

UNIVERSITE D'AIX MARSEILLE

Ecole Doctorale Sciences du Mouvement Humain – ED 463
Institut des Sciences du Mouvement Humain Etienne Jules Marey
UMR 7287

Thèse présentée pour obtenir le grade de docteur

Discipline : Sciences du Mouvement Humain
Spécialité : Biomécanique

Camille CHARISSOU

Etude de la contribution du couplage intermusculaire au
contrôle de l'activité des muscles synergistes agonistes et
antagonistes lors de contractions isométriques volontaires

Soutenue le 30/03/2018 devant le jury composé de :

Mme Agnès ROBY-BRAMI	DR Inserm	Université Pierre et Marie Curie	Rapporteuse
M. Alain MARTIN	PR	Université de Bourgogne	Rapporteur
M. Stéphane PERREY	PR	Université de Montpellier	Examinateur
M. Franck QUAINÉ	MCF-HDR	Université de Grenoble Alpes	Examinateur
M. Laurent VIGOUROUX	MCF-HDR	Aix Marseille Université	Codirecteur
M. Eric BERTON	PR	Aix Marseille Université	Codirecteur
M. David AMARANTINI	MCF	Université Toulouse III	Coencadrant

Remerciements

Merci...

Tout d'abord j'aimerais remercier mes rapporteurs Alain Martin et Agnès-Roby Brami ainsi que mes examinateurs Franck Quaine et Stéphane Perrey, pour l'intérêt qu'ils ont montré pour ce travail de thèse. Merci pour vos remarques et chacune des discussions enrichissantes auxquelles ce travail a donné lieu.

Merci Eric, qui fut, même de loin, un pilier dans cette thèse. Merci pour ton aide précieuse et ta bienveillance...

Laurent, on m'avait prévenue « Gaston » ☺, merci pour ton accueil à Marseille et surtout pour la confiance que tu m'as accordée, merci pour ces longues heures de discussions scientifiques toujours accompagnées de « caf' » et de bonne humeur ☺.

David... comment dire mille mercis... tout d'abord pour m'avoir supportée durant ces trois ans... et encore si ce n'était que trois ans... durant ces six ans de travail à tes côtés. Merci de m'avoir transmis toutes ces connaissances, toutes ces compétences, de m'avoir fait grandir autant sur le plan scientifique qu'en termes de capacités d'organisation ☺. Merci David, pour cet enthousiasme débordant durant toutes ces années ! Merci d'avoir été là quoi qu'il arrive, que ce soit du bureau d'à côté ou à des centaines de kilomètres, merci pour ce soutien sans faille...

Merci les ToNICiens, Laura, Joseph, Alice, Samuel, Yannick, Alex, Nabila, hein Simon on a toujours besoin de « copains » ☺ ! Et sans oublier Mélo, tu fais une partenaire de galères hors-pair, merci pour tous ces moments, que serais-je devenue sans toi !

Merci les « Marseillais », pour cet accueil, pour cette ambiance ! Martin, Thomas, Gwen, Delphine, Benjamin, Hugo, Carlijn, Marine, Cécile, Moun, Simon... Grâce à vous pas une seule fois je me suis sentie loin de chez moi... ☺

Merci à mes amis, qu'ils comprennent ou non mon travail ☺, que vous soyez en Aveyron, dans ma ville de cœur, ou à l'autre bout de monde, merci pour tout ce que votre amitié m'apporte chaque jour... « Cheap thrills ».

Comme dirait un grand athlète « quand ça devient dur il n'y a que les durs qui avancent », mais finalement, une des plus grandes forces que nous pouvons trouver est celle que notre entourage nous offre... Alors j'aimerais plus que tout remercier les personnes qui me sont les plus chères au monde, ma famille... Je vous aime tellement. Ma sœur, ma moitié, mon sang, toujours présente quoi qu'il arrive. Ju, qui de son rôle de grand frère veille sur moi. Erwan, merci d'être un beau-frère hors norme...

Et enfin Tris, mon homme, mon amour, d'où vient cette confiance, cette patience à mon égard, tu as cru en moi plus que je ne pourrai l'imaginer... « Merci » n'est pas à la hauteur de tout ce que j'aimerais te dire... tu es tout ce dont j'ai besoin...

Résumé

Le système moteur humain est doté d'une grande redondance musculo-squelettique, se traduisant notamment par une infinité de coordinations musculaires possibles pour produire un même effort résultant. Lors de l'exécution d'un mouvement, le système nerveux central est ainsi confronté à la gestion de cette redondance et doit contrôler l'ensemble des effecteurs dont il dispose. A travers l'analyse de cohérence entre les signaux électromyographiques, l'objectif principal de ce travail de thèse était d'explorer les mécanismes nerveux impliqués dans la régulation de la redondance musculo-squelettique. En manipulant la fatigue musculaire, l'expertise sportive et la configuration mécanique lors de contractions volontaires isométriques des muscles du genou ou de la main, nous avons étudié le rôle fonctionnel de la cohérence intermusculaire dans le contrôle de l'activité des muscles agonistes, et des muscles antagonistes impliqués dans le phénomène de co-contraction. Nos résultats ont révélé que le couplage intermusculaire entre deux muscles agonistes est modulé en présence de fatigue mais aussi selon l'expertise sportive. Nous avons également montré que le couplage entre muscles agonistes et antagonistes est dépendant de la configuration mécanique et du rôle fonctionnel de chaque paire de muscles, et qu'il est directement lié à la co-contraction. Enfin, nous avons mis en évidence que la modulation de la cohérence intermusculaire intervient dans plusieurs bandes de fréquence, ce qui témoignerait de l'implication de différentes commandes centrales communes d'origines spinales et supra-spinales. Ce travail de thèse confirme la pertinence de la cohérence intermusculaire en tant que marqueur des mécanismes impliqués dans la régulation de l'activité musculaire. Nos conclusions amènent à penser que la coordination musculaire est en partie contrôlée par des commandes nerveuses communes dont la contribution est modulée suivant les propriétés fonctionnelles des paires de muscles concernées, pour s'adapter de manière optimale aux contraintes internes ou externes de la tâche. Les travaux déjà engagés proposent notamment de contribuer à une meilleure compréhension des mécanismes sous-jacents l'altération de la fonction motrice chez des patients cérébro-lésés.

Mots clés : Redondance musculaire ; Mécanismes nerveux ; Cohérence intermusculaire ; Synergies musculaires ; Analyse temps-fréquence ; Modélisation musculo-squelettique.

Abstract

The human motor system is characterized by its high musculoskeletal redundancy, which leads to an infinity of feasible muscle coordinations to produce a given resultant effort. During the execution of a movement, the central nervous system thus has to manage such redundancy and to solve the complex control problem of all muscular effectors. Through coherence analysis between electromyographic signals from muscle pairs, the main objective of this thesis work was to explore the central nervous mechanisms involved in the regulation of musculoskeletal redundancy. By manipulating muscular fatigue, training status and mechanical configuration during voluntary isometric contractions of the knee or hand muscles, we investigated the functional role of intermuscular coherence in the control of agonist muscles activity, and of antagonistic muscles activity involved in co-contraction. Our results revealed that intermuscular coupling between agonist muscle pairs is modulated according to both the fatigue level and the training status. We also showed that the coupling between agonist and antagonist muscles is dependent on the mechanical configuration and functional role of muscle pair, and is directly related to co-contraction. Finally, our results highlighted that the modulation of intermuscular coherence occurs in several frequency bands, suggesting the involvement of different common central drives of spinal and supra-spinal origins according to task constraints. This thesis confirms the relevance of intermuscular coherence as a marker of the mechanisms involved in the regulation of muscle activity. Our conclusions lead us to believe common neural drives take part in muscle, but with different contributions according to the functional properties of muscle pairs in order to optimally adapt to internal and external task requirements. Work already undertaken especially proposes to contribute to a better understanding of the mechanisms underlying impairment of motor function in brain-injured patients.

Keywords: Neural mechanisms; Muscle redundancy; Intermuscular coherence; Muscle synergies; Time-frequency analysis; Musculoskeletal modeling.

Productions associées à ce travail

- **Articles**

- **Charissou C.**, Vigouroux L., Berton E., Amarantini D. (2016) [Fatigue- and training-related changes in 'beta' intermuscular interactions between agonist muscles](#). *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 27:52-59.
- **Charissou, C.**, Amarantini, D., Baurès, R., Berton, E., Vigouroux, L. (2017). [Effects of hand configuration on muscle force coordination, co-contraction and concomitant intermuscular coupling during maximal isometric flexion of the fingers](#). *European Journal of Applied Physiology*, 116(5), 1021-103.

- **Communications**

- **Charissou C.**, Vigouroux L., Berton E., Amarantini D. (2015). Fatigue- and training-related modulation of EMG-EMG coherence between synergist agonist muscles during isometric contractions. *Progress in Motor Control*, Budapest - Hungary. [Communication affichée](#).
- **Charissou C.** (2015). Mécanismes nerveux du contrôle de la contraction volontaire en préhension. *Séminaire doctoral Institut des Sciences du Mouvement, équipe Performance Motrice et Modélisation*, Marseille, France. [Séminaire](#).
- **Charissou C.**, Vigouroux L., Berton E., Amarantini D. (2015). Effects of fatigue on EMG-EMG coherence between agonist muscles during maximal isometric contractions in trained and untrained participants. *16^{ème} Congrès International de l'ACAPS*, Nantes, France. [Communication orale en symposium thématique](#).
- **Charissou C.** (2016). Mécanismes nerveux du contrôle de la contraction volontaire en préhension. *Séminaire doctoral Toulouse NeuroImaging Center, équipe iDREAM*, Toulouse, France. [Séminaire](#).
- **Charissou C.**, Amarantini D., Berton E., Vigouroux L. (2016). Effects of grip type on EMG-EMG coherence between hand flexor and extensor muscles during maximal isometric contractions. *Journée de l'Ecole Doctorale des Sciences du Mouvement*

Humain, Marseille, France. Communication affichée.

- **Charissou C.**, Amarantini D., Berton E., Vigouroux L. (2016). Effets du type de préhension sur le contrôle des coordinations inter-musculaires des muscles fléchisseurs et extenseurs de la main. *Séminaire doctoral Institut des Sciences du Mouvement, équipe Performance Motrice et Modélisation*, Marseille, France. Séminaire.
- **Charissou C.**, Vigouroux L., Berton E., Amarantini D. (2017). Functional relevance of correlated neural inputs in the regulation of antagonist activity during submaximal isometric fingers flexion tasks. *Journée de l'Ecole Doctorale des Sciences du Mouvement Humain*, Montpellier, France. Communication orale.
- **Charissou C.**, Amarantini D., Baurès R., Berton E., Vigouroux L. (2017). Contribution of pair-specific intermuscular coupling to the regulation of agonist-antagonist co-contraction during maximal isometric flexion of the fingers. *17^{ème} Congrès International de l'ACAPS*, 29-31/10/2017, Dijon, France. Communication orale.
- **Charissou C.**, Amarantini D., Baurès R., Berton E., Vigouroux L. (2017). Pair-specific modulation of β intermuscular coupling during maximal fingers flexion: evidence for common drive control of agonist-antagonist co-contraction. *Séminaire Génération ToNIC, Toulouse NeuroImaging Center*, 15/11/2017, Toulouse, France. Séminaire.
- Cremoux, S., Tallet, J., Dal Maso, F., **Charissou, C.**, Amarantini, D. (1-6 mai 2018). Potential of corticomuscular and intermuscular interactions to evaluate and detect alteration of motor control in healthy people and people with cervical spinal cord injury. *31st International Congress of Clinical Neurophysiology*, Washington, DC, USA. Communication orale en symposium.
- Cremoux, S., **Charissou, C.**, Tallet, J., Abade-Moreira, A., Dal Maso, F., Amarantini, D. (1-6 mai 2018). Alteration of intermuscular coherence in synergistic muscle pairs during actual elbow flexion contractions after cervical spinal cord injury. *31st International Congress of Clinical Neurophysiology*, Washington, DC, USA. Communication affichée.

