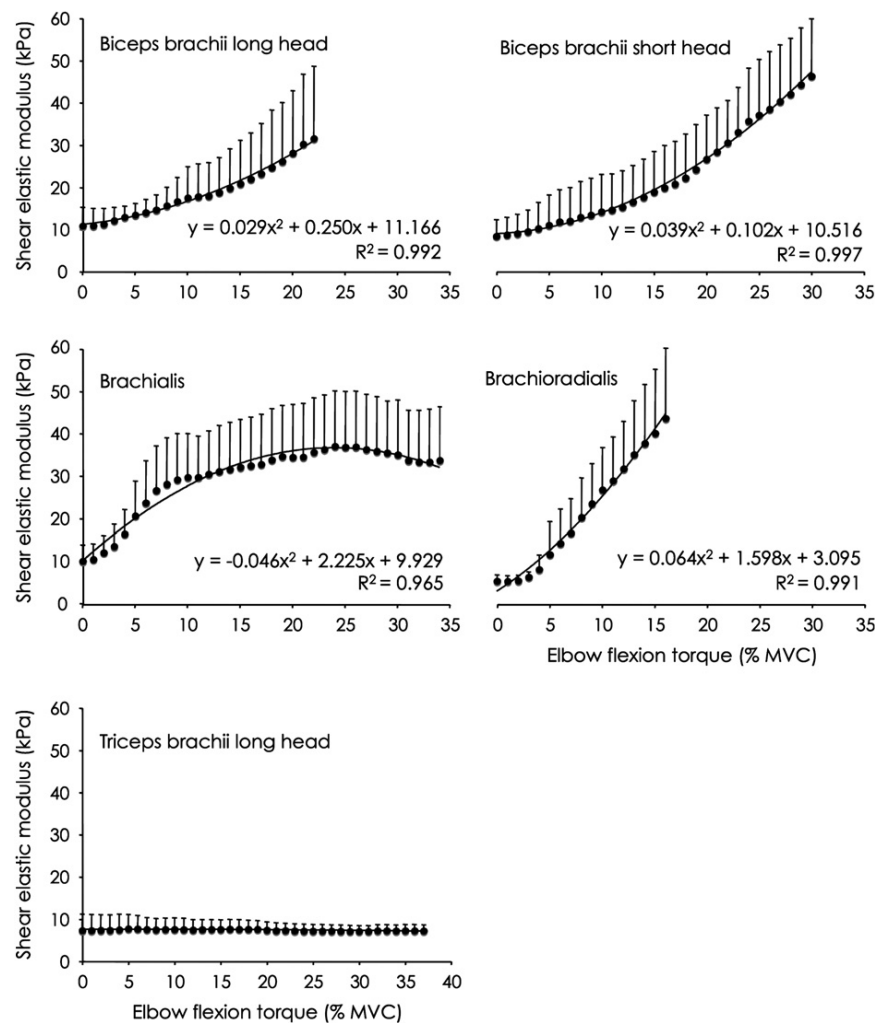


Fig. 2. Mean shear elastic modulus/torque relationship averaged across the 10 subjects. Standard deviation and line of best fit (second order polynomial) are shown along with the associated equation and R^2 . BB_{SH}: Biceps Brachii Short Head, BB_{LH}: Biceps Brachii Long Head, BR: Brachioradialis, BA: Brachialis, TB: Triceps Brachii.

Table 2

Relationship between torque and shear elastic modulus.

Muscle	Threshold torque (Duncan test)	R^2 of linear fit	Equation of second order polynomial	R^2
BB _{LH}	10% MVC	0.956	$Y = 0.029x^2 + 0.250x + 11.166$	0.992
BB _{SH}	11% MVC	0.940	$Y = 0.039x^2 + 0.102x + 10.516$	0.997
BR	6% MVC	0.980	$Y = 0.064x^2 + 1.598x + 3.095$	0.991
BA	5% MVC	0.681	$Y = -0.046x^2 + 2.225x + 9.929$	0.965
TB	–	–	–	–

The threshold torque corresponds to the first torque increment at which the modulus was different from the modulus value recorded during the rest periods. BB_{SH}: Biceps brachii short head, BB_{LH}: Biceps brachii long head, BR: Brachioradialis, BA: Brachialis, TB: Triceps brachii long head. MVC, Maximal Voluntary Contraction.

could partly explain the non-linear EMG/torque relationship classically reported for BB during isometric efforts.

The good repeatability of the shear elastic modulus measured by SSI reported here corroborates earlier data for BB (Nordez and Hug, 2010). As the shear elastic modulus is measured along the probe direction, it represents the muscle behaviour along the shortening direction and not along the muscle fiber direction. Gennissou et al. (2010) showed that the shear elastic modulus measurement is sensitive to the angle of rotation between the

ultrasonic probe and the muscle fibers and, thus, to the pennation angle. Those data suggested the shear elastic modulus decreases as pennation angle increases. As BB_{SH} and BB_{LH} are fusiform muscles (Murray et al., 2002), no change of pennation angle is expected during the isometric contraction in their central region. However, both BR (Lieber et al., 1992) and BA (Herbert and Gandevia, 1995; Hodges et al., 2003) have pinnate structure and the pennation angle may influence the shape of the relationship between muscle activity level and the shear elastic modulus. As the pennation angle increases with torque (Herbert and Gandevia, 1995; Hodges et al., 2003), this means that the increase in shear elastic modulus would have been slightly underestimated. The pennation angle of BR is low (about 2°) and is minimally affected by the contraction (Lieber et al., 1992). Hodges et al. (2003) showed a small increase in the pennation angle of the BA of ~7.7° as the torque increased from rest to 50% of MVC. In addition, these authors reported the increase in pennation angle was non-linear and occurred mostly at contraction intensities below 10% MVC with very minor changes for higher contraction intensities. Thus, our method may underestimate the increase in BA shear elastic modulus at the beginning of the isometric ramp contractions. Because our results showed that the main increase of the BA shear elastic modulus occurred within this range, from 0 to about 10% of the MVC, the

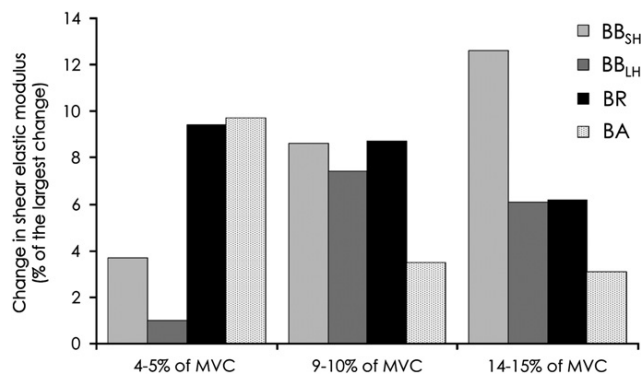


Fig. 3. Load sharing between elbow flexor synergist muscles. The change in shear elastic modulus as a percentage of the largest change between rest and 16% MVC are shown for 3 different 1% MVC increments in force (5% MVC – increment from 4–5% MVC; 10% MVC – increment from 9–10% MVC; 15% MVC – increment from 14–15% MVC). The distribution of change in shear elastic modulus changes as a function of torque with greater changes in brachialis (BA) at low torque and greater changes in biceps brachii short head (BB_{SH}) and biceps brachii long head (BB_{LH}) at high torques. BR: Brachioradialis.

putative effects of the changes in the muscle pennation angles (i.e., underestimation of the increase of the muscle activity level for BA) would not affect our main result showing that the BA activity plateaued for higher torque level.

Although a positive linear relationship was previously reported between shear elastic modulus and EMG activity level (Nordez and Hug, 2010; Gennissou et al., 2005), that does not signify that they reflect the same physiological/mechanical phenomena. Compared to EMG activity level, shear elastic modulus is more linked to mechanical factors and would not be sensitive to the motor unit recruitment strategy (i.e., to electrophysiological process). Nordez and Hug (2010) reported a non-linear EMG/torque relationship for BB, and a similar shaped relationship between shear elastic modulus and torque. These results suggest that this non-linear relationship can be explained by factors other than the activation pattern of the motor units as classically reported in the literature (Lawrence and De Luca, 1983; Zhou and Rymer, 2004). The patterns of change in shear elastic modulus reported here highlight putative torque-dependent changes in load sharing between the elbow flexor synergist muscles (Figs. 2 and 3). The characteristic shape of the change in shear elastic modulus of both BB heads with increasing torque demonstrated little change initially, but with increasingly large increments in modulus at higher torques. In contrast, the shear elastic modulus of the BR and BA increased rapidly at low torques and then that for BA plateaued. The relative change in shear elastic modulus at low and higher torques (Fig. 3) supported this observation. One interpretation of these differences in shape of curvature is that torque is primarily produced by preferential activity of BR and BA at low torque levels, and the increase in torque after ~10% of MVC is mainly due to the BB. This provides evidence of changes in the load sharing between the synergist muscles as external torque increased. Because BB has a moment arm that is approximately two times higher than BA at 90° of elbow flexion (Murray et al., 1995; Murray et al., 2002), the changes in the load sharing might be explained by different functions of these muscles. A shorter moment arm (i.e., BA) would provide an advantage for the force graduation (i.e., exertion of a low force level with precision), while a longer moment arm (i.e., BB) could provide an advantage for the production of high torque levels.

Despite the similarity in shape of the shear elastic modulus-torque relationships across subjects, it is true that a variance was observed. This could be explained by some anatomical particularities

(e.g., differences in the moment arms, cross-sectional areas) and, more certainly, by variability of muscles recruitment between subjects. Indeed, although general shapes of the relationships were similar (e.g., strong increase followed by plateauing of the brachialis shear elastic modulus), individual variability was observed as it can be classically observed in most studies that concern muscle coordination (e.g., Hug et al., 2010). The perspective to combine shear elastic modulus measurements with moment arm and cross-sectional area measurements would be of high interest in the way to precisely study the compensations between individual muscle torques.

This study identified a key limitation in the SSI method for estimation of shear elastic modulus during muscle contraction. Notably, only low torque contractions could be tested due to the saturation of the measurements at 100 kPa. However, recent software/hardware improvements are likely to partially resolve this problem in the future versions of the echographic device.

5. Conclusion and perspectives

Measurement of the shear elastic modulus of each elbow flexor muscle during an isometric ramp contraction provides evidence of torque-dependent changes in the load sharing between synergist elbow flexor muscles. The failure to identify this in previous work is due to the lack of data for several key synergist muscles involved in the task (i.e., in particular BA).

Due to the non-linearity of the mechanical properties of biological tissues (Fung, 1993), muscle stress is linked to its elastic modulus. Thus, one would expect that measurement of muscle elasticity would provide an indirect measurement of muscle stress. However, the shape of the relationship between the shear elastic modulus and muscle stress is not known. This information is essential to determine the mathematical model (e.g., linear, polynomial, exponential, etc.) required for the estimation of the muscle stress from the shear elastic modulus measurement. Based on previous experiments (Nordez and Hug, 2010) and on experimental data obtained using magnetic resonance elastography (Dresner et al., 2001), we hypothesize that this relationship would be linear. To test this hypothesis we plan on establishing the nature of the relationship between shear elastic modulus and torque for a muscle without synergist. Combined with estimates of both physiological cross-section area and moment arm, measurement of muscle stress could be used to estimate individual muscle force that could provide considerable insight into various scientific fields (e.g., neuromuscular physiology, motor control, robotic and biomechanics) (Erdemir et al., 2007).

Conflict of interest statement

None.

Acknowledgments

This study was supported by FEDER (Fond Européen de Développement Régional).

References

- Bercoff, J., Tanter, M., Fink, M., 2004. Supersonic shear imaging: a new technique for soft tissue elasticity mapping. *IEEE Trans. Ultrason. Ferroelectr. Freq. Control.* 51, 396–409.
- Campy, R.M., Coelho, A.J., Pincivero, D.M., 2009. EMG-torque relationship and reliability of the medial and lateral hamstring muscles. *Med. Sci. Sports Exerc.* 41, 2064–2071.

- Catheline, S., Gennisson, J.L., Delon, G., Fink, M., Sinkus, R., Abouelkaram, S., Culioli, J., 2004. Measuring of viscoelastic properties of homogeneous soft solid using transient elastography: an inverse problem approach. *J. Acoust. Soc. Am.* 116, 3734–3741.
- Chao, E.Y., 1989. *Biomechanics of the hand: a basic research study*. World Scientific.
- De Luca, C.J., LeFever, R.S., McCue, M.P., Xenakis, A.P., 1982. Behaviour of human motor units in different muscles during linearly varying contractions. *J. Physiol. (Lond.)* 329, 113–128.
- Deffieux, T., Montaldo, G., Tanter, M., Fink, M., 2009. Shear wave spectroscopy for in vivo quantification of human soft tissues visco-elasticity. *IEEE Trans. Med. Imaging* 28, 313–322.
- Del Santo, F., Gelli, F., Ginanneschi, F., Popa, T., Rossi, A., 2007. Relation between isometric muscle force and surface EMG in intrinsic hand muscles as function of the arm geometry. *Brain Res.* 1163, 79–85.
- Dresner, M.A., Rose, G.H., Rossman, P.J., Muthupillai, R., Manduca, A., Ehman, R.L., 2001. Magnetic resonance elastography of skeletal muscle. *J. Magn. Reson. Imaging* 13 (2), 269–276.
- Erdemir, A., McLean, S., Herzog, W., van den Bogert, A.J., 2007. Model-based estimation of muscle forces exerted during movements. *Clin. Biomech. (Bristol, Avon)* 22, 131–154.
- Farina, D., Merletti, R., Enoka, R.M., 2004. The extraction of neural strategies from the surface EMG. *J. Appl. Physiol.* 96, 1486–1495.
- Fung, Y.C., 1993. *Biomechanics: mechanical properties of living tissues*. Springer.
- Gennisson, J.L., Cornu, C., Catheline, S., Fink, M., Portero, P., 2005. Human muscle hardness assessment during incremental isometric contraction using transient elastography. *J. Biomech.* 38, 1543–1550.
- Gennisson, J.-L., Catheline, S., Chaffai, S., Fink, M., 2003. Transient elastography in anisotropic medium: application to the measurement of slow and fast shear wave speeds in muscles. *J. Acoust. Soc. Am.* 114, 536–541.
- Gennisson, J.-L., Deffieux, T., Macé, E., Montaldo, G., Fink, M., Tanter, M., 2010. Viscoelastic and anisotropic mechanical properties of in vivo muscle tissue assessed by supersonic shear imaging. *Ultrasound Med. Biol.* 36, 789–801.
- Henneman, E., Clamann, H.P., Gillies, J.D., Skinner, R.D., 1974. Rank order of motoneurons within a pool: law of combination. *J. Neurophysiol.* 37, 1338–1349.
- Herbert, R.D., Gandevia, S.C., 1995. Changes in pennation with joint angle and muscle torque: in vivo measurements in human brachialis muscle. *J. Physiol. (Lond.)* 484 (Pt 2), 523–532.
- Hodges, P.W., Pengel, L.H.M., Herbert, R.D., Gandevia, S.C., 2003. Measurement of muscle contraction with ultrasound imaging. *Muscle Nerve* 27, 682–692.
- Hug, F., Turpin, N.A., Guével, A., Dorel, S., 2010. Is interindividual variability of EMG patterns in trained cyclists related to different muscle synergies? *J. Appl. Physiol.* 108 (6), 1727–1736.
- Inman, V.T., Ralston, H.J., Saunders, J.B., Feinstein, B., Wright Jr., E.W., 1952. Relation of human electromyogram to muscular tension. *Electroencephalogr Clin. Neurophysiol.* 4, 187–194.
- Kukulka, C.G., Clamann, H.P., 1981. Comparison of the recruitment and discharge properties of motor units in human brachial biceps and adductor pollicis during isometric contractions. *Brain Res.* 219, 45–55.
- Lawrence, J.H., De Luca, C.J., 1983. Myoelectric signal versus force relationship in different human muscles. *J. Appl. Physiol.* 54, 1653–1659.
- Lieber, R.L., Jacobson, M.D., Fazeli, B.M., Abrams, R.A., Botte, M.J., 1992. Architecture of selected muscles of the arm and forearm: anatomy and implications for tendon transfer. *J. Hand. Surg. Am.* 17, 787–798.
- Milner-Brown, H.S., Stein, R.B., 1975. The relation between the surface electromyogram and muscular force. *J. Physiol. (Lond.)* 246, 549–569.
- Murray, W.M., Delp, S.L., Buchanan, T.S., 1995. Variation of muscle moment arms with elbow and forearm position. *J. Biomech.* 28, 513–525.
- Murray, W.M., Buchanan, T.S., Delp, S.L., 2002. Scaling of peak moment arms of elbow muscles with upper extremity bone dimensions. *J. Biomech.* 35, 19–26.
- Nordez, A., Gennisson, J.L., Casari, P., Catheline, S., Cornu, C., 2008. Characterization of muscle belly elastic properties during passive stretching using transient elastography. *J. Biomech.* 41, 2305–2311.
- Nordez, A., Hug, F., 2010. Muscle shear elastic modulus measured using supersonic shear imaging is highly related to muscle activity level. *J. Appl. Physiol.* 108, 1389–1394.
- Shinohara, M., Sabra, K., Gennisson, J.-L., Fink, M., Tanter, M., 2010. Real-time visualization of muscle stiffness distribution with ultrasound shear wave imaging during muscle contraction. *Muscle Nerve* 42, 438–441.
- Tanter, M., Bercoff, J., Athanasiou, A., Deffieux, T., Gennisson, J.-L., Montaldo, G., Muller, M., Tardivon, A., Fink, M., 2008. Quantitative assessment of breast lesion viscoelasticity: initial clinical results using supersonic shear imaging. *Ultrasound Med. Biol.* 34, 1373–1386.
- Zhou, P., Rymer, W.Z., 2004. Factors governing the form of the relation between muscle force and the EMG: a simulation study. *J. Neurophysiol.* 92, 2878–2886.

Étude #3

Utilisation du module d'élasticité comme d'un index de la force musculaire lors d'une contraction fatigante

Publication associée :

Bouillard K., Hug F., Guével A., & Nordez A. (2012)

Shear elastic modulus can be used to estimate an index of individual muscle force during a submaximal isometric fatiguing contraction. *Journal of Applied Physiology*, 113(9):1353-61.

Communication associée :

Hug F., **Bouillard K.**, & Nordez A. (2012)

Estimation of individual muscle force during a fatiguing contraction using Supersonic Shear Imaging. Communication orale au XIXème congrès de l'*International Society of Electromyography and Kinesiology* ; Brisbane, Australie.

Introduction

La fatigue neuromusculaire conduit à une diminution de la capacité de production de force du muscle. Ainsi, au cours d'une contraction isométrique maintenue à un niveau de force constant, on observe classiquement une augmentation de l'amplitude du signal EMG. Cette augmentation est expliquée par des phénomènes périphériques (e.g., diminution de la vitesse de conduction des potentiels d'action) et/ou à des phénomènes centraux (e.g., augmentation du nombre d'UMs recrutées pour le maintien d'un même niveau de force). À cause de ce découplage entre la force et l'amplitude du signal EMG, il est impossible d'estimer la force musculaire à partir de l'amplitude du signal EMG lors d'un exercice fatigant (Carpentier et al., 2001 ; De Luca, 1984 ; Dideriksen et al., 2011 ; Edwards & Lippold, 1956).

L'étude #1 a montré qu'il est possible d'estimer un index de la force musculaire lors d'une tâche isométrique simple à partir de la mesure du module d'élasticité de cisaillement. Étant donné que cette mesure n'est théoriquement pas dépendante des facteurs électro-physiologiques modifiés par la fatigue, nous pouvons émettre l'hypothèse que l'apparition de fatigue n'altère pas la capacité à estimer un index de la force musculaire à partir du module d'élasticité. Toutefois, la possible modification de certaines propriétés mécaniques du muscle lors d'une contraction prolongée pourrait s'avérer être un facteur limitant (Vigreux et al., 1980 ; Nordez et al., 2009). Dans le cas où l'estimation d'un index de la force à partir du module d'élasticité n'était pas affectée par la fatigue, il semblerait particulièrement intéressant d'utiliser cette technique pour étudier les stratégies de compensation inter-musculaires susceptibles d'apparaître avec la fatigue au niveau d'une articulation faisant intervenir plusieurs muscles.

Cette étude présente donc deux objectifs. Le premier est de déterminer si l'apparition d'une fatigue neuromusculaire altère la capacité à estimer un index de la force musculaire à partir de la mesure du module d'élasticité de cisaillement du muscle. Le second est d'utiliser cette méthode pour

mettre en évidence d'éventuelles stratégies de compensations entre les différents muscles extenseurs du genou lors d'une contraction isométrique fatigante.

Méthode

Cette étude comprend 2 expérimentations différentes. 12 sujets ($23,7 \pm 2,2$ ans; $68,8 \pm 9,5$ kg; $177,3 \pm 6,1$ cm) ont participé à la première, tandis que 8 sujets ($27,3 \pm 5,4$ ans, $178,9 \pm 6,8$ cm, $74,6 \pm 11,6$ kg) ont participé à la seconde.

Pour la première expérimentation, nous avons utilisé le même ergomètre que pour l'étude #1. Les sujets devaient d'abord réaliser 2 abductions isométriques du petit doigt, consistant en une augmentation linéaire du couple de 0 à 80 % de la MVC pendant 30 secondes. Puis, ils devaient réaliser une contraction fatigante consistant à produire 40 % de la MVC le plus longtemps possible. La contraction était stoppée lorsque le couple de force produit était inférieur à 30 % de la MVC pendant 5 secondes consécutives. Immédiatement après cette contraction fatigante, une nouvelle contraction en rampe (identique à celles réalisées au début du protocole) était réalisée. Nous avons d'abord étudié la répétabilité des relations entre l'amplitude du signal EMG et le couple et entre le module d'élasticité et le couple obtenues lors des 2 premières contractions en rampe réalisées avant la tâche fatigante. Puis, nous avons étudié l'effet de la fatigue sur cette relation, en comparant les valeurs d'amplitude du signal EMG ou de module d'élasticité prédites pour 3 niveaux de contraction (15, 30 et 50 % de la MVC) en utilisant les équations des relations obtenues avant et après l'exercice fatigant. En outre, en utilisant l'équation de la relation obtenue pour la première contraction en rampe, nous avons estimé la force musculaire produite au cours de la contraction fatigante à partir des valeurs d'amplitude du signal EMG et de module d'élasticité.

Lors de la seconde expérimentation, les sujets devaient réaliser une extension isométrique de la jambe à 25 % de la MVC, jusqu'à l'échec à la tâche, défini comme une diminution de plus de 5 %

de l'intensité fixée pendant plus de 3 secondes consécutives. Pendant la contraction, le module d'élasticité de cisaillement des trois chefs superficiels du *quadriceps* (i.e., *rectus femoris*, *vastus medialis* et *vastus lateralis*) a été mesuré. Pour cela, la sonde était alternativement déplacée d'un muscle à l'autre jusqu'à l'arrêt de la contraction.

Résultats & Discussion

Comme attendu, la relation entre l'amplitude du signal EMG et la force était affectée par la fatigue. Au contraire, la relation entre le module d'élasticité de cisaillement et la force ne l'était pas.

Par conséquent, les estimations de force réalisées à partir de l'amplitude du signal EMG étaient dégradées par la fatigue, alors que les estimations réalisées à partir du module d'élasticité ne l'étaient pas. En effet, l'erreur RMS entre les relations module/couple obtenue avant et après l'exercice fatigant était significativement ($P=0.0001$) plus faible ($3,7 \pm 2,6$ % de MVC) que celle obtenue pour les relations EMG-RMS/couple ($10,3 \pm 12,6$ % de MVC). De plus, au cours de la contraction fatigante, les estimations de couple réalisées à partir du module d'élasticité de cisaillement suivaient les évolutions du couple réellement mesuré (Figure 23). Ainsi, l'écart entre la valeur de couple estimée et la valeur de couple mesurée (erreur RMS) ne présentait pas de changement significatif au cours du temps ($6,9 \pm 4,0$ % de la MVC au début de la contraction contre $5,5 \pm 2,5$ % de la MVC à la fin). Au contraire, lorsque le couple était estimé à partir de l'amplitude du signal EMG, l'erreur RMS augmentait significativement au cours de l'exercice (de $9,5 \pm 3,6$ % de MVC au début de contraction à $20,0 \pm 12,6$ % de MVC à la fin de la contraction).

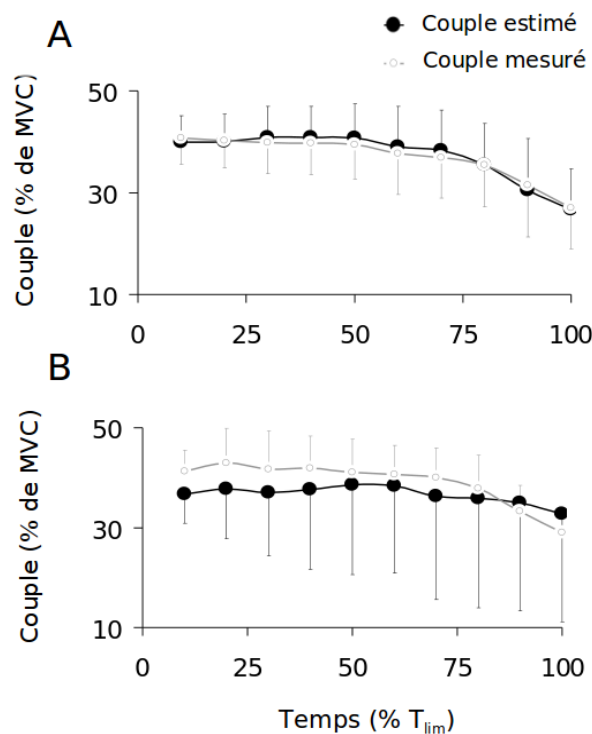


Figure 23 : Évolutions moyennes du couple mesuré et du couple estimé au cours d'une contraction prolongée de l'abductor digiti minimi. Les estimations du couple de force ont été réalisées à partir du module d'élasticité de cisaillement (A) et du niveau d'activité EMG (B), en utilisant les calibrations linéaires préalables.

L'analyse des résultats de la deuxième expérimentation a permis de mettre en évidence, chez certains sujets (4 sur 8), des évolutions de module d'élasticité opposées entre plusieurs muscles (Figure 24). Le module d'élasticité pouvant être considéré comme un index de la force musculaire qui n'est pas affecté par la fatigue (résultats de la première expérimentation), ces résultats démontrent l'existence d'évolutions opposées dans la force produite par ces muscles. Ainsi, il existerait chez certains sujets, lors d'une contraction prolongée, un changement de la contribution relative de certains synergistes au couple articulaire total. Ce phénomène pourrait refléter une stratégie permettant de retarder l'échec à la tâche (Kouzaki & Shinohara, 2006).

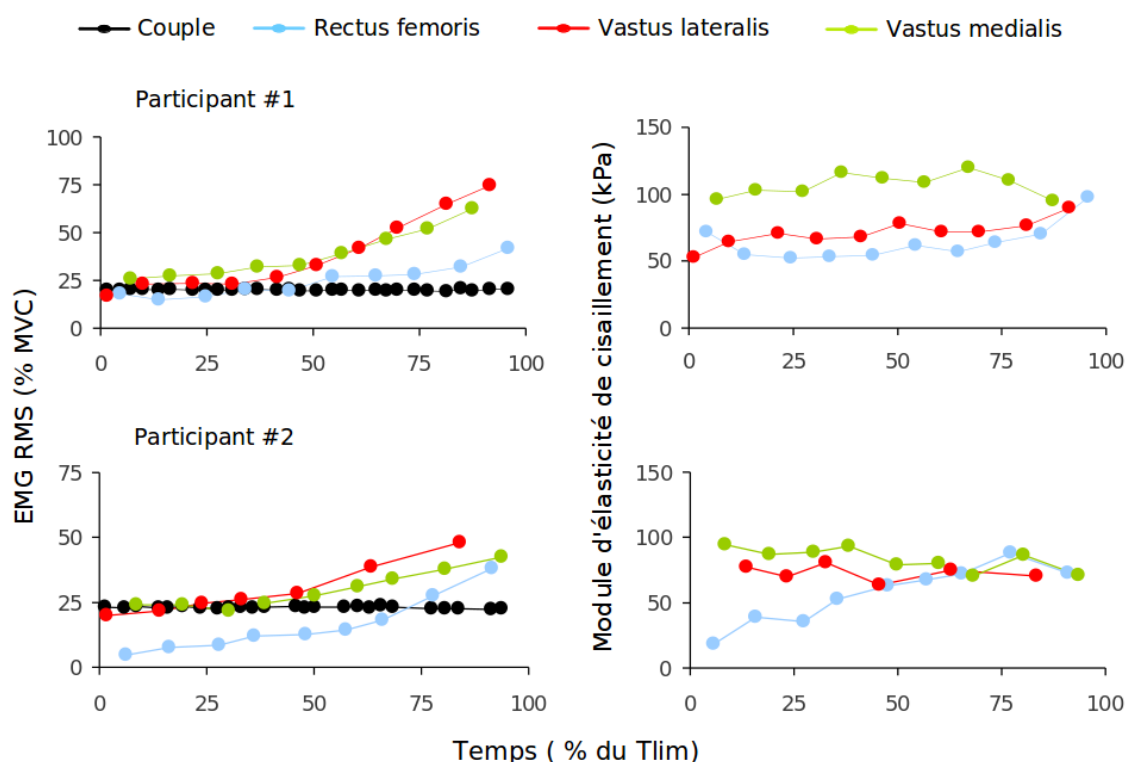


Figure 24 : Exemples d'évolutions du niveau d'activité EMG (EMG-RMS) et du module d'élasticité de cisaillement des extenseurs du genou au cours d'une contraction isométrique fatigante réalisée à 25 % de la MVC. Chez le participant #1, on peut observer (au cours de la deuxième moitié de l'exercice) des évolutions de module d'élasticité opposées entre le RF et le VL d'une part et le VM d'autre part. Chez le participant #2, des évolutions de sens opposés apparaissent entre les vastes d'une part (VL et VM) et le RF d'autre part. Ces observations démontrent, pour ces participants, l'existence de stratégies de compensation inter-musculaire survenant avec la fatigue. Notons que ces stratégies n'auraient pas pu être rapportées par l'analyse des signaux EMG.

Conclusion

Cette étude montre que la précision de l'estimation d'un index de la force produite par un muscle à partir de son module d'élasticité n'est pas affectée par la fatigue neuromusculaire. Comme le suggère la deuxième expérimentation de cette étude, l'utilisation du module d'élasticité de cisaillement permet d'envisager la mise en place d'études novatrices visant à mieux comprendre les stratégies inter-musculaires utilisées lors de contractions fatigantes, ce qui ne pouvait jusqu'alors pas être réalisé avec l'EMG.

Shear elastic modulus can be used to estimate an index of individual muscle force during a submaximal isometric fatiguing contraction

Killian Bouillard, François Hug, Arnaud Guével, and Antoine Nordez

Laboratory Motricité, Interactions, Performance (EA 4334), UFR STAPS, University of Nantes, Nantes, France

Submitted 11 July 2012; accepted in final form 5 September 2012

Bouillard K, Hug F, Guével A, Nordez A. Shear elastic modulus can be used to estimate an index of individual muscle force during a submaximal isometric fatiguing contraction. *J Appl Physiol* 113: 1353–1361, 2012. First published September 13, 2012; doi:10.1152/jappphysiol.00858.2012.—The present study was designed to determine whether fatigue alters the ability to estimate an index of individual muscle force from shear elastic modulus measurements (*experiment I*), and to test the ability of this technique to highlight changes in load sharing within a redundant muscle group during an isometric fatiguing task (*experiment II*). Twelve subjects participated in *experiment I*, which consisted of smooth linear torque ramps from 0 to 80% of maximal voluntary contraction (MVC) performed before and after an isometric fatigue protocol, beginning at 40% of MVC and stopped when the force production dropped below 30% of MVC. Although the relationships between modulus and torque were very similar for pre- and postfatigue [root mean square deviation ($\text{RMS}_{\text{deviation}}$) = $3.7 \pm 2.6\%$ of MVC], the relationships between electromyography activity level and torque were greatly altered by fatigue ($\text{RMS}_{\text{deviation}}$ = $10.3 \pm 2.6\%$ of MVC). During the fatiguing contraction, shear elastic modulus provided a significantly lower $\text{RMS}_{\text{deviation}}$ between measured torque and estimated torque than electromyography activity level (5.7 ± 0.9 vs. $15.3 \pm 3.8\%$ of MVC). *Experiment II* performed with eight participants consisted of an isometric knee extension at 25% of MVC sustained until exhaustion. Opposite changes in shear elastic modulus were observed between synergists (vastus medialis, vastus lateralis, and rectus femoris) of some participants, reflecting changes in load sharing. In conclusion, despite the fact that we did not directly estimate muscle force (in Newtons), this is the first demonstration of an experimental technique to accurately quantify relative changes in force in an individual human muscle during a fatiguing contraction.

supersonic shear imaging; electromyography; elastography

NEUROMUSCULAR FATIGUE IS DEFINED as an exercise-induced reduction in the muscle's capability to generate force (2, 16). This is a progressive phenomenon that includes important physiological changes that occur before and during the mechanical failure (18). The force produced by individual motor units decreases (14), leading to an increase in the central drive required for maintaining a constant force (15, 27). The relationship between muscle activity level assessed by surface electromyography (EMG) and force is thus altered in a way that depends on the task (12). Consequently, as initially suggested by experimental work (6, 11, 27) and recently confirmed by a modeling approach (10), EMG cannot be used to estimate individual muscle force during a sustained submaximal fatiguing exercise. Since information about muscle force is crucial to study muscle coordination strategies during tasks where neu-

romuscular fatigue occurs, alternative approaches are necessary.

Considering that direct measurements of individual muscle force cannot be performed noninvasively, numerous modeling approaches have been proposed for nonfatiguing tasks (5, 13) since the first works published in the 1970s (33). However, due to muscle redundancy (i.e., in most tasks, there are more muscles involved than mechanical degrees of freedom), these models remain invalidated (33). A recent study demonstrated that shear elastic modulus measurements performed using an ultrasound elastography technique named supersonic shear imaging (SSI) (1) can provide an accurate index of individual muscle force during nonfatiguing isometric contractions (4). In this latter study, tasks involving only one muscle (i.e., index abduction and little finger abduction) were studied. It was shown that the shear elastic modulus was linearly related to torque or muscle force during isometric linear ramp contraction [from 0 to 60% of maximal voluntary contraction (MVC)], leading to a root mean square (RMS) error of 1.4% of MVC between measured and estimated torque. In contrast to surface EMG measurements that are influenced by several electrophysiological parameters, the shear elastic modulus is a mechanical property. Thus one would expect that the alteration of motor unit discharge characteristics associated with fatigue does not influence the shear elastic modulus. However, putative changes in mechanical properties of muscle occurring with fatigue (31, 34, 35) could preclude the ability to provide an index of muscle force during a fatiguing contraction.

The aim of the present study was twofold. The first aim (*experiment I*) was to determine whether fatigue alters the ability to provide an index of individual muscle force from shear elastic modulus measurements during an isometric fatiguing contraction. For this purpose, it was necessary to investigate a task involving a muscle without synergist, i.e., a task in which the measured torque is produced by only one muscle. Thus we studied little finger abduction, because this movement implies mostly the abductor digiti minimi (26), preventing putative compensations between synergistic muscles. The second aim (*experiment II*) was to test this technique in a muscle group to document change in load sharing during an isometric fatiguing task. To this end, we studied knee extension for which between-muscle compensations have been indirectly observed (i.e., using surface EMG) during low-force fatiguing contractions (24).

MATERIALS AND METHODS

Participants

Twelve healthy volunteers (4 women and 8 men; 24.8 ± 2.2 yr, 173.3 ± 4.6 cm, 58.3 ± 7.2 kg for women; and 23.1 ± 2.2 yr, 179.4 ± 5.8 cm, 74.0 ± 4.9 kg for men) participated in *experiment I*. Eight healthy men (27.3 ± 5.4 yr, 178.9 ± 6.8 cm, 74.6 ± 11.6 kg)

Address for reprint requests and other correspondence: François 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).

participated in *experiment II*. All of the participants were informed of the possible risk and discomfort associated with the experimental procedures before giving their written consent to participate. The local ethics committee of Nantes Ouest IV approved the study (CPP-MIP-001), and all of the procedures conformed to the Declaration of Helsinki (last modified in 2004).

Measurements

Ergometer. For *experiment I*, a home-made ergometer was used to measure the torque produced by the little finger abduction, as previously described (4). As this torque is only produced by one muscle, it can be considered to represent an individual muscle force that we intend to predict using shear elastic modulus measurements. Briefly, the participants were seated with their right elbows flexed to 120° (180° corresponds to the full extension of the elbow), and the pronated forearm was supported by a platform; all fingers were extended with the palm facing down. The hand and fingers 2–4 were immobilized with Velcro straps to prevent any movement during the contractions (Fig. 1). The lateral side of the little finger was in contact with a rigid interface, with the proximal interphalangeal joint aligned with the force sensor (SML-50, Interface).

For *experiment II*, an isokinetic dynamometer (Biodex 3 medical, Shirley, NY) was used to measure knee angle and torque of the right leg. Briefly, participants sat on the dynamometer with the trunk and their right leg flexed at 90°. The torso and waist were strapped to the dynamometer chair to ensure that the participant's body position did not change throughout the experiment. The axis of the dynamometer was aligned with the presumed axis of rotation of the knee.

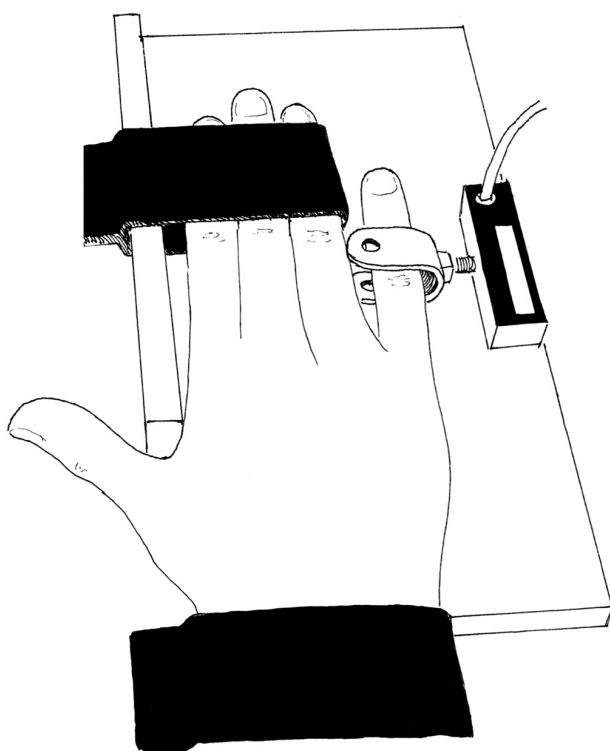


Fig. 1. Experimental setup for *experiment I*. The right pronated forearm was supported on a platform, and all fingers were extended with the palm facing down. The hand and fingers 2–4 were immobilized with Velcro straps to prevent any movement and compensation during contractions. The little finger was in contact with a rigid interface, with the proximal interphalangeal joint aligned with the force sensor.

EMG. For *experiment I*, bipolar EMG recordings were obtained from abductor digiti minimi, flexor digitorum superficialis, and extensor digitorum. For *experiment II*, bipolar EMG recordings were obtained from vastus medialis, vastus lateralis, rectus femoris, semitendinosus, and biceps femoris (long head). For both experiments, we used dry-surface electrodes (1-cm interelectrode distance; Delsys DE 2.1, Delsys, Boston, MA) located over the muscles' belly. The electrodes were placed longitudinally with respect to the underlying muscle fiber's direction, previously determined by ultrasound image for abductor digiti minimi, vastus lateralis, and vastus medialis and with respect to the direction of muscle shortening for the others. A reference electrode was placed at the level of the left wrist (*experiment I*) and the right patella (*experiment II*).

Before electrode placement, the skin was cleaned with a mixture of alcohol and ether to minimize impedance. Signals were amplified ($\times 1,000$), band-pass filtered (6–400 Hz), and digitized at a sampling rate of 4,000 Hz (Bagnoli 16, Delsys, Boston, MA). To avoid compensation with the wrist (*experiment I*), a visual feedback of the EMG activity of the flexor digitorum superficialis and the extensor digitorum was continuously displayed on a monitor placed in front of the participants and the experimenter. Participants were instructed to keep these muscles silent, and it was the case for all of the contractions performed.

Shear elastic modulus measurements. An Aixplorer ultrasonic scanner (version 4.2, Supersonic Imagine, Aix en Provence, France) was used in the SSI mode (musculoskeletal preset). As described by Bercoff et al. (1), the system consisted of a transient and remote mechanical vibration generated by radiation force induced by a focused ultrasonic beam (i.e., “pushing beam”). Each pushing beam generated a remote vibration that resulted in the propagation of a transient shear wave. Subsequently, an ultrafast echographic imaging sequence was performed to acquire successive raw radio-frequency data at a very high frame rate (up to 20 kHz). A one-dimensional cross correlation of successive radio-frequency signals was used to determine the shear wave velocity (V_s) along the principle axis of the probe using a time-of-flight estimation. Then, considering a linear (1, 7, 17) and purely elastic (8, 17, 30) behavior, a shear elastic modulus (μ) was calculated using V_s as follows:

$$\mu = \rho V_s^2 \quad (1)$$

where ρ is the density of muscle (1,000 kg/m³).

The probe was aligned carefully with the direction of muscle fibers for abductor digiti minimi, vastus lateralis, and vastus medialis and with the direction of muscle shortening for rectus femoris. Maps of the shear elastic modulus were obtained at 1 Hz with a spatial resolution of 1 × 1 mm (Fig. 1). The shear elasticity map was chosen to be as large as possible, depending on the muscle depth/thickness (about from 1.0 × 1.5 cm, for the abductor digiti minimi, and 1.5 × 1.5 cm for the quadriceps muscles), to obtain a representative averaged shear elastic modulus value (3, 4).

In *experiment II*, after warm-up and before the MVC, the best location of the probe for each muscle was determined using the echographic image as the region with great-enough muscle thickness, avoiding aponeurosis and tendon, and respecting the muscle fiber direction for vastii. These locations were marked on the skin by waterproof felt-tip pen, assuring that the marks resist to the ultrasound gel. Then, during the experiment, the probe was moved from a mark to another with indispensable check of the ultrasound image (B mode). As contractions were isometric, negligible movements of the muscles (relative to the skin) were expected (and observed).

Protocol

Experiment I. After a familiarization performed on a separate day, the experimental protocol was divided into two sessions separated by 48 h: one was devoted to the SSI measurements, and the other one was devoted to the EMG recordings (randomly assigned). For each exper-

imental session, participants first performed three isometric MVC lasting 3 s, separated by 2 min of recovery. The maximum torque was considered the best performance and was used to normalize subsequent submaximal contractions. To account for putative early changes in musculo-tendinous mechanical properties due to creep phenomenon (28), a conditioning was performed before actual measurements and consisted of a smooth linear torque ramp of 15 s from 0 to 40%. Participants were then asked to perform two smooth linear torque ramps (referred to as “ramp contraction” in this report) of 30 s from 0 to 80% of the previously determined MVC. This range corresponds approximately to the maximal range of torque that can be developed without saturation of the SSI measurement (i.e., 266 kPa). After a 3-min recovery period, participants performed a submaximal isometric fatiguing contraction [referred to as “time-to-exhaustion” (T_{lim}) in this report] that consisted of maintaining their force production at 40% of MVC for as long as possible. Because we observed, during pilot experiments, uncontrollable compensations with wrist adductors below this intensity, the fatigue protocol was stopped when the force production was reduced below 30% of MVC during more than 5 s. Immediately after the end of the T_{lim} , participants performed a new ramp contraction (of 30 s from 0 to 80% of MVC). Finally, this ramp contraction was immediately followed by a MVC to verify that a decrease in MVC occurred and thus to confirm the presence of neuromuscular fatigue. During each contraction, depending on the session, the shear elastic modulus or surface EMG was recorded and synchronized with torque measurements. To control the torque during “ramp contractions” and T_{lim} , a visual feedback was displayed on a monitor placed in front of the participants.

Experiment II. First, participants performed two MVC lasting 3 s for both knee extension and knee flexion, separated by 2 min of recovery. The maximum torque was considered the best performance and was used to normalize subsequent submaximal contractions. Second, to test the repeatability of muscle shear elastic measurement without fatigue, participants were asked to perform six isometric knee extensions of 15 s at 25% of the previously determined MVC,

separated by 1 min of recovery. During each contraction, the shear elastic modulus of one of the knee extensors (vastus medialis, vastus lateralis, or rectus femoris) was measured in random order, such that each muscle was studied twice. Third, after a 5-min recovery period, participants performed a submaximal isometric fatiguing contraction that consisted of maintaining 25% of MVC for as long as possible. In contrast to *experiment I*, where we aimed at observing a decrease in torque, it was important to maintain the torque constant during this submaximal exercise to better interpret putative changes in load sharing. So, this fatigue protocol was stopped when the force decreased by >5% from the required target during 3 s. As the participants were instructed to maintain the torque, a decrease by >5% can be considered as a task failure due to fatigue (24). During this contraction, the ultrasonic probe was alternatively placed (same order as the one used for testing repeatability) over the three quadriceps muscles for 5 s (i.e., five shear elastic modulus measurements) until the end of the contraction. Surface EMG signals of vastus medialis, vastus lateralis, or rectus femoris were recorded and synchronized with torque and shear elastic modulus measurements.

Data Analysis

Data processing was performed using MATLAB scripts (Mathworks, Natick, MA). For both ramp contractions (*experiment I*) and submaximal fatiguing contractions (*experiments I and II*), the RMS of the EMG signal (EMG-RMS) was calculated using a 1-s time-averaging window. EMG-RMS values were normalized to the maximal value achieved over 150-ms during MVC contractions to limit signal cancellation (23).

Maps of the shear elastic modulus were exported from the software (version 4.2, Supersonic Imagine, Aix en Provence, France) in “mp4” format, sequenced in “jpeg”. A region of interest (ROI) was defined in each elasticity map (i.e., obtained each second) as the largest muscular region available, avoiding aponeurosis, tendon, and bone ($\approx 1.5 \text{ cm}^2$ for abductor digiti minimi and $\approx 1.8 \text{ cm}^2$ for quadriceps muscles; Fig. 2).

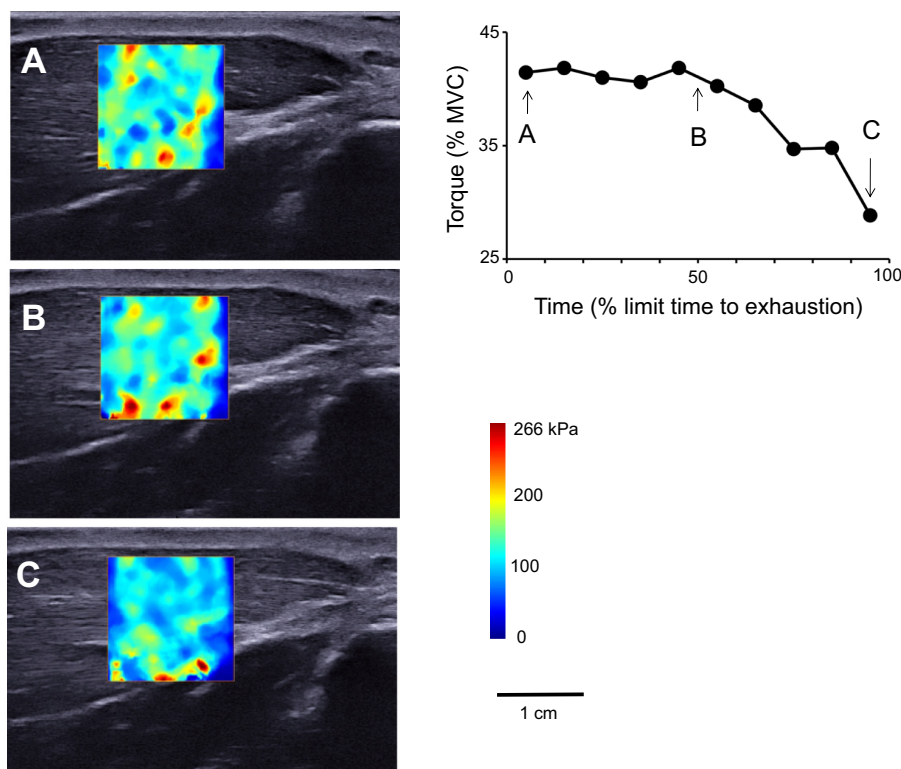


Fig. 2. Typical example of shear elastic modulus measurements of the abductor digiti minimi during the fatiguing contraction (*experiment I*). The start (A), middle (at $\sim 50\%$ of the total duration; B), and end of the time to exhaustion (T_{lim}) contraction (C) are shown. The colored region represents the shear elasticity map, with the scale to the right of the figure. To obtain a representative value, the shear elastic modulus (in kPa) was averaged over the greatest muscular area, avoiding aponeurosis. MVC, maximal voluntary contraction.

A mean shear elastic modulus value was thus calculated over this ROI. Due to limitations of the current version of the ultrasonic scanner, shear elastic modulus measurements saturated at 266 kPa, limiting the range of analysis for most of the participants. This value was never reached for submaximal fatiguing contractions. For “ramp contractions”, once any value (corresponding to a 1 mm × 1 mm subregion) within the ROI reached 266 kPa, there was no further analysis at that force and any higher force.

For *experiment I*, the EMG-RMS/torque and shear elastic modulus/torque relationships obtained for “ramp contractions” were fitted to a linear model (4, 34) to calculate slope (*a*) and y-intercept (*b*). To assess the fit for the first ramp, the coefficient of determination (R^2) and the error of estimation [i.e., RMS deviation ($\text{RMS}_{\text{devR1}}$)] were calculated for both EMG and SSI measurements (4). The change of the EMG-RMS/torque and shear elastic modulus/torque relationships with fatigue was assessed by calculating a RMS deviation between the first and the third ramp ($\text{RMS}_{\text{devR1-R3}}$), respectively, achieved before and after T_{lim} .

Previously determined “*a*” and “*b*” coefficients during the first ramp contraction were used to estimate torque during the T_{lim} from both EMG-RMS and shear elastic modulus values. T_{lim} was splitted into 10 equal time-windows; the averaged values of both measured and estimated torques were calculated for each. RMS deviation ($\text{RMS}_{\text{devTlim}}$) was then calculated to quantify the error of estimation throughout the contraction. Finally, median frequency (MF) of the EMG signal was computed during T_{lim} as an indirect evaluation of neuromuscular fatigue (29).

For *experiment II*, to test the repeatability, an average value of shear elastic modulus over the entire contraction was calculated for each 15-s contraction. For the submaximal fatiguing contraction, each series of five successive shear elastic modulus measurements was averaged to obtain a representative value. Thus we obtained 4–11 averaged values per muscle, depending on the duration of the contraction, and thus on the participant.

Statistical Analysis

For *experiment I*, we first determined the intrasession repeatability of the EMG-RMS/torque and shear elastic modulus/torque relationships of the two “ramp contractions” (R1 vs. R2) performed before the T_{lim} (i.e., without fatigue). For this purpose, the equations of the linear regressions were used to estimate EMG-RMS or shear elastic modulus values at 15, 30, and 50% of MVC (50% of MVC being the maximal value of torque common to all subject for the shear elastic modulus/torque relationship, due to shear elastic modulus measurements saturation). For each of the three torque levels, the repeatability was assessed by the intraclass correlation coefficient (ICC), standard error of measurement (SEM) and coefficient of variation (CV), as recommended by Hopkins (19).

For all data, normality testing consistently passed the Kolmogorov-Smirnov normality test (Statistica V10, Statsoft, Maison-Alfort, France), and thus the values are reported as a mean $\pm$ SD throughout the text and Figs. 4 and 5. To verify that T_{lim} induced neuromuscular fatigue, MVC obtained before and after the T_{lim} were compared using a paired *t*-test. Also, a two-way repeated-measures ANOVA [random factor: participant; between-subject factor: method (torque measured

during SSI session and torque measured during EMG session) and time (10 equal time-windows)] was used to verify that the torque decreased during T_{lim} contraction. Finally, for EMG session, an additional one-way repeated-measures ANOVA [random factor: participant; between-subject factor: time (10 equal time-windows)] was used to test the main effect of time on the MF during the T_{lim} contraction.

The effect of fatigue on the ability to estimate torque was tested for both ramp and T_{lim} contractions. First, a paired *t*-test was used to compare the $\text{RMS}_{\text{devR1-R3}}$ between EMG and SSI. Subsequently, a two-way repeated-measures ANOVA [random factor: participant; between-subject factor: methods (EMG and SSI) and time (10 equal time-windows)] was used to test the effects of the method and the time on the $\text{RMS}_{\text{devTlim}}$. Post hoc analyses were performed using Tukey’s method. The level of significance was set as $P < 0.05$.

For *experiment II*, the intrasession repeatability of the shear elastic modulus of each leg extensor muscle at 25% of MVC (measured during the six 15-s contractions) was assessed by the ICC, the SEM, and the CV. No statistical analysis was performed due to high interindividual variability of change in shear elastic modulus during the fatiguing submaximal exercise. Indeed, a lack of significant difference would not have indicated an absence of change, as we observed opposite changes between subjects in some cases.

RESULTS

Experiment I

Accuracy and repeatability of torque estimation during ramp contractions. Among the 36 “ramp contractions” (3 ramps $\times$ 12 participants), the saturation level of the shear elastic modulus at 266 kPa was reached 29 times before the end of the ramp. Consequently, “ramp contractions” were analyzed up to $58.3 \pm 14.2\%$ of MVC.

Figure 3 depicts an example of a typical relationship obtained between EMG-RMS and torque and between shear elastic modulus and torque. Mean R^2 of the linear regression associated to the first ramp performed without fatigue was 0.947 ± 0.020 (range: 0.912–0.981) for EMG-RMS/torque relationships and 0.982 ± 0.009 (range: 0.968–0.992) for shear elastic modulus/torque relationships. The $\text{RMS}_{\text{devR1}}$ values associated with this fitting of the first ramp was $3.9 \pm 1.3\%$ of MVC (range: 1.6–5.6% of MVC) for EMG-RMS/torque relationship and $1.9 \pm 0.9\%$ of MVC (range: 0.7–3.1% of MVC) for shear elastic modulus/torque relationships.

Results concerning the assessment of repeatability between the two ramp contractions performed without fatigue are shown in Table 1. For both techniques (EMG and SSI), ICC values were high (from 0.957 to 0.985) and SEM values low (from 1.2 to 4.0% of the maximal EMG-RMS value for EMG and from 4.5 to 8.2 kPa for SSI). In most cases, the CV was lower than 10% (except for the EMG at 15% of the MVC),

Table 1. Repeatability of both EMG-RMS and shear elastic modulus estimation during the two first ramps (without fatigue) at three different contraction levels

	15% of MVC			30% of MVC			50% of MVC		
	ICC	SE	CV, %	ICC	SE	CV, %	ICC	SE	CV, %
EMG-RMS	0.979	1.3	20.6	0.980	2.3	9.1	0.975	4.0	9.4
Shear elastic modulus	0.957	4.5	9.8	0.985	4.7	4.9	0.981	8.3	4.7

Standard error of measurement (SE) is expressed in % for electromyography (EMG)-root mean square (RMS) and in kPa for shear elastic modulus. MVC, maximal voluntary contraction; ICC, intraclass coefficient correlation; CV, coefficient of variation.

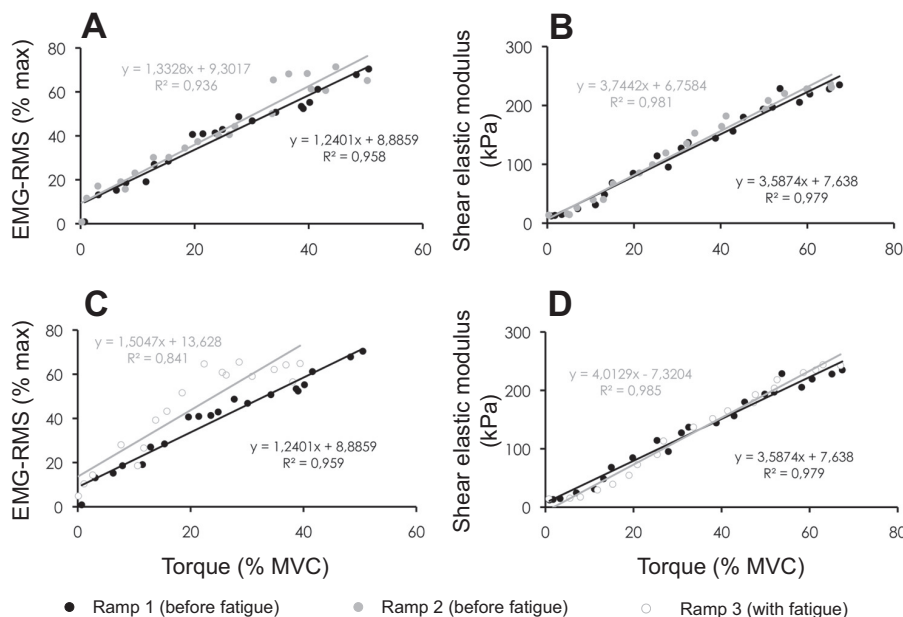


Fig. 3. Typical electromyography (EMG)/torque and shear elastic modulus/torque linear relationships (*participant 1*). A and B: the relationships obtained for EMG-root mean square (RMS) and shear elastic modulus without fatigue (first two ramps), respectively. They were used to assess the repeatability of the measurements. C and D: linear regressions obtained without (first ramp) and with (third ramp) fatigue for EMG-RMS and shear elastic modulus, respectively.

indicating good repeatability of ramp contractions for both EMG and SSI.

Occurrence of fatigue during T_{lim} contraction. The average duration of the T_{lim} contraction was 227.5 ± 124.2 s during the EMG session and 227.6 ± 83.7 s during the SSI session. MVC significantly decreased by $-30.0 \pm 17.8\%$ ($P < 0.0001$) after the T_{lim} contraction. ANOVA revealed a significant main effect of time ($P < 0.0001$) on the torque during the T_{lim} contraction, indicating a decrease in torque after 90% of the T_{lim} . Finally, MF of the abductor digiti minimi EMG signal significantly decreased during T_{lim} contraction from 110 ± 28 to 76 ± 22 Hz ($P < 0.0001$).

Effect of fatigue on the ramp contractions. A significantly higher $RMS_{devR1-R3}$ value (i.e., between ramps 1 and 3; $P = 0.047$) was found for EMG-RMS/torque relationships ($10.3 \pm 12.6\%$ of MVC) than for shear elastic modulus/torque relationships ($3.7 \pm 2.6\%$ of MVC). This means that the EMG-RMS/torque relationship was more significantly affected by fatigue.