Table des matières

I.	Avant propos	2
II.	Introduction générale	7
II.1.	La redondance musculaire	7
II.2.	Redondance musculo-squelettique et distribution des forces musculaires	10
II.3.	Méthodes d'estimation de la distribution des forces musculaires	14
II.4.	Le phénomène de co-contraction	16
II.5.	Distribution des forces musculaires au niveau de la main	17
II.6.	Mécanismes nerveux de régulation de la redondance musculaire	24
II.7.	Notion de cohérence	35
III.	Problématique	57
IV.	Contribution méthodologique	62
IV.1.	Analyse de Fourier vs. analyse temps-fréquence	62
IV.2.	Calcul temps-fréquence de la cohérence EMG-EMG	64
V.	Contribution expérimentale 1	81
V.1.	Présentation de l'étude	81
V.2.	Influence de la fatigue et de l'entraînement sur les interactions intermusculaires « β » entre muscles agonistes	85
V.3.	Conclusion contribution expérimentale 1	98
VI.	Contribution expérimentale 2	105
VI.1.	Présentation de l'étude	105
VI.2.	Effets de la configuration de la main sur la coordination des forces musculaires, le niveau de co-contraction et le couplage intermusculaire associé lors de flexions isométriques maximales des doigts	111
VI.3.	Conclusion contribution expérimentale 2	130
VII.	Discussion et conclusion générales	138
VII.1.	Discussion générale	138
VII.2.	Travaux engagés et perspectives	142
VII.3.	Limites associées au travail de thèse	159
VII.4.	Conclusion générale	160
VIII.	Références bibliographiques	163
IX.	Annexe : <i>Modèle musculo-squelettique de la main</i>	195

Avant propos

I. Avant propos

Tout mouvement, qu'il soit volontaire ou involontaire, est le résultat d'un ensemble de contractions musculaires orchestrées par le cerveau et la moelle épinière. D'un point de vue fondamental, comme d'un point de vue appliqué, il est essentiel de comprendre comment le système nerveux central dirige cette symphonie motrice. Le contrôle nerveux du système musculo-squelettique est donc une problématique très présente dans les études neuroscientifiques récentes et qui s'avère persévérante depuis de nombreuses années. En s'intéressant à l'origine des neurosciences nous remarquons que le cerveau humain a fait l'objet de curiosités dès les premiers écrits provenant de l'Égypte ancienne (Bear, Connor & Paradiso 2007). Cependant, concernant le contrôle moteur, c'est sous l'empire romain qu'a été formulée la première hypothèse avec Galien (130-200) qui définit le cervelet comme le centre des commandes des muscles. Il faut attendre la fin du 18^{ème} siècle pour que les connaissances sur l'organisation et les fonctions du cerveau progressent avec notamment Luigi Galvani (1737-1798) qui démontre que les muscles se contractent lorsqu'ils sont stimulés électriquement et que le cerveau lui-même peut générer de l'électricité. Aujourd'hui, l'approche des neurosciences est pluridisciplinaire et s'effectue en général à plusieurs niveaux d'analyse : la neurobiologie au niveau moléculaire et cellulaire, les neurosciences intégratives, comportementales et cognitives, et le contrôle moteur. Ce dernier niveau d'analyse désigne l'ensemble des opérations effectuées par les structures nerveuses impliquées dans l'exécution du mouvement.

Ces approches sont complémentaires et analysent précisément le système nerveux central (SNC) dans l'ensemble de ses fonctions. Cependant, le contrôle moteur d'un individu se définit par son interaction permanente avec l'environnement et la tâche à accomplir. Ainsi, pour approfondir la compréhension du contrôle des mouvements du système musculo-squelettique par le SNC, il apparaît essentiel de prendre en compte les variables périphériques impliquées dans l'activité motrice résultante. Par conséquent, l'analyse biomécanique du

système musculo-squelettique joue un rôle central dans les études neuroscientifiques du contrôle moteur (Latash 2016).

Les recherches menées dans cette thèse s'inscrivent dans cette approche et visent à explorer le contrôle du fonctionnement du système neuro-musculo-squelettique à travers l'étude des mécanismes qui sous-tendent la réalisation de tâches motrices spécifiques. Ce travail relie ainsi étroitement le domaine des neurosciences, associées au traitement de signaux électrophysiologiques, et le domaine de la biomécanique incluant la modélisation musculo-squelettique. Différents paradigmes sont utilisés pour mettre en évidence les mécanismes qui président la production du mouvement : l'expertise sportive, la fatigue musculaire, la configuration mécanique des structures périphériques, la pathologie. Ce travail propose alors d'investiguer le contrôle du système moteur autour de deux modèles musculo-squelettiques distincts : le genou et la main, sélectionnés pour les avantages qu'apportent ces systèmes au regard du questionnement qui anime nos recherches. Plus particulièrement, la main, associée à des tâches de préhension, est mise en avant offrant un modèle d'investigation du mouvement humain privilégié, susceptible de mettre à jour des propriétés originales du fonctionnement neuro-musculo-squelettique.

Comprendre les mécanismes nerveux à l'origine d'une action motrice conduit à aborder une notion de redondance motrice largement connue en contrôle moteur (Ting & McKay 2007). Ce phénomène provient du fait qu'à chaque niveau de production d'un mouvement il existe plus d'éléments effecteurs que de degrés de libertés autour d'une articulation (Bernstein 1967). Comme le souligne Latash (2016) à chacun de ces niveaux, ce phénomène pose des problèmes dont les solutions ne sont pas uniques : pour atteindre une cible dans un espace en trois dimensions plusieurs combinaisons de rotations articulaires peuvent entrer en jeu, pour produire un moment au niveau d'une même articulation plusieurs combinaisons de forces musculaires peuvent générer le même moment articulaire, enfin au niveau neuronal, pour créer un niveau d'activation musculaire, plusieurs combinaisons d'unités motrices¹ (UMs)

¹ Une unité motrice correspond à un ensemble composé d'un motoneurone *alpha* et des fibres musculaires qu'il innerve (Day & Hulliger 2001). Brièvement, le motoneurone *alpha* stimule le groupe de fibres musculaires en envoyant un potentiel d'action musculaire se propageant le long de la fibre, provoquant ainsi une contraction musculaire (De Luca *et al.* 1979).

peuvent être recrutées, à différentes fréquences pour activer un muscle à un niveau requis. En conséquence, le SNC semble être en permanence confronté à des choix à partir d'un nombre infini de possibilités. Une telle redondance du système neuro-musculo-squelettique pose un problème du point de vue du contrôle moteur mais apparaît également comme une richesse et un atout important, déterminant une caractéristique fondamentale qui autorise la souplesse et l'adaptabilité des actes moteurs ainsi que leur résistance aux perturbations et à certaines contraintes qu'elles soient mécaniques, physiologiques, pathologiques (Gelfand & Latash 1998 ; Latash 2012 ; Roby-Brami *et al.* 2005).

Dans le cadre de la compréhension des mécanismes mis en jeu dans la régulation de la redondance musculo-squelettique, ce travail de thèse s'intéresse à cette redondance au niveau musculaire en étudiant l'évolution des coordinations entre les muscles agissant autour d'une même articulation lorsque les conditions de la tâche ou de l'organisme changent (e.g., fatigue musculaire, entraînement sportif, pathologies). Malgré une possibilité infinie de combinaisons, il est particulièrement intéressant de remarquer que les patterns d'activations musculaires sont similaires chez différentes personnes réalisant une même tâche (Prilutsky & Zatsiorsky 2002). Cette observation semble donc indiquer que pour contrôler les forces produites individuellement par les muscles, le SNC fonctionne selon des principes spécifiques communs entre les individus entraînant la formation de stéréotypes de motifs d'activations musculaires (Valero-Cuevas 2000 ; Prilutsky & Gregory 2000). Valero-Cuevas *et al.* (1998) rapportent en effet des modèles de coordination musculaire indépendants du sujet testé lors de la production de forces maximales au bout des doigts. Ces modèles de coordination constants constituent alors une preuve des stratégies motrices impliquées dans la production d'un effort résultant.

D'un point de vue biomécanique, il a été suggéré que ce principe de sélection des patterns d'activation nerveuse des muscles est un principe d'optimalité (Hirashima *et al.* 2016 ; Latash *et al.* 2002 ; Todorov & Jordan 2002 ; Todorov 2004 ; Valero-Cuevas *et al.* 2009). Gottlieb (1998) propose que le contrôle du mouvement s'organise selon des règles similaires entre les différents types de mouvements, pour autant qu'elles soient fonctionnellement suffisantes pour la tâche. Ainsi le SNC activerait de manière optimale les muscles en s'appuyant sur un

critère d'économie des dépenses énergétiques, ce qui peut se traduire sous la forme d'une minimisation ou d'une maximisation d'une fonction définie sur une base physiologique (e. g. « minimum jerk » Flash & Hogan 1985 ; « minimum torque » Uno *et al.* 1989).

Si cet aspect théorique trouve un relatif consensus, le contrôle nerveux à l'origine de la commande des coordinations musculaires est un aspect qui reste en revanche à éclaircir. Il s'agit alors de comprendre d'un point de vue fondamental, par quels mécanismes nerveux s'opère le contrôle neuromusculaire de l'ensemble des muscles et des articulations et notamment quels sont les mécanismes impliqués dans la régulation de la redondance musculaire. Une telle investigation est complexe, en effet, afin de comprendre ces mécanismes il est nécessaire de comprendre les actions réalisées par le SNC au regard des conséquences périphériques évaluées simultanément en termes de coordinations motrices créées. Ce travail de thèse propose ainsi de combiner deux approches complémentaires provenant des domaines des neurosciences et de la biomécanique, et ainsi de mettre en lien l'analyse des signaux relatifs aux commandes du SNC, à travers une procédure de traitement des signaux électrophysiologiques, et la modélisation musculo-squelettique identifiant les coordinations musculaires générées.

Une attention particulière a été portée sur la méthodologie utilisée au niveau de chaque approche, afin d'appréhender avec justesse les mécanismes nerveux de contrôle de la motricité. En effet, dans le but d'avoir une importante confiance en nos résultats, il est apparu évident de maîtriser les différentes étapes de traitement des données et d'utiliser des procédures fiables et reproductibles respectant les fondamentaux régissant les différentes analyses. Les populations ciblées sont des sujets sains mais également des sujets sportifs experts dans leur domaine, ou encore des patients atteints de pathologies neurologiques. En effet, les comportements de ces populations reflètent les capacités adaptatives du système neuro-musculo-squelettique et sont de fait susceptibles de mettre à jour des mécanismes particulièrement intéressants.

Introduction générale

II. Introduction générale

II.1. La redondance musculaire

Le corps humain est un système très complexe, constitué de 360 articulations mises en mouvement par 639 muscles, dont 570 muscles striés, ou muscles squelettiques, actionneurs mettant en mouvement les leviers osseux sur lesquels ils sont fixés. A partir de ce système complexe, 244 degrés de liberté sont rendus possibles pour générer des mouvements de l'ensemble du corps (Prilutsky & Zatsiorsky 2002). Le nombre de muscles excédant largement le nombre d'articulations et de degrés de liberté présents dans le système musculo-squelettique entraîne l'existence d'une infinité de façons d'accomplir la plupart des actes moteurs. Une infinité de combinaisons de forces développées par les muscles peut donc produire le même effort musculaire résultant nécessaire à la réalisation d'un mouvement (Bernstein *et al.* 1967 ; Challis, 1997) ce qui revient à dire que le système moteur est redondant. D'un point de vue contrôle moteur, le problème de redondance motrice pose donc la question des mécanismes nerveux responsables de la mise en mouvement du système moteur, particulièrement, à travers quelles stratégies de contrôle le SNC sélectionne-t-il une solution motrice dans cette infinité de possibilité ?

En considérant l'ensemble des rotations articulaires du corps, un degré de liberté correspond à une rotation autour d'un axe articulaire. Certaines articulations, comme le coude ou le genou, ont un seul degré de liberté (flexion-extension), la plupart en ont deux comme le poignet (flexion-extension et abduction-adduction) ou les articulations métacarpiennes (flexion-extension et prono-supination) et les articulations sphériques, comme l'épaule ou la hanche, ont trois degrés de liberté, qui ne sont pas matérialisés par des axes anatomiquement définis (Roby-Brami *et al.* 2005). Les muscles constituent alors les moteurs de l'appareil ostéo-articulaire, responsables de l'actionnement de ces degrés de liberté. D'un point de vue biomécanique, nous pouvons distinguer les muscles selon le rôle qui leur est attribué lors de la

production d'un mouvement mono-articulé (i.e. dans l'unité de mouvement articulaire), tout en tenant cependant compte du fait que l'action d'un muscle ne se limite pas à un seul degré de liberté. Nous pouvons distinguer 1) les muscles agonistes, acteurs principaux de la contraction et du mouvement dont la contraction concentrique agit dans le sens de l'effort résultant et ainsi tend à provoquer le mouvement désiré, 2) les muscles antagonistes dont la contraction est susceptible de produire une action mécanique inverse à celle de l'effort résultant, s'opposant à l'effort créé par les agonistes. Par exemple, lors d'une flexion du coude (Figure 1), le moment de flexion résultant est principalement assuré par la contraction des muscles du Biceps agonistes, agissant dans le sens du mouvement alors que les muscles du Triceps ont un rôle antagoniste agissant dans le sens opposé.