Effect of fatigue on the accuracy of individual muscle torque estimation. Figure 4, A and B, depicts an individual example of changes in the measured and estimated torques during T_{lim} contraction for both EMG and SSI sessions. It clearly shows that torque estimated using SSI followed changes in the recorded torque, while it was not the case for the torque estimated using EMG. This result is confirmed by Fig. 4, C and D, that depicts averaged changes across all the participants. ANOVA revealed a main effect of "method" ($P < 0.0001$) and "time" ($P < 0.0001$) and an interaction effect "method $\times$ time" ($P = 0.0001$) on the $RMS_{devTlim}$. More precisely, we found a significantly greater $RMS_{devTlim}$ for the EMG session ($15.3 \pm 3.8\%$ of MVC) than for the SSI session ($5.7 \pm 0.9\%$ of MVC), indicating an overall more accurate estimation of muscle torque using SSI compared with EMG. Moreover, post hoc revealed that $RMS_{devTlim}$ significantly increased during EMG session (from $9.5 \pm 3.6\%$ of MVC at the beginning to $20.0 \pm$

12.6% of MVC at the end of the T_{lim}), whereas it remained constant during SSI session (Fig. 5).

Experiment II

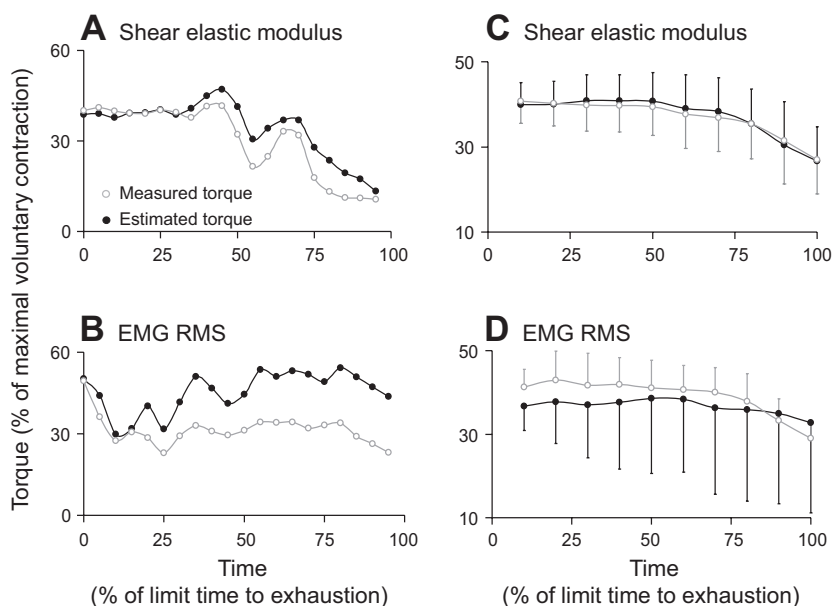
Repeatability of shear elastic modulus during submaximal knee extension. Table 2 depicts the results of repeatability of the EMG-RMS and the shear elastic modulus measured during the 15-s nonfatiguing contractions performed at 25% of MVC. ICC values were high (from 0.898 to 0.982) and SEM values were relatively low ($<1.5\%$ of $EMG-RMS_{max}$ and <5.9 kPa for EMG-RMS and shear elastic modulus, respectively). In most cases, the CV was lower than 10% (except for the shear elastic modulus of the rectus femoris, CV = 13.2%), indicating an overall good repeatability of measurements.

Changes in load sharing. The average T_{lim} of the constant-load isometric knee extension was 243.5 ± 102.4 s (range: 145–418 s).

EMG data from antagonist muscles (i.e., long head of biceps femoris and semitendinosus) could not be systematically analyzed. For three participants, the EMG signal of these muscles was lost, certainly because of the electrode location between the thigh and the seat. For the five participants exhibiting usable EMG signals for biceps femoris, EMG-RMS increased by $1.5 \pm 3.3\%$ of the maximal value between the beginning and the end of the submaximal fatiguing contraction. Thus the change in antagonist activity was negligible.

Figure 6 shows, for each recorded muscle, the change in EMG-RMS and shear elastic modulus across the fatiguing contraction for the four participants who exhibited the most significant changes in load sharing, which is defined here as opposite changes in shear elastic modulus between synergistic muscles (data from the four others participants are shown in Fig. 7). Depending on the participant, different changes in load sharing were observed, e.g., 1) between vastus lateralis/rectus femoris and vastus medialis after 75% of T_{lim} in *participant 1*;

Fig. 4. Individual (A and B) and averaged (C and D) changes of both the measured and estimated torque throughout the fatiguing contraction (*experiment 1*). Note that, for the typical individual example (*participant 4*), values were averaged over 20 equal time-windows for both the supersonic shear imaging (SSI) session (A) and EMG session (B) to provide more precision. C and D: averaged results across all the participants. Values are means $\pm$ SE.



2) mainly between rectus femoris and vastus lateralis in *participant 6*. In addition, for *participant 2*, an increase for rectus femoris with no extreme changes for other synergists (vastii) was observed.

An increase in EMG-RMS for a given muscle was observed without any increase in its shear elastic modulus, i.e., in its force (e.g., vastus lateralis and vastus medialis for *participant 2*). However, an increase in EMG-RMS was also associated with an increase in shear elastic modulus of the muscle in other participants (e.g., rectus femoris in *participants 2* and *6*).

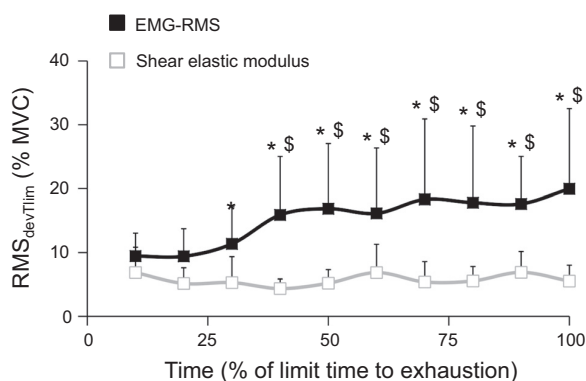


Fig. 5. Mean error of torque estimation throughout the fatiguing contraction (*experiment 1*). For each subject, RMS deviation of T_{lim} ($RMS_{devTlim}$) values (in %MVC) were averaged over 10 equal time-windows for both EMG and SSI sessions. Mean $RMS_{devTlim}$ across subjects was significantly greater for EMG session (mean value across the contraction: $15.3 \pm 3.8\%$ of MVC) than for SSI session (mean value across the contraction: $5.7 \pm 0.9\%$ of MVC), indicating an overall more accurate estimation of torque with shear elastic modulus than EMG-RMS. Moreover, mean $RMS_{devTlim}$ significantly increased during EMG session, whereas it remained constant during SSI session. Values are means $\pm$ SE. *Significant difference ($P < 0.05$) between the two methods (EMG-RMS and shear elastic modulus). \$Significant increase compared with the first value at 10% of T_{lim} .

DISCUSSION

One of the main challenges in biomechanics is experimentally estimating muscle force [for a review, see Erdemir et al. (13)]. The present study validates our hypothesis that the shear elastic modulus, averaged across a representative muscle region, also follows changes in torque during a fatiguing isometric contraction, and thus it is an accurate index of individual muscle force under such experimental conditions. We further demonstrated that this method could highlight changes in the load sharing between synergistic muscles during fatiguing constant-load isometric contraction. The present study is a step forward in showing that individual muscle force can be experimentally estimated during a wide range of contractions and conditions.

Assessment of Fatigue (*Experiment 1*)

MVC measured immediately after the third ramp contractions of *experiment 1* (i.e., after the T_{lim} contraction) was significantly decreased by $\sim 30\%$ compared with the first MVC performed without fatigue. During the T_{lim} contraction, both torque and MF significantly decreased. According to the definition of the neuromuscular fatigue (2, 12) and the decrease in MF (32), these results confirm that the T_{lim} contractions induced neuromuscular fatigue and thus allow us to conclude that we, in fact, estimated an index of individual muscle force during a fatiguing task.

Estimation of Muscle Force From EMG (*Experiment 1*)

Our results obtained during the EMG session are in accordance with the well-known incapability to estimate muscle force from surface EMG during fatiguing contractions (6, 10, 27). Indeed, $RMS_{devTlim}$ significantly increased during the T_{lim} , reaching $20.0 \pm 12.6\%$ of MVC at the end of the exercise (Fig. 5). This impairment in the precision of the force estimation may be explained by the alteration of the EMG activity level-force relationship when fatigue occurs (11). Indeed, fa-

Table 2. Repeatability of both EMG-RMS and shear elastic modulus values obtained for vastus medialis, vastus lateralis, and rectus femoris during isometric knee extension at 25% of MVC

	Vastus Medialis			Vastus Lateralis			Rectus Femoris		
	ICC	SE	CV, %	ICC	SE	CV, %	ICC	SE	CV, %
EMG-RMS	0.950	1.4	8.0	0.969	1.5	7.60	0.982	0.6	5.7
Shear elastic modulus	0.928	5.9	8.2	0.898	5.7	6.7	0.973	3.4	13.2

SE is expressed in % for EMG-RMS and in kPa for shear elastic modulus.

tigue induces changes in the shape of the motor unit action potentials due to changes in the shape of the intracellular action potential and/or in the propagation velocity of these potentials. Because these changes do not relate fully to the change in the motor unit twitch forces (9, 11), EMG amplitude (i.e., sum of motor unit action potentials) and force level (i.e., sum of motor unit twitches) change differently with fatigue.

Estimation of Muscle Force From SSI (Experiment I)

The first main result of the present study is that shear elastic modulus measured by SSI provides an accurate index of muscle force when neuromuscular fatigue occurs. During the fatiguing task, the changes in the torque estimated from shear elastic

modulus measurements followed the changes in the torque measured, leading to a constant $\text{RMS}_{\text{devTlim}}$ (i.e., from $6.9 \pm 4.0\%$ of MVC at the beginning to $5.5 \pm 2.5\%$ of MVC at the end of the T_{lim} contraction, Fig. 3). This error is similar to the error previously reported by Bouillard et al. (4) during a nonfatiguing isometric contraction with random changes in torque ($4.5 \pm 2.5\%$ of MVC), suggesting that the ability to provide an accurate index of individual muscle force using SSI is unaffected by fatigue. Moreover, the linear relationships between shear elastic modulus and torque were few affected by fatigue (i.e., $\text{RMS}_{\text{devR1-R3}} = 3.7 \pm 2.6\%$ of MVC). It is well known that the muscle-tendon creep phenomenon that occurs during sustained isometric contractions induces changes in muscle-tendon elastic properties, but

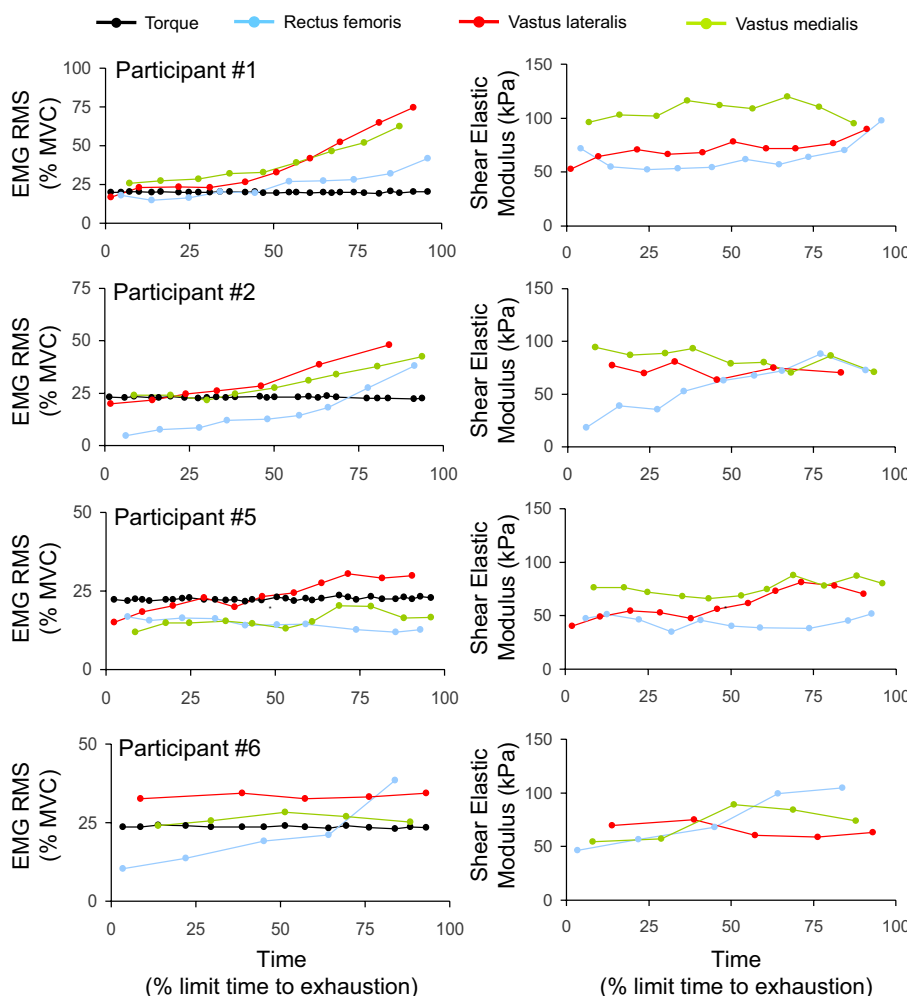


Fig. 6. Evidence of change in load sharing during the constant-load submaximal contraction (experiment II). Five successive shear elastic modulus values were alternatively recorded from vastus medialis, vastus lateralis, and rectus femoris during the submaximal fatiguing contraction. These five values were averaged to obtain a more representative value. Only data from the four participants who exhibited the most significant changes in load sharing (defined here as opposite changes in shear elastic modulus between synergistic muscles) are shown in this figure. Note that three points are missing (i.e., two for vastus lateralis for participant 2, and one for rectus femoris for participant 5) because of the incapability to precisely reposition the probe on the correct location in <15 s (i.e., taking into account the marks on the skin and in a way to obtain a good ultrasound image). The results for the other participants are shown in Fig. 7. Error bars are not displayed because the very low standard deviations make them unreadable (i.e., too small compared with the graph scale).

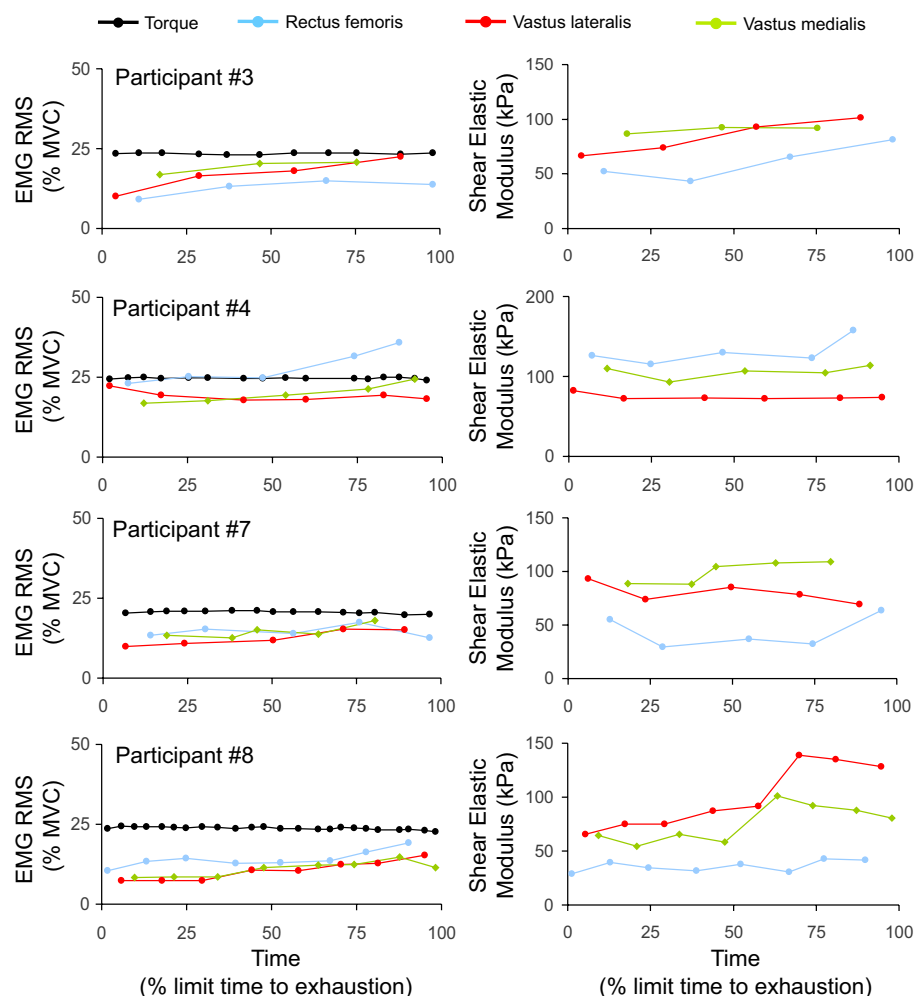


Fig. 7. Evidence of change in load sharing during the constant-load submaximal contraction. Data are from the four participants who exhibited the least significance changes (*experiment II*). Five successive shear elastic modulus values were alternatively recorded from vastus medialis, vastus lateralis, and rectus femoris during the submaximal fatiguing contraction. These five values were averaged to obtain a more representative value. The fact that the stiffness of all the three muscles either stays the same or increases in some participants (e.g., *participant 4*) could be explained by sharing load strategy, implying the unmeasured vastus intermedius, which exhibits a similar volume as the vastus lateralis. Error bars are not displayed because the very low standard deviations make them unreadable (i.e., too small compared with the graph scale).

only during the first few seconds of exercise (e.g., 25, 28). Therefore, the conditioning performed in the present study was sufficient to eliminate the creep effects on the shear elastic modulus measurements.

Evidence of Changes in Load Sharing (Experiment II)

The second main result of the present study is that shear elastic modulus measurements performed by SSI can be used to document changes in load sharing that occur between synergist muscles during submaximal isometric fatiguing contraction. Our analysis did not account for the relative cross-sectional area of the muscle or their moment arms, and thus we cannot estimate the relative contribution of each muscle to knee torque production. But, the opposite changes in shear elastic modulus between knee extensors observed in several participants (Fig. 6) can be interpreted as changes in load sharing (3). Indeed, accounting for the relatively good repeatability of the shear elastic modulus measurements of the knee extensors at 25% of MVC, changes observed (e.g., +90 kPa for rectus femoris in *participant 2*, Fig. 6) can be attributed to changes in muscle coordination rather than to variations inherent to the technique. Notably, we did not record data from vastus intermedius, the fourth main knee extensor, which also could have been involved in changes in load sharing.

As clearly shown in *experiment I*, EMG amplitude cannot be used to accurately study muscle coordination during a fatiguing exercise. Individual results from *experiment II* confirm that fatigue dependence of the surface EMG amplitude is not predictable. Indeed, for some participant's muscles, EMG-RMS increased during a constant-load exercise to compensate for the decrease in the force that occurs in fatigued muscle fibers (e.g., vastus lateralis in *participant 2*; Fig. 6). However, in other participant's muscles (e.g., rectus femoris in *participant 2*; Fig. 6), EMG-RMS and force (indirectly assessed by shear elastic modulus herein) changed in similar ways. In other words, an increase in EMG activity level during a submaximal constant-load fatiguing exercise cannot be interpreted only as a sign of neuromuscular fatigue (20, 32), because it can also indicate an increase in muscle force to compensate for fatigue in other muscles, i.e., change in muscle coordination (22). Other studies are necessary to further understand the high interindividual variability reported for change in shear elastic modulus, i.e., variability in muscle coordination during fatigue.

Limitations

Despite the great interest of the technique in the field of biomechanics, several limitations have to be pointed out. First, due to the saturation at 266 kPa and the low temporal resolu-

tion (1 Hz), tasks that can be studied are limited to midlevel (below $\approx 40\text{--}80\%$ of MVC, depending on the muscle) isometric contractions. However, both the level of saturation and the acquisition frequency are mainly due to “software” limitations that could be improved in the near future. Second, shear elastic modulus is measured within a relatively small region (between 1 and 2 cm²) with regard to the volume of some muscles. Future investigations should be performed to determine whether the putative heterogeneity of muscle recruitment could really affect the measurements. Finally, we estimated an index of individual muscle force that can be used to accurately quantify relative changes in force in an individual human. It should be kept in mind that the actual muscular force (in Newtons) could not be directly estimated from SSI.

Conclusion and Perspectives

The present study is the first demonstration of an experimental technique that can accurately quantify relative changes in force in an individual human muscle during isometric fatiguing contraction. This result opens considerable perspectives into various fields, such as physiology, motor control, and biomechanics. For instance, it is difficult to dissociate the effects of neuromuscular fatigue and the putative compensations between muscles because of the fatigue dependence of the surface EMG signal (21, 22). The ability to precisely provide an index of force by SSI would lead to new studies concerning the adaptations of muscle coordination during fatiguing tasks, to better understand the mechanisms of intermuscular compensation.

GRANTS

This study was supported by grants from the European Regional Development Fund (ERDF, no. 37400), the Association Française contre les Myopathies no. 14597, and the Region des Pays de la Loire. K. Bouillard received a scholarship from ERDF.

DISCLOSURES

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

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Author contributions: K.B., F.H., A.G., and A.N. conception and design of research; K.B. performed experiments; K.B. analyzed data; K.B., F.H., A.G., and A.N. interpreted results of experiments; K.B., F.H., and A.N. prepared figures; K.B., F.H., and A.N. drafted manuscript; K.B., F.H., A.G., and A.N. edited and revised manuscript; K.B., F.H., A.G., and A.N. approved final version of manuscript.

REFERENCES

- Bercoff J, Tanter M, Fink M. Supersonic shear imaging: a new technique for soft tissue elasticity mapping. *IEEE Trans Ultrason Ferroelectr Freq Control* 51: 396–409, 2004.
- Bigland-Ritchie B, Woods JJ. Changes in muscle contractile properties and neural control during human muscular fatigue. *Muscle Nerve* 7: 691–699, 1984.
- Bouillard K, Nordez A, Hodges PW, Cornu C, Hug F. Evidence of changes in load sharing during isometric elbow flexion with ramped torque. *J Biomech* 45: 1424–1429, 2012.
- Bouillard K, Nordez A, Hug F. Estimation of individual muscle force using elastography. *PLoS One* 6: e29261, 2011.
- Buchanan TS, Lloyd DG, Manal K, Besier TF. Neuromusculoskeletal modeling: estimation of muscle forces and joint moments and movements from measurements of neural command. *J Appl Biomech* 20: 367–395, 2004.
- Carpentier A, Duchateau J, Hainaut K. Motor unit behaviour and contractile changes during fatigue in the human first dorsal interosseus. *J Physiol* 534: 903–912, 2001.
- Catheline S, Gennissou JL, Delon G, Fink M, Sinkus R, Abouelkaram S, Culioli J. Measuring of viscoelastic properties of homogeneous soft solid using transient elastography: an inverse problem approach. *J Acoust Soc Am* 116: 3734–3741, 2004.
- Deffieux T, Montaldo G, Tanter M, Fink M. Shear wave spectroscopy for in vivo quantification of human soft tissues visco-elasticity. *IEEE Trans Med Imaging* 28: 313–322, 2009.
- DeVries HA. Immediate and long term effects of exercise upon resting muscle action potential level. *J Sports Med Phys Fitness* 8: 1–11, 1968.
- Dideriksen JL, Enoka RM, Farina D. Neuromuscular adjustments that constrain submaximal EMG amplitude at task failure of sustained isometric contractions. *J Appl Physiol* 111: 485–494, 2011.
- Edwards RG, Lippold OC. The relation between force and integrated electrical activity in fatigued muscle. *J Physiol* 132: 677–681, 1956.
- Enoka RM, Stuart DG. Neurobiology of muscle fatigue. *J Appl Physiol* 72: 1631–1648, 1992.
- Erdemir A, McLean S, Herzog W, van den Bogert AJ. Model-based estimation of muscle forces exerted during movements. *Clin Biomech (Bristol, Avon)* 22: 131–154, 2007.
- Fuglevand AJ, Macefield VG, Bigland-Ritchie B. Force-frequency and fatigue properties of motor units in muscles that control digits of the human hand. *J Neurophysiol* 81: 1718–1729, 1999.
- Fuglevand AJ, Zackowski KM, Huey KA, Enoka RM. Impairment of neuromuscular propagation during human fatiguing contractions at submaximal forces. *J Physiol* 460: 549–572, 1993.
- Gandevia SC. Spinal and supraspinal factors in human muscle fatigue. *Physiol Rev* 81: 1725–1789, 2001.
- Gennissou JL, Catheline S, Chaffai S, Fink M. Transient elastography in anisotropic medium: application to the measurement of slow and fast shear wave speeds in muscles. *J Acoust Soc Am* 114: 536–541, 2003.
- Hoffman BW, Oya T, Carroll TJ, Cresswell AG. Increases in corticospinal responsiveness during a sustained submaximal plantar flexion. *J Appl Physiol* 107: 112–120, 2009.
- Hopkins WG. Measures of reliability in sports medicine and science. *Sports Med* 30: 1–15, 2000.
- Housh TJ, Perry SR, Bull AJ, Johnson GO, Ebersole KT, Housh DJ, deVries HA. Mechanomyographic and electromyographic responses during submaximal cycle ergometry. *Eur J Appl Physiol* 83: 381–387, 2000.
- Hug F, Dorel S. Electromyographic analysis of pedaling: a review. *J Electromyogr Kinesiol* 19: 182–198, 2009.
- Hug F. Can muscle coordination be precisely studied by surface electromyography? *J Electromyogr Kinesiol* 21: 1–12, 2011.
- Keenan KG, Farina D, Maluf KS, Merletti R, Enoka RM. Influence of amplitude cancellation on the simulated surface electromyogram. *J Appl Physiol* 98: 120–131, 2005.
- Kouzaki M, Shinohara M, Masani K, Kanehisa H, Fukunaga T. Alternate muscle activity observed between knee extensor synergists during low-level sustained contractions. *J Appl Physiol* 93: 675–684, 2002.
- Kubo K, Kanehisa H, Kawakami Y, Fukunaga T. Effects of repeated muscle contractions on the tendon structures in humans. *Eur J Appl Physiol* 84: 162–166, 2001.
- Lebreton E. Hypothenar eminence. *Chir Main* 29: 213–223, 2010.
- De Luca CJ. Myoelectrical manifestations of localized muscular fatigue in humans. *Crit Rev Biomed Eng* 11: 251–279, 1984.
- Maganaris CN, Baltzopoulos V, Sargeant AJ. Repeated contractions alter the geometry of human skeletal muscle. *J Appl Physiol* 93: 2089–2094, 2002.
- Merletti R, Knaflitz M, De Luca CJ. Myoelectric manifestations of fatigue in voluntary and electrically elicited contractions. *J Appl Physiol* 69: 1810–1820, 1990.
- Nordez A, Gennissou JL, Casari P, Catheline S, Cornu C. Characterization of muscle belly elastic properties during passive stretching using transient elastography. *J Biomech* 41: 2305–2311, 2008.
- Nordez A, Guével A, Casari P, Catheline S, Cornu C. Assessment of muscle hardness changes induced by a submaximal fatiguing isometric contraction. *J Electromyogr Kinesiol* 19: 484–491, 2009.
- Petrofsky JS. Frequency and amplitude analysis of the EMG during exercise on the bicycle ergometer. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 41: 1–15, 1979.
- Seireg A, Arvikar RJ. A mathematical model for evaluation of forces in lower extremities of the musculo-skeletal system. *J Biomech* 6: 313–326, 1973.
- Vigreux B, Cnockaert JC, Pertuzon E. Effects of fatigue on the series elastic component of human muscle. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 45: 11–17, 1980.
- Zhang LQ, Rymer WZ. Reflex and intrinsic changes induced by fatigue of human elbow extensor muscles. *J Neurophysiol* 86: 1086–1094, 2001.

Étude #4

Effet d'une fatigue localisée du *vastus lateralis* sur la répartition des forces entre les extenseurs du genou

Publication associée :

Bouillard K., Jubeau M., Nordez A., & Hug F. (Sous Presse)

Effect of vastus lateralis fatigue on load sharing between quadriceps femoris muscles during isometric knee extensions. *Journal of Neurophysiology*. doi: 10.1152/jn.00595.2013.

Introduction

Nous avons précédemment montré qu'il existe une relation linéaire entre la force produite par un muscle et son module d'élasticité de cisaillement mesuré par la technique Supersonic Shear Imaging (étude #1). En outre, cette relation n'est pas altérée par la fatigue neuromusculaire (étude #3). Ceci a permis d'observer chez certains sujets des changements de répartition des forces entre différents muscles d'un même groupe musculaire au cours d'une contraction isométrique prolongée (étude #3). Cependant, ce phénomène n'a été observé que chez 4/8 sujets et, chez ces sujets, la stratégie utilisée semblait relativement variable (les compensations n'impliquaient pas toujours les mêmes muscles). L'explication d'une telle hétérogénéité reste inconnue. Ces stratégies de compensations pourraient par exemple s'organiser en fonction de la localisation privilégiée de la fatigue. Si les coordinations initiales diffèrent entre les sujets, la localisation de la fatigue apparaissant au cours de l'exercice (et donc les stratégies de compensation) pourrait également s'avérer variable d'un sujet à l'autre. Afin de tester cette hypothèse, nous avons induit par électromyostimulation (EMS) une fatigue localisée du *vastus lateralis* (Akima et al., 2002), puis observé les évolutions de la répartition des forces entre les extenseurs du genou survenant immédiatement après le protocole de stimulation et au cours d'une contraction prolongée.

Méthode

16 sujets ont participé à cette étude ($24,6 \pm 2,6$ ans; $180,0 \pm 6,7$ cm; $73,9 \pm 9,8$ kg).

Le protocole était divisé en deux sessions (une session « contrôle » et une session « EMS ») réalisées à environ 5 jours d'intervalle. Lors de chaque session, les sujets commençaient par réaliser deux contractions isométriques maximales volontaires (MVC) suivies de 6 extensions isométriques du genou de 10 secondes à 20% de la MVC (3 minutes de récupération entre les MVC et 30 secondes de récupération entre les contractions sous-maximales). Au cours de chaque contraction

sous-maximale, le module d'élasticité de cisaillement d'un des trois extenseurs superficiels du genou (i.e., *vastus lateralis*, *vastus medialis* et *rectus femoris*) était mesuré, de manière à ce que chaque muscle soit mesuré deux fois. Lors de la session EMS, un protocole d'électromyostimulation de 5 minutes visant à induire une fatigue locale du *vastus lateralis* était réalisé (pour plus de détails cf. IV - Matériels et Méthodes). Immédiatement à la suite du protocole de stimulation, il était demandé aux sujets de réaliser une contraction maximale volontaire afin de quantifier la fatigue. Lors de la session contrôle, une période de repos de 5 minutes était observée. Ensuite, quelle que soit la session, les sujets devaient réaliser une extension isométrique du genou à 20% de la MVC menée jusqu'à épuisement (Tlim). Pendant la contraction, le module d'élasticité de cisaillement des trois muscles était mesuré, i.e., la sonde était alternativement déplacée d'un muscle à l'autre. Pour terminer, les sujets devaient réaliser une dernière contraction maximale volontaire afin de quantifier la fatigue.

Résultats & Discussion

Les valeurs de MVC et les durées de Tlim ont permis de démontrer que le protocole de stimulation avait bien induit une fatigue neuromusculaire. En effet, la force maximale volontaire diminuait de $273,9 \pm 67,3$ N.m au début de la session EMS à $226,2 \pm 72,7$ N.m juste après le protocole de stimulation ($P < 0,001$). D'autre part, la durée moyenne du Tlim était significativement plus courte lors de la session EMS que lors de la session contrôle (275 ± 212 vs. 328 ± 261 sec, i.e., chute de 16% ; $P = 0,023$).

Les valeurs de module d'élasticité de cisaillement du VL n'étaient pas significativement différentes au début des deux sessions ($59,5 \pm 17,0$ kPa et $62,8 \pm 18,8$ kPa respectivement pour la session contrôle et la session EMS ; $P = 1$). En revanche, au début du Tlim, la valeur de module était significativement plus faible lors de la session EMS (i.e., après le protocole de stimulation) que lors

de la session contrôle ($54,6 \pm 11,8$ kPa et $68,4 \pm 19,2$ kPa respectivement pour la session contrôle et la session EMS ; $P=0,011$). Aucune différence n'a été rapportée pour les muscles VM et RF.

	Sessions contrôle			Session EMS		
	RF	VL	VM	RF	VL	VM
#1				11,9		12,4
#2		16,0		14,0	-29,5	-19,8
#3	9,2		6,7	5,7		5,8
#4		17,5		6,9		16,8
#5	7,0		31,9	-8,2	-9,2	-5,6
#6	5,8	12,2	24,8	6,9		8,3
#7	-20,1		-9,8	-5,4		16,7
#8			7,5	-5,3		
#9	14,4	24,2		-13,4	-27,5	6,8
#10		18,8		-7,8	-10,0	-14,7
#11	5,2			12,0		-6,8
#12	-11,3	20,6	10,8	4,2		
#13	15,2			-42,9		
#14	5,3			6,9	-11,3	7,4
#15	3,6	12,9			-41,9	9,4

 augmentation
 aucune évolution
 diminution (en kPa)

Figure 25 : Évolutions du module d'élasticité de cisaillement, pour chaque sujet, entre les contractions de 10 secondes et le début du Tlim (i.e., immédiatement après le protocole de stimulation lors de la session EMS). Pour chaque muscle, l'évolution était considérée comme une augmentation (en bleu) ou une diminution (en rouge) si sa valeur absolue était supérieure à l'erreur standard de mesure (SEM) déterminée entre les deux mesures de modules réalisées lors des contractions de 10 secondes (i.e., 3,4, 6,7 and 5,5 kPa pour RF, VL et VM, respectivement). Tandis que 7 sujets présentaient une augmentation du module du VL lors de la session « contrôle » (les autres ne présentant aucune évolution), 6 sujets présentaient une diminution du module du VL lors de la session EMS.

La valeur moyenne du module d'élasticité du VL sur l'ensemble du Tlim était significativement plus faible lors de la session EMS que lors de la session contrôle ($74,4 \pm 20,3$ et $59,4 \pm 14,0$ kPa respectivement pour la session contrôle et la session EMS ; $P=0,019$). Mais aucune différence n'a été rapportée pour les muscles VM et RF. Les évolutions moyennes du module

rapportées pour chacun des trois muscles au cours du Tlim n'étaient pas significativement différentes et une augmentation générale significative a été rapportée, reflétant théoriquement une légère augmentation de la force produite par les trois muscles extenseurs du genou étudiés. Le couple de force externe restant constant, cette augmentation pourrait s'expliquer par une augmentation de l'activation des muscles antagonistes telle qu'elle a déjà été rapportée (Psek & Cafarelli, 1993) ou par une diminution de la force produite par le *vastus intermedius*.

	Sessions contrôle			Session EMS		
	RF	VL	VM	RF	VL	VM
#1		8.6	28.5	-9.6	12.4	18.3
#2	-10.3	24.1	17.7	22.8	-11.3	
#3	50.3	-17.9	-13.5	34.5	8.4	-22.4
#4	63.8	18.9		27.9		
#5	16.2		-9.2	13.0	37.7	-10.4
#6		19.8	26.1	16.3		26.0
#7	13.9	18.8	32.8	14.1	23.6	-24.1
#8	-3.8	9.1	15.2	4.7	16.4	8.4
#9	-11.8	7.2	-6.8	-7.8		50.8
#10	21.1	13.6		25.8	6.8	25.9
#11	15.7	23.8		24.6	15.8	12.5
#12	-16.6	-15.6	-14.5	-21.3	-8.9	-7.6
#13	-27.6	41.7		7.1	11.2	7.4
#14	5.9	9.2		-4.1	21.9	
#15		24.4	27.9		16.8	35.5

augmentation
 aucune évolution
 diminution (en kPa)

Figure 26 : Évolutions du module d'élasticité de cisaillement, pour chaque sujet, entre le début et la fin du Tlim. Ces résultats suggèrent, chez certains sujets, des stratégies de compensation, mais celles-ci présentent une grande variabilité inter-individuelle.

Ainsi, bien que de manière générale la force produite par le VL est plus faible lorsque ce muscle est préalablement fatigué, aucune stratégie systématique de compensation impliquant le VM et le RF n'a été rapportée [ni immédiatement après le protocole d'électrostimulation (figure 25), ni

au cours du Tlim (figure 26)]. Cette absence de variation (i.e., statistiquement significative) ne signifie pas que la chute de la force produite par le VL n'a pas été compensée, mais que la stratégie de compensation varie d'un sujet à l'autre comme l'a montré l'analyse qualitative des données individuelles. Il est également possible que les sujets aient compensé avec des muscles non directement liés à la tâche mais capables de produire un couple d'extension de la jambe (e.g., *erector spinae*, *gluteus maximus* et *medius harmstring*)

Conclusion

Les résultats de cette étude montrent que la fatigue localisée du *vastus lateralis* n'induit pas une stratégie de compensation commune à tous les sujets. Du point de vue des théories considérant le contrôle du mouvement comme optimal, cette variabilité suggère que les sujets n'optimisent pas le même critère, ou alors qu'ils tendent vers l'optimisation du même critère mais que l'expression de cette optimisation varie d'un sujet à l'autre. Il s'agit ici d'une première étape vers l'exploration de questions neurophysiologiques innovantes grâce à l'utilisation du module d'élasticité comme un index de la force musculaire.

Effect of vastus lateralis fatigue on load sharing between quadriceps femoris muscles during isometric knee extensions

AQ: 1

Killian Bouillard,¹ Marc Jubeau,¹ Antoine Nordez,¹ and François Hug^{1,2}

¹Laboratory “Motricité, Interactions, Performance” (EA 4334), UFR STAPS, University of Nantes, Nantes, France; and

²NHMRC Centre of Clinical Research Excellence in Spinal Pain, Injury and Health, School of Health and Rehabilitation Sciences, The University of Queensland, Brisbane, Australia

Submitted 22 August 2013; accepted in final form 15 November 2013

AQ: 2

Bouillard K, Jubeau M, Nordez A, Hug F. Effect of vastus lateralis fatigue on load sharing between quadriceps femoris muscles during isometric knee extensions. *J Neurophysiol* 111: 000–000, 2014. First published November 20, 2013; doi:10.1152/jn.00595.2013.—The present study aimed to investigate the effects of selective fatigue (i.e., one muscle of the quadriceps) on load sharing strategies during submaximal knee extensions. Shear wave elastography was used to measure muscle shear elastic modulus, as this is considered to be an index of individual muscle force. Sixteen participants attended two experimental sessions that each involved six 10-s knee extensions at 20% of maximal voluntary contraction (MVC) followed by a sustained submaximal isometric knee extension at 20% of MVC, until task failure (Tlim). Between the 10-s contractions and Tlim, participants were required to rest (5 min) for the control session or underwent 5 min of electromyostimulation (EMS) on vastus lateralis (EMS session). Compared with the control session, vastus lateralis shear elastic modulus values were significantly lower after EMS considering both the start of Tlim (54.6 ± 11.8 vs. 68.4 ± 19.2 kPa; $P = 0.011$) and the entire Tlim contraction (59.0 ± 14.0 vs. 74.4 ± 20.3 kPa; $P = 0.019$). However, no significant differences were observed for the other recorded muscles (vastus medialis and rectus femoris; both $P = 1$), i.e., different patterns of changes were found between participants. In conclusion, this study demonstrates that prefatiguing a single agonist muscle does not lead to a consistent redistribution of load sharing among the quadriceps muscles between individuals. These results suggest that the central nervous system does not use a common principle among individuals to control load sharing when neuromuscular fatigue occurs.

elastography; muscle coordination; electromyostimulation; supersonic shear imaging; shear wave elastography

AQ: 3

THE REDUNDANCY of the musculoskeletal system implies vast degrees of freedom. Consequently, a given joint moment can be produced by an infinite number of muscle force combinations. The question of how the central nervous system (CNS) manages load sharing between muscles is central to the understanding of motor control (Erdemir et al. 2007), for design of robotic and prosthetic systems that mimic or restore human movement (Veeger et al. 2004) and for the improvement of rehabilitation programs (Fox 1975; Zory et al. 2005).

Modeling approaches (e.g., Erdemir et al. 2007; Tsirakos et al. 1997) and/or experimental techniques such as electromyography (EMG) (e.g., Buchanan et al. 1986; Praagman et al. 2010; Zhang et al. 2003) have been proposed to study load sharing strategies. However, because of the lack of experimen-

AQ: 4

tal techniques, the validity of the biomechanical models cannot be established (Dennerlein et al. 1998; Erdemir et al. 2007). Although EMG can be used to study the neural control of muscle coordination during both isometric and dynamic contractions (d’Avella et al. 2003; Bizzi and Cheung 2013), it cannot be used to accurately predict muscle force (Disselhorst-Klug et al. 2009). First, during dynamic contractions, muscle length change distorts the relationship between activity and force. Consequently, the same force can be achieved at different activation levels if the muscle operates at different lengths (Altenburg et al. 2009). Second, surface and fine-wire EMG signals do not provide any information about passive force that also depends on the muscle length. Finally, this inability to use EMG to accurately estimate muscle force is confounded further during fatiguing tasks, where the presence of neuromuscular fatigue impairs the relationship between surface EMG activity and force (Dideriksen et al. 2011; Edwards and Lippold 1956; Enoka and Stuart 1992; De Luca 1984), leading to unacceptable errors. For instance, an error of $\approx 20\%$ of the maximal voluntary contraction (MVC) was observed when muscle force was estimated from the EMG during an isometric fatiguing contraction performed at 40% of MVC (Bouillard et al. 2012a). These limitations may explain the lack of reliable information regarding the effect of neuromuscular fatigue on load sharing strategies.

AQ: 7

A strong linear relationship exists between muscle shear elastic modulus measured by a shear wave elastographic technique (supersonic shear imaging, SSI) and individual muscle force (Bouillard et al. 2011), and this relationship is not altered by fatigue (Bouillard et al. 2012a). Consequently, SSI can be used to quantify relative changes in force for an individual muscle during isometric fatiguing contractions (Bouillard et al. 2012a). Taking advantage of this experimental technique, Bouillard et al. (2012a) reported evidence of changes in load sharing among the knee extensors during a sustained isometric fatiguing contraction. However, this was not observed in all participants, and when it was observed participants did not exhibit the same strategies, i.e., compensations did not systematically occur between the same muscles. The origin of these differences remains unclear. It is possible that participants performed the task differently (different load sharing across muscles), and thus fatigue was distributed differently among the quadriceps muscles. This would mean that people would adopt a compensation strategy specific to fatigue location [i.e., muscle(s) where the fatigue predominantly occurred]. One approach to test this assumption is to selectively fatigue one

AQ: 7

muscle. This can be achieved by electrically stimulating a muscle as previously described elsewhere (Akima et al. 2002).

Therefore, the aim of the present study was to investigate the effects of selective fatigue (i.e., one muscle of the quadriceps muscles) on load sharing strategies during submaximal knee extensions. First, we quantified changes in load sharing among the knee extensors during a submaximal isometric contraction after vastus lateralis (VL) was selectively fatigued with electromyostimulation (EMS). Second, we investigated the effect of prefatiguing VL on the changes of load sharing that occurred throughout a sustained contraction performed until task failure. Shear wave elastography was used to measure muscle shear elastic modulus, as this is considered to be an index of individual muscle force (Bouillard et al. 2011, 2012a, 2012b). We hypothesized that 1) localized fatigue on VL would induce a systematic decrease in the force produced by this muscle, compensated by an increase in the force produced by the other extensors, and 2) fatigue on VL would lead to similar changes in load sharing between individuals during the sustained fatiguing contraction, suggesting a common compensation strategy.

MATERIALS AND METHODS

Participants/Ethical Approval

Sixteen healthy volunteers (24.6 ± 2.6 yr, 180.0 ± 6.7 cm, 73.9 ± 9.8 kg; 15 men, 1 woman) participated in this study. Participants 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 this study was approved by the local Ethical Committee (Nantes) and was carried out in accordance with the Declaration of Helsinki.

Measurements

Dynamometer. Participants sat on an isokinetic dynamometer (Biodex System 3 Research, Biodex Medical), with their trunk and right leg flexed at 85° and 80° , respectively (0° being full extension of trunk or knee). The axis of the dynamometer was aligned with the approximate axis of rotation of the knee. The torso, the waist, and the left thigh were strapped to the dynamometer chair to minimize changes in body position throughout the experiment. The torque signal from the Biodex ergometer was digitized at a sampling rate of 200 Hz with an analog-to-digital converter (Bagnoli 16, Delsys).

Electromyostimulation. Transcutaneous EMS was applied to VL with the intent of fatiguing this muscle. VL was preferred among the quadriceps muscles because of its volume and location, both of which contribute to its selective activation by EMS. Two rectangular electrodes (5×5 cm for the distal electrode and 5×10 cm for the proximal electrode; Compex, Annecy-le-vieux, France) were placed 5 cm proximal to the superior aspect of the patella and 10 cm distal to the greater trochanter (Akima et al. 2002). The correct location of the electrodes over VL was verified by ultrasonographic images (B mode). A constant-current stimulator (DS7A, Digitimer, Letchworth Garden City, UK) coupled with a train/delay generator (DG2A, Digitimer) was used to deliver trains of pulses at the frequency of 50 Hz (pulse duration = 500 μ s). Each evoked a contraction that lasted 3 s, followed by 2-s rest. The EMS fatigue protocol lasted 5 min (i.e., 60 evoked contractions). Current intensity was set to induce a torque of 20% of MVC. Because fatigue induced a progressive decrease in evoked torque during the 5-min protocol, the current intensity was regularly increased to match 20% of MVC as much as possible, within the limits of the maximal intensity that could be tolerated by the

subject. A MVC was performed immediately after the EMS protocol to verify the presence of fatigue.

Shear elastic modulus. An Aixplorer ultrasound scanner (version 4.2, Supersonic Imagine, Aix en Provence, France) coupled with a linear transducer array (4–15 MHz; SuperLinear 15-4, Vermon, Tours, France) was used in the SSI mode (musculo-skeletal preset). The method used to obtain the shear wave speed (V_s) has been described in detail previously (Bercoff et al. 2004; Tanter et al. 2008). Then, assuming a linear elastic behavior (Bercoff et al. 2004; Catheline et al. 2004), the muscle shear elastic modulus (μ) was calculated as follows:

$$\mu = \rho V_s^2 \quad (1)$$

where ρ is the density of muscle (1,000 kg/m³). Maps of the shear elastic modulus were obtained at 1 Hz with a spatial resolution of 1×1 mm.

Three quadriceps muscles were studied: VL, vastus medialis (VM), and rectus femoris (RF). Note that the vastus intermedius muscle (VI) was not recorded. Because VI is located deeper than VM, VL, and RF, shear elastic modulus of this muscle cannot be measured with the same presets of the ultrasound scanner, and consequently it was not possible to record this muscle along with the other three. In addition, the quality of the elasticity maps obtained for VI during pilot studies was not satisfactory. After the participants were positioned on the ergometer, the B-mode ultrasound image was used to determine the optimal transducer location for each muscle: a region with a muscle thickness of at least 1.5 cm, avoiding hypoechoic regions related to dense connective tissues. The probe was aligned to the muscle fiber direction for vastus muscles (VL and VM) or to the shortening direction for RF (Blazevich et al. 2006). These locations were marked on the skin with a waterproof marker. Then shear elasticity maps were chosen to be as large as possible, depending on the muscle depth/thickness ($\sim 1.5 \times 1.5$ cm), to obtain a representative averaged shear elastic modulus value. As contractions were isometric, negligible movements of the muscles relative to the skin were expected nor observed.

AQ: 5

Protocol

Participants performed two experimental sessions (control and EMS sessions) in a randomized order ~ 6 days apart (Fig. 1). After a standardized warm-up, the subjects performed two maximal isometric voluntary knee extensions for 3 s, separated by 2 min to allow recovery. The maximum torque was considered as the best performance (MVC). They then performed six 10-s knee extensions at 20% of MVC determined for the current session (30-s rest between contractions). Torque feedback was provided on a monitor placed in front of the participants. During each contraction, the shear elastic modulus of one of the knee extensors (VL, VM, or RF) was measured in a

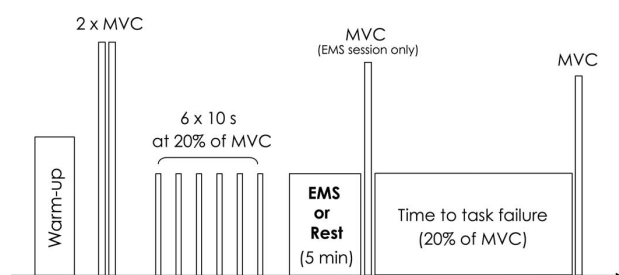


Fig. 1. Experimental design. Participants performed 6 isometric 10-s knee extensions at 20% of maximal voluntary contraction (MVC). They then rested for 5 min (Control session) or underwent an electromyostimulation (EMS) protocol aimed at selectively fatiguing the vastus lateralis (VL) (EMS session). Immediately after, they were asked to produce 20% of MVC until task failure (Tlim).

random order, so that each muscle was studied twice to evaluate repeatability of the modulus measurement. Participants were then required to rest (5 min) for the control session or underwent 5 min of EMS on VL for EMS session. Immediately after this, the participants performed a sustained submaximal isometric knee extension in which 20% of MVC was maintained, until task failure (limit time to task failure, Tlim). Verbal encouragements were given to the participant throughout the Tlim. Task failure (exhaustion) was defined as the instant when the torque produced decreased by >5% from the required target for >5 s, and the investigator stopped the contraction at this time point. During this contraction, the ultrasound transducer was alternatively placed over the three muscles (VL, VM, and RF) for 10-s periods. This fatiguing task was immediately followed by a MVC to verify that a decrease in MVC occurred, confirming the presence of neuromuscular fatigue.

Data Analysis

All data were processed with MATLAB (MathWorks, Natick, MA). For each of the contractions (except MVC), torque was averaged over each second.

Movies of shear elastic modulus maps were exported from the software (version 4.2, Supersonic Imagine) in "mp4" format and sequenced in "jpeg" format. Image processing converted the colored map into shear elastic modulus values. A region of interest (ROI) was defined for each movie as the largest rectangular muscular region available that avoided aponeuroses, tendon, and bone (Fig. 2). In light of previous work (Bouillard et al. 2012a), the saturation level of the device (266 kPa) was not expected to be reached. However, we checked that the saturation level was never reached for any ROI of any participant. This criterion was completed for all the analyzed maps.

Maps of the shear elastic modulus were obtained at 1 Hz. Values were averaged across the ROI and between the consecutive images to provide a representative value per contraction, i.e., one value for each of the 10-s contractions performed before the intervention (5-min EMS or 5-min rest period). During the sustained fatiguing contraction, the probe was alternatively moved from one muscle to another until

the end of the contraction. For each measurement (corresponding to one muscle), five consecutive elasticity maps were obtained and averaged to obtain one representative value for each time point. Considering the time to relocate the transducer during the Tlim, one value for each of the three muscles (i.e., 3 successive probe locations) was obtained every 20–25 s. The total number of values obtained for each muscle depended on the duration of the exercise, and thus on the participant (e.g., for a time to task failure of ≈ 300 s, ≈ 9 time points were obtained for each muscle). The first value obtained for each muscle during the Tlim was referenced under the "start-Tlim" modulus, and the last value was referenced under the "end-Tlim" modulus. For the Tlim contraction, an average shear elastic modulus value was also calculated for each muscle over four time windows, dividing the Tlim into four equal sections, i.e., 0–25%, 25–50%, 50–75%, and 75–100% of Tlim. For each window, all mean modulus values obtained for a given muscle were averaged. Thus, for each muscle, changes in modulus were summarized by four values over the entire Tlim. Fewer than four measurements per muscle were available for three participants during the Tlim; therefore these subjects were excluded from this latter analysis and only the start-Tlim and end-Tlim values were considered.

Statistical Analysis

Data distributions consistently passed the Kolmogorov-Smirnov normality test (Statistica V10, Statsoft, Maison-Alfort, France), and thus the values are reported as means $\pm$ SD. As one participant did not carefully maintain the target torque during Tlim, his data were excluded from the analysis. Thus results refer to 15 participants. The level of significance was set as $P < 0.05$.

The intrasession repeatability of the shear elastic modulus was assessed for each muscle between the two measurements obtained during the 10-s contractions of the control session by calculating intraclass correlation coefficient (ICC) and standard error of measurement (SEM) (Hopkins 2000).

To verify that EMS induced neuromuscular fatigue, MVC values measured before and after EMS were compared with a paired *t*-test. A repeated-measures ANOVA [random factor: 15 subjects; between-

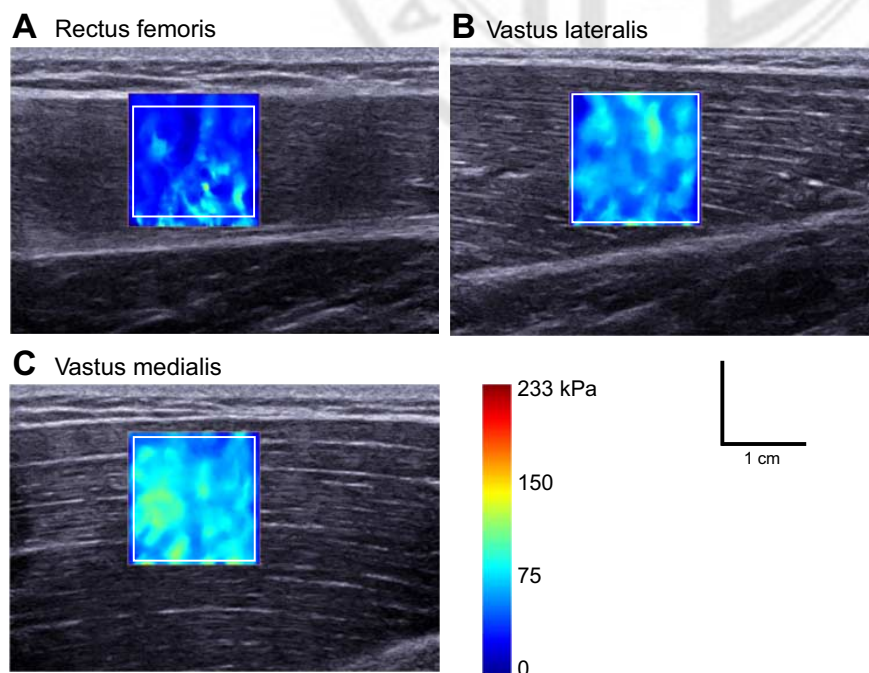


Fig. 2. Typical maps of shear elastic modulus. The colored region represents the shear elasticity map for the 3 muscles (blue being soft and red being stiff). To obtain a representative value, the shear elastic modulus (in kPa) was averaged over the greatest muscular area (white rectangles), avoiding hypoechoic regions and aponeurosis.

subject factors: session (control and EMS) and time (first and last MVC performed after the warm-up and after Tlim, respectively)] was performed to determine whether MVC was altered throughout the protocol and whether it was different between the two sessions. To determine the effect of EMS (VL fatigue) on Tlim duration, a paired *t*-test was used to compare the duration between the two sessions.

To determine whether localized VL fatigue altered the sharing load during nonfatiguing exercise (*hypothesis 1*), we performed a repeated-measures ANOVA [random factor: 15 subjects; between-subject factors: muscle (VM, VL, and RF), session (control and EMS), and time (10-s contractions and start-Tlim)]. The same ANOVA was performed on torque values to ensure that the produced torque did not change between and within the sessions. A repeated-measures ANOVA [random factor: 12 subjects; between-subject factors: muscle (VM, VL, and RF), session (control and EMS session), and time (0–25%, 25–50%, 50–75%, and 75–100% of Tlim)] was performed to determine the effect of localized VL fatigue on torque and shear elastic modulus during the sustained contraction (*hypothesis 2*). To account for the multiple comparisons, post hoc analyses were performed by the Bonferroni method (adjusted *P* values provided by the statistical software are provided in RESULTS).

In addition to these statistical analyses, data were displayed pictorially to evaluate changes in shear modulus for each muscle and each participant, as performed in previous studies when high interindividual variability was observed (Hodges et al. 2013). Changes were analyzed within each session between the 10-s contractions and start-Tlim and between start-Tlim and end-Tlim. For each muscle, the modulus values were defined as increased or decreased if they changed by >SEM value determined from the 10-s contractions of the control session (repeatability data, see above). Data are presented descriptively for this analysis.

RESULTS

Performance

Performance data (MVC and time to task failure) are depicted in Table 1. EMS induced a significant decrease ($-17.6 \pm 14.2\%$; $P < 0.001$) in MVC torque, confirming that the EMS protocol induced fatigue. In addition, Tlim was significantly shorter ($-14.3 \pm 20.9\%$; $P = 0.023$) during the EMS session compared with the control session.

When considering the MVC torque values obtained at the beginning (after warm-up) and at the end (after Tlim) of each session, a significant decrease in MVC torque was found ($-28.8 \pm 14.0\%$; $P < 0.001$). Neither a main effect of “session” ($P = 0.45$) nor a “time $\times$ session” interaction ($P = 0.08$) was reported.

Neither a significant main effect of “session” ($P = 0.289$) and “time” ($P = 0.145$) nor a significant “time $\times$ session” interaction ($P = 0.817$) was found on target torque values

Table 1. Performance data

	Control Session	EMS Session
MVC-pre, N·m	268.9 $\pm$ 68.2	273.9 $\pm$ 67.3
MVC-post EMS, N·m		226.2 $\pm$ 72.7
MVC-end Tlim, N·m	210.0 $\pm$ 67.0	188.0 $\pm$ 63.4
Tlim duration, s	328 $\pm$ 261	275 $\pm$ 212

Values are means $\pm$ SD. MVC-pre, maximal torque reached during the maximal voluntary contractions (MVCs) performed at the beginning of the protocol; MVC-post EMS, maximal torque reached during MVC performed immediately after electromyostimulation (EMS) protocol; EMS-end Tlim, maximal torque reached during MVC performed immediately after the limit time to task failure (Tlim).

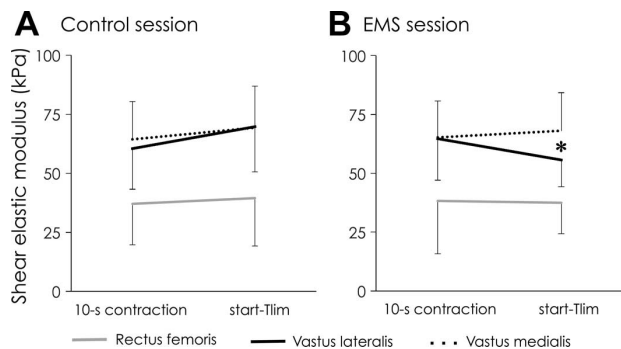


Fig. 3. Shear elastic modulus values obtained during the 10-s contraction and start-Tlim for control (A) and EMS (B) sessions. Asterisk indicates that the shear elastic modulus of VL was significantly lower during start-Tlim for the EMS session compared with the control session ($P = 0.011$). No significant differences were observed for vastus medialis (VM) or rectus femoris (RF).

during 10-s contractions and start-Tlim. Similarly, neither a significant effect of “session” ($P = 0.529$) nor a significant “time $\times$ session” interaction ($P = 0.116$) was found on target torque values during Tlim. However, we found a main effect of “time” ($P < 0.001$), showing that the target torque was slightly lower at 75–100% of Tlim compared with 0–25% ($-4.1 \pm 4.5\%$ of target torque). Because of the criterion used to stop the Tlim (i.e., decrease in torque by >5% from the required target), this slight but significant effect of time was expected.