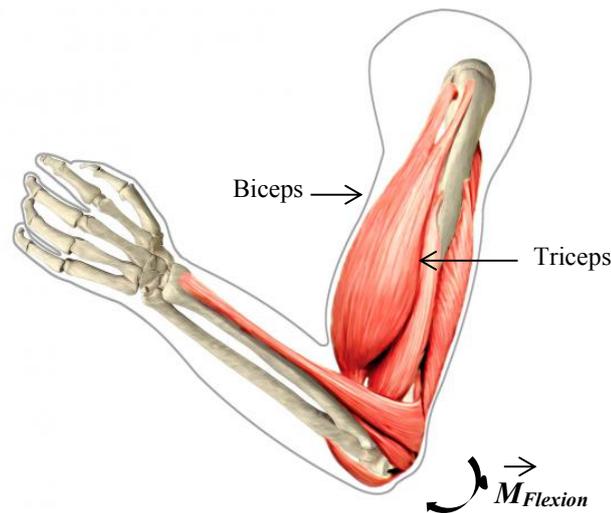


Figure 1 : Illustration du fonctionnement musculo-squelettique au niveau de l'articulation du coude. Lors de l'exécution d'un moment de flexion ($M_{Flexion}$) les muscles du biceps brachial sont agonistes agissant dans le sens du mouvement, alors que les muscles du triceps brachial sont antagonistes, agissant dans le sens opposé.

Pour générer un moment de force résultant², l'ensemble des muscles situés de part et d'autre de l'articulation sont activés (Figure 2) et ceci même si ces derniers sont antagonistes. La

² Un moment de force résultant correspond à la somme des moments de force générés par chaque muscle agissant autour de l'articulation (Zajac *et al.* 2002).

contribution des muscles agonistes devra alors être d'autant plus importante que le moment musculaire généré par les muscles antagonistes sera grand et inversement.

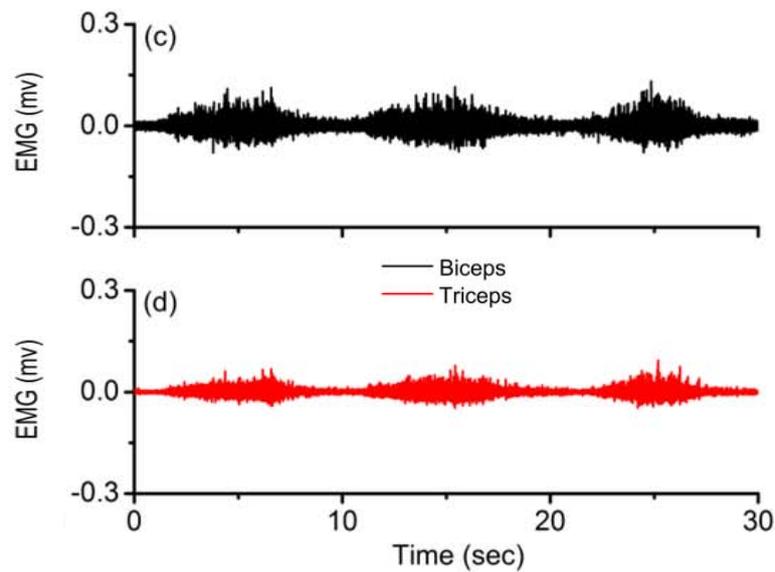


Figure 2 : Enregistrements électromyographiques (EMG) typiques des muscles du biceps et du triceps brachiaux lors de la production d'une flexion résultante autour du coude. Les graphes représentent les activités EMGs enregistrées au niveau des muscles du biceps (haut) et au niveau des muscles du triceps (bas), lors de la réalisation de trois tâches de flexion du coude (Sun *et al.* 2016).

Ce phénomène est systématique quelle que soit l'articulation concernée, ce qui contribue au problème de redondance musculaire puisqu'une infinité de combinaisons de moments de force musculaires agonistes et antagonistes sont alors possibles pour produire un même moment net sur l'environnement (Challis 1997 ; Prilutsky & Zatsiorsky 2002). De plus, il existe en général plus d'un muscle agoniste ou antagoniste pour chaque degré de liberté possible, certains pluri-articulaires, c'est-à-dire qu'ils rejoignent plusieurs articulations et agissent sur plusieurs degrés de liberté en même temps. Par exemple au niveau de l'articulation du genou, le muscle droit fémoral du quadriceps est bi-articulaire puisqu'il est également relié à la hanche, il exerce alors une double fonction d'extenseur du genou et de fléchisseur de hanche. L'équilibration des articulations devient donc interdépendante complexifiant la gestion de la redondance musculaire. Par conséquent, caractérisé par une

extrême complexité, le système musculo-squelettique humain nécessite une gestion optimale des degrés de liberté, lors de l'exécution d'un mouvement.

II.2. Redondance musculo-squelettique et distribution des forces musculaires

Lors de la réalisation d'un acte moteur, une coordination entre les muscles est élaborée (Zajac *et al.* 1993). Ces coordinations musculaires traduisent la mise en place d'une stratégie dans la gestion des effecteurs redondants, une activation appropriée de plusieurs muscles est alors essentielle pour que le système neuromusculaire réalise une tâche motrice avec succès.

La coordination musculaire se définit comme une séquence d'activités motrices résultant d'une organisation nerveuse qui commande l'action musculaire selon les exigences de la tâche, de manière à ce que les muscles se contractent en temps opportun, avec une force adéquate et selon une séquence appropriée (Bouisset & Maton 1995). Autrement dit, la coordination musculaire fait référence à la distribution de l'activité ou de la force entre les muscles pour produire une combinaison de moments articulaires (Prilutsky 2000). La manière dont le moment musculaire résultant est généré autour d'une articulation pose donc une question fondamentale sur la répartition des activations musculaires parmi l'ensemble des effecteurs redondants et la distribution des forces individuelles entre les muscles concernés.

Une stratégie de coordination musculaire consiste à activer de manière simultanée un groupe de muscles contrôlés comme une unité fonctionnelle ce qui entraîne la formation de synergies musculaires. Une synergie musculaire correspond alors à une contraction coordonnée de l'ensemble des muscles destinés à exécuter un mouvement spécifique (D'Avella *et al.* 2003 ; d'Avella & Tresch 2007). D'un point de vue contrôle moteur, les synergies sont associées aux organisations neuronales assurant ces contractions coordonnées et permettant ainsi une stabilisation de la performance (Bizzi *et al.* 2008 ; Tresch & Jarc 2009 ; Latash *et al.* 2007). Les synergies musculaires sont spécifiques à la tâche réalisée (Todorov & Ghahramani 2004 ; Bizzi & Cheung 2013), et correspondent à des entités neurophysiologiques dont la combinaison, orchestrée par les aires corticales motrices et les afférences, facilite le contrôle moteur et ainsi la régulation de la redondance motrice (Ting & Chavtal 2010).

Au niveau du contrôle moteur, la notion de synergie peut recouvrir un large éventail de possibilités, pouvant alors refléter différentes réalités au niveau des circuits nerveux sous-jacents (Giszter *et al.* 2010). Plusieurs études font l'hypothèse que ces synergies sont le résultat d'une commande centrale commune envoyée aux muscles dont l'activation simultanée est requise lors de la production d'un l'effort résultant (Boonstra *et al.* 2009 ; Santello *et al.* 2014 ; De Marchis *et al.* 2015 ; Laine *et al.* 2015) (Figure 3). Dans chacun des deux groupes musculaires, agoniste et antagoniste, on appelle synergistes les muscles qui seraient associés entre eux à travers cette commande centrale commune et qui exercent une action dans le but d'exécuter un même mouvement. Les synergies motrices sont cruciales pour le contrôle moteur humain, même dans une tâche d'apparence simple comme se tenir debout (Boonstra *et al.* 2015). Regroupant les muscles en une seule unité grâce à l'utilisation d'un contrôle nerveux commun, les synergies musculaires réduisent la dimensionnalité du système musculo-squelettique et simplifient ainsi le problème de contrôle de la redondance musculaire (Todorov & Ghahramani 2004).

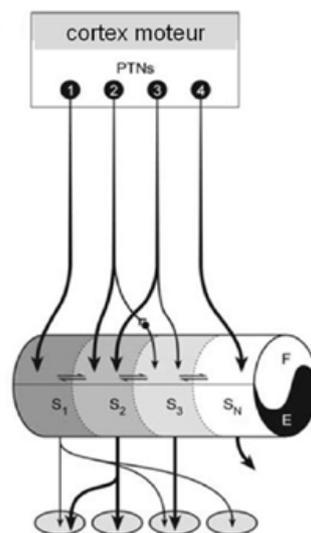


Figure 3 : Schéma illustrant l'hypothèse de l'implication du cortex moteur dans la formation des synergies musculaires. Les synergies sont activées par une commande commune en provenance des neurones de la voie pyramidale (PTNs) et chaque synergie est reliée à plusieurs muscles croisant une ou plusieurs articulations (exemple F.E : fléchisseurs/extenseurs). Adapté de Drew *et al.* (2008).

Aujourd'hui, les mécanismes nerveux à l'origine de la formation des synergies musculaires restent à éclaircir et sont un sujet de débat dans la littérature actuelle (Frere *et al.* 2017). D'après Valero-Cuevas (2016), « *La question est alors, comment peut-on en déduire des synergies prescriptives (c'est-à-dire, l'existence de synergies d'origine neurale) à partir de données expérimentales qui présentent naturellement des synergies descriptives ?* ».

Les synergies musculaires ont été mises en évidence à travers l'analyse électromyographique de surface (EMG). La mesure électromyographique permet l'étude fonctionnelle du muscle à travers le recueil et l'analyse du signal électrique qui en émane lorsqu'il se contracte (De Luca 1997). Un signal EMG de surface représente l'activité électrique générée en réponse à une activation par innervation des motoneurones et ainsi correspond à la somme des potentiels d'actions parcourant les fibres musculaires innervées (De Luca 1979). Lors d'une telle coordination un large nombre d'unités motrices sont synchronisées entre les muscles (Figure 4), permettant de mesurer ces synergies par EMG de surface (Maier & Hepp-Reymond 1995; Gibbs *et al.* 1997; Kilner *et al.* 1999).

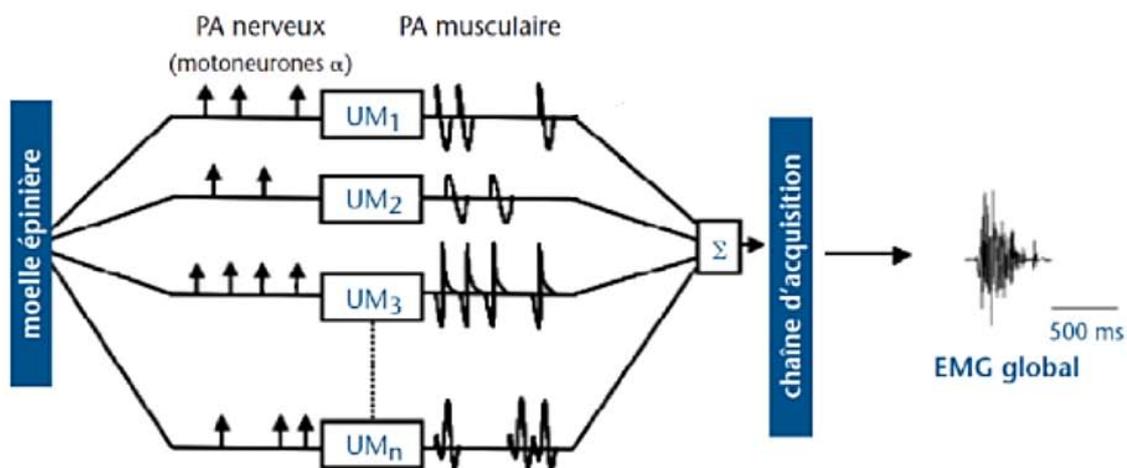


Figure 4 : Schématisation du signal EMG à partir de potentiels d'unités motrices (UM). La séquence de décharge des motoneurones *alpha* détermine celle du train de potentiels de l'UM. La sommation de l'ensemble des UM (situées dans le champ de détection des électrodes de surface) donne naissance à un signal EMG global (De Luca 1979).

De nombreuses études évaluent alors l'activité EMG simultanée d'un ensemble de muscles agissant autour de la même articulation (e.g. Maton *et al.* 1987 ; Soma *et al.* 2011), notamment, au cours d'un exercice d'extension du genou dynamique sous-maximale, Pincivero *et al.* (2008), démontrent à travers un enregistrement EMG de surface (Figure 5), une activation simultanée des muscles extenseurs composant le groupe musculaire du quadriceps (i.e. le *vastus medialis*, le *vastus lateralis* et le *rectus femoris*).

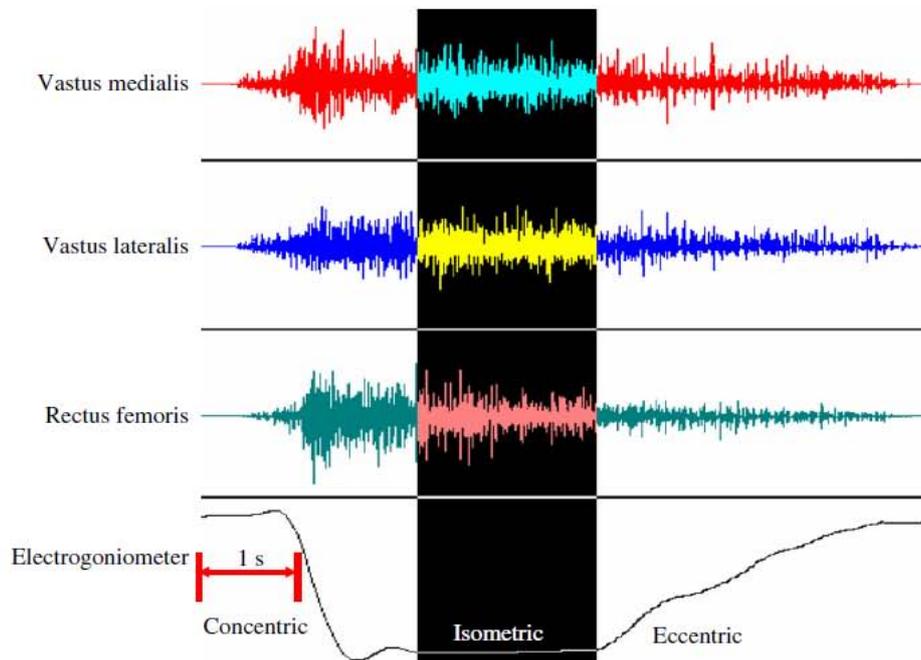


Figure 5 : Activité EMG des muscles *vastus medialis*, *vastus lateralis* et *rectus femoris* lors de contractions concentriques, isométriques et excentriques réalisées au cours d'une extension sous-maximale dynamique du genou (Pincivero *et al.* 2008).

Afin de caractériser les modes d'organisation du système moteur humain, plusieurs études biomécaniques ont exploité les enregistrements EMGs à travers l'utilisation d'algorithmes qui ont alors permis d'identifier des groupes de muscles simultanément actifs et de définir des patrons de coordination musculaire. De nombreux algorithmes ayant des performances équivalentes (Tresch *et al.* 2006), ont ainsi permis d'extraire des synergies musculaires au cours de mouvements très divers comme : l'analyse en composante principale (ACP, Soechting & Lacquaniti 1989) ; la factorisation en matrices non négatives (NMF, Lee &

Seung 1999); le modèle de décomposition temporelle (Ivanenko *et al.* 2004); la décomposition spatiale (« spatial decomposition model ») (Tresch *et al.* 1999b ; Bizzi *et al.* 2008) ; le modèle de décomposition spatio-temporelle (d'Avella *et al.* 2003).

II.3. Méthodes d'estimation de la distribution des forces musculaires

D'un point de vue biomécanique, la quantification des efforts musculaires à l'origine d'un moment résultant peut se réaliser mathématiquement en appliquant les lois d'équilibre mécanique de Newton-Euler. Ces dernières stipulent que l'effort résultant est généré par les forces produites par les muscles, via les bras de leviers d'action musculaire (Figure 6).

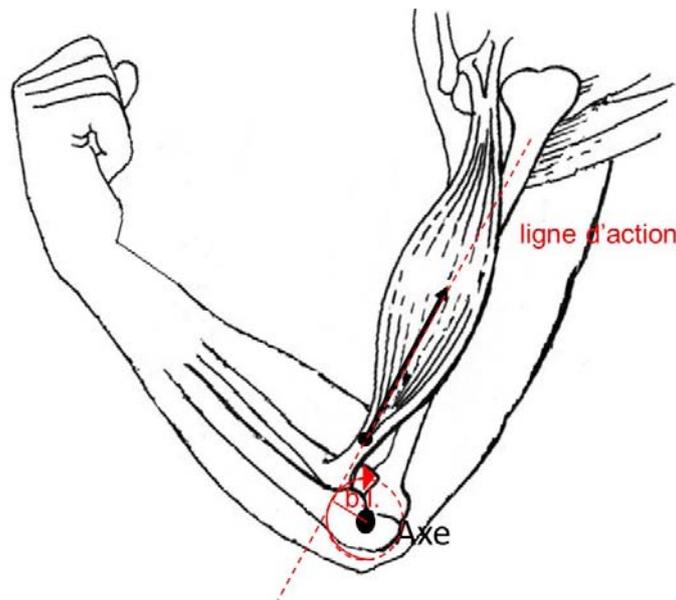


Figure 6 : Illustration des bras de leviers d'action musculaire, ici formés par l'action du Biceps, fléchisseur du coude, permettant la création d'un moment résultant au niveau de l'articulation du coude en mouvement de flexion.

En mesurant le moment résultant grâce à l'utilisation de capteurs de forces et des techniques d'analyse cinématique, l'approche mathématique permet de manière inverse de remonter à la force musculaire (An *et al.* 1995 ; Happee 1994). Néanmoins, dès lors que plus d'un muscle participe à la mobilisation d'un degré de liberté, la distribution des forces entre les muscles recrutés dans la réalisation d'un effort résultant (« force sharing » Li *et al.* 1998) pose un

problème de résolution mathématique. En effet en considérant l'effort résultant à une articulation, il est impossible de déterminer mathématiquement avec exactitude la contribution de chacun de ces muscles car cela revient à poser un problème comprenant moins d'équations que d'inconnues, que l'on peut qualifier de « sous-déterminé ». Autrement dit, il existe une infinité de solutions de combinaisons de forces musculaires pour résoudre les équations. Ce problème a été abordé de diverses façons et plusieurs méthodes ont été développées dans l'objectif de sélectionner, parmi l'ensemble des solutions possibles, une estimation de la tension de chaque muscle mécaniquement et physiologiquement cohérente. Une première approche consiste à réduire le nombre d'inconnues, par le biais d'hypothèses simplificatrices, afin d'obtenir un système d'équation déterminé (Weightman & Amis 1982 ; Bouisset 1973). Une deuxième solution utilise des procédures d'optimisation numériques afin de déterminer parmi l'ensemble des solutions possibles celle qui répond au mieux à un critère donné. Ce critère est alors déterminé sur la base d'hypothèses concernant le mode de fonctionnement du corps humain (Pedotti *et al.* 1978 ; Crowninshield & Brand 1981 ; Dul *et al.* 1984a ; Ait Haddou *et al.* 2004). Une dernière procédure est basée sur la prédiction des forces musculaires individuelles à travers l'utilisation de la dynamique inverse et le développement de modèles biomécaniques adaptés au système étudié (Amarantini *et al.* 2004 ; Vigouroux *et al.* 2007). Ces optimisations ont fait l'objet de nombreux développements afin de fournir des solutions les plus physiologiquement réalistes, appliquées à plusieurs systèmes musculo-squelettiques dont le membre inférieur (Rao *et al.* 2009) et la main (Vigouroux 2005 ; Domalain *et al.* 2010 ; Goislard de Monsabert *et al.* 2014).

Ces approches participent à la résolution du problème de redondance musculaire dans un même but de description des distributions de force lors de la production d'un mouvement. A partir de ces modèles, de nombreuses études mettent en évidence des patrons de coordination musculaire spécifiques, fonction de paradigmes expérimentaux modifiant les conditions de réalisation du mouvement (Amarantini & Martin 2004). Plus précisément, la répartition des activations musculaires est sensible à des modifications internes comme une installation de fatigue (Chabran *et al.* 2002 ; Spendiff *et al.* 2002) ou une altération des informations sensorielles (Ivanenko *et al.* 2000 ; Kasa *et al.* 2002 ; Verschueren *et al.* 2003), mais

également à des modifications externes des contraintes mécaniques appliquées au système étudié (Grey *et al.* 2002 ; Stephens & Yang 1999). D'une manière générale, les patrons de coordination entre les muscles dépendent de la tâche réalisée (Santello *et al.* 2014).

II.4. Le phénomène de co-contraction

Dans l'exécution du mouvement volontaire, il semble intuitivement évident que le mouvement devrait être initié par l'activation du ou des muscle(s) agoniste(s). En réalité le mouvement volontaire est plus complexe et peut nécessiter l'activation simultanée des muscles situés de part et d'autre de l'articulation, y compris les muscles situés du côté opposé à la direction de contraction, les muscles antagonistes. Ce phénomène de co-contraction est un aspect important de la contraction musculaire (Falconer & Winter 1985 ; Kellis *et al.* 2003), par définition il s'agit de la synchronisation de deux actions : l'une correspondant à la force produite par le muscle agoniste, la seconde correspondant à la force produite par le muscle antagoniste agissant autour de la même articulation. Levine et Kabat (1952) ont avancé l'hypothèse que le rôle de cette contraction antagoniste est d'améliorer le mouvement de l'agoniste. De nombreux auteurs soutiennent cette perspective, considérant la co-contraction comme une stratégie d'efficacité du mouvement, ce phénomène serait alors nécessaire afin de limiter l'amplitude des mouvements, protéger les articulations, assurer une rigidité articulaire, stabiliser la posture et améliorer la précision du mouvement (da Fonseca *et al.* 2006 ; van Soest *et al.* 2003 ; Gribble *et al.* 2003). La plupart des études traitant de la co-contraction agoniste-antagoniste lors du mouvement s'accordent à attribuer à ce mécanisme le rôle principal de stabilisateur et protecteur de l'articulation. Si on prend l'exemple du mouvement d'extension de la jambe, l'activation simultanée des muscles ischio-jambiers permet plus précisément : de réduire le glissement antérieur du plateau tibial engendré par la contraction des muscles du quadriceps, de réguler la tension imposée par la contraction de ces muscles au ligament croisé antérieur, d'augmenter la raideur de l'articulation en fonction de la vitesse du mouvement, et d'éviter l'usure rapide des cartilages en permettant une meilleure répartition des pressions sur les surfaces articulaires (Aagaard *et al.* 2000 ; Remaud *et al.* 2007).

Plusieurs études se sont intéressées aux facteurs qui influencent le niveau de co-contraction. Globalement, ce phénomène est dépendant de la tâche (Goislard de Monsabert *et al.* 2012) mais il a également été montré une augmentation de la co-contraction d'environ 23% en condition de fatigue musculaire (Rao *et al.* 2010 ; Kellis *et al.* 2011), une augmentation en fonction de la charge (Rao *et al.* 2009), et une diminution avec l'expertise sportive (Carolan & Caffareli 1992 ; Hakkinen *et al.* 2000 ; DalMaso *et al.* 2012 ; Amarantini & Bru 2015). De plus, certaines pathologies associées à des déficiences neurologiques, telles qu'un accident vasculaire cérébral ou une lésion médullaire, entraînent une augmentation significative de la co-contraction agoniste-antagoniste (Farmer *et al.* 1998 ; Cremoux *et al.* 2012 ; Thomas *et al.* 1998) pouvant résulter d'une altération des mécanismes spinaux de régulation (Knikou 2012) ou d'une réorganisation des commandes corticales (Muller-Putz *et al.* 2007). Les niveaux de co-contraction semblent donc constamment ajustés selon les conditions. Une régulation inappropriée pourrait entraîner une raideur et une stabilisation inadéquate de l'articulation (Yoshitake *et al.* 2017). Un contrôle neural fin de l'activation simultanée des muscles agonistes et antagonistes est alors important pour une bonne performance motrice.

Ce phénomène complexifie la compréhension des mécanismes nerveux impliqués dans le contrôle de la redondance musculaire, prenant compte simultanément les muscles synergistes agonistes et antagonistes autour d'une articulation. Caractérisée par une importante complexité poly-articulaire, la main illustre parfaitement l'ensemble de ces phénomènes de coordination musculaire et de co-contraction agoniste-antagoniste. C'est pourquoi plusieurs études se sont attachées à examiner la coordination des muscles intrinsèques et extrinsèques des doigts et du poignet en fonction de la forme de la main reflétant le plus souvent les interactions requises au quotidien avec l'environnement (Snijders *et al.* 1987 ; Schieber *et al.* 1995 ; Santello 2002 ; Maier & Hepp-Reymond 1995 ; Valero-Cuevas *et al.* 2000).