Repeatability of Shear Elastic Modulus

For each muscle, the repeatability of the shear elastic modulus values was assessed between the two 10-s contractions of the control session. ICC values were high (0.962, 0.873, and 0.872 for RF, VL, and VM, respectively), and SEM values were relatively low (3.4, 6.7, and 5.5 kPa for RF, VL, and VM, respectively).

Effect of VL Fatigue on Shear Elastic Modulus During Nonfatiguing Contractions

To test the effect of VL fatigue on load sharing during nonfatiguing contractions, we compared the shear elastic modulus values of the 10-s contractions and start-Tlim (Fig. 3). Note that start-Tlim corresponds to the first value obtained for each muscle at the beginning of the Tlim. Except for VL during the EMS session, negligible fatigue was expected for this start-Tlim value. Neither a main effect of “time” ($P = 0.153$) nor a main effect of “session” ($P = 0.583$) was found on the shear elastic modulus values. However, a significant “time $\times$ session $\times$ muscle” interaction was found ($P = 0.031$). More precisely, while the VL shear elastic modulus measured during the 10-s contractions was not different between the sessions ($P = 1.00$; 59.5 ± 17.0 and 62.8 ± 18.8 kPa for control and EMS sessions, respectively), the VL elastic modulus measured during start-Tlim was significantly lower ($P = 0.011$) for the EMS session (54.6 ± 11.8 kPa) compared with the control session (68.4 ± 19.2 kPa). No significant differences were observed for VM and RF.

Figure 4 provides a visual summary of the changes in shear elastic modulus for the three muscles of all participants between the 10-s contraction and start-Tlim. During the control session, seven participants exhibited an increase in VL elastic

	Control session			EMS session		
	RF	VL	VM	RF	VL	VM
#1				11.9		12.4
#2		16.0		14.0	-29.5	-19.8
#3	9.2		6.7	5.7		5.8
#4		17.5		6.9		16.8
#5	7.0		31.9	-8.2	-9.2	-5.6
#6	5.8	12.2	24.8	6.9		8.3
#7	-20.1		-9.8	-5.4		16.7
#8			7.5	-5.3		
#9	14.4	24.2		-13.4	-27.5	6.8
#10		18.8		-7.8	-10.0	-14.7
#11	5.2			12.0		-6.8
#12	-11.3	20.6	10.8	4.2		
#13	15.2			-42.9		
#14	5.3			6.9	-11.3	7.4
#15	3.6	12.9			-41.9	9.4

□ Increase ■ No change ▒ Decrease (in kPa)

Fig. 4. Individual changes in shear elastic modulus (in kPa) between the 10-s contraction and start-Tlim. For each muscle, the modulus values were defined as increased (white) or decreased (gray) if they changed by > standard error of measurement (SEM) determined from the 10-s contractions of the control session (i.e., 3.4, 6.7, and 5.5 kPa for RF, VL, and VM, respectively). Otherwise, the modulus was considered constant (black). While 7 participants exhibited an increase of the VL shear elastic modulus during the control session (the others exhibited no change), 6 participants exhibited a decrease of the VL shear elastic modulus during the EMS session.

modulus by >6.7 kPa (corresponding to the repeatability—SEM—of the shear elastic modulus values calculated between the two 10-s contractions). The opposite was observed during the EMS session, as none of the participants exhibited an increase in VL modulus and 6 of the 15 participants exhibited a decrease. This latter result was associated with 1) an increase in the VM modulus for two of these six participants (*participants 9 and 15*), 2) an increase in the RF modulus for one participant (*participant 2*), and 3) an increase in both VM and RF modulus for one participant (*participant 14*). These results suggest compensation between quadriceps muscles (changes in load sharing) during the EMS session for these participants. Note that *participants 5 and 10* exhibited a decrease for each of the three recorded muscles during the EMS session. As torque

was maintained at constant level, this decrease was likely compensated by the nonrecorded synergist muscle (VL).

Effect of VL Fatigue on Shear Elastic Modulus Throughout Fatiguing Contraction (Tlim)

A significant ($P = 0.039$) “session” $\times$ “time” interaction was found on the shear elastic modulus values recorded during the Tlim (Fig. 5). Post hoc analysis revealed that shear elastic modulus values were significantly higher at 50–75% ($P = 0.0037$) and 75–100% ($P < 0.0001$) of Tlim compared with 0–25% during the control session. During the EMS session, the increase in shear elastic modulus occurred earlier, as 25–50% ($P = 0.0006$), 50–75% ($P < 0.0001$), and 75–100% ($P < 0.0001$) were all significantly different from 0–25% of Tlim. No significant interaction that included both “time” and “muscle” factors was found, indicating that these changes were similar among the three muscles. However, a significant ($P < 0.01$) “muscle $\times$ session” interaction was found, showing that VL shear elastic modulus values (averaged across the Tlim) were significantly lower during Tlim for the EMS session compared with the control session ($P = 0.019$; 74.4 ± 20.3 and 59.4 ± 14.0 kPa for control and EMS sessions, respectively).

Figure 6 provides a visual summary of the changes observed between start-Tlim and end-Tlim. Regarding the changes in load sharing, no systematic strategy was observed, confirming the results of the statistical analysis. This does not mean that no changes in load sharing occurred during the Tlim but that these changes were not systematic between individuals. For example, Fig. 6 shows opposite changes in shear elastic modulus values between muscles in six participants during the control session (*participants 2, 3, 5, 8, 9, and 13*) and seven participants during the EMS session (*participants 1, 2, 3, 5, 7, 9, and 14*). Although this suggests that compensations occurred, these compensations did not systematically occur between the same muscles. Second, in contrast to what was observed for the nonfatiguing contractions, no clear differences appeared between the sessions, confirming that selectively fatiguing one muscle did not induce a consistent compensation strategy between individuals.

DISCUSSION

The present study shows that when fatigue was induced in one of the quadriceps muscles (VL) lower shear elastic modulus values (indicative of a lower force production) were measured in this muscle during a subsequent submaximal

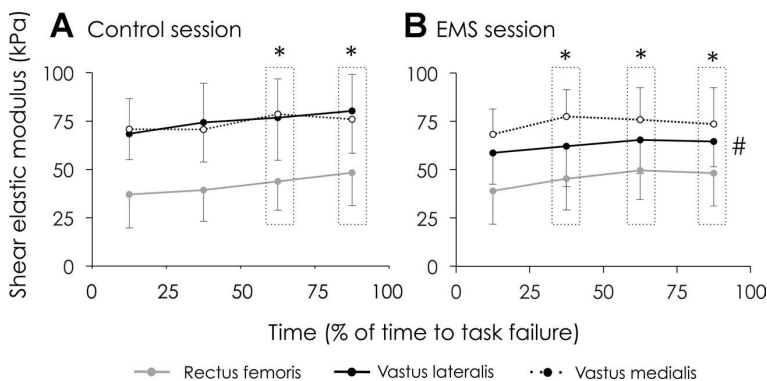


Fig. 5. Shear elastic modulus values during the Tlim for control (A) and EMS (B) sessions. A significant session $\times$ time interaction was found, showing that the shear elastic modulus increased during the Tlim (for all muscles). A significant muscle $\times$ session interaction was found, showing that VL shear elastic modulus (throughout the Tlim) values were lower during the EMS compared with the control session. *Difference from 0–25% (without any difference between the muscles); #difference in VL shear elastic modulus between the 2 sessions (considering the whole Tlim).

	Control session			EMS session		
	RF	VL	VM	RF	VL	VM
#1		8.6	28.5	-9.6	12.4	18.3
#2	-10.3	24.1	17.7	22.8	-11.3	
#3	50.3	-17.9	-13.5	34.5	8.4	-22.4
#4	63.8	18.9		27.9		
#5	16.2		-9.2	13.0	37.7	-10.4
#6		19.8	26.1	16.3		26.0
#7	13.9	18.8	32.8	14.1	23.6	-24.1
#8	-3.8	9.1	15.2	4.7	16.4	8.4
#9	-11.8	7.2	-6.8	-7.8		50.8
#10	21.1	13.6		25.8	6.8	25.9
#11	15.7	23.8		24.6	15.8	12.5
#12	-16.6	-15.6	-14.5	-21.3	-8.9	-7.6
#13	-27.6	41.7		7.1	11.2	7.4
#14	5.9	9.2		-4.1	21.9	
#15		24.4	27.9		16.8	35.5

Increase
 No change
 Decrease (in kPa)

Fig. 6. Individual changes in shear elastic modulus (in kPa) between start-Tlim and end-Tlim. For each muscle, the modulus values were defined as increased (white) or decreased (gray) if they changed by $>SEM$ determined from the 10-s contractions of the control session (i.e., 3.4, 6.7, and 5.5 kPa for RF, VL, and VM, respectively). Otherwise, the modulus was considered constant (black). Although these results suggest some compensation strategies, they did not systematically occur between the same muscles.

isometric torque-matched task. However, no systematic compensation was observed, i.e., different patterns of changes were found for the other recorded muscles (VM and RF) between participants. Finally, despite a similar location of fatigue (VL) at the beginning of the sustained fatiguing contractions, participants did not exhibit a similar compensation strategy throughout the sustained fatiguing contraction. Taken together these results suggest that the CNS does not use a common principle among individuals to control load sharing when neuromuscular fatigue occurs.

Methodological Considerations

The present results require consideration of several methodological aspects. First, both the decrease in MVC after EMS and the shorter Tlim during the EMS session confirmed that EMS was effective in inducing neuromuscular fatigue. Zory et al. (2005) demonstrated that a similar EMS protocol performed on knee extensor muscles does not induce central fatigue, allowing us to consider the force-generating capacity of the nonstimulated muscles as being unaffected in our study. This is particularly important, as it is well known that central fatigue can cross over into nonexercised muscles (Kennedy et al. 2013). Nevertheless, as discussed by Akima et al. (2002), even if electrodes were placed to selectively induce fatigue in VL, VI could have also been partially stimulated and thus fatigued. However, even if VI was stimulated along with VL, it should be much less fatigued, and it does not prevent us from testing the hypothesis of consistent change in load sharing through RF and VM shear elastic modulus changes. Unfortunately, as justified in MATERIALS AND METHODS, VI could not be measured.

Second, although we cannot provide evidence that VL did not recover during the Tlim, the significant decrease in MVC torque measured after the EMS protocol ($-17.6 \pm 14.2\%$) associated with a shorter Tlim duration during the EMS session ($-28.8 \pm 14.0\%$) makes us confident that the EMS-induced fatigue did persist during the whole Tlim. Finally, it is important to note that the shear elastic modulus values cannot be considered as a direct estimation of muscle force (in N) but instead represent an accurate and reliable quantification of changes in muscle force, and thus in load sharing (Bouillard et al. 2011, 2012a). In other words, it was not possible to quantify the contributions of each muscle to the knee extension torque produced, but these measurements did allow us to precisely quantify the changes in these contributions over time.

Changes in Load Sharing

Using magnetic resonance imaging (MRI), Akima et al. (2002) reported an increase in the transverse relaxation time (T2, reflecting metabolic changes) of VM and RF after submaximal dynamic knee extensions when VL was previously fatigued by an EMS protocol. However, direct comparison with our results is not straightforward, as changes in T2 are indirectly related to muscle activation and consequently to muscle force (Adams et al. 1992). In addition, metabolic changes induced long-lasting changes in T2 (Green and Wilson 2000), limiting the use of MRI for the determination of change in load sharing across time. In the present study, VL shear elastic modulus was significantly lower during start-Tlim of the EMS session compared with the control session (i.e., $-16.0 \pm 21.4\%$), suggesting that the force produced by VL was lower during this session. As the knee extension torque was not different between the sessions, this decrease in VL force was likely compensated by other synergist muscles (RF, VM, and VI). However, no systematic compensations were observed. In addition, this absence of systematic compensations could explain the fact that no significant changes were observed between the 10-s contraction and the start-Tlim of the EMS session. However, this does not mean that no compensation occurred but rather that these compensations differed between participants. For instance, among the six participants exhibiting a decrease (by more than SEM determined during the control session) in VL modulus between the 10-s contraction and start-Tlim (Fig. 4), four participants showed a concomitant increase in the modulus of VM and/or RF. The two other participants (5 and 10) exhibited a decrease in the modulus of the three measured muscles, suggesting compensation with VI. It is important to note that, although care was taken to minimize changes in body position throughout the experiment (see MATERIALS AND METHODS), we cannot exclude the contribution of the hip extensors to the knee extension torque produced, as previously reported by Nozaki et al. (2005). This is particularly important, as the elastographic measurements and the stimulation electrodes did not allow us to strap the right thigh. It is therefore possible that the decrease in VL modulus observed between the sessions was partly compensated by an increase in hip extensor force. However, even if this occurred, it does not prevent us from testing our hypotheses and it raises interesting neurophysiological perspectives as discussed below.

The significant decrease in VL modulus between the sessions but the absence of change within the EMS session may be

explained by the increasing trend between the 10-s contractions and start-Tlim observed during the control session (Fig. 3). In this way, seven participants exhibited an increase between the 10-s contraction and start-Tlim during the control session but none of them exhibited any increase during the EMS session (instead, 6 decreased).

With the use of surface EMG (and thus an indirect measure), alternate muscle activity between synergist muscles has been reported during sustained isometric knee extensions (Akima et al. 2002; Kouzaki et al. 2002), suggesting that neuromuscular fatigue can affect load sharing. However, these changes were only observed during low-level contractions ($\leq 5\%$ of MVC) that do not require the activation of all the synergist muscles at the same time, which may facilitate the occurrence of such strategies. In the present study, although VL shear elastic modulus was lower during the Tlim during EMS compared with the control session, our hypothesis that pre-fatigue of VL would lead to systematic compensation with the agonist muscles through the Tlim was not verified. Instead, a significant increase of shear elastic modulus over time was found, without any difference between the three muscles. Again, this does not mean that no change in load sharing occurred but that these changes (when they occurred) differed between the participants. Indeed, for both the control and the EMS session, about half of the participants exhibited opposite changes in elastic modulus for at least two of the three muscles (Fig. 6), suggesting changes in load sharing during Tlim in the same proportion (i.e., $\sim 50\%$ of the participants) as previously reported (Bouillard et al. 2012a). It is also important to note that these observations are based on differences between start-Tlim and end-Tlim (individual data from Fig. 6) that neglect changes that may have occurred over time during the sustained contraction in some participants (e.g., Fig. 7).

Increase in Shear Elastic Modulus During Tlim

Despite the continual maintenance of the joint torque, a significant increase in shear elastic modulus was reported over time during the Tlim. As the shear elastic modulus can be considered an index of individual muscle force (Bouillard et al. 2011), even when muscle fatigue occurs (Bouillard et al.

2012a), this increase is indicative of an increase in force produced by the recorded muscles (VL, VM, and RF). Two distinct mechanisms might explain this result. First, it is possible that this increase was compensated for by a decrease in force produced by the VL, so that the total knee extension torque was maintained. Nevertheless, considering the high interindividual variability observed in the other muscles, it is unlikely that the vastus muscles would exhibit opposing behaviors in a consistent way between subjects. Second, and more likely, the increase in shear elastic modulus over time during the Tlim may be explained by an increase in activity of the antagonist muscles as previously shown during similar tasks (Enoka and Duchateau 2008; L  v  nez et al. 2005; Psek and Cafarelli 1993; Rudroff et al. 2010). For instance, Psek and Cafarelli (1993) observed an increase in EMG activity ($\approx 60\%$) of the biceps femoris (long head) through an intermittent isometric knee extension performed at 30% of MVC until exhaustion. They concluded that an additional recruitment of the agonist muscles was necessary to counteract the increase in antagonist activation and thus to maintain a constant net torque. However, such an increase in agonist torque during a fatiguing task could not be directly inferred from EMG because the signal is also affected by peripheral manifestation of fatigue (decrease in the muscle fiber conduction velocity, additional motor unit recruitment; Farina et al. 2008; Lindstr  m et al. 1995; De Luca 1984). The present study is the first to provide more direct evidence that an increase in EMG activity during sustained contractions is unlikely to only represent the peripheral manifestations of fatigue but also reflects an increase in force produced by the agonistic muscles.

Neurophysiological Interpretations

It has been proposed that the CNS uses specific principles to control load sharing (for a review, see Prilutsky and Zatsiorsky 2002). More precisely, the distribution of individual muscle forces should be optimal in the sense that they should minimize costs such as energy expenditure and variability of force. The observed decrease in VL shear elastic modulus (i.e., force) during Tlim of the EMS session compared with the control session appears to be consistent with such an optimal control strategy. When an optimal controller that minimizes energy cost is considered, it seems logical that VL fatigue was associated with a decrease in force produced by this muscle, i.e., a decrease of its contribution to knee extension torque. However, it is not possible to determine whether this decrease was related to decreased activation (and thus to a change in the neural command) or whether the activation level remained the same but force decreased as a result of peripheral fatigue. Recording EMG activity would not have allowed us to answer this question because of the alteration of EMG signals caused by peripheral fatigue.

Other observations made in the present study seem to challenge this optimal control theory. For instance, as VL was pre-fatigued, an increase of the force produced by VL during Tlim appears to contradict an optimal control based on minimizing energy cost (Tsianos et al. 2012). Interestingly, a similar observation has been reported by De Rugy et al. (2012). They showed that, when the force production capacity of one of the agonist muscles was altered, participants simply increased the recruitment of all agonists, instead of recruiting

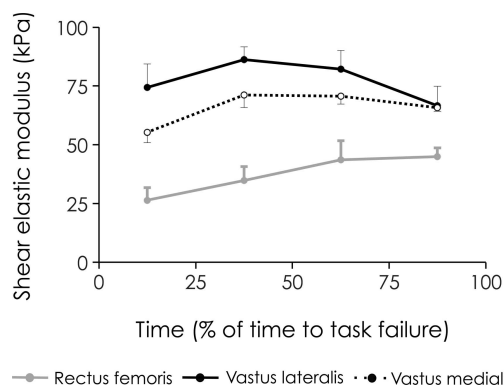


Fig. 7. Example of individual (participant 2) changes in shear elastic modulus during Tlim of the EMS session. Analysis of the difference between start-Tlim and end-Tlim modulus values neglects more subtle changes over time as observed in this participant.

only the effective muscles, leading to the conclusion that coordination would be more “habitual” than “optimal.” In this way, Loeb (2012) proposed an alternative strategy called “good-enough” control in which individuals use trial-and-error learning to acquire a repertoire of sensorimotor behaviors that are not necessarily optimal.

When considering optimal theories, the high variability of individual behaviors reported in the present study could lead one to think that all participants would not optimize the same cost function (e.g., metabolic function as energy consumption, mechanical function as muscle stresses). In contrast, when considering Loeb’s theory (2012), it is possible that individuals optimize the same cost function but that the diversity of experiences (history) would have led to different expressions of this optimization.

Finally, as mentioned above, we cannot exclude a contribution of the hip extensors to compensate for the decrease in VL force after EMS (especially because the right thigh could not be strapped). If this occurred, it would mean that the CNS preferentially chooses (when the solution is available) a between-joints compensation strategy rather than compensation between muscles from the same muscle group. Further investigations are needed to address this issue.

Conclusions

This study has demonstrated that prefatiguing a single agonist muscle does not lead to a consistent redistribution of load sharing among the quadriceps muscles between individuals. To better understand the origin of this variability, the reproducibility of such individual strategies over time needs to be considered. A better understanding of how the CNS adapts load sharing during a fatiguing task may provide further insights into musculoskeletal conditions. For example, unbalanced load sharing among synergists has been suggested to represent one of the key causes of some pathologies of the patellofemoral joint (Cerny 1995; Coqueiro et al. 2005). It is thus possible that some strategies are more likely to induce injury than others.

GRANTS

This study was supported by grants from the European Regional Development Fund (ERDF, no. 37400), the French Muscular Dystrophy Association (AFM), and the Region des Pays de la Loire. K. Bouillard received a scholarship from ERDF.

DISCLOSURES

AQ: 6 No conflicts of interest, financial or otherwise, are declared by the author(s).

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Author contributions: K.B., M.J., A.N., and F.H. conception and design of research; K.B. performed experiments; K.B. analyzed data; K.B., M.J., A.N., and F.H. interpreted results of experiments; K.B. and F.H. prepared figures; K.B. and F.H. drafted manuscript; K.B., M.J., A.N., and F.H. edited and revised manuscript; K.B., M.J., A.N., and F.H. approved final version of manuscript.

REFERENCES

Adams GR, Duvoisin MR, Dudley GA. Magnetic resonance imaging and electromyography as indexes of muscle function. *J Appl Physiol* 73: 1578–1583, 1992.

- Akima H, Foley JM, Prior BM, Dudley GA, Meyer RA. Vastus lateralis fatigue alters recruitment of musculus quadriceps femoris in humans. *J Appl Physiol* 92: 679–684, 2002.
- Altenburg TM, de Haan A, Verdijk PW, van Mechelen W, de Ruiter CJ. Vastus lateralis single motor unit EMG at the same absolute torque production at different knee angles. *J Appl Physiol* 107: 80–89, 2009.
- 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.
- Bercoff J, Tanter M, Fink M. Supersonic shear imaging: a new technique for soft tissue elasticity mapping. *IEEE Trans Ultrason Ferroelectr Freq Control* 51: 396–409, 2004.
- Bizzi E, Cheung VC. The neural origin of muscle synergies. *Front Comput Neurosci* 7: 51, 2013.
- Blazevich AJ, Gill ND, Zhou S. Intra- and intermuscular variation in human quadriceps femoris architecture assessed in vivo. *J Anat* 209: 289–310, 2006.
- Bouillard K, Hug F, Guével A, Nordez A. Shear elastic modulus can be used to estimate an index of individual muscle force during a submaximal isometric fatiguing contraction. *J Appl Physiol* 113: 1353–1361, 2012a.
- Bouillard K, Nordez A, Hodges PW, Cornu C, Hug F. Evidence of changes in load sharing during isometric elbow flexion with ramped torque. *J Biomech* 45: 1424–1429, 2012b.
- Bouillard K, Nordez A, Hug F. Estimation of individual muscle force using elastography. *PLoS One* 6: e29261, 2011.
- Buchanan TS, Almdale DP, Lewis JL, Rymer WZ. Characteristics of synergic relations during isometric contractions of human elbow muscles. *J Neurophysiol* 56: 1225–1241, 1986.
- Catheline S, Gennissou JL, Delon G, Fink M, Sinkov R, Abouelkaram S, Culioli J. Measuring of viscoelastic properties of homogeneous soft solid using transient elastography: an inverse problem approach. *J Acoust Soc Am* 116: 3734–3741, 2004.
- Cerny K. Vastus medialis oblique/vastus lateralis muscle activity ratios for selected exercises in persons with and without patellofemoral pain syndrome. *Phys Ther* 75: 672–683, 1995.
- Coqueiro KR, Bevilacqua-Grossi D, Bérzin F, Soares AB, Candolo C, Monteiro-Pedro V. Analysis on the activation of the VMO and VLL muscles during semisquat exercises with and without hip adduction in individuals with patellofemoral pain syndrome. *J Electromyogr Kinesiol* 15: 596–603, 2005.
- Dennerlein JT, Diao E, Mote CD Jr, Rempel DM. Tensions of the flexor digitorum superficialis are higher than a current model predicts. *J Biomech* 31: 295–301, 1998.
- Dideriksen JL, Enoka RM, Farina D. Neuromuscular adjustments that constrain submaximal EMG amplitude at task failure of sustained isometric contractions. *J Appl Physiol* 111: 485–494, 2011.
- Disselhorst-Klug C, Schmitz-Rode T, Rau G. Surface electromyography and muscle force: limits in sEMG-force relationship and new approaches for applications. *Clin Biomech* 24: 225–235, 2009.
- Edwards RG, Lippold OC. The relation between force and integrated electrical activity in fatigued muscle. *J Physiol* 132: 677–681, 1956.
- Enoka RM, Duchateau J. Muscle fatigue: what, why and how it influences muscle function. *J Physiol* 586: 11–23, 2008.
- Enoka RM, Stuart DG. Neurobiology of muscle fatigue. *J Appl Physiol* 72: 1631–1648, 1992.
- Erdemir A, McLean S, Herzog W, van den Bogert AJ. Model-based estimation of muscle forces exerted during movements. *Clin Biomech* 22: 131–154, 2007.
- Farina D, Leclerc F, Arendt-Nielsen L, Buttelli O, Madeleine P. The change in spatial distribution of upper trapezius muscle activity is correlated to contraction duration. *J Electromyogr Kinesiol* 18: 16–25, 2008.
- Fox TA. Dysplasia of the quadriceps mechanism: hypoplasia of the vastus medialis muscle as related to the hypermobile patella syndrome. *Surg Clin North Am* 55: 199–226, 1975.
- Green RA, Wilson DJ. 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: 196–203, 2000.
- Hodges PW, Coppiters MW, Macdonald D, Cholewicki J. New insight into motor adaptation to pain revealed by a combination of modelling and empirical approaches. *Eur J Pain* 17: 1138–1146, 2013.
- Hopkins WG. Measures of reliability in sports medicine and science. *Sports Med* 30: 1–15, 2000.
- Kennedy A, Hug F, Sveistrup H, Guével A. Fatiguing handgrip exercise alters maximal force-generating capacity of plantar-flexors. *Eur J Appl Physiol* 113: 559–566, 2013.

- Kouzaki M, Shinohara M, Masani K, Kanehisa H, Fukunaga T.** Alternate muscle activity observed between knee extensor synergists during low-level sustained contractions. *J Appl Physiol* 93: 675–684, 2002.
- Lévêze M, Kotzamanidis C, Carpentier A, Duchateau J.** Spinal reflexes and coactivation of ankle muscles during a submaximal fatiguing contraction. *J Appl Physiol* 99: 1182–1188, 2005.
- Lindström B, Karlsson S, Gerdle B.** Knee extensor performance of dominant and non-dominant limb throughout repeated isokinetic contractions, with special reference to peak torque and mean frequency of the EMG. *Clin Physiol* 15: 275–286, 1995.
- Loeb GE.** Optimal isn't good enough. *Biol Cybern* 106: 757–765, 2012.
- De Luca CJ.** Myoelectrical manifestations of localized muscular fatigue in humans. *Crit Rev Biomed Eng* 11: 251–279, 1984.
- Nozaki D, Nakazawa K, Akai M.** Uncertainty of knee joint muscle activity during knee joint torque exertion: the significance of controlling adjacent joint torque. *J Appl Physiol* 99: 1093–1103, 2005.
- Praagman M, Chadwick EK, van der Helm FC, Veeger HE.** The effect of elbow angle and external moment on load sharing of elbow muscles. *J Electromyogr Kinesiol* 20: 912–922, 2010.
- Prilutsky BI, Zatsiorsky VM.** Optimization-based models of muscle coordination. *Exerc Sport Sci Rev* 30: 32–38, 2002.
- Psek JA, Cafarelli E.** Behavior of coactive muscles during fatigue. *J Appl Physiol* 74: 170–175, 1993.
- Rudroff T, Justice JN, Matthews S, Zuo R, Enoka RM.** Muscle activity differs with load compliance during fatiguing contractions with the knee extensor muscles. *Exp Brain Res* 203: 307–316, 2010.
- De Rugy A, Loeb GE, Carroll TJ.** Muscle coordination is habitual rather than optimal. *J Neurosci* 32: 7384–7391, 2012.
- Tanter M, Bercoff J, Athanasiou A, Deffieux T, Gennisson JL, Montaldo G, Muller M, Tardivon A, Fink M.** Quantitative assessment of breast lesion viscoelasticity: initial clinical results using supersonic shear imaging. *Ultrasound Med Biol* 34: 1373–1386, 2008.
- Tsianos GA, Rustin C, Loeb GE.** Mammalian muscle model for predicting force and energetics during physiological behaviors. *IEEE Trans Neural Syst Rehabil Eng* 20: 117–133, 2012.
- Tsirakos D, Baltzopoulos V, Bartlett R.** Inverse optimization: functional and physiological considerations related to the force-sharing problem. *Crit Rev Biomed Eng* 25: 371–407, 1997.
- Veeger HE, Kreulen M, Smeulders MJ.** Mechanical evaluation of the Pronator Teres rerouting tendon transfer. *J Hand Surg Br* 29: 259–264, 2004.
- Zhang LQ, Wang G, Nuber GW, Press JM, Koh JL.** In vivo load sharing among the quadriceps components. *J Orthop Res* 21: 565–571, 2003.
- Zory R, Boërio D, Jubeau M, Maffiuletti NA.** Central and peripheral fatigue of the knee extensor muscles induced by electromyostimulation. *Int J Sports Med* 26: 847–853, 2005.