II.5. Distribution des forces musculaires au niveau de la main

Chez l'homme, la main est un organe extrêmement important et développé, disposant d'une palette d'actions très large grâce à son anatomie complexe qui lui permet de s'adapter à de

nombreuses situations. L'importance de la main est effectivement illustrée dans la représentation corticale de Penfield (Figure 7) qui met clairement en évidence qu'un tiers du cortex moteur primaire est au service de cet organe.

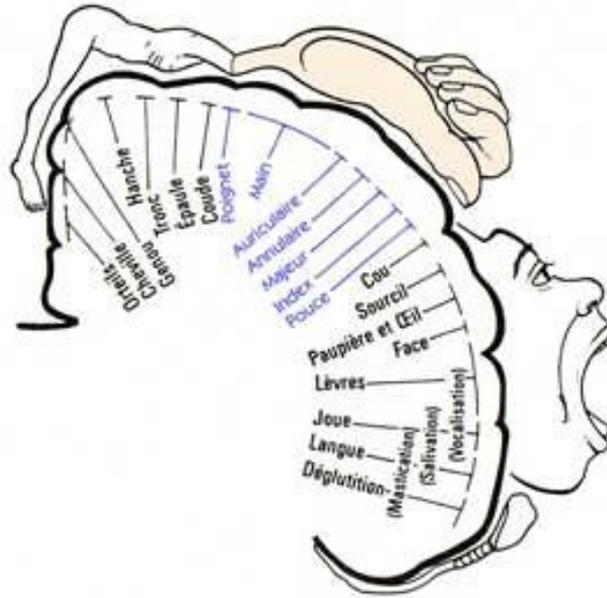


Figure 7 : Homunculus de Penfield schématisant une représentation du corps humain à la surface du cortex moteur. La surface corticale est proportionnelle à l'importance fonctionnelle du segment corporel représenté (Penfield & Rasmussen 1950).

II.5.1. Propriétés anatomiques et fonctionnelles des muscles de la main

La main est un système composé de différentes structures (i.e. une partie proximale et cinq doigts), chacune d'entre elles formées par plusieurs articulations pouvant être mobilisées de manière indépendante. La mise en action de l'ensemble de ces articulations nécessite l'intervention de nombreux muscles permettant de réaliser les mouvements des cinq doigts et du poignet. Une des originalités de la configuration anatomique de la main mais aussi de l'avant-bras est de présenter, dans un volume très réduit, un système d'actionnement musculaire et tendineux complexe : 23 degrés de liberté mobilisés par 42 muscles. La plupart des muscles de la main sont pluri-articulaires, leurs tendons croisent plusieurs articulations entraînant une action simultanée sur chacune de ces articulations lorsqu'ils se contractent. La transmission des forces développées par ces muscles fait de plus intervenir des réseaux tendineux complexes pouvant s'étendre de l'avant-bras jusqu'au bout des doigts (e.g.

mécanisme extenseur des doigts, Zancolli 1979). Les muscles actionnant les doigts sont divisés en deux groupes : les muscles extrinsèques et les muscles intrinsèques de la main. Les muscles intrinsèques (Figure 8) ont leurs origines et insertions au niveau de la main alors que les extrinsèques (Figure 9) ont un chef musculaire se situant dans l'avant-bras et s'insèrent jusqu'aux phalanges distales par le biais de longs tendons qui leur permettent de mobiliser non seulement les articulations des doigts mais aussi le poignet.

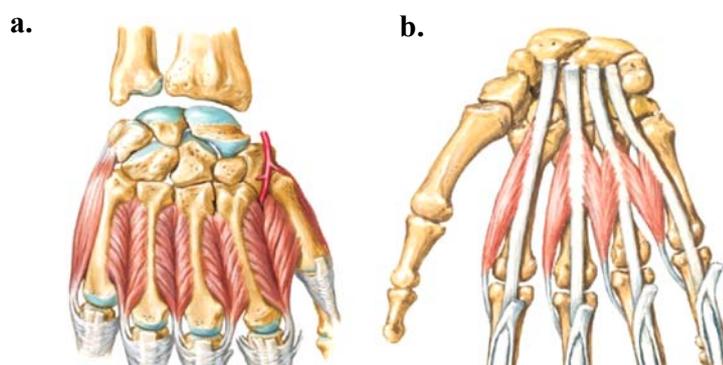


Figure 8 : Illustrations des muscles intrinsèques des doigts longs. **a.** vue dorsale représentant les muscles interosseux dorsaux (DIO) et le muscle adducteur de l'auriculaire (ADQ) ; **b.** vue palmaire illustrant le trajet particulier des muscles lombricaux (LU).

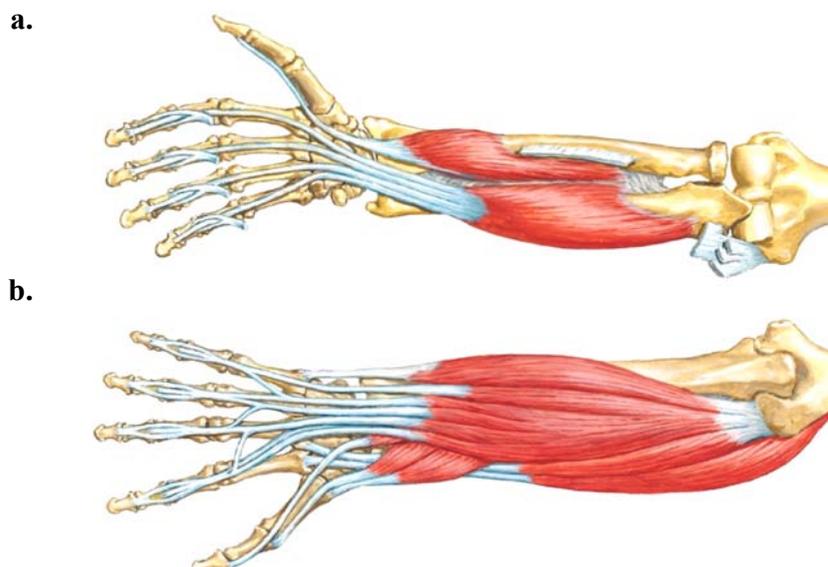


Figure 9 : Illustration des muscles extrinsèques et les muscles du poignet. **a.** vue palmaire présentant les muscles fléchisseurs profonds des doigts (FDP) et du pouce (FPL) ; **b.** vue dorsale présentant les extenseurs extrinsèques des doigts longs (EDC, EDI et EDQ), les muscles extrinsèques du pouce (EPL, EPB, APL) et les muscles extenseurs du poignet (ECRB, ERCL, ECU). (Netter *et al.* 2010)

Le système musculo-squelettique de la main est donc complexe : au total, plus d'une quarantaine de muscles permettant d'actionner l'ensemble des articulations des cinq doigts et du poignet, une grande majorité de ces muscles actionnant plusieurs articulations à la fois. Cette complexité est ainsi une richesse pour la main lui offrant la possibilité d'exécuter un nombre considérable de tâches et de mouvements.

II.5.2 La main : coordinations musculaires complexes

De toutes les fonctions permises par les mains, la préhension est la principale et la plus emblématique. D'un point de vue biomécanique il s'agit d'une tâche nécessitant une coordination complexe. En effet, afin d'assurer une performance et un confort optimal, les doigts doivent être coordonnés selon plusieurs aspects : du point de vue de la cinématique articulaire pour positionner et mobiliser les articulations de la main dans une configuration permettant de saisir l'objet ; du point de vue des actions mécaniques appliquées à l'objet afin de le maintenir et exercer une force de préhension appropriée ; du point de vue des forces musculaires. La distribution de ces dernières est particulièrement complexe puisqu'elle intègre les contraintes de cinématique articulaire et de forces appliquées sur l'objet mais doit également assurer l'équilibre de l'ensemble des articulations des doigts et du poignet. De plus, pour atteindre une même configuration articulaire et un même niveau de force résultante de préhension, il existe une infinité de distributions des forces produites par chaque muscle, ce qui illustre un degré de redondance élevé.

Récemment, le développement et l'utilisation d'un modèle musculo-squelettique de la main (Vigouroux 2005, Domalain 2010, Rossi 2012) a permis de mettre à jour des coordinations singulières lors de tâches de préhension, notamment un contrôle complexe de la co-contraction selon le type de tâche. Goislard de Monsabert *et al.* (2012) ont montré en particulier, qu'au-delà d'une co-contraction classique dédiée à la stabilisation de la posture, une sollicitation très intense des extenseurs des doigts et du poignet est nécessaire lors de la production d'une tâche de préhension. Cette activité musculaire est surprenante puisqu'elle entraîne une ouverture de la main et s'avère alors antagoniste au mouvement de préhension. Les auteurs ont mis à jour que cette co-contraction particulière entre fléchisseurs et extenseurs

des doigts et du poignet, est une action nécessaire pour maintenir un équilibre mécanique au poignet (Snijders *et al.* 1987) tout en serrant l'objet dans la main (Figure 10.a.). En effet, l'action des muscles fléchisseurs des doigts, nécessaire au serrage de l'objet, génère un moment de flexion important au niveau du poignet du fait du caractère pluri-articulaire de ces muscles. Les fléchisseurs des doigts ont leurs corps musculaires situés dans l'avant-bras et actionnent en effet l'ensemble des articulations du poignet et des doigts que leurs tendons croisent. Pour contrebalancer ce moment de flexion parasite, les extenseurs du poignet doivent nécessairement se mettre en action permettant alors d'éviter une flexion du poignet qui serait préjudiciable à la tâche de préhension. Ce phénomène n'est pas présent lors de tâches d'appui sur une surface plane (Figure 10.b.) puisque dans ce cas, le moment de flexion des fléchisseurs des doigts au niveau du poignet est naturellement compensé par l'action de la force externe dont le moment résultant s'applique à chaque articulation, dont le poignet. L'activation des muscles extenseurs antagonistes ne vient donc qu'en appoint et constitue un faible niveau de co-contraction associée aux rôles qui lui sont classiquement attribués, notamment celui de la stabilisation articulaire (Kellis 1998). Ainsi, le rôle fonctionnel de la co-contraction entre les muscles agonistes, agissant dans le sens de l'effort résultant, et les muscles antagonistes, agissant dans le sens opposé, est différent selon les conditions d'application de la force en bout de doigt. Cette description mécanique montre donc que les conditions d'application de la force, et ce pour une même tâche requise « exercer une force maximale en bout de doigts », nécessite pour le SNC de reconfigurer les coordinations musculaires, notamment celles liées à la co-contraction. La question qui se pose concerne alors les mécanismes qui vont permettre cette variation de coordinations musculaires, notamment impliqués dans la gestion de la redondance musculaire dépendante de l'action motrice demandée. Il s'agit alors de comprendre à travers quels mécanismes le SNC régule l'ensemble des activations musculaires, en particulier au niveau de la main.

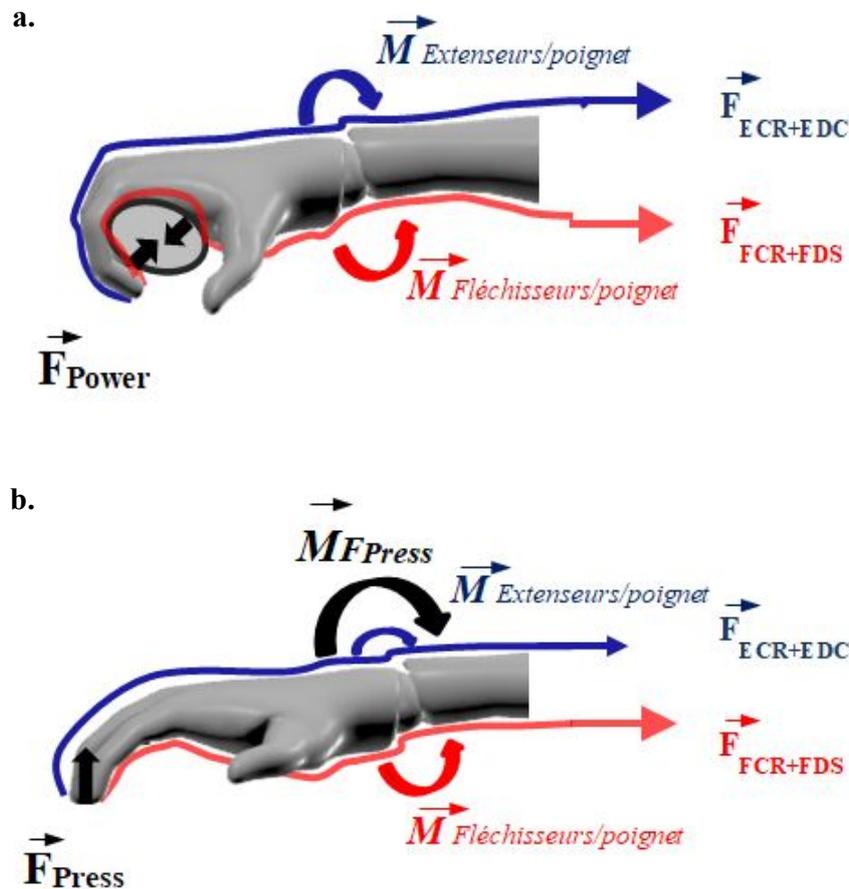


Figure 10 : Représentation schématique de deux configurations mécaniques aboutissant à une application de force en bouts de doigts en condition de flexion isométrique des doigts. **a.** préhension (*Power*) et **b.** appui des doigts sur une surface plane (*Press*). F_{Power} et F_{Press} représentent la force produite dans la direction normale par rapport à la surface de contact. $M_{Extenseurs/poignet}$ et $M_{Fléchisseurs/poignet}$ représentent les moments de force produits autour de l'articulation du poignet. Dans chacune des configurations, $F_{ECR-EDC}$ et $F_{FCR-FDS}$ représentent les tensions produites par les muscles extenseurs et fléchisseurs, respectivement du poignet et des doigts.

II.5.3. La main : mécanismes de régulation de l'activité musculaire

Le problème de redondance motrice de la main a largement été appréhendé en biomécanique faisant l'objet central de bon nombre de recherches. Cependant, les mécanismes de contrôle nerveux régissant l'ensemble des activations musculaires et l'activation de certaines combinaisons de forces musculaires au niveau de la main restent à explorer.

Malgré un nombre infini de coordinations disponibles pour le SNC, l'activité EMG de plusieurs muscles de la main semble manifester la mise en place de synergies musculaires lors de la production de tâches réalisées avec un seul doigt (Valero-Cuevas *et al.* 1998 ; Valero-

Cuevas 2000), deux doigts (Maier & Hepp-Reymond 1995), ou plusieurs doigts lors de formes réalisées avec la main entière (Weiss & Flanders 2004). Ces observations fournissent un aperçu significatif de la façon dont le SNC traite la redondance des muscles de la main.

La régulation de la redondance musculaire n'est aujourd'hui pas totalement expliquée, quelle que soit la tâche réalisée et les articulations mises en jeu, ce phénomène reste complexe et peu compris. En effet, le contrôle de la force résultante fait intervenir à la fois des facteurs associés à l'environnement et des facteurs individuels présents notamment au niveau biomécanique et neuromusculaire (Gordon *et al.* 1991 ; Kinoshita *et al.* 1996).

Au regard de la complexité anatomique de la main, le contrôle des muscles impliqués dans une tâche de préhension apparaît d'autant plus comme un processus complexe, qui soulève la question de la contribution des mécanismes nerveux spinaux et supra-spinaux dans ce contrôle (Schieber & Santello 2004). C'est précisément ce qui va nous intéresser dans une partie de ce travail de thèse. Plus généralement, il s'agit à ce stade de comprendre quels circuits neuronaux sont impliqués et comment s'organisent les étages spinaux et supra-spinaux afin de coordonner les muscles, autour d'articulations simples ne comportant qu'un seul degré de liberté mais également de systèmes plus complexes, comme la main, dans la réalisation de différents types de tâches.

Afin de comprendre les modes de contrôle de la coordination musculaire des études, notamment au niveau de la main, se sont attachées à analyser des paradigmes expérimentaux tels que le contrôle de la marge de sécurité lors de la saisie fine (Security Margin, Danion *et al.* 2000) et le contrôle de la coordination des doigts (Finger force sharing, Li *et al.* 1998). Si ces études apportent des informations importantes sur la façon dont nous utilisons la main, les conclusions portées sur le contrôle neuromusculaire restent le plus souvent au statut d'hypothèses en raison du manque d'informations relatives au fonctionnement mécanique de la main. En effet, il reste très difficile de faire un lien entre l'activité neurale et l'effort développé au niveau des doigts sans connaître les équilibres articulaires et les coordinations musculaires mis en jeu dans la main. Au regard du fonctionnement mécanique, les mécanismes nerveux responsables de la mise en place des synergies musculaires restent donc encore à éclaircir.

De plus, si le rôle fonctionnel du phénomène de co-contraction est établi dans la littérature, une question majeure reste posée en neurosciences et notamment en contrôle moteur concernant les mécanismes nerveux impliqués dans la régulation des niveaux de co-contraction. Plusieurs études montrent alors que la modulation du niveau d'activation des muscles antagonistes serait directement liée à une modification de la commande centrale corticale (Carolan & Caffarelli 1985 ; Solomonow *et al.* 1988 ; Dal Maso *et al.* 2012 ; Yoshitake *et al.* 2017). Cependant l'implication des mécanismes de contrôle de la contraction volontaire dans l'activité antagoniste reste également à explorer.

II.6. Mécanismes nerveux de régulation de la redondance musculaire

Afin de piloter la complexité de la redondance musculo-squelettique, que ce soit au niveau de la main ou d'autres systèmes, le contrôle du mouvement volontaire par le SNC doit s'articuler autour de principes efficaces de régulation des coordinations musculaires en organisant la commande motrice de manière optimale. Cette commande nerveuse responsable des activations musculaires est elle-même un mécanisme complexe (Figure 11) qui fait intervenir des processus d'origines spinale et supra-spinale (Cremoux 2014). Au niveau cortical, l'implication du cortex moteur a largement été démontrée dans l'activation musculaire (Christova *et al.* 2006 ; Kakei *et al.* 1999 ; Thach 1978). Le cortex moteur désigne l'ensemble des aires du cortex cérébral qui participent à la planification, au contrôle et à l'exécution des contractions volontaires. Cette région corticale est en interaction constante avec d'autres structures nerveuses impliquées dans le mouvement comme le système des ganglions de la base et le cervelet (Rizzolatti & Luppino 2001 ; Lemon 2008). Au niveau spinal, la contraction musculaire peut également être due à l'implication de boucles réflexes, indépendantes du cortex moteur (Michael-Titus *et al.* 2010 ; Enoka 2015). Quelle soit régulée au niveau spinal ou supra-spinal, la contraction musculaire est précédée par l'activation présynaptique d'un pool de motoneurones α localisés dans la moelle épinière participant au contrôle des activations des muscles (Krassioukov 2002 ; Hultborn & Fedirchuk 2009).

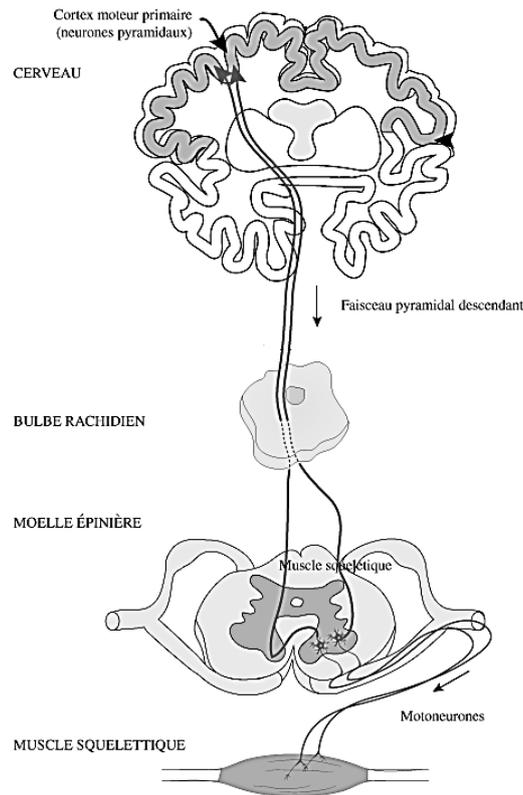


Figure 11 : Schématisation du fonctionnement global de l'activation musculaire à partir de la commande nerveuse excitatrice issue du cortex moteur primaire. Le signal est médié par le faisceau pyramidal descendant (ou voie cortico-spinale), transmis aux motoneurones α au niveau de la corne ventrale de la moelle épinière, les motoneurones α vont alors innerver les fibres musculaires responsables de la contraction.

II.6.1 Théorie d'une commande nerveuse centrale commune

La compréhension du contrôle nerveux des activités musculaires est orientée par une hypothèse suggérant l'existence de commandes centrales communes (« common drive ») qui seraient, en partie du moins, responsables de l'activité coordonnée des muscles. Les premiers auteurs ayant mis en évidence la notion de « common drive » sont De Luca *et al.* (1982) en démontrant que les unités motrices (UMs) d'un muscle sont activées non pas par des signaux issus de commandes séparées mais par une commande neurale commune. Selon ce concept, un groupe d'UMs composant un muscle est contrôlé collectivement par une commande oscillatoire commune lors d'une contraction de ce muscle (Figure 12).

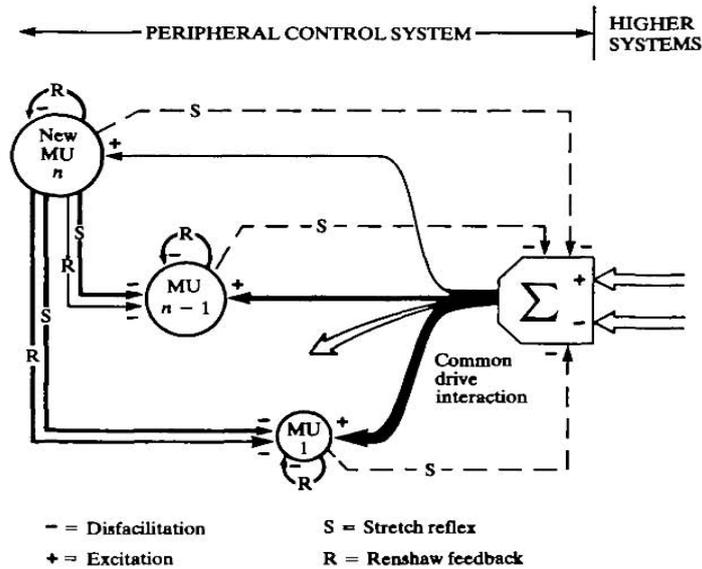


Figure 12: Schéma illustrant la théorie du « common drive », parmi l'ensemble des sources possibles d'excitation ou inhibition des UMs. Dans cette représentation la commande excitatrice provenant du système central agit sur un groupe de motoneurones considérés comme une unité. Les augmentations ou diminutions de l'excitation ont une origine commune et sont interdépendantes. (De Luca *et al.* 1985)

En 1992, Nordstrom *et al.* mettent à leur tour en évidence des synchronisations entre des paires d'UMs d'un même muscle interprétées comme des conceptions neurales communes préalablement envoyées aux motoneurones innervant ces UMs. Les modèles utilisés pour quantifier ces synchronies dérivent alors sur la mise en place d'un index de force de conduction commune ou CIS « common input strength ». Une seule source contrôle les activités de toutes les UMs dans un groupe donné, libérant ainsi le SNC d'une régulation séparée de chaque unité motrice. De manière théorique, des études précisent que suite à la transmission présynaptique du signal jusqu'aux motoneurones innervant plusieurs UMs, les fréquences communes reçues sont amplifiées alors que la part de fréquences non-communes est atténuée (Farina *et al.* 2014). Autrement dit, si une conduction oscillatoire de même fréquence est envoyée à plusieurs motoneurones elle va être présente à la sortie de chacun de ces motoneurones mais également accentuée par rapport aux autres dans la commande neurale envoyée aux muscles (Negro & Farina 2011a, b, 2012 ; Farina & Negro 2015). Les auteurs suggèrent ainsi que le système est organisé pour transmettre principalement les signaux de

fréquences communes à l'ensemble des UMs devant générer une fréquence de décharge, dans le but d'un contrôle précis du muscle (Figure 13).