VI - Discussion

La première partie de ces travaux de thèse visait à établir la nature de la relation entre le module d'élasticité de cisaillement du muscle et la force qu'il produit. Ils ont montré l'existence d'une relation linéaire entre ces deux grandeurs et que cette relation n'est pas altérée par la fatigue neuromusculaire. Ces résultats suggèrent que le module d'élasticité mesuré par SSI peut être considéré comme un index de la force musculaire lors de contractions isométriques, qu'elles induisent ou non de la fatigue musculaire. La deuxième partie de ces travaux de thèse visait à utiliser cette technique pour répondre à des questions nouvelles sur l'organisation des coordinations musculaires au cours de contractions isométriques. Nous avons dans un premier temps décrit les stratégies de répartition des forces entre les muscles fléchisseurs du coude lors d'une augmentation du couple de force articulaire. Ces résultats ont fait apparaître une stratégie de compensation entre le *brachialis* et le *biceps brachii* possiblement expliquée par les avantages biomécaniques de ces muscles. Dans un second temps, nous nous sommes intéressés à une extension isométrique de la jambe réalisée à un couple de force constant et jusqu'à épuisement. Nos résultats soulignent une variabilité inter-individuelle importante des stratégies de compensation observées au cours de cette contraction fatigante, malgré une localisation similaire de la fatigue pour tous les sujets (i.e. induite expérimentalement sur le *vastus lateralis*).

1. Estimation de la force musculaire à partir du module d'élasticité de cisaillement

A notre connaissance, l'étude #1 est la première étude rapportant une relation linéaire robuste entre le module d'élasticité de cisaillement d'un muscle et le couple de force qu'il produit. Comme évoqué au chapitre IV, quelques études utilisant la MRE (Dresner et al., 2001; Heers et al., 2003) ont réalisé des mesures du module d'élasticité au cours de tâches impliquant plusieurs muscles (e.g., extension du genou). De ce fait, elles n'étaient pas en mesure d'isoler la force

produite par un muscle et, par conséquent, d'établir la relation entre cette force et le module d'élasticité. Pour s'affranchir de ce problème, nous avons étudié des tâches ne faisant intervenir très majoritairement qu'un seul muscle. En effet, le *first dorsal interosseus* est responsable de 93% du couple de force produit lors de l'abduction de l'index (Chao et al., 1989), tandis que le transfert de l'*abductor digiti minimi* entraîne généralement la disparition de l'abduction du petit doigt (Lebreton, 2010). On peut alors raisonnablement considérer que l'étude de ces deux tâches permet de s'affranchir du problème de la redondance musculaire. En outre, la mesure du module d'élasticité à la fréquence de 1Hz au cours de contractions en rampe de 30 secondes (de 0 à 60% et de 0 à 30% de la MVC pour le *first dorsal interosseus* et l'*abductor digiti minimi*, respectivement) nous a permis de construire les relations entre le module d'élasticité et la force à partir d'un nombre de mesures relativement important (i.e., entre 20 et 25 en moyenne selon le muscle considéré). Cette capacité de la technique SSI à fournir une valeur de module d'élasticité chaque seconde constitue d'ailleurs un avantage important par rapport à d'autres techniques (e.g., MRE).

Les relations obtenues ont permis de réaliser des estimations de force avec une bonne précision, i.e., dans tous les cas, l'erreur était inférieure à 5,8 % de la MVC. Comme élément de comparaison, nous avons montré que cette erreur liée à l'utilisation du module d'élasticité de cisaillement pour l'estimation de la force était significativement plus faible que l'erreur liée à l'utilisation de l'amplitude du signal EMG, même lors de contractions non-fatigantes (i.e., l'erreur liée à l'utilisation de l'EMG était en moyenne < 9,2 % de la MVC). Il est difficile de comparer ce niveau de précision à celui d'autres techniques d'estimation compte-tenu du manque de données disponibles à ce sujet dans la littérature.

L'étude #3 a également permis de montrer que le module d'élasticité de cisaillement mesuré par SSI restait un index de la force musculaire précis malgré l'apparition d'une fatigue neuromusculaire. Pourtant, on observe des modifications des propriétés mécaniques du complexe

muscle-tendon lors de contractions prolongées ou répétées (Kubo et al., 2001 ; Maganaris et al., 2002). Mais ces modifications, causées par des réorganisations internes (e.g., augmentation de l'angle de pennation et de l'épaisseur du muscle), n'interviendraient qu'au début de la contraction (Kubo et al., 2001 ; Maganaris et al., 2002). Nos résultats montrent donc que le pré-conditionnement du muscle qui a été réalisé préalablement à chacun de nos protocoles expérimentaux (e.g., contractions sous-maximales, contractions en rampe) semble suffisant pour éviter un effet potentiel de ces réorganisations sur la valeur du module d'élasticité de cisaillement.

2. Considérations méthodologiques

2.1. Bras de levier

Considérant que la longueur des bras de levier n'est pas modifiée au cours d'une contraction isométrique, les relations linéaires rapportées entre le module d'élasticité de cisaillement et le couple articulaire permettent de conclure qu'il existe une relation linéaire entre le module d'élasticité de cisaillement et la force musculaire. Toutefois, quelques auteurs ont montré que l'intensité de contraction peut influencer la longueur des bras de levier. Par exemple, Imran et al. (2000) ont rapporté une augmentation de la longueur du bras de levier avec l'augmentation de l'intensité de la contraction (intensité multipliée par 10) du quadriceps (+2 %), des ischio-jambiers (+8 %) et des jumeaux (+3 %). Maganaris (2004) a quant à lui rapporté une augmentation > 20 % de la longueur du bras de levier du tendon d'Achille lors d'une flexion plantaire maximale, comparativement à l'état repos. Ce phénomène reste peu documenté, mais il serait imputable au déplacement de l'articulation, à l'épaississement musculaire et à l'allongement de structures collagéniques du tendon survenant avec l'augmentation de l'intensité de contraction (Maganaris, 2004). Néanmoins, son influence pourrait être relativement limitée lors de tâches impliquant de faibles niveaux de force, comme celles étudiées dans ces travaux de thèse.

2.2. Quantification de la force musculaire

Il est important de rappeler que nous n'avons pas réellement estimé la force musculaire (en N). Dans les cas où un seul muscle produit le couple de force mesuré (i.e., *first dorsal interosseous* et *abductor digiti minimi*), la mesure de la longueur du bras de levier (e.g., par IRM ou échographie; Maganaris, 2000 ; Maganaris, 2004) suffirait à estimer cette force musculaire. Ainsi, dans ce type de situation, la mesure du module d'élasticité permettrait d'estimer la force musculaire à partir d'une simple calibration. Mais dans la plupart des tâches motrices, même mono-articulaires (e.g., flexion du coude, extension du genou), le couple de force global représente la somme des couples de force produits par différents muscles. La calibration entre le module et la force est alors impossible.

Toutefois, la quantification de la force produite par un muscle à partir de la valeur de son module d'élasticité de cisaillement pourrait être réalisée d'une autre manière. Tout d'abord, la mesure de la valeur du module d'élasticité de cisaillement lors d'une contraction maximale volontaire (i.e., la valeur de module d'élasticité maximale atteinte, $\mu_{\max}$) pourrait permettre de normaliser les valeurs de module d'élasticité. Cette calibration permettrait ainsi d'exprimer la force produite par un muscle (F) en fonction de sa force maximale ($F_{\max}$), i.e., en pourcentage de la force maximale (Eq. 12). Disposer de ce type d'information serait d'un grand intérêt, notamment pour l'étude du *load sharing*.

$$\frac{F}{F_{\max}} = \frac{\mu}{\mu_{\max}} \quad \text{Eq. 12}$$

La quantification de la force produite par un muscle (en N) nécessite d'autres étapes, notamment l'estimation de la force maximale de ce muscle. Celle-ci est proportionnelle au nombre de sarcomères disposés en parallèle, c'est-à-dire à la surface de la section transversale qui coupe l'ensemble des fibres musculaires (i.e., la « surface de section transversale physiologique », PCSA ; Lieber & Fridén, 2000) (Eq. 13) :

$$F_{max} = \alpha \times PCSA \quad \text{Eq. 13}$$

où PCSA est exprimé en mm² et α , qui est un coefficient représentant la force produite par unité de surface, est exprimé en N.mm⁻². α peut varier d'un muscle et d'un sujet à l'autre, car il dépend notamment des caractéristiques contractiles des fibres musculaires du muscle étudié, mais sa valeur semble proche de 25 N.cm⁻² (Lieber & Fridén, 2000 ; Narici, 1999). En considérant Eq. 12, la force et le couple de force ($C_{musculaire}$) produits par un muscle (en valeur absolue) peuvent être exprimés par les équations suivantes (Eq. 14 et Eq. 15) :

$$F = \frac{\mu}{\mu_{max}} \times \alpha \times PCSA \quad \text{Eq. 14}$$

$$C_{musculaire} = \frac{\mu}{\mu_{max}} \times \alpha \times PCSA \times bdl \quad \text{Eq. 15}$$

où bdl représente le bras de levier du muscle. Cependant, si on considère l'exemple de la flexion isométrique du coude, le couple de force articulaire est le résultat de l'action de quatre principaux muscles : trois agonistes, le *biceps brachii* (BB), le *brachialis* (BA) et le *brachioradialis* (BR), et un antagoniste, le *triceps brachii* (TB). Dans ce cas, le couple articulaire ($C_{articulaire}$) peut être exprimé de la façon suivante (Eq. 16) :

$$C_{articulaire} = \left(\frac{\mu_{BB}}{\mu_{max, BB}} \times \alpha_{BB} \times PCSA_{BB} \times bdl_{BB} \right) + \left(\frac{\mu_{BA}}{\mu_{max, BA}} \times \alpha_{BA} \times PCSA_{BA} \times bdl_{BA} \right) + \left(\frac{\mu_{BR}}{\mu_{max, BR}} \times \alpha_{BR} \times PCSA_{BR} \times bdl_{BR} \right) - \left(\frac{\mu_{TB}}{\mu_{max, TB}} \times \alpha_{TB} \times PCSA_{TB} \times bdl_{TB} \right) \quad \text{Eq. 16}$$

Les longueurs des bras de levier et les surfaces de section transversale physiologiques pouvant être déterminées grâce à l'utilisation de l'IRM (Albracht et al., 2008) et de l'échographie (Narici, 1999), les seuls facteurs inconnus de l'équation Eq. 16 demeurent les coefficients α de chaque muscle. Ils pourraient alors être déterminés par optimisation grâce à une calibration linéaire, en minimisant l'erreur RMS entre le couple mesuré et le couple estimé. En résumé, la force produite par un muscle pourrait être quantifiée à partir de la mesure de son module d'élasticité de cisaillement et de sa normalisation par sa valeur maximale (préalablement mesurée lors d'une contraction maximale volontaire), de la mesure du bras de levier et de la PCSA, et d'une calibration linéaire.

Jusqu'ici, il n'a pas été possible de procéder à ce type de calculs, car la limite de saturation de l'échographe (i.e., 266 kPa) rendait impossible la mesure du module d'élasticité de cisaillement au cours de contractions maximales volontaires (mesure de $\mu_{\max}$; cf. § 2.3). Mais en l'absence de ce type de données, l'existence d'une relation linéaire entre le module d'élasticité de cisaillement et la force musculaire permet néanmoins d'utiliser le module comme un index de la force musculaire. En effet, les évolutions du module d'élasticité d'un muscle permettent alors de connaître les évolutions de la force qu'il produit, sans pour autant les quantifier.

2.3. Contraintes matérielles

Le fait que la mesure du module d'élasticité repose ici uniquement sur la manipulation d'une sonde échographique rend possible l'étude d'une grande variété de contractions. Avec les améliorations futures de cette technique (fréquence d'acquisition notamment), il devient même possible d'envisager l'exploration de contractions dynamiques (cf. Perspectives). Néanmoins, plusieurs contraintes matérielles limitent encore l'utilisation de la technique SSI pour l'estimation de la force musculaire. D'abord, la limite de saturation de la carte d'élasticité à 266 kPa n'a pas permis d'explorer des niveaux de force élevés (i.e, au maximum 60 % de la MVC pour le *first dorsal interosseous*). Il est d'ailleurs nécessaire de vérifier que la relation entre le module d'élasticité de cisaillement et la force musculaire est bien linéaire sur toute l'amplitude de la force. D'autre part, la fréquence d'acquisition du module d'élasticité à 1 Hz limite l'analyse des variations de force à des variations relativement lentes. Cette fréquence d'acquisition exclut pour l'instant l'analyse de contractions dynamiques. Enfin, la dimension relativement faible des cartes d'élasticité posent la question de la représentativité des mesures effectuées, notamment pour les muscles les plus volumineux. En effet, une hétérogénéité spatiale du signal EMG a déjà été rapportée, suggérant un hétérogénéité du recrutement musculaire (Farina et al., 2006 ; Zijdwind et al., 1995). Ceci pourrait

conduire à une hétérogénéité de la contrainte et donc du module d'élasticité au sein d'un muscle en contraction. Bien que de récentes améliorations permettent d'augmenter la taille de la carte d'élasticité, celle-ci restera limitée par la largeur de l'image échographique. Notons que l'analyse qualitative des cartes d'élasticité relativement petites ($\approx 1,5 \text{ cm}^2$) que nous avons obtenues révèle une certaine hétérogénéité spatiale, tout comme les cartes d'élasticité obtenues par MRE (Debernard et al., 2011). L'origine de cette hétérogénéité (physiologique ou non-physiologique) reste à déterminer.

2.4. Pennation et anisotropie

Compte-tenu de l'effet important de l'anisotropie sur les valeurs de modules d'élasticité de cisaillement rapporté par Gennisson et al. (2010), il pouvait être attendu nous pouvions attendre un effet de l'architecture du muscle étudié sur l'allure de la relation module-couple ou sur la précision des estimations de couple réalisées. Deux résultats soutenaient cette hypothèse : d'une part, le fait que l'impact sur la valeur de module d'élasticité de l'angle entre la direction de la sonde échographique et la direction des fibres musculaires augmente avec l'intensité de contraction (Gennisson et al., 2010 ; Figure 27) ; d'autre part, l'augmentation de l'angle de pennation d'un muscle avec l'augmentation de l'intensité de contraction (Hodges et al., 2003). Pourtant, les résultats de l'étude #1 tendent à montrer que l'architecture du muscle n'influencerait ni l'allure de la relation module-couple, ni la précision des estimations du couple. En effet, le *first dorsal interosseus* est un muscle bi-penné (Infantino & Challis, 2010) et l'*abductor digit minimi* un muscle fusiforme (Lebreton, 2010). Or, nous n'avons rapporté aucun effet significatif de la tâche étudiée (i.e., abduction de l'index et abduction du petit doigt) sur les coefficients de détermination des relations linéaires ou sur les erreurs RMS des estimations de couple réalisées.

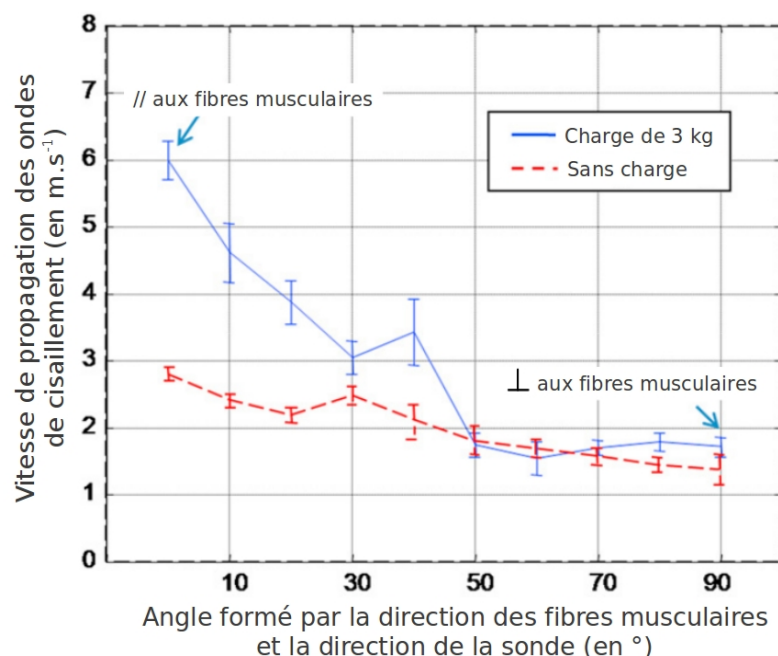


Figure 27 : Effet de l'angle entre la direction des fibres musculaires et la sonde échographique sur la valeur du module d'élasticité de cisaillement. Le module d'élasticité de cisaillement du biceps brachii a été mesuré au repos (courbe rouge) et lors du maintien d'une charge de 3 kg (courbe bleue). 0° correspond à un alignement de la sonde dans la direction des fibres musculaires; 90° correspond à une position de la sonde perpendiculaire à la direction des fibres musculaires. La valeur du module d'élasticité diminue lors de l'augmentation de l'angle formé par la direction des fibres musculaires et la direction de la sonde. Cette diminution est plus importante lors d'une contraction qu'au repos. D'après Gennisson et al. (2010).

Toutefois, ces conclusions doivent être nuancées car l'architecture du *first dorsal interosseus* est très complexe (Infantolino & Challis, 2010) et, par conséquent, diffère de la plupart des muscles pennés qui sont très majoritairement uni-pennés. Il est possible que pour ce muscle les changements d'angle de pennation soient relativement modestes. Il serait donc nécessaire d'étudier la relation entre le module d'élasticité de cisaillement et la force pour un autre muscle présentant de plus grandes variations. Ainsi, malgré les résultats de l'étude #1, l'augmentation de l'angle de pennation du muscle *brachialis* lors de l'augmentation du niveau de contraction (Herbert & Gandevia, 1995 ;

Hodges et al., 2003) aurait pu influencer les valeurs de module d'élasticité mesurées lors de l'étude #2. Cependant, il a été montré que l'augmentation de l'angle de pennation du muscle *brachialis* survient très majoritairement lors de l'augmentation du couple de force externe de 0 à 10% de la MVC (Herbert & Gandevia, 1995; Hodges et al., 2003). Ceci conduirait donc à une sous-estimation de l'augmentation du module d'élasticité du muscle *brachialis* principalement pour des intensités inférieures à 10% de la MVC. Cet effet éventuel du changement de l'angle de pennation sur la valeur de module d'élasticité ne pourrait donc pas être responsable des tendances observées (i.e., augmentation importante du module entre 0 et 10% de la MVC, suivie d'une plus faible augmentation pour des intensités supérieures à 10% de la MVC). Au contraire, il aurait tendance à les atténuer. La prise en compte de l'anisotropie ne remet donc pas en cause les conclusions de l'étude #2. Par ailleurs, dans les études #3 (expérimentation II) et #4, les contractions des muscles extenseurs du genou ont été menées à couple constant. Par conséquent, nous pouvons supposer que les modifications des angles de pennation ont été relativement faibles (Mademli et al., 2006) et n'ont donc pas ou très peu affecté les valeurs de module d'élasticité de cisaillement.

2.5. Hystérésis

Les estimations de force réalisées lors des contractions à variations libres de couple auraient pu être influencées par l'existence d'un hystérésis entre les relations module-couple ascendante (i.e., augmentation progressive du couple) et descendante (i.e., diminution progressive du couple) (Figure 28). Ceci se traduirait par l'existence, pour un même niveau de couple, d'une valeur de module inférieure lors d'une diminution du couple que lors d'une augmentation. Nous avons donc réalisé une expérimentation complémentaire qui visait à étudier ce phénomène (résultats intégrés à l'étude #1). Les résultats ont montré qu'il n'existait pas d'hystérésis pour la relation entre le module et le couple (Figure 29), contrairement à ce qui a été rapporté pour la relation entre l'amplitude du signal

EMG et le couple (Orizio et al., 2010 ; Figure 28). Cette différence pourrait partiellement expliquer la meilleure précision des estimations de forces réalisées à partir du module d'élasticité de cisaillement au cours des contractions à variations libres de couple.

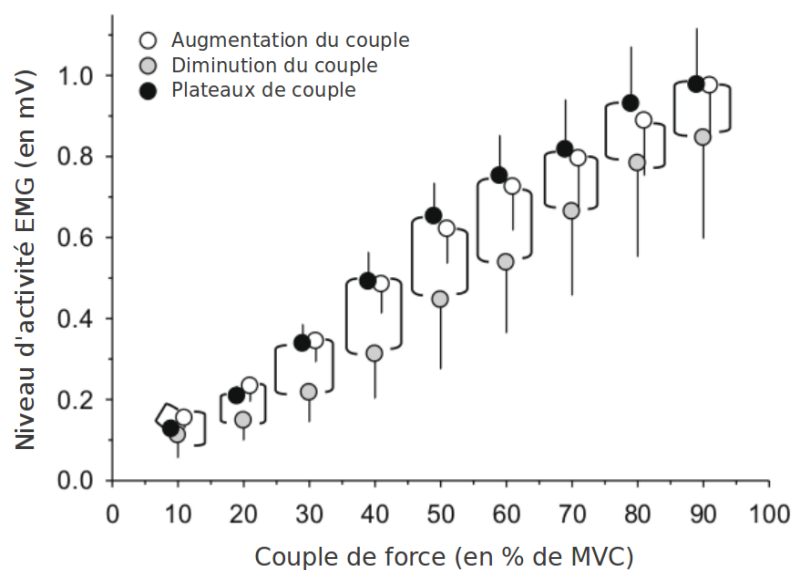


Figure 28 : Exemple d'hytérésis observé pour la relation entre le niveau d'activité EMG et le couple de force. L'amplitude du signal EMG du first dorsal interosseus a été enregistré lors d'une augmentation linéaire du couple de force d'abduction de l'index (cercles blancs), lors d'une diminution linéaire (cercles gris) et lors de contractions de 6 secondes à couple de force constant (cercles noirs). Pour chaque niveau de couple de force, est rapportée une amplitude de signal EMG inférieure lors d'une diminution progressive du couple que lors d'une augmentation progressive du couple ou lors de plateaux de couple. Ce phénomène peut être expliqué par la restitution, lors d'une diminution du couple, d'une partie de l'énergie élastique stockée dans les composantes élastiques du complexe musculo-tendineux. D'après Orizio et al. (2010).

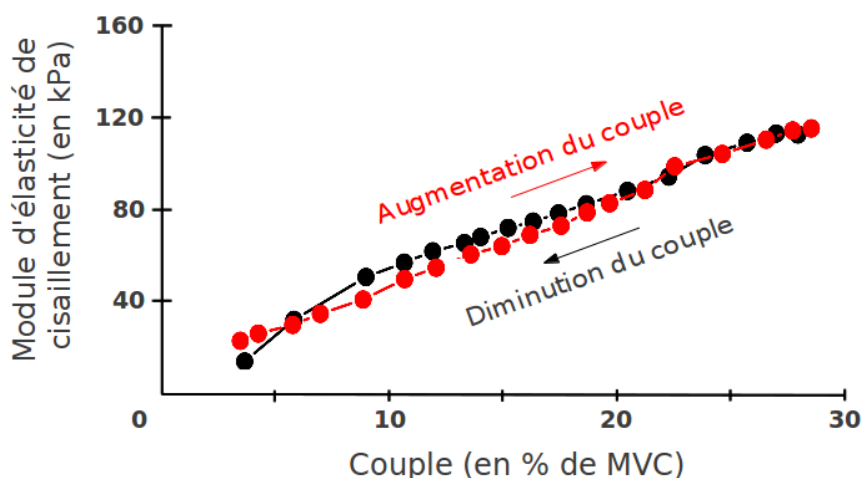


Figure 29 : Illustration de l'absence d'hystérésis pour la relation entre le module d'élasticité de cisaillement et le couple de force. Le module d'élasticité de l'abductor digiti minimi a été mesuré au cours d'une contraction consistant en une augmentation linéaire du couple de 20 secondes (de 0 à 30 % de MVC), immédiatement suivie d'une diminution linéaire de 20 secondes.

3. L'utilisation du module d'élasticité de cisaillement pour l'étude du *load sharing*

3.1. Effets de l'intensité de la contraction

Les résultats de l'étude #2 vérifient l'hypothèse de l'existence de modifications de la distribution des forces entre les fléchisseurs du coude lors de l'augmentation du couple de force externe. Plus précisément, le *biceps brachii* contribue relativement plus au couple de force global à des intensités supérieures à 10% de la MVC qu'à des intensités inférieures. À l'inverse, la contribution relative du *brachialis* serait plus importante à de faibles niveaux de couple (i.e., < 10% de la MVC) qu'à des niveaux plus élevés. Ces résultats pourraient expliquer, au moins partiellement, l'existence d'une relation non-linéaire entre l'amplitude du signal EMG (et donc le niveau d'activation) du *biceps brachii* et le couple de force (Lawrence & De Luca, 1983; Nordez & Hug, 2010). Toutefois, l'influence des facteurs électrophysiologiques habituellement évoqués (i.e., stratégies de recrutement des unités motrices) ne peut pas être totalement écartée (Lawrence & De

Luca, 1983; Zhou & Rymer, 2004).

Il est intéressant de noter que le bras de levier du *biceps brachii* est environ deux fois plus long que celui du *brachialis* (Murray et al., 1995; Murray et al., 2002), ce qui permet au *biceps brachii* de produire, pour un même niveau de force, un couple de force beaucoup plus important. Or, Hudson et al., (2009) a montré que l'intensité de la commande motrice s'adapte aux avantages biomécaniques du muscle considéré. Par exemple, lors de tâches de flexion de l'index, l'amplitude du signal EMG du *first dorsal interosseus* augmente de 28 % lorsque le pouce est placé dans une position qui allonge son bras de levier d'environ 50 % (Hudson et al., 2009). De plus, Visser et al., (2003) ont rapporté un effet du niveau de précision de la tâche sur le *load sharing*, e.g., lors de « *pinching task* » (tâches consistant au serrage d'un capteur de force entre le pouce d'une part et l'index et le majeur d'autre part), plus le niveau de précision demandé au sujet est élevé, plus la contribution relative de l'index à la force totale est importante. Nos résultats de l'étude #2 pourraient donc être expliqués par des avantages biomécaniques différents des muscles, impliquant des stratégies de recrutement spécifiques. Plus précisément, l'utilisation du *brachialis* (bras de levier faible) serait favorisée lors de la réalisation de tâches de précision, c'est-à-dire lors de tâches menées à de faibles niveaux de couple et nécessitant un contrôle fin du mouvement ; tandis que l'utilisation du *biceps brachii* (bras de levier important) serait privilégiée pour la réalisation de tâches nécessitant la production de niveaux de couple importants.

Il est classiquement considéré que la contribution relative de chaque agoniste est constant quelle que soit la valeur du couple de force articulaire (Aton & Bouisset, 1977 ; Nordez et al., 2013). Le type de réorganisation du *load sharing* rapporté dans l'étude #2 ne va pas dans ce sens. Ce résultat pourrait ainsi avoir des conséquences importantes sur l'interprétation de certains résultats rapportés dans la littérature. Par exemple, de très nombreuses études ont caractérisé l'hystérésis du tendon d'Achille à l'aide de courbes de charge-décharge (Finni et al., 2013). Pour

cela, le déplacement de la jonction myo-tendineuse du *gastrocnemius medialis* (GM) est mesuré au cours d'une contraction volontaire consistant en une augmentation linéaire suivie d'une diminution linéaire du couple de force en flexion plantaire isométrique. L'hystérésis du tendon est alors estimé à partir de ce déplacement et de l'hypothèse d'une contribution du GM au couple de force articulaire égale à 30 % quelque soit le niveau de couple (Nordez et al., 2013). Considérant les résultats de l'étude #2, il est possible que la contribution du GM ne soit pas constante au cours de cette contraction. Ce phénomène pourrait directement affecter les mesures d'hystérésis réalisées (Nordez et al. 2013). Par conséquent, il serait nécessaire d'étudier précisément le *load sharing* entre les fléchisseurs plantaires de la cheville lors de l'augmentation du couple de force articulaire, mais aussi de vérifier que le *load sharing* observé pour un niveau de couple de force donné est identique lors d'une augmentation et lors d'une diminution du couple de force.

3.2. Effet de la fatigue

Des enregistrements EMG ont permis de rapporter des activations alternées de plusieurs extenseurs du genou au cours de contractions prolongées de très faible intensité (i.e., 2,5 à 5 % de la MVC ; Akima et al., 2012 ; Kouzaki & Shinohara, 2006 ; Kouzaki et al., 2004, 2002). D'autres études ont également suggéré des modifications des coordinations musculaires avec la fatigue (Akima et al., 2002). Mais, compte-tenu de l'impossibilité d'estimer la force musculaire à partir du signal EMG en conditions de fatigue (cf. § 2.3.3), l'interprétation de ces résultats n'est pas facile. L'étude #3 rapporte des évolutions de module d'élasticité opposées entre plusieurs muscles au cours d'une extension isométrique du genou menée à 25% de la MVC et jusqu'à épuisement. Les modifications du module d'élasticité de cisaillement étant linéairement reliées aux modifications de la force, ces résultats démontrent l'existence de modifications de la répartition des forces (i.e., compensations inter-musculaires) au cours d'une contraction prolongée. Mais ces stratégies de compensation

différent des soudaines activations/désactivations rapportées à de très faibles intensités (Kouzaki et al., 2002). Il est important de noter que ces modifications du *load sharing* n'ont pas été observées chez tous les sujets (i.e., 4/8 sujets) et, lorsqu'elles l'étaient, elles ne faisaient pas systématiquement intervenir les mêmes muscles. Les résultats de l'étude #4 confirment cette variabilité inter-individuelle. Ils démontrent également que, lorsque la fatigue est localisée sur un muscle, la contribution du muscle fatigué diminue pour l'ensemble de la population, mais que les stratégies de compensations varient entre les sujets.