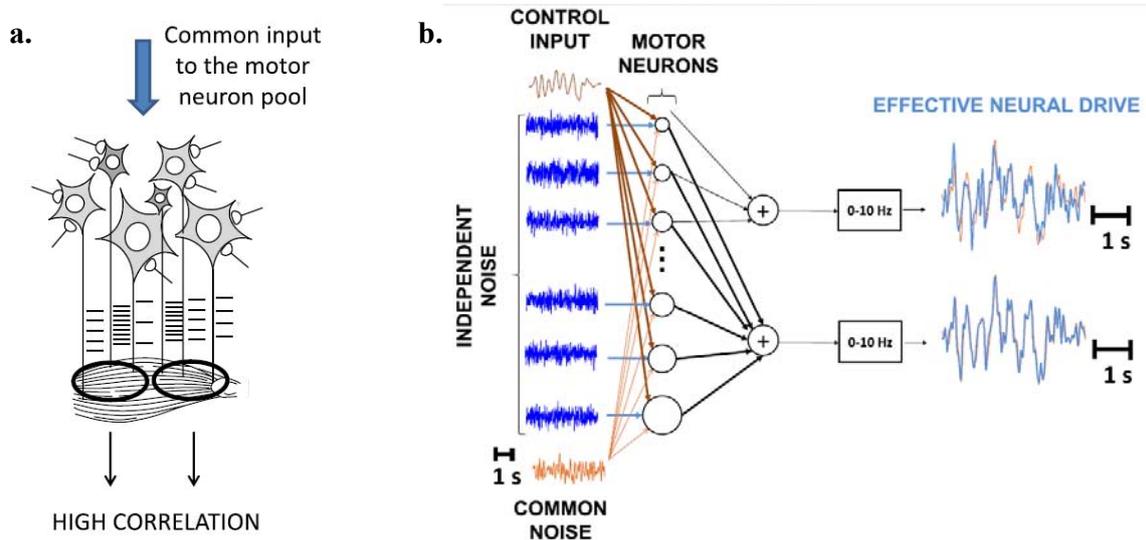


Figure 13 : **a.** Schéma illustrant la commande commune envoyée à un groupe de motoneurones innervant les UMs d'un même muscle. Chaque motoneurone reçoit une proportion de commande commune et de commandes indépendantes. La part reçue de commande commune entraîne une corrélation entre les fréquences de décharge des UMs. **b.** Représentation schématique de la commande neurale responsable de l'activité musculaire. Un groupe de motoneurones reçoit trois types de commandes : une commande de contrôle commune à tous les motoneurones et envoyée par le SNC ; un bruit commun distribué à tous les motoneurones ; une commande (ou bruit) indépendante. Le groupe de motoneurones traite les trois types de commandes et filtre le bruit indépendant de sorte que la commande neurale envoyée aux muscles corresponde à l'entrée synaptique commune totale reçue par les motoneurones. Cette représentation suggère que la commande commune est associée à la commande neurale largement responsable du contrôle de l'activité musculaire. Farina & Negro (2015)

Depuis les premières avancées de cette hypothèse, l'étude de ce principe a été élargie au contrôle des activités musculaires synergistes, qu'ils soient agonistes ou antagonistes. De nombreuses études ont mis en évidence une conduction oscillatoire commune à l'origine des patterns d'activités synchronisées de l'ensemble des muscles impliqués dans la production d'un moment résultant (De Luca & Erim 2002 ; Farmer *et al.* 1993 ; Wang *et al.* 2015). Ce phénomène suggère que les motoneurones de muscles synergistes distincts, agissant autour d'une même articulation, partagent une même commande oscillatoire (Kilner *et al.* 1999; Farmer *et al.* 2007; Kattla & Lowery 2010). De la même manière que lorsqu'elles

appartiennent à un même muscle, lorsque différentes UMs partagent une conduction neuronale commune, leurs activités sont simultanément influencées, et donc synchronisées, par cette conduction (Sears & Stagg 1976 ; De Luca *et al.* 1982 ; Farmer *et al.* 1993), les muscles sont fonctionnellement « reliés » par le SNC et partagent alors une conduction oscillatoire commune (Farmer *et al.* 1998 ; De Luca & Erim 2002 ; Lowery *et al.* 2007). L'existence d'une commande commune entre les muscles synergistes implique alors que le SNC considère les muscles comme une unité fonctionnelle lorsqu'ils agissent simultanément autour de l'articulation (Figure 14).

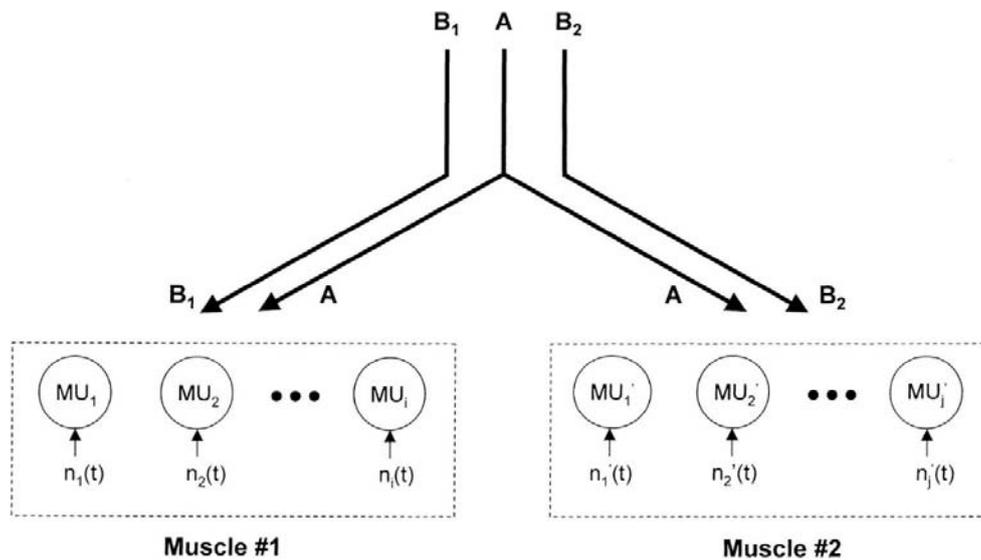


Figure 14 : Illustration de la théorie du « common drive » étendue à un groupe de muscles distincts, une commande commune est envoyée aux UMs d'une paire de muscles synergistes. A : commande nerveuse commune reçue par les UMs des deux muscles distincts. B₁, B₂ : commandes nerveuses spécifiques à chaque muscle (d'après De Luca & Erim 2002).

Cette stratégie nerveuse semble essentielle au contrôle moteur afin de recruter les motoneurons de plusieurs muscles de manière efficace (Yoshitake & Shinohara 2013a, 2013b). Plusieurs études ont alors mis en évidence une corrélation entre les signaux EMG issus de muscles distincts, interprétées au regard de la théorie d'une commande centrale commune. A travers l'utilisation de cross-corrélations, Mullany *et al.* (2002) ont analysé l'activité EMG de muscles extenseurs et fléchisseurs du genou au cours d'un test de fatigue isométrique des extenseurs. Ces auteurs ont montré une corrélation entre les activités EMGs

du *vastus medialis*, du *vastus lateralis* et du *rectus femoris* (muscles agonistes) et l'activité du *biceps femoris* (muscle antagoniste). De même, une conduction descendante indifférenciée provenant du SNC et allant jusqu'aux muscles synergistes extenseurs du genou a été mise en évidence (Place *et al.* 2006), en accord avec l'idée d'une organisation fonctionnelle des activations musculaires (Boonstra *et al.* 2008). Une étude de Chang *et al.* (2012) montre également la présence de corrélations entre les signaux EMGs des muscles extenseurs du genou lors de la réalisation d'une tâche dynamique, susceptible de refléter une conduction commune provenant du cortex moteur. L'existence d'une commande nerveuse commune semble donc concerner le contrôle neuromusculaire réalisé entre différents muscles agonistes mais également entre muscle antagonistes (De Luca & Mambrito 1987 ; Mullany *et al.* 2002 ; Yoshitake *et al.* 2017). En termes de mécanismes fonctionnels, Yoshitake *et al.* (2017) suggèrent qu'une augmentation des oscillations communes, identifiées de basses fréquences entre les muscles antagonistes activés lors d'une flexion du coude, entraînerait une meilleure stabilité de l'articulation.

Ce phénomène a également été révélé au niveau des muscles de la main (Winges & Santello 2004 ; Reilly *et al.* 2004 ; McIsaac & Fuglevand 2007 ; Keen & Fuglevand 2004). Plusieurs études se sont notamment intéressées à la distribution des commandes communes aux muscles extrinsèques de la main, importants en préhension et manipulation, à travers l'utilisation de tâches de production de force individuelle des doigts ou de maintien d'un objet. Les résultats mettent alors en évidence une commande commune aux UMs des muscles extrinsèques de la main, distribuée de manière hétérogène entre le muscle *flexor pollicis longus* (FPL) et les compartiments du muscle *flexor digitorum profundus* (FDP) (Winges and Santello 2004) mais également les compartiments des muscles FDP (Reilly *et al.* 2004; Wings & Santello 2004), *flexor digitorum superficialis* (FDS) (McIsaac & Fuglevand 2007), et *extensor digitorum communis* (EDC) (Keen & Fuglevand 2004). L'existence d'une conduction commune a également été démontrée à travers l'étude de l'interaction entre les UMs de l'extenseur du carpe radialis longus (ECRL) et de l'extenseur du carpe ulnaris (ECU) chez l'homme au cours de l'extension du poignet dans laquelle les deux muscles agissent comme synergistes (De Luca & Erim 2002). Cette commande commune, entraînant une modulation synchrone des

fréquences de décharge des UMs (Figure 15), peut être un mécanisme de coordination des activations musculaires au niveau de la main et de répartition des forces entre les muscles des doigts (De Luca & Erim 2002, Santello & Soechting 2000, Winges & Santello 2004, Winges *et al.* 2008).

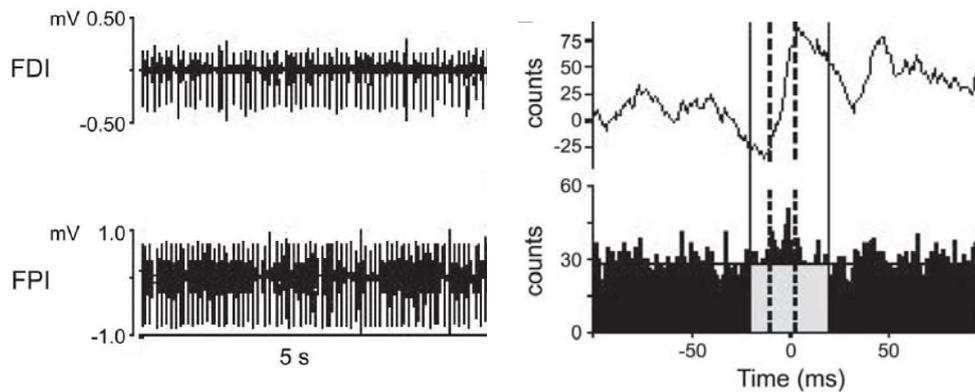


Figure 15 : Electromyogramme et synchronisation des UMs lors d'une tâche de préhension d'un objet avec 2 doigts. a. EMG bruts du muscle *first interosseus dorsal* (FDI) et du muscle *first interosseus palmaire* (FPI), b. somme des cross-corrélogrammes et ensemble des cross-corrélogrammes (respectivement graphe du haut et graphe du bas) obtenus à partir des fréquences de décharge des UMs des muscles FDI et FPI. CIS = 0,56 ; largeur de pic 12,84 ms. (Winges *et al.* 2008)

La synchronisation des UMs a été démontrée comme dépendante de la tâche réalisée au niveau des muscles de la main notamment en fonction de la direction des mouvements des doigts, du type de contraction musculaire, i.e. excentrique ou concentrique, mais également de différents types de préhension (Winges *et al.* 2008 ; Ouyang *et al.* 2014). Une influence du type de tâche impliquerait alors un rôle fonctionnel des conductions neurales communes en relation au but comportemental, e.g. coordonner l'activation des muscles de plusieurs doigts pour attraper un objet (Santello *et al.* 2014). La synchronisation des UMs peut alors jouer un rôle fonctionnel significatif dans la coordination des forces de préhension (Santello & Fuglevand 2004). Johnston *et al.* (2005) ont étudié dans quelle mesure les UMs de différents muscles fléchisseurs des doigts (*flexor digitorum profundus*, FDP, and *flexor pollicis longus*, FPL) partagent des commandes neurales communes lors de tâches de préhensions. Ainsi, à travers l'utilisation du CIS, les auteurs ont également mis en évidence des synchronisations

entre les UMs des différents muscles fléchisseurs, distribuées de manière hétérogène comparativement entre UMs d'un même muscle (FDP) et UMs de deux muscles distincts (FDP vs FDL). L'ensemble des résultats sont interprétés au regard des hypothèses suggérant que la corrélation entre les fréquences de décharge des UMs peut refléter un mécanisme à travers lequel le SNC réduit le nombre d'éléments effecteurs à contrôler lors de la production d'un effort résultant (Farmer 1998 ; Semmler *et al.* 2004). De plus cette étude suggère qu'une utilisation à long terme ou préférentielle d'une paire de muscles spécifique entraîne différents degrés de commande centrale commune, en accord avec les résultats obtenus par Semmler *et al.* (2004) lors de l'apprentissage de tâches de force et de précision. Globalement, le contenu fréquentiel, la structure et l'organisation des commandes oscillatoires communes pourraient refléter les différents rôles joués par les paires de muscles dans le contrôle de la préhension (Jonhston *et al.* 2005). Plus récemment, Wings *et al.* 2008 soulignent les évidences anatomiques et physiologiques suggérant qu'une commande commune aux motoneurones des muscles de la main est un important mécanisme nerveux pour le contrôle de la main, organisant la distribution des commandes communes de manière spécifique aux paires de muscles selon le rôle fonctionnel qui leur est attribué en préhension.