La diminution de la contribution du VL lorsqu'il est préalablement fatigué semble en accord avec les modèles de contrôle optimal du mouvement (Prilutsky & Zatziorsky, 2002). En effet, considérant ces modèles, la distribution des forces entre synergistes devrait respecter la minimisation d'un certain coût physiologique ou mécanique (e.g., coût énergétique ou la variabilité de la force). Par conséquent, la diminution de la contribution relative d'un muscle préalablement fatigué semblerait plutôt en accord avec un contrôle optimal du mouvement. Mais il est important de souligner qu'il demeure impossible de déterminer si la diminution de la force produite par le VL est le reflet d'une diminution de l'activation de ce muscle par le SNC (nécessaire pour appuyer la théorie d'une optimisation du contrôle moteur). Il est en effet possible que la diminution de la force produite par le VL ne soit que la conséquence de la diminution de la capacité de production de force de ce muscle (altération de sa fonction contractile conduisant à une diminution de la force produite pour une activation donnée), et de ce fait que la commande motrice n'ait pas été modifiée. Par exemple, de Rugby et al., (2012) ont montré que, dans des tâches impliquant le poignet, lorsque la capacité de production de force d'un muscle est altérée (induction d'une fatigue ou simulation d'une paralysie), l'activation de l'ensemble des muscles impliqués dans le mouvement est augmentée, plutôt qu'uniquement l'activation des muscles mécaniquement efficaces. Ce type de comportements apparaît plutôt contraire à l'idée d'un contrôle moteur optimal (Tsianos et al., 2012). Pour ces

auteurs, la coordination serait donc un phénomène plus « habituel » qu'« optimal » (De Rugy et al., 2013). De la même manière, Kistemaker et al., (2010) ont montré que, lors d'une tâche de pointage d'une cible, la minimisation du coût énergétique n'était pas le principal facteur déterminant la coordination. Plus précisément, ils ont observé qu'en l'absence de perturbation, le mouvement des sujets respectait bien la minimisation du coût énergétique. En revanche, lorsque le mouvement était soumis à des perturbations (e.g., forces latérales) nécessitant théoriquement des modifications de la trajectoire habituelle de la main pour respecter la minimisation du coût énergétique, aucune adaptation n'a été observée, même après plusieurs réalisations (Kistemaker et al., 2010).

Nos résultats concernant les évolutions du module d'élasticité au cours de la contraction prolongée apparaissent plutôt en accord avec ces dernières observations. En effet, alors que le VL était préalablement fatigué et produisait moins de force au début de la contraction (comparativement au même exercice réalisé sans pré-fatigue), nous pouvions attendre qu'une augmentation de la force ne soit observée que sur les muscles non fatigués, i.e., VM et RF. Au contraire, nous avons rapporté une augmentation globale des forces produites par les extenseurs de la jambe au cours du temps (certainement pour compenser une augmentation de l'activité des antagonistes, cf. V- étude #4).

Comme souligné précédemment, les études #3 et #4 montrent une variabilité inter-individuelle importante dans les stratégies de compensation. Cette variabilité suggère que les sujets n'optimisent pas le même coût, ou alors qu'ils tendent vers l'optimisation du même coût, mais que l'expression de cette optimisation varie d'un sujet à l'autre. En effet, une théorie alternative à l'idée d'un contrôle optimal du mouvement a été proposée par Loeb (2012) sous l'expression “*good-enough control*”. Celle-ci défend l'hypothèse que les sujets apprendraient, par “essai-erreur”, un ensemble de comportements sensorimoteurs qui ne seraient pas nécessairement optimaux, mais qui, au cours de l'apprentissage, tendraient à l'être. Ganesh et al., (2010) ont également souligné le rôle

joué par les habitudes dans les coordinations, en suggérant que le choix d'une coordination par le système nerveux central serait le résultat d'un compromis entre habitude, erreur et minimisation de l'effort.

4. Perspectives

La technique SSI bénéficie depuis peu de plusieurs innovations technologiques et matérielles : i) l'amélioration de l'algorithme de calcul du module d'élasticité de cisaillement améliorant la qualité des cartes d'élasticité obtenue pour le muscle, ii) la suppression de la limite de saturation et iii) la mise au point d'un mode « *boost* » permettant de réaliser des acquisitions de 8 secondes à la fréquence de 4 Hz. Ces innovations ouvrent des perspectives particulièrement intéressantes. Nous procédons actuellement à une expérimentation visant à démontrer qu'il est désormais possible de déterminer la relation entre le module d'élasticité de cisaillement et la force musculaire sur toute l'amplitude de force d'un muscle (i.e., de 0 à 100% de la MVC; Figure 30).

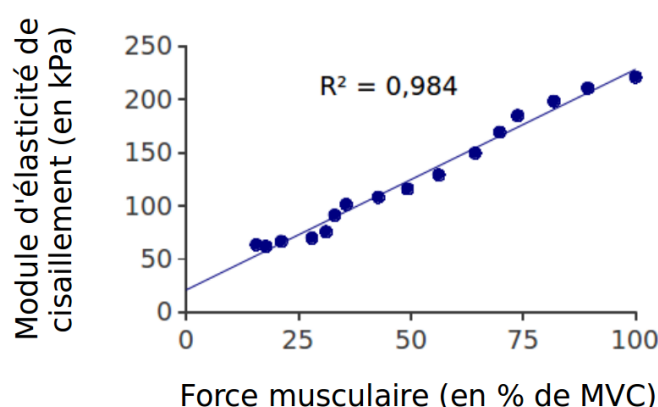


Figure 30 : Exemple de relation linéaire entre le module d'élasticité de cisaillement et la force musculaire obtenue sur toute l'amplitude de la force (0 à 100 % de MVC). Le module d'élasticité de cisaillement de l'abductor digiti minimi était mesuré lors d'une contraction de 4 secondes consistant en une augmentation progressive du couple de force d'abduction du petit doigt de 0 à 100 %. L'utilisation du mode « *boost* » a permis l'acquisition du module d'élasticité à une fréquence de 4 Hz. Ces données sont issues d'expérimentations actuellement en cours au sein du laboratoire et visant à démontrer que la relation entre le module d'élasticité de cisaillement et la force musculaire est linéaire sur toute l'amplitude de la force.

Il semble que, conformément à notre hypothèse, cette relation reste linéaire au-delà des niveaux de force explorés lors des études #1 et #3. Par ailleurs, la capacité à mesurer le module d'élasticité de cisaillement au cours d'une contraction maximale volontaire devrait permettre de normaliser les valeurs de module en fonction de la valeur maximale observée pour chaque muscle. Ceci permettra notamment de documenter avec plus de précision les changements de la répartition des forces entre synergistes survenant lors de la modification de l'angle articulaire, du couple exercé, ou lors de contractions fatigantes. Par exemple, rappelons qu'une réorganisation du *load sharing* au cours d'une contraction prolongée ne pouvait jusqu'alors être mise en évidence qu'à la condition que les évolutions du module de deux muscles soient de sens contraires. Désormais, ces changements de la répartition des forces pourront être analysés à partir d'évolutions de sens identiques, car il sera possible de comparer quantitativement les évolutions relatives du module de plusieurs muscles. De plus, si la normalisation du module d'élasticité est associée à des mesures de PCSA et à une calibration, nous devrions être en mesure de quantifier les forces musculaires. Il serait alors possible de connaître précisément la répartition des forces entre les différents muscles synergistes. Ces nouveaux éléments permettraient de tester des hypothèses sur la manière dont le *load sharing* est organisé chez des sujets sains, notamment les hypothèses de la minimisation des forces ou des contraintes musculaires qui sont souvent à la base des estimations de force réalisées à partir des modèles numériques (Chèze et al., 2013 ; Erdemir et al., 2007 ; Tsirakos et al., 1997). Pour améliorer la compréhension des théories expliquant les stratégies de *load sharing*, il serait aussi possible d'étudier les réorganisations (ou les non-réorganisations) survenant lors de perturbations telles que la fatigue, la douleur, ou certaines pathologies neuromusculaires. Par exemple, l'utilisation de la technique SSI a permis de montrer que, contrairement à ce qui est prédit par les théories classiques sur la douleur (Hodges & Tucker, 2011), une douleur musculaire n'entraîne pas systématiquement une diminution de la contrainte appliquée sur le muscle

douloureux au cours de contractions isométriques sous-maximales (Tucker et al., soumis). Par ailleurs, l'existence de déséquilibres entre les forces appliquées par différents synergistes est très souvent citée comme l'une des principales origines des pathologies musculo-articulaires (Kumar, 2001 ; Mizrahi et al., 2000). Pour tester cette hypothèse, il paraîtrait particulièrement intéressant de pouvoir étudier précisément le *load sharing* chez des sujets souffrant de pathologies articulaires ou musculo-tendineuses. On rapporte habituellement des diminutions des couples articulaires maximaux associées à des modifications des activations musculaires (notamment une augmentation de la co-activation des muscles antagonistes) chez les patients atteints de lésions médullaires (Boorman et al., 1996). L'existence d'une technique expérimentale d'estimation de la force musculaire permettrait également une étude plus fine de ce phénomène. Enfin, de nombreuses études s'intéressent aux conséquences et aux origines de la fatigue neuromusculaire (Millet et al., 2012). Dans ce cadre, exprimer la force maximale produite par chaque agoniste après un exercice fatigant en fonction de la force maximale initiale serait une occasion unique de quantifier la fatigue propre à chaque muscle.

A plus long terme, l'exploration des contractions dynamiques constitue un objectif majeur de développement de la méthode. La possibilité d'utiliser le module d'élasticité pour estimer la force musculaire lors de ce type de contractions serait d'autant plus intéressante que l'amplitude du signal EMG ne peut pas être utilisé. De plus, les modèles mathématiques d'estimation de la force musculaire nécessitent des données expérimentales pour leur validation. Or, ces modèles se basent sur des données cinétiques et cinématiques du mouvement et, par conséquent, les estimations qu'ils fournissent concernent uniquement les contractions dynamiques. Mais l'estimation de la force musculaire à partir du module d'élasticité dans des conditions dynamiques nécessite cependant le franchissement de plusieurs étapes technologiques et méthodologiques. Sur le plan technologique, l'exploration des contractions dynamiques nécessitera des avancées telles que l'augmentation de la

fréquence d'acquisition du module d'élasticité ou la mise au point de sondes pouvant être solidement fixées sur les membres. Le récent développement du mode « *boost* » devrait néanmoins permettre de débiter l'étude de contractions dynamiques réalisées à des vitesses modestes. Par exemple, pour un mouvement réalisé à la vitesse de $30^{\circ} \cdot s^{-1}$, la mesure du module d'élasticité à une fréquence de 4 Hz permettrait d'obtenir une valeur d'élasticité tous les $7,5^{\circ}$. Sur le plan méthodologique, il sera notamment nécessaire d'étudier les effets potentiels de la longueur du muscle et de la vitesse de contraction sur les valeurs de module d'élasticité musculaire. En effet, la force maximale produite par un muscle varie en fonction de sa longueur et de sa vitesse de contraction. Il s'agira donc de vérifier que la relation entre le module d'élasticité et la force n'est pas affectée ces variations.

VII - Bibliographie

-
- Akima, H., Foley, J. M., Prior, B. M., Dudley, G. A., & Meyer, R. A. (2002). Vastus lateralis fatigue alters recruitment of musculus quadriceps femoris in humans. *Journal of Applied Physiology*, 92(2), 679-684.
- Akima, H., Saito, A., Watanabe, K., & Kouzaki, M. (2012). Alternate muscle activity patterns among synergists of the quadriceps femoris including the vastus intermedius during low-level sustained contraction in men. *Muscle & Nerve*, 46(1), 86-95.
- Albracht, K., Arampatzis, A., & Baltzopoulos, V. (2008). Assessment of muscle volume and physiological cross-sectional area of the human triceps surae muscle in vivo. *Journal of Biomechanics*, 41(10), 2211-2218.
- Amarantini, D., Rao, G., & Berton, E. (2010). A two-step EMG-and-optimization process to estimate muscle force during dynamic movement. *Journal of Biomechanics*, 43(9), 1827-1830.
- Bank, P. J. M., Peper, C. E., Marinus, J., Beek, P. J., & van Hilten, J. J. (2013). Motor consequences of experimentally induced limb pain: a systematic review. *European Journal of Pain*, 17(2), 145-157.
- Bensamoun, S. F., Glaser, K. J., Ringleb, S. I., Chen, Q., Ehman, R. L., & An, K.-N. (2008). Rapid magnetic resonance elastography of muscle using one-dimensional projection. *Journal of Magnetic Resonance Imaging*, 27(5), 1083-1088.
- Bensamoun, S. F., Ringleb, S. I., Littrell, L., Chen, Q., Brennan, M., Ehman, R. L., & An, K.-N. (2006). Determination of thigh muscle stiffness using magnetic resonance elastography. *Journal of Magnetic Resonance Imaging*, 23(2), 242-247.
- Bercoff, J. (2004). L'imagerie échographique ultrarapide et son application à l'étude de la viscoélasticité du corps humain. Thèse de doctorat. Université de Paris VII.
- Bercoff, J., Chaffai, S., Tanter, M., Sandrin, L., Catheline, S., Fink, M., Meunier, M. (2003). In vivo breast tumor detection using transient elastography. *Ultrasound in Medicine & Biology*, 29(10), 1387-1396.
- Bercoff, J., Tanter, M., & Fink, M. (2004). Supersonic shear imaging: a new technique for soft tissue elasticity mapping. *IEEE Transactions on Ultrasonics, Ferroelectrics, and Frequency Control*, 51(4), 396-409.
- Biess, A., Liebermann, D. G., & Flash, T. (2007). A computational model for redundant human three-dimensional pointing movements: integration of independent spatial and temporal motor plans simplifies movement dynamics. *The Journal of Neuroscience*, 27(48), 13045-13064.
- Bigland-Ritchie, B. (1981). EMG/force relations and fatigue of human voluntary contractions. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 9, 75-117.
-

-
- Boorman, G. I., Lee, R. G., Becker, W. J., & Windhorst, U. R. (1996). Impaired « natural reciprocal inhibition » in patients with spasticity due to incomplete spinal cord injury. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 101(2), 84-92.
- Bouillard, K., Frère, J., Hug, F., & Guével, A. (2012). Prediction of time-to-exhaustion in the first dorsal interosseous muscle from early changes in surface electromyography parameters. *Muscle & Nerve*, 45(6), 835-840.
- Bouillard, K., Hug, F., Guével, A., & Nordez, A. (2012). Shear elastic modulus can be used to estimate an index of individual muscle force during a submaximal isometric fatiguing contraction. *Journal of Applied Physiology*, 113(9), 1353-1361.
- Bouillard K., Jubeau M., Nordez A., & Hug F. (Sous Presse) Effect of vastus lateralis fatigue on load sharing between quadriceps femoris muscles during isometric knee extensions. *Journal of Neurophysiology*. doi : 10.1152/jn.00595.2013.
- Bouillard K., Nordez A., Hodges PW., Cornu C., & Hug F. (2012) Evidence of changes in load sharing during isometric elbow flexion with ramped torque. *Journal of Biomechanics*. 45: 1424–1429,.
- Bouillard, K., Nordez, A., & Hug, F. (2011). Estimation of Individual Muscle Force Using Elastography. *PLoS ONE*, 6(12), e29261.
- Brookham, R. L., Middlebrook, E. E., Grewal, T., & Dickerson, C. R. (2011). The utility of an empirically derived co-activation ratio for muscle force prediction through optimization. *Journal of Biomechanics*, 44(8), 1582-1587.
- Buchanan, T. S., Lloyd, D. G., Manal, K., & Besier, T. F. (2004). Neuromusculoskeletal modeling: estimation of muscle forces and joint moments and movements from measurements of neural command. *Journal of Applied Biomechanics*, 20(4), 367-395.
- Buchanan, T. S., Almdale, D. P., Lewis, J. L., & Rymer, W. Z. (1986). Characteristics of synergic relations during isometric contractions of human elbow muscles. *Journal of Neurophysiology*, 56(5), 1225-1241.
- Buchanan, T. S., Moniz, M. J., Dewald, J. P., & Zev Rymer, W. (1993). Estimation of muscle forces about the wrist joint during isometric tasks using an EMG coefficient method. *Journal of Biomechanics*, 26(4-5), 547-560.
- Buchanan, T. S., Rovai, G. P., & Rymer, W. Z. (1989). Strategies for muscle activation during isometric torque generation at the human elbow. *Journal of Neurophysiology*, 62(6), 1201-1212.
- Buchanan, T. S., & Shreeve, D. A. (1996). An evaluation of optimization techniques for the prediction of muscle activation patterns during isometric tasks. *Journal of Biomechanical Engineering*, 118(4), 565-574.
-

-
- Burton, T. M. W., Vaidyanathan, R., Burgess, S. C., Turton, A. J., & Melhuish, C. (2011). Development of a parametric kinematic model of the human hand and a novel robotic exoskeleton. *IEEE, International Conference on Rehabilitation Robotics, 2011*, 5975344.
- Campy, R. M., Coelho, A. J., & Pincivero, D. M. (2009). EMG-torque relationship and reliability of the medial and lateral hamstring muscles. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 41(11), 2064-2071.
- Carpentier, A., Duchateau, J., & Hainaut, K. (2001). Motor unit behaviour and contractile changes during fatigue in the human first dorsal interosseus. *The Journal of Physiology*, 534(Pt 3), 903-912.
- Catheline, S. (1998). Interferometrie-speckle ultrasonore : application à la mesure d'élasticité. Thèse de doctorat. Université Paris VII.
- Catheline, S., Gennisson, J. L., Delon, G., Fink, M., Sinkus, R., Abouelkaram, S., & Culioli, J. (2004). Measuring of viscoelastic properties of homogeneous soft solid using transient elastography: an inverse problem approach. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 116(6), 3734-3741.
- Chao, E. Y. (1989). *Biomechanics of the hand: a basic research study*. World Scientific.
- Chèze, L., Moissenet, F., & Dumas, R. (2012). State of the art and current limits of musculo-skeletal models for clinical applications. *Movement & Sport Sciences - Science & Motricité*.
- Collins, J. J. (1995). The redundant nature of locomotor optimization laws. *Journal of Biomechanics*, 28(3), 251-267.
- Crowninshield, R. D., & Brand, R. A. (1981). A physiologically based criterion of muscle force prediction in locomotion. *Journal of Biomechanics*, 14(11), 793-801.
- Dahmane, R., Djordjevic, S., Simunic, B., & Valencic, V. (2005). Spatial fiber type distribution in normal human muscle Histochemical and tensiomyographical evaluation. *Journal of Biomechanics*, 38(12), 2451-2459.
- Davy, D. T., & Audu, M. L. (1987). A dynamic optimization technique for predicting muscle forces in the swing phase of gait. *Journal of Biomechanics*, 20(2), 187-201.
- Debernard, L., Robert, L., Charleux, F., & Bensamoun, S. F. (2011). Characterization of muscle architecture in children and adults using magnetic resonance elastography and ultrasound techniques. *Journal of Biomechanics*, 44(3), 397-401.
- Debernard, L., Robert, L., Charleux, F., & Bensamoun, S. F. (2013). A possible clinical tool to depict muscle elasticity mapping using magnetic resonance elastography. *Muscle & Nerve*, 47(6), 903-908.
- Deffieux, T. (2008). Palpation par force de radiation ultrasonore et échographie ultrarapide : Applications à la
-

caractérisation tissulaire in vivo. Thèse de doctorat. Université de Paris VII.

- Deffieux, T., Montaldo, G., Tanter, M., & Fink, M. (2009). Shear wave spectroscopy for in vivo quantification of human soft tissues visco-elasticity. *IEEE Transactions on Medical Imaging*, 28(3), 313-322.
- Del Santo, F., Gelli, F., Ginanneschi, F., Popa, T., & Rossi, A. (2007). Relation between isometric muscle force and surface EMG in intrinsic hand muscles as function of the arm geometry. *Brain Research*, 1163, 79-85.
- De Luca, C. J. (1984). Myoelectrical manifestations of localized muscular fatigue in humans. *Critical Reviews in Biomedical Engineering*, 11(4), 251-279.
- De Luca, C. J., LeFever, R. S., McCue, M. P., & Xenakis, A. P. (1982). Behaviour of human motor units in different muscles during linearly varying contractions. *The Journal of Physiology*, 329, 113-128.
- Dennerlein, J. T. (2005). Finger flexor tendon forces are a complex function of finger joint motions and fingertip forces. *Journal of Hand Therapy*, 18(2), 120-127.
- Dennerlein, J. T., Diao, E., Mote, C. D., Jr, & Rempel, D. M. (1998). Tensions of the flexor digitorum superficialis are higher than a current model predicts. *Journal of Biomechanics*, 31(4), 295-301.
- Dennerlein, J. T., Diao, E., Mote, C. D., Jr, & Rempel, D. M. (1999). In vivo finger flexor tendon force while tapping on a keyswitch. *Journal of Orthopaedic Research*, 17(2), 178-184.
- De Rugy, A., Loeb, G. E., & Carroll, T. J. (2012). Muscle coordination is habitual rather than optimal. *The Journal of Neuroscience*, 32(21), 7384-7391.
- De Ruyter, C. J., Hoddenbach, J. G., Huurnink, A., & de Haan, A. (2008). Relative torque contribution of vastus medialis muscle at different knee angles. *Acta Physiologica*, 194(3), 223-237.
- Dideriksen, J. L., Enoka, R. M., & Farina, D. (2011). Neuromuscular adjustments that constrain submaximal EMG amplitude at task failure of sustained isometric contractions. *Journal of Applied Physiology*, 111(2), 485-494.
- Disselhorst-Klug, C., Schmitz-Rode, T., & Rau, G. (2009). Surface electromyography and muscle force: limits in sEMG-force relationship and new approaches for applications. *Clinical Biomechanics*, 24(3), 225-235.
- Dounskaia, N., Wisleder, D., & Johnson, T. (2005). Influence of biomechanical factors on substructure of pointing movements. *Experimental Brain Research*, 164(4), 505-516.
- Dresner, M. A., Rose, G. H., Rossman, P. J., Muthupillai, R., Manduca, A., & Ehman, R. L. (2001). Magnetic resonance elastography of skeletal muscle. *Journal of Magnetic Resonance Imaging*, 13(2), 269-276.
- Dul, J., Johnson, G. E., Shiavi, R., & Townsend, M. A. (1984). Muscular synergism--II. A minimum-fatigue criterion

-
- for load sharing between synergistic muscles. *Journal of Biomechanics*, 17(9), 675-684.
- Edwards, R. G., & Lippold, O. C. (1956). The relation between force and integrated electrical activity in fatigued muscle. *The Journal of Physiology*, 132(3), 677-681.
- Enoka, R. M., & Fuglevand, A. J. (2001). Motor unit physiology: some unresolved issues. *Muscle & Nerve*, 24(1), 4-17.
- Enoka, R. M., & Stuart, D. G. (1992). Neurobiology of muscle fatigue. *Journal of Applied Physiology*, 72(5), 1631-1648.
- Erdemir, A., McLean, S., Herzog, W., & van den Bogert, A. J. (2007). Model-based estimation of muscle forces exerted during movements. *Clinical Biomechanics*, 22(2), 131-154.
- Farina, D. (2006). Interpretation of the surface electromyogram in dynamic contractions. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 34(3), 121-127.
- Farina, D., Leclerc, F., Arendt-Nielsen, L., Buttelli, O., & Madeleine, P. (2008). The change in spatial distribution of upper trapezius muscle activity is correlated to contraction duration. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 18(1), 16-25.
- Farina, D., Merletti, R., & Enoka, R. M. (2004). The extraction of neural strategies from the surface EMG. *Journal of Applied Physiology*, 96(4), 1486-1495.
- Fatemi, M., & Greenleaf, J. F. (1998). Ultrasound-stimulated vibro-acoustic spectrography. *Science*, 280(5360), 82-85.
- Finni, T., Peltonen, J., Stenroth, L., & Cronin, N. J. (2013). Viewpoint: On the hysteresis in the human Achilles tendon. *Journal of Applied Physiology*, 114(4), 515-517.
- Finni, T., Komi, P. V., & Lukkariniemi, J. (1998). Achilles tendon loading during walking: application of a novel optic fiber technique. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 77(3), 289-291.
- Fleischer, C., Wege, A., Kondak, K., & Hommel, G. (2006). Application of EMG signals for controlling exoskeleton robots. *Biomedical Engineering*, 51(5-6), 314-319.
- Fleming, B. C., & Beynnon, B. D. (2004). In vivo measurement of ligament/tendon strains and forces: a review. *Annals of Biomedical Engineering*, 32(3), 318-328.
- Ford, L. E., Huxley, A. F., & Simmons, R. M. (1981). The relation between stiffness and filament overlap in stimulated frog muscle fibres. *The Journal of Physiology*, 311, 219-249.
- Former-Cordero, A., Koopman, H. J. F. M., & van der Helm, F. C. T. (2006). Inverse dynamics calculations during gait with restricted ground reaction force information from pressure insoles. *Gait & Posture*, 23(2), 189-199.
-

-
- Fowler, E. G., Gregor, R. J., Hodgson, J. A., & Roy, R. R. (1993). Relationship between ankle muscle and joint kinetics during the stance phase of locomotion in the cat. *Journal of Biomechanics*, 26(4-5), 465-483.
- Fox, T. A. (1975). Dysplasia of the quadriceps mechanism: hypoplasia of the vastus medialis muscle as related to the hypermobile patella syndrome. *The Surgical Clinics of North America*, 55(1), 199-226.
- Fuglevand, A. J., Macefield, V. G., & Bigland-Ritchie, B. (1999). Force-frequency and fatigue properties of motor units in muscles that control digits of the human hand. *Journal of Neurophysiology*, 81(4), 1718-1729.
- Fuglevand, A. J., Zackowski, K. M., Huey, K. A., & Enoka, R. M. (1993). Impairment of neuromuscular propagation during human fatiguing contractions at submaximal forces. *The Journal of Physiology*, 460, 549-572.
- Fuglsang-Frederiksen, A. (2000). The utility of interference pattern analysis. *Muscle & nerve*, 23(1), 18-36.
- Fung, Y. (1993). *Biomechanics: mechanical properties of living tissues*. Springer.
- Ganesh, G., Haruno, M., Kawato, M., & Burdet, E. (2010). Motor memory and local minimization of error and effort, not global optimization, determine motor behavior. *Journal of Neurophysiology*, 104(1), 382-390.
- Gao, L., Parker, K. J., Lerner, R. M., & Levinson, S. F. (1996). Imaging of the elastic properties of tissue--a review. *Ultrasound in Medicine & Biology*, 22(8), 959-977.
- Gennisson, J. L. (2003). Le palpeur acoustique : un nouvel outil d'investigation des tissus biologiques. Thèse de doctorat. Université de Paris VI.
- Gennisson, J. L., Catheline, S., Chaffaï, S., & Fink, M. (2003). Transient elastography in anisotropic medium: application to the measurement of slow and fast shear wave speeds in muscles. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 114(1), 536-541.
- Gennisson, J. L., Deffieux, T., Macé, E., Montaldo, G., Fink, M., & Tanter, M. (2010). Viscoelastic and anisotropic mechanical properties of in vivo muscle tissue assessed by supersonic shear imaging. *Ultrasound in Medicine & Biology*, 36(5), 789-801.
- Gennisson, J. L., Cornu, C., Catheline, S., Fink, M., & Portero, P. (2005). Human muscle hardness assessment during incremental isometric contraction using transient elastography. *Journal of Biomechanics*, 38(7), 1543-1550.
- Gennisson, J. L., Deffieux, T., Fink, M., & Tanter, M. (2013). Ultrasound elastography: principles and techniques. *Diagnostic and Interventional Imaging*, 94(5), 487-495.
- Gielen, C. C. (2000). Too early to explain all experimental data with a single model. *Motor Control*, 4(1), 60-63; discussion 97-116.
-

-
- Goubel, F., & Pertuzon, E. (1973). Evaluation of the elasticity of muscle in situ by the quick-release method. *Archives Internationales de Physiologie et de Biochimie*, 81(4), 697-707.
- Goubel, F., & Lensele-Corbeil, G. (2003). *Biomécanique: éléments de mécanique musculaire*. Masson.
- Gregor, R. J., Roy, R. R., Whiting, W. C., Lovely, R. G., Hodgson, J. A., & Edgerton, V. R. (1988). Mechanical output of the cat soleus during treadmill locomotion: in vivo vs in situ characteristics. *Journal of Biomechanics*, 21(9), 721-732.
- Happee, R., & Van der Helm, F. C. (1995). The control of shoulder muscles during goal directed movements, an inverse dynamic analysis. *Journal of Biomechanics*, 28(10), 1179-1191.
- Harris, C. M., & Wolpert, D. M. (1998). Signal-dependent noise determines motor planning. *Nature*, 394(6695), 780-784.
- Hashemi, J., Morin, E., Mousavi, P., & Hashtrudi-Zaad, K. (2013). Surface EMG force modeling with joint angle based calibration. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 23(2), 416-424.
- Heers, G., Jenkyn, T., Dresner, M. A., Klein, M.-O., Basford, J. R., Kaufman, K. R., An, K.-N. (2003). Measurement of muscle activity with magnetic resonance elastography. *Clinical Biomechanics*, 18(6), 537-542.
- Henneman, E., Clamann, H. P., Gillies, J. D., & Skinner, R. D. (1974). Rank order of motoneurons within a pool: law of combination. *Journal of Neurophysiology*, 37(6), 1338-1349.
- Herbert, R. D., & Gandevia, S. C. (1995). Changes in pennation with joint angle and muscle torque: in vivo measurements in human brachialis muscle. *The Journal of Physiology*, 484 (Pt 2), 523-532.
- Herzog, W., & Binding, P. (1992). Predictions of antagonistic muscular activity using nonlinear optimization. *Mathematical Biosciences*, 111(2), 217-229.
- Herzog, W., & Binding, P. (1993). Cocontraction of pairs of antagonistic muscles: analytical solution for planar static nonlinear optimization approaches. *Mathematical Biosciences*, 118(1), 83-95.
- Herzog, W., & Leonard, T. R. (1991). Validation of optimization models that estimate the forces exerted by synergistic muscles. *Journal of Biomechanics*, 24 (Suppl 1), 31-39.
- Hill, A. V. (1949). The onset of contraction. *Proceedings of the Royal Society of London*, 136(883), 242-254.
- Hodges, P. W., Pengel, L. H. M., Herbert, R. D., & Gandevia, S. C. (2003). Measurement of muscle contraction with ultrasound imaging. *Muscle & Nerve*, 27(6), 682-692.
- Hodges, P. W., & Tucker, K. (2011). Moving differently in pain: a new theory to explain the adaptation to pain. *Pain*,
-

152 (Suppl 3), S90-98.

- Hudson, A. L., Taylor, J. L., Gandevia, S. C., & Butler, J. E. (2009). Coupling between mechanical and neural behaviour in the human first dorsal interosseous muscle. *The Journal of Physiology*, 587(Pt 4), 917-925.
- Hug, F. (2011). Can muscle coordination be precisely studied by surface electromyography? *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 21(1), 1-12.
- Hug, F., & Dorel, S. (2009). Electromyographic analysis of pedaling: a review. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 19(2), 182-198.
- Hug, F., Hodges, P. W., & Tucker, K. J. (2013). Effect of pain location on spatial reorganisation of muscle activity. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 23(6), 1413-1420.
- Hughes, R. E., Bean, J. C., & Chaffin, D. B. (1995). Evaluating the effect of co-contraction in optimization models. *Journal of Biomechanics*, 28(7), 875-878.
- Hunter, I. W., & Kearney, R. E. (1982). Dynamics of human ankle stiffness: variation with mean ankle torque. *Journal of Biomechanics*, 15(10), 747-752.
- Imran, A., Huss, R. A., Holstein, H., & O'Connor, J. J. (2000). The variation in the orientations and moment arms of the knee extensor and flexor muscle tendons with increasing muscle force: a mathematical analysis. *Proceedings of the Institution of Mechanical Engineers*, 214(3), 277-286.
- Infantolino, B. W., & Challis, J. H. (2010). Architectural properties of the first dorsal interosseous muscle. *Journal of Anatomy*, 216(4), 463-469.
- Inman, V. T., Ralston, H. J., Saunders, J. B., Feinstein, B., & Wright, E. W., Jr. (1952). Relation of human electromyogram to muscular tension. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 4(2), 187-194.
- Itoh, A., Ueno, E., Tohno, E., Kamma, H., Takahashi, H., Shiina, T., Matsumura, T. (2006). Breast disease: clinical application of US elastography for diagnosis. *Radiology*, 239(2), 341-350.
- Ivanenko, Y. P., Poppele, R. E., & Lacquaniti, F. (2004). Five basic muscle activation patterns account for muscle activity during human locomotion. *The Journal of Physiology*, 556 (Pt 1), 267-282.
- Järvholm, U., Palmerud, G., Herberts, P., Högfors, C., & Kadefors, R. (1989). Intramuscular pressure and electromyography in the supraspinatus muscle at shoulder abduction. *Clinical Orthopaedics and Related Research*, (245), 102-109.
- Järvholm, U., Palmerud, G., Karlsson, D., Herberts, P., & Kadefors, R. (1991). Intramuscular pressure and

-
- electromyography in four shoulder muscles. *Journal of Orthopaedic Research*, 9(4), 609-619.
- Jenkyn, T. R., Ehman, R. L., & An, K.-N. (2003). Noninvasive muscle tension measurement using the novel technique of magnetic resonance elastography (MRE). *Journal of Biomechanics*, 36(12), 1917-1921.
- Joyce, G. C., Rack, P. M., & Ross, H. F. (1974). The forces generated at the human elbow joint in response to imposed sinusoidal movements of the forearm. *The Journal of Physiology*, 240(2), 351-374.
- Jubeau, M., Gondin, J., Martin, A., Sartorio, A., & Maffiuletti, N. A. (2007). Random motor unit activation by electrostimulation. *International journal of Sports Medicine*, 28(11), 901-904.
- Keenan, K. G., Farina, D., Maluf, K. S., Merletti, R., & Enoka, R. M. (2005). Influence of amplitude cancellation on the simulated surface electromyogram. *Journal of Applied Physiology*, 98(1), 120-131.
- Kistemaker, D. A., Wong, J. D., & Gribble, P. L. (2010). The central nervous system does not minimize energy cost in arm movements. *Journal of Neurophysiology*, 104(6), 2985-2994.
- Kleissen, R. F. (1990). Effects of electromyographic processing methods on computer-averaged surface electromyographic profiles for the gluteus medius muscle. *Physical Therapy*, 70(11), 716-722.
- Knight, C. A., & Kamen, G. (2005). Superficial motor units are larger than deeper motor units in human vastus lateralis muscle. *Muscle & Nerve*, 31(4), 475-480.
- Komi, P. V., & Buskirk, E. R. (1972). Effect of eccentric and concentric muscle conditioning on tension and electrical activity of human muscle. *Ergonomics*, 15(4), 417-434.
- Komi, P. V., Fukashiro, S., & Järvinen, M. (1992). Biomechanical loading of Achilles tendon during normal locomotion. *Clinics in Sports Medicine*, 11(3), 521-531.
- Konofagou, E. E., Ophir, J., Kallel, F., & Varghese, T. (1997). Elastographic dynamic range expansion using variable applied strains. *Ultrasonic Imaging*, 19(2), 145-166.
- Koo, T. K. K., & Mak, A. F. T. (2005). Feasibility of using EMG driven neuromusculoskeletal model for prediction of dynamic movement of the elbow. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 15(1), 12-26.
- Körner, L., Parker, P., Almström, C., Andersson, G. B., Herberts, P., Kadefors, R., Zetterberg, C. (1984). Relation of intramuscular pressure to the force output and myoelectric signal of skeletal muscle. *Journal of Orthopaedic Research*, 2(3), 289-296.
- Kouzaki, M., & Shinohara, M. (2006). The frequency of alternate muscle activity is associated with the attenuation in muscle fatigue. *Journal of Applied Physiology*, 101(3), 715-720.
-

-
- Kouzaki, M., Shinohara, M., Masani, K., & Fukunaga, T. (2004). Force fluctuations are modulated by alternate muscle activity of knee extensor synergists during low-level sustained contraction. *Journal of Applied Physiology*, 97(6), 2121-2131.
- Kouzaki, M., Shinohara, M., Masani, K., Kanehisa, H., & Fukunaga, T. (2002). Alternate muscle activity observed between knee extensor synergists during low-level sustained contractions. *Journal of Applied Physiology*, 93(2), 675-684.
- Kranz, H., Cassell, J. F., & Inbar, G. F. (1985). Relation between electromyogram and force in fatigue. *Journal of Applied Physiology*, 59(3), 821-825.
- Kubo, K., Kanehisa, H., & Fukunaga, T. (2001). Effects of different duration isometric contractions on tendon elasticity in human quadriceps muscles. *The Journal of Physiology*, 536(Pt 2), 649-655.
- Kukulka, C. G., & Clamann, H. P. (1981). Comparison of the recruitment and discharge properties of motor units in human brachial biceps and adductor pollicis during isometric contractions. *Brain Research*, 219(1), 45-55.
- Kumar, S. (2001). Theories of musculoskeletal injury causation. *Ergonomics*, 44(1), 17-47.
- Kuo, A. D. (1998). A least-squares estimation approach to improving the precision of inverse dynamics computations. *Journal of Biomechanical Engineering*, 120(1), 148-159.
- Lacourpaille, L., Hug, F., Bouillard, K., Hogrel, J.-Y., & Nordez, A. (2012). Supersonic shear imaging provides a reliable measurement of resting muscle shear elastic modulus. *Physiological Measurement*, 33(3), 19-28.
- Landjerit, B., Maton, B., & Peres, G. (1988). In vivo muscular force analysis during the isometric flexion on a monkey's elbow. *Journal of Biomechanics*, 21(7), 577-584.
- Laursen, B., Jensen, B. R., Németh, G., & Sjøgaard, G. (1998). A model predicting individual shoulder muscle forces based on relationship between electromyographic and 3D external forces in static position. *Journal of Biomechanics*, 31(8), 731-739.
- Lawrence, J. H., & De Luca, C. J. (1983). Myoelectric signal versus force relationship in different human muscles. *Journal of Applied Physiology: Respiratory, Environmental and Exercise Physiology*, 54(6), 1653-1659.
- Lebedev, S., Tsui, W. H., & Van Gelder, P. (2001). Drawing Movements as an Outcome of the Principle of Least Action. *Journal of Mathematical Psychology*, 45(1), 43-52.
- Lebreton, E. (2010). Hypothenar eminence. *Chirurgie De La Main*, 29(4), 213-223.
- Levinson, S. F., Shinagawa, M., & Sato, T. (1995). Sonoelastic determination of human skeletal muscle elasticity.
-

-
- Journal of Biomechanics*, 28(10), 1145-1154.
- Lew, W. D., & Lewis, J. L. (1977). An anthropometric scaling method with application to the knee joint. *Journal of Biomechanics*, 10(3), 171-181.
- Lieber, R. L., & Fridén, J. (2000). Functional and clinical significance of skeletal muscle architecture. *Muscle & Nerve*, 23(11), 1647-1666.
- Liu, M. M., Herzog, W., & Savelberg, H. H. (1999). Dynamic muscle force predictions from EMG: an artificial neural network approach. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 9(6), 391-400.
- Lloyd, D. G., & Besier, T. F. (2003). An EMG-driven musculoskeletal model to estimate muscle forces and knee joint moments in vivo. *Journal of Biomechanics*, 36(6), 765-776.
- Loeb, G. E. (2012). Optimal isn't good enough. *Biological Cybernetics*, 106(11-12), 757-765.
- Mademli, L., & Arampatzis, A. (2008). Mechanical and morphological properties of the triceps surae muscle-tendon unit in old and young adults and their interaction with a submaximal fatiguing contraction. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 18(1), 89-98.
- Mademli, L., Arampatzis, A., & Walsh, M. (2006). Effect of muscle fatigue on the compliance of the gastrocnemius medialis tendon and aponeurosis. *Journal of Biomechanics*, 39(3), 426-434.
- Maganaris, C. N. (2000). In vivo measurement-based estimations of the moment arm in the human tibialis anterior muscle-tendon unit. *Journal of Biomechanics*, 33(3), 375-379.
- Maganaris, C. N. (2004). Imaging-based estimates of moment arm length in intact human muscle-tendons. *European Journal of Applied Physiology*, 91(2-3), 130-139.
- Maganaris, C. N., Baltzopoulos, V., & Sargeant, A. J. (2002). Repeated contractions alter the geometry of human skeletal muscle. *Journal of Applied Physiology*, 93(6), 2089-2094.
- Maton, B., & Bouisset, S. (1977). The distribution of activity among the muscles of a single group during isometric contraction. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 37(2), 101-109.
- Maton, B., Pérès, G., & Landjerit, B. (1987). Relationships between individual isometric muscle forces, EMG activity and joint torque in monkeys. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 56(4), 487-494.
- McLean, S. G., Huang, X., Su, A., & Van Den Bogert, A. J. (2004). Sagittal plane biomechanics cannot injure the ACL during sidestep cutting. *Clinical Biomechanics*, 19(8), 828-838.
-

-
- McLean, S. G., Su, A., & van den Bogert, A. J. (2003). Development and validation of a 3-D model to predict knee joint loading during dynamic movement. *Journal of Biomechanical Engineering*, 125(6), 864-874.
- Merletti, R., & Parker, P. (2005) *Electromyography*. IEEE Press.
- Millet, G. Y., Bachasson, D., Temesi, J., Wuyam, B., Féasson, L., Vergès, S., & Lévy, P. (2012). Potential interests and limits of magnetic and electrical stimulation techniques to assess neuromuscular fatigue. *Neuromuscular Disorders*, 22 Suppl 3, S181-186.
- Milner-Brown, H. S., & Stein, R. B. (1975). The relation between the surface electromyogram and muscular force. *The Journal of Physiology*, 246(3), 549-569.
- Mizrahi, J., Verbitsky, O., & Isakov, E. (2000). Fatigue-related loading imbalance on the shank in running: a possible factor in stress fractures. *Annals of Biomedical Engineering*, 28(4), 463-469.
- Modenese, L., Phillips, A. T. M., & Bull, A. M. J. (2011). An open source lower limb model: Hip joint validation. *Journal of Biomechanics*, 44(12), 2185-2193.
- Morasso, P. (1981). Spatial control of arm movements. *Experimental Brain Research*, 42(2), 223-227.
- Morgan, D. L. (1977). Separation of active and passive components of short-range stiffness of muscle. *The American Journal of Physiology*, 232(1), C45-49.
- Moritani, T., Muramatsu, S., & Muro, M. (1987). Activity of motor units during concentric and eccentric contractions. *American Journal of Physical Medicine*, 66(6), 338-350.
- Murray, W. M., Buchanan, T. S., & Delp, S. L. (2002). Scaling of peak moment arms of elbow muscles with upper extremity bone dimensions. *Journal of Biomechanics*, 35(1), 19-26.
- Murray, W. M., Delp, S. L., & Buchanan, T. S. (1995). Variation of muscle moment arms with elbow and forearm position. *Journal of Biomechanics*, 28(5), 513-525.
- Nakano, E., Imamizu, H., Osu, R., Uno, Y., Gomi, H., Yoshioka, T., & Kawato, M. (1999). Quantitative examinations of internal representations for arm trajectory planning: minimum commanded torque change model. *Journal of Neurophysiology*, 81(5), 2140-2155.
- Narici, M. (1999). Human skeletal muscle architecture studied in vivo by non-invasive imaging techniques: functional significance and applications. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 9(2), 97-103.
- Nelson, F. E., & Roberts, T. J. (2008). Task-dependent force sharing between muscle synergists during locomotion in turkeys. *The Journal of Experimental Biology*, 211(Pt 8), 1211-1220.
-

-
- Neptune, R. R., Kautz, S. A., & Zajac, F. E. (2001). Contributions of the individual ankle plantar flexors to support, forward progression and swing initiation during walking. *Journal of Biomechanics*, 34(11), 1387-1398.
- Nieminen, H., Takala, E.-P., Niemi, J., & Viikari-Juntura, E. (1995). Muscular synergy in the shoulder during a fatiguing static contraction. *Clinical Biomechanics*, 10(6), 309-317.
- Nightingale, K. R., Palmeri, M. L., Nightingale, R. W., & Trahey, G. E. (2001). On the feasibility of remote palpation using acoustic radiation force. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 110(1), 625-634.
- Nordez, A., Fouré, A., Cornu C.. (2013). Commentary on viewpoint: On the hysteresis in the human Achilles tendon. *Journal of Applied Physiology*, 114(4), 518-520.
- Nordez, A., Gennisson, J. L., Casari, P., Catheline, S., & Cornu, C. (2008). Characterization of muscle belly elastic properties during passive stretching using transient elastography. *Journal of Biomechanics*, 41(10), 2305-2311.
- Nordez, A., Guével, A., Casari, P., Catheline, S., & Cornu, C. (2009). Assessment of muscle hardness changes induced by a submaximal fatiguing isometric contraction. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 19(3), 484-491.
- Nordez, A., & Hug, F. (2010). Muscle shear elastic modulus measured using supersonic shear imaging is highly related to muscle activity level. *Journal of Applied Physiology*, 108(5), 1389-1394.
- Nozaki, D. (2009). Torque interaction among adjacent joints due to the action of biarticular muscles. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 41(1), 205-209.
- Nozaki, D., Nakazawa, K., & Akai, M. (2005). Uncertainty of knee joint muscle activity during knee joint torque exertion: the significance of controlling adjacent joint torque. *Journal of Applied Physiology*, 99(3), 1093-1103.
- Ophir, J., Céspedes, I., Ponnekanti, H., Yazdi, Y., & Li, X. (1991). Elastography: a quantitative method for imaging the elasticity of biological tissues. *Ultrasonic Imaging*, 13(2), 111-134.
- Orizio, C., Baruzzi, E., Gaffurini, P., Diemont, B., & Gobbo, M. (2010). Electromyogram and force fluctuation during different linearly varying isometric motor tasks. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 20(4), 732-741.
- Otten, E. (2003). Inverse and forward dynamics: models of multi-body systems. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*, 358(1437), 1493-1500.
- Palmeri, M. L., & Nightingale, K. R. (2004). On the thermal effects associated with radiation force imaging of soft
-

-
- tissue. *IEEE Transactions on Ultrasonics, Ferroelectrics, and Frequency Control*, 51(5), 551-565.
- Palmeri, M. L., Wang, M. H., Dahl, J. J., Frinkley, K. D., & Nightingale, K. R. (2008). Quantifying hepatic shear modulus in vivo using acoustic radiation force. *Ultrasound in Medicine & Biology*, 34(4), 546-558.
- Parker, P. A., Körner, L., & Kedefors, R. (1984). Estimation of muscle force from intramuscular total pressure. *Medical & Biological Engineering & Computing*, 22(5), 453-457.
- Piazza, S. J., & Delp, S. L. (1996). The influence of muscles on knee flexion during the swing phase of gait. *Journal of Biomechanics*, 29(6), 723-733.
- Piazza, S. J., & Delp, S. L. (2001). Three-dimensional dynamic simulation of total knee replacement motion during a step-up task. *Journal of Biomechanical Engineering*, 123(6), 599-606.
- Pourcelot, P., Defontaine, M., Ravary, B., Lemâtre, M., & Crevier-Denoix, N. (2005). A non-invasive method of tendon force measurement. *Journal of Biomechanics*, 38(10), 2124-2129.
- Praagman, M., Chadwick, E. K. J., van der Helm, F. C. T., & Veeger, H. E. J. (2010). The effect of elbow angle and external moment on load sharing of elbow muscles. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 20(5), 912-922.
- Praagman, M., Veeger, H. E. J., Chadwick, E. K. J., Colier, W. N. J. M., & van der Helm, F. C. T. (2003). Muscle oxygen consumption, determined by NIRS, in relation to external force and EMG. *Journal of Biomechanics*, 36(7), 905-912.
- Prilutsky, B. I. (2000). Coordination of two- and one-joint muscles: functional consequences and implications for motor control. *Motor Control*, 4(1), 1-44.
- Prilutsky, B. I., Herzog, W., & Allinger, T. L. (1994). Force-sharing between cat soleus and gastrocnemius muscles during walking: explanations based on electrical activity, properties, and kinematics. *Journal of Biomechanics*, 27(10), 1223-1235.
- Prilutsky, B. I., & Zatsiorsky, V. M. (2002). Optimization-based models of muscle coordination. *Exercise and Sport Sciences Reviews*, 30(1), 32-38.
- Psek, J. A., & Cafarelli, E. (1993). Behavior of coactive muscles during fatigue. *Journal of Applied Physiology*, 74(1), 170-175.
- Rack, P. M. (1966). The behaviour of a mammalian muscle during sinusoidal stretching. *The Journal of Physiology*, 183(1), 1-14.
-

-
- Rack, P. M., & Westbury, D. R. (1974). The short range stiffness of active mammalian muscle and its effect on mechanical properties. *The Journal of Physiology*, 240(2), 331-350.
- Raikova, R., & Aladjov, H. (2003). The influence of the way the muscle force is modeled on the predicted results obtained by solving indeterminate problems for a fast elbow flexion. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 6(3), 181-196.
- Riemer, R., Hsiao-Wecksler, E. T., & Zhang, X. (2008). Uncertainties in inverse dynamics solutions: a comprehensive analysis and an application to gait. *Gait & Posture*, 27(4), 578-588.
- Rosenbaum, D. A., Engelbrecht, S. E., Bushe, M. M., & Loukopoulos, L. D. (1993). Knowledge Model for Selecting and Producing Reaching Movements. *Journal of Motor Behavior*, 25(3), 217-227.
- Royer, D., & Dieulesaint, D. (1996). *Ondes élastiques dans les solides*. Edition Masson.
- Ryan, M. M., & Gregor, R. J. (1992). EMG profiles of lower extremity muscles during cycling at constant workload and cadence. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 2(2), 69-80.
- Salzman, A., Torburn, L., & Perry, J. (1993). Contribution of rectus femoris and vasti to knee extension. An electromyographic study. *Clinical Orthopaedics and Related Research*, (290), 236-243.
- Sandrin, L., Tanter, M., Catheline, S., & Fink, M. (2002). Shear modulus imaging with 2-D transient elastography. *IEEE Transactions on Ultrasonics, Ferroelectrics, and Frequency Control*, 49(4), 426-435.
- Sandrin, L., Catheline, S., Tanter, M., Hennequin, X., & Fink, M. (1999). Time-resolved pulsed elastography with ultrafast ultrasonic imaging. *Ultrasonic Imaging*, 21(4), 259-272.
- Schuind, F., Garcia-Elias, M., Cooney, W. P., 3rd, & An, K. N. (1992). Flexor tendon forces: in vivo measurements. *The Journal of Hand Surgery*, 17(2), 291-298.
- Seireg, A., & Arvikar, R. J. (1973). A mathematical model for evaluation of forces in lower extremities of the musculoskeletal system. *Journal of Biomechanics*, 6(3), 313-326.
- Silva, G. T., Frery, A. C., & Fatemi, M. (2006). Image formation in vibro-acoustography with depth-of-field effects. *Computerized Medical Imaging and Graphics*, 30(5), 321-327.
- Silva, M. P. T., & Ambrósio, J. A. C. (2004). Sensitivity of the results produced by the inverse dynamic analysis of a human stride to perturbed input data. *Gait & Posture*, 19(1), 35-49.
- Staudenmann, D., Potvin, J. R., Kingma, I., Stegeman, D. F., & van Dieën, J. H. (2007). Effects of EMG processing on biomechanical models of muscle joint systems: sensitivity of trunk muscle moments, spinal forces, and
-

-
- stability. *Journal of Biomechanics*, 40(4), 900-909.
- Staudenmann, D., Roeleveld, K., Stegeman, D. F., & van Dieën, J. H. (2010). Methodological aspects of SEMG recordings for force estimation--a tutorial and review. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 20(3), 375-387.
- Stegeman, D. F., Dumitru, D., King, J. C., & Roeleveld, K. (1997). Near- and far-fields: source characteristics and the conducting medium in neurophysiology. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 14(5), 429-442.
- Thépaut-Mathieu, C., Van Hoecke, J., & Maton, B. (1988). Myoelectrical and mechanical changes linked to length specificity during isometric training. *Journal of Applied Physiology*, 64(4), 1500-1505.
- Toft, E., Sinkjaer, T., Andreassen, S., & Larsen, K. (1991). Mechanical and electromyographic responses to stretch of the human ankle extensors. *Journal of Neurophysiology*, 65(6), 1402-1410.
- Tsianos, G. A., Rustin, C., & Loeb, G. E. (2012). Mammalian muscle model for predicting force and energetics during physiological behaviors. *IEEE Transactions on Neural Systems and Rehabilitation Engineering*, 20(2), 117-133.
- Tsirakos, D., Baltzopoulos, V., & Bartlett, R. (1997). Inverse optimization: functional and physiological considerations related to the force-sharing problem. *Critical reviews in Biomedical Engineering*, 25(4-5), 371-407.
- Tucker, K., Hodges, P., van den Hoorn, W., Nordez, A., Hug, F. (soumis) Does stress within a muscle change in response to an acute noxious stimulus ?
- Urban, M. W., Alizad, A., Aquino, W., Greenleaf, J. F., & Fatemi, M. (2011). A Review of Vibro-acoustography and its Applications in Medicine. *Current Medical Imaging Reviews*, 7(4), 350-359.
- Valero-Cuevas, F. J., Johanson, M. E., & Towles, J. D. (2003). Towards a realistic biomechanical model of the thumb: the choice of kinematic description may be more critical than the solution method or the variability/uncertainty of musculoskeletal parameters. *Journal of Biomechanics*, 36(7), 1019-1030.
- Van der Helm, F. C. (1994). A finite element musculoskeletal model of the shoulder mechanism. *Journal of Biomechanics*, 27(5), 551-569.
- Van Hoecke, J. (1980). Géométrie musculo-squelettique et propriétés mécaniques du muscle. Thèse de doctorat. Université de Compiègne.
- Veeger, H. E. J., Kreulen, M., & Smeulders, M. J. C. (2004). Mechanical evaluation of the Pronator Teres rerouting tendon transfer. *Journal of Hand Surgery*, 29(3), 259-264.
-

-
- Vigreux, B., Cnockaert, J. C., & Pertuzon, E. (1980). Effects of fatigue on the series elastic component of human muscle. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 45(1), 11-17.
- Visser, B., de Looze, M. P., Veeger, D. H. E. J., Douwes, M., Groenesteijn, L., de Korte, E., & van Dieën, J. H. (2003). The effects of precision demands during a low intensity pinching task on muscle activation and load sharing of the fingers. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 13(2), 149-157.
- Watanabe, K., & Akima, H. (2009). Normalized EMG to normalized torque relationship of vastus intermedius muscle during isometric knee extension. *European Journal of Applied Physiology*, 106(5), 665-673.
- Wilkie, D. R. (1949). The relation between force and velocity in human muscle. *The Journal of physiology*, 110(3-4), 249-280.
- Yamaguchi, G. T., Moran, D. W., & Si, J. (1995). A computationally efficient method for solving the redundant problem in biomechanics. *Journal of Biomechanics*, 28(8), 999-1005.
- Zahalak, G. I., Stewart, P. A., Hawley, R. H., Paslay, P. R., Litchman, H. M., & Duffy, J. (1976). Partially Activated Human Skeletal Muscle: An Experimental Investigation of Force, Velocity, and EMG. *Journal of Applied Mechanics*, 43(1), 81-86.
- Zatsiorsky, V. M. (2002). *Kinetics of Human Motion*. Human Kinetics.
- Zatsiorsky, V. M., & Prilutsky, B. I. (2012). *Biomechanics of Skeletal Muscles*. Human Kinetics.
- Zhang, L.-Q., Wang, G., Nuber, G. W., Press, J. M., & Koh, J. L. (2003). In vivo load sharing among the quadriceps components. *Journal of Orthopaedic Research*, 21(3), 565-571.
- Zhou, P., & Rymer, W. Z. (2004). Factors governing the form of the relation between muscle force and the EMG: a simulation study. *Journal of Neurophysiology*, 92(5), 2878-2886.
- Zijdwind, I., Kernell, D., & Kukulka, C. G. (1995). Spatial differences in fatigue-associated electromyographic behaviour of the human first dorsal interosseus muscle. *The Journal of Physiology*, 483 (Pt 2), 499-509.
- Zory, R., Boërio, D., Jubeau, M., & Maffiuletti, N. A. (2005). Central and peripheral fatigue of the knee extensor muscles induced by electromyostimulation. *International Journal of Sports Medicine*, 26(10), 847-853.

Résumé : Quantification du module d'élasticité musculaire au cours de contractions isométriques : une première étape vers l'estimation de la force musculaire.

Le premier objectif de ces travaux de thèse était de déterminer si la force produite par un muscle peut être estimée par son module d'élasticité de cisaillement. Le deuxième objectif était d'utiliser cette technique pour mieux comprendre les stratégies de répartition des forces entre les muscles au cours de contractions isométriques mono-segmentaires. Le module d'élasticité de cisaillement a été mesuré par la technique d'élastographie Supersonic Shear Imaging (SSI). Nos travaux montrent qu'il existe une relation linéaire entre le module d'élasticité d'un muscle et la force qu'il produit, et que cette relation n'est pas altérée par la fatigue neuromusculaire. Ainsi, le module d'élasticité de cisaillement peut être considéré comme un index de la force musculaire lors de contractions isométriques, qu'elles induisent ou non de la fatigue musculaire. Nous avons ensuite utilisé cette technique pour décrire les stratégies de répartition des forces entre les muscles fléchisseurs du coude lors d'une contraction isométrique. Les résultats ont fait apparaître une stratégie de compensation entre le *brachialis* et le *biceps brachii* avec l'augmentation de la force produite. Nous avons également décrit les stratégies de répartition des forces au cours d'extensions isométriques de la jambe menées jusqu'à épuisement. Nos résultats soulignent une variabilité inter-individuelle importante des stratégies de compensation observées au cours de cette contraction fatigante, et ce malgré une localisation similaire de la fatigue (*vastus lateralis*). Ces travaux ont conduit à proposer une technique expérimentale fiable d'estimation d'un index de la force musculaire offrant des perspectives intéressantes pour l'étude des coordinations musculaires. Des études complémentaires devront permettre d'étendre ces travaux à des contractions dynamiques.

Mots clés : Estimation de la force musculaire, élastographie, coordinations musculaires, module d'élasticité de cisaillement

Summary: Assessment of muscle shear elastic modulus during isometric contractions: a first step toward the estimation of individual muscle force.

The first aim of this PhD was to determine whether individual muscle force can be estimated by shear elastic modulus measurements. The second aim was to use this technique to better understand muscle compensation strategies during fatiguing and non-fatiguing isometric single-joint tasks. These studies report a strong linear relationship between muscle shear elastic modulus and muscle force, which is not affected by the neuromuscular fatigue. It suggests that muscle shear elastic modulus can be considered as an index of individual muscle force. Taking advantage of this new technique, we first reported a compensation strategy between the *brachialis* and the *biceps brachii* during a linear increase of the isometric elbow flexion torque. Then, we investigated the compensation strategies during isometric knee extension performed until exhaustion. Our results highlight a high interindividual variability in the compensation strategies, even with a similar fatigue location (*vastus lateralis*). Our works propose an experimental technique to accurately estimate an index of the muscle force. This opens interesting perspectives for the studying of muscle coordination. Future investigations are needed to extend this study to dynamic contractions.

Keywords : muscle force estimation, elastography, muscle coordination, shear elastic modulus