Concernant la régulation de l'activation des muscles antagonistes, l'implication de mécanismes spinaux a largement été mise en évidence, comprenant notamment les fuseaux neuromusculaires, les organes tendineux de Golgi et les récepteurs articulaires (Nielsen & Kagamihara 1992, 1993 ; Lan *et al.* 2005 ; Enoka 2015). Ces boucles réflexes spinales expliquent alors une part des stratégies nerveuses mises en place dans la régulation des niveaux de co-contraction. Cependant, la co-contraction antagoniste serait centralisée et médiée par des mécanismes supra-spinaux (Gribble *et al.* 2003 ; Levin *et al.* 1992 ; Milner 2002). Plusieurs études font l'hypothèse d'une diminution du mécanisme d'inhibition réciproque des muscles antagonistes, contrôlée par le SNC et conduisant à une co-contraction agoniste-antagoniste (Levenez *et al.* 2005, 2008).

Le contrôle de ce phénomène semble donc sous l'influence de voies supra-spinales, renforcées au niveau spinal, dont le fonctionnement reste à préciser (Kisiel-Sajewicz & Fang 2011 ; Rosa 2015). En accord avec ces hypothèses, Dal Maso *et al.* (2012) ont mis en

évidence une relation entre l'activité du SNC, et notamment du cortex moteur, et l'activité musculaire antagoniste. De plus, les centres nerveux supra-spinaux sembleraient contrôler simultanément l'activation des UMs des groupes musculaires agonistes et antagonistes par l'intermédiaire de la commande motrice commune (Hansen *et al.* 2002). De manière intéressante, ces observations suggèrent que la conduction commune est un mécanisme en partie d'origine centrale et que le SNC semble contrôler des groupes de motoneurons responsables de l'activation de paires de muscles agonistes et antagonistes lorsqu'ils sont recrutés pour réaliser la même tâche (Figure 16).

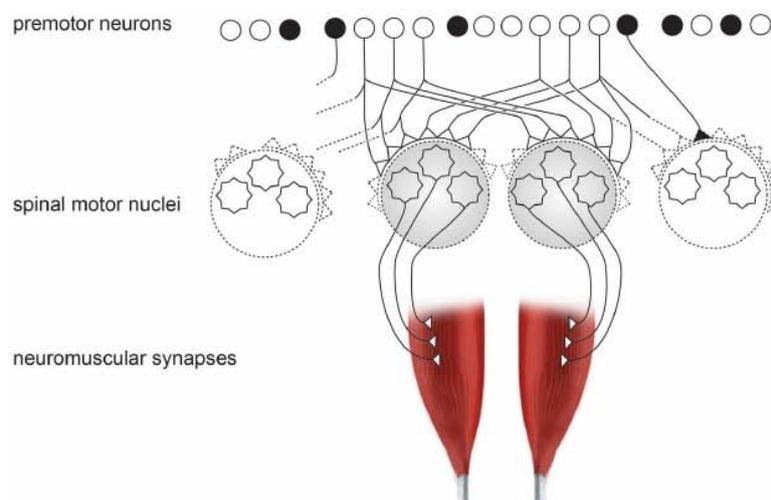


Figure 16 : Organisation schématique des conductions nerveuses envoyées depuis les neurones pré-moteurs jusqu'aux motoneurons spinaux de deux muscles de la main (les neurones noirs représentent les interneurons inhibiteurs). (Santello *et al.* 2014).

II.6.2. Origine des oscillations des conductions nerveuses

Les signaux EMG enregistrés, reflétant les mécanismes impliqués dans le contrôle des activités musculaires, peuvent être de différente nature, c'est-à-dire peuvent provenir de différentes structures corticales, ou sous-corticales, et associés à différentes fonctions. Il a notamment été suggéré que les oscillations aux alentours de 20 Hz sont originaires de la voie cortico-spinale (Farmer *et al.* 1993, 2004 ; Mayston *et al.* 2001), ce qui a directement été confirmé par des études démontrant que des enregistrements EEG du cortex moteur primaire interagissent avec les enregistrements des signaux musculaires à 20 Hz (Conway *et al.* 1995 ;

Salenuis *et al.* 1997 ; Brown *et al.* 1998 ; Mima & Hallett 1999). De plus, Patino *et al.* (2006) montrent que les modulations de puissance spectrale de cette composante observées avant et au cours du mouvement renforcent l'hypothèse d'un lien spécifique avec les processus de préparation et d'exécution du mouvement. Il en serait de même pour les oscillations de plus hautes fréquences, i.e. > 35 Hz, qui dans la littérature sont associées aux mouvements volontaires, notamment en condition de contractions dynamiques (Siemionow *et al.* 2012; Gwin & Ferris 2012). Plus précisément, ces fréquences reflèteraient une interaction entre le cortex moteur primaire et les ganglions de la base pour faciliter l'exécution du mouvement et les réajustements nécessaires (Cheyne *et al.* 2008). En revanche, la composante impliquant de plus faibles bandes de fréquences serait en partie d'origine sous-corticale (Hansen *et al.* 2005 ; Poston *et al.* 2010) mais semble également médiée par des sources spinales (Budini *et al.* 2014 ; Norton & Gorassini 2006). Ces basses fréquences peuvent provenir de voies extrapyramidales comme la boucle thalamo-corticale inférieure (Mima *et al.* 1999), plus précisément, elles seraient originaires du cortex somato-sensoriel et emprunteraient la voie réticulo-spinale (Salmelin *et al.* 1995 ; Grosse *et al.* 2003 ; Boonstra *et al.* 2008), suggérant une implication dans les processus de traitement de l'information sensorielle et de l'attention. Cette hypothèse est appuyée par Kakuda *et al.* (1999) montrant que les mécanismes spinaux sont suggérés responsables des oscillations de basses fréquences enregistrées au niveau des UMs, i.e. [6-12 Hz], en particulier, les boucles d'inhibitions récurrentes de Renshaw semblent engendrer des modulations des activités des UMs aux alentours de 10 Hz. Des études ont en effet révélé que les interneurons inhibiteurs peuvent influencer la force et la fréquence des oscillations provenant des réseaux corticaux (Pauluis *et al.* 1999) et ainsi la synchronisation des UMs (Taylor & Enoka 2004a, b), minimisant les besoins d'un contrôle cortical de recrutement des UMs (De Luca & Erim 1994).

La synchronisation oscillatoire des activités EMGs de deux muscles synergistes distincts est alors susceptible de refléter une commande commune impliquée dans le contrôle de l'activation de ces muscles, médiée par différentes voies nerveuses selon la fonction qui lui est attribuée. Les résultats mis en évidence par l'ensemble des études réalisées soulignent l'importance de cette conduction commune lors de la production d'une contraction volontaire,

permettant un couplage neuronal entre les effecteurs et ainsi la mise en place de modèles fonctionnels et tâche-spécifiques des coordinations musculaires (Winges *et al.* 2006, 2008).

L'étude du comportement oscillatoire des signaux neurophysiologiques, émanant du SNC et/ou des muscles en périphérie, montre un intérêt grandissant (Buzsaki & Draguhn 2004 ; Salenius & Hari 2003 ; Schnitzler & Gross 2005). Même si depuis ces dernières années, une commande centrale commune aux muscles synergistes a été mise en évidence dans le contrôle neuromusculaire, la contribution de cette commande centrale commune à la régulation de la redondance musculaire reste encore à éclaircir. Dans ce contexte, l'utilisation des propriétés spectrales des signaux EMG de surface s'avère une approche pertinente pour identifier de telles commandes et déterminer les mécanismes de contrôle sous-jacents l'activation musculaire (Boonstra 2013 ; Dai *et al.* 2017 ; Frere *et al.* 2017). Les signaux EMG sont exploités à travers l'utilisation d'un outil particulier : la cohérence intermusculaire, ou cohérence EMG-EMG, qui mesure la synchronie entre deux signaux EMG (Farmer 1998 ; Farmer *et al.* 1993 ; Grosse *et al.* 2002 ; Rosenberg *et al.* 1989).

Au-delà du fait que la cohérence EMG-EMG peut être considérée comme un marqueur du couplage intermusculaire (Kattla & Lowery 2010), cet outil permet d'émettre des hypothèses quant aux mécanismes de contrôle spinaux et supra-spinaux responsables de ce couplage (Grosse *et al.* 2002 ; Boonstra 2013). En d'autres termes, une analyse de cohérence intermusculaire offre la possibilité d'évaluer les connectivités fonctionnelles neuromusculaires qui sous-tendent la régulation des coordinations entre les muscles (Dai *et al.* 2017). Au regard des mécanismes de contrôle de l'activité musculaire évoqués précédemment, la présence de cohérence EMG-EMG permet de quantifier d'une part la commande centrale commune aux groupes de motoneurones (Farmer *et al.* 2007 ; Laine & Valero-Cuevas 2017 ; Baker *et al.* 1999), et d'autre part, la contribution de différentes conceptions nerveuses synchrones dans le contrôle des coordinations musculaires (Farmer *et al.* 1993 ; Farmer 1998 ; Erimaki & Christakos 2008 ; Boonstra 2013). La contribution des différents mécanismes spinaux et supra-spinaux serait alors visible au sein de différentes bandes de fréquences et spécifiques selon la tâche réalisée (Poston *et al.* 2010 ; Farmer *et al.* 1998 ; Nazarpour *et al.* 2012 ; Aumann & Prut 2015 ; de Vries *et al.* 2016 ; Laine & Valero-

Cuevas 2017). Dans cet objectif, de nombreux travaux se sont intéressés à la cohérence intermusculaire. Cette méthode d'analyse a ainsi contribué à l'évaluation des activités coordonnées de paires de muscles lors de contractions isométriques (Baker *et al.* 1999; Kilner *et al.* 1999; Poston *et al.* 2010; Semmler *et al.* 2013; Jesunathadas *et al.* 2013), de tremblements physiologiques (Halliday *et al.* 2000; van Rootselaar *et al.* 2006; van der Stouwe *et al.* 2015), et plus récemment lors de mouvements rythmiques (De Marchis *et al.* 2015 ; Chang *et al.* 2012).

II.7. Notion de cohérence

II.7.1. Définitions

La cohérence est une technique mathématique utilisée pour mesurer la corrélation entre deux ondes oscillatoires dans le domaine fréquentiel ou temps-fréquence (Rosenberg *et al.* 1989). Cette technique quantifie la fréquence et l'amplitude de synchronie entre des oscillations provenant d'origines diverses. Il s'agit en d'autres termes de la quantification de l'énergie commune entre les signaux provenant de structures distinctes mais enregistrés simultanément (Carter *et al.* 1973). Mathématiquement, cette grandeur est normalisée donc comprise entre 0 et 1, permettant une comparaison pertinente entre chaque échantillon de données. Une valeur nulle ou proche de 0 indique une absence de corrélation entre les signaux et une valeur proche de 1 indique une forte corrélation (Rosenberg *et al.* 1989).

La cohérence, appelée « magnitude-squared coherence », entre deux signaux x et y est une fonction réelle définie comme :

$$R_{x/y}^2(f) = |S_{x/y}(f)|^2 / (S_x(f) S_y(f)')$$

où $S_{x/y}(f)$ est la densité inter-spectrale entre x et y , et $S_x(f)$ et $S_y(f)$ correspondent aux densités auto-spectrales de x et y respectivement.

Dans ce contexte, les corrélations existantes sont supposées indiquer un couplage oscillatoire entre les signaux analysés (Farmer *et al.* 1993). En Neurosciences, l'analyse de cohérence est communément employée pour évaluer les dépendances et connectivités fonctionnelles entre

les enregistrements électrophysiologiques (Boonstra 2013). Les auto-spectres comme le spectre croisé des signaux électrophysiologiques sont majoritairement calculés dans le domaine fréquentiel à l'aide d'une transformée de Fourier (Figure 17). A partir de cette analyse fréquentielle, des corrélations ont pu être établies à différents niveaux (Grosse *et al.* 2002), impliquant des signaux électroencéphalographiques (EEG), EMG et magnéto-encéphalographiques (MEG) (De Luca & Erim 1994 ; Conway *et al.* 1995 ; Halliday *et al.* 1995 ; Brown *et al.* 1998 ; Kakuda *et al.* 1999 ; Mima & Hallett 1999b ; Mima *et al.* 2000 ; Marsden *et al.* 2001).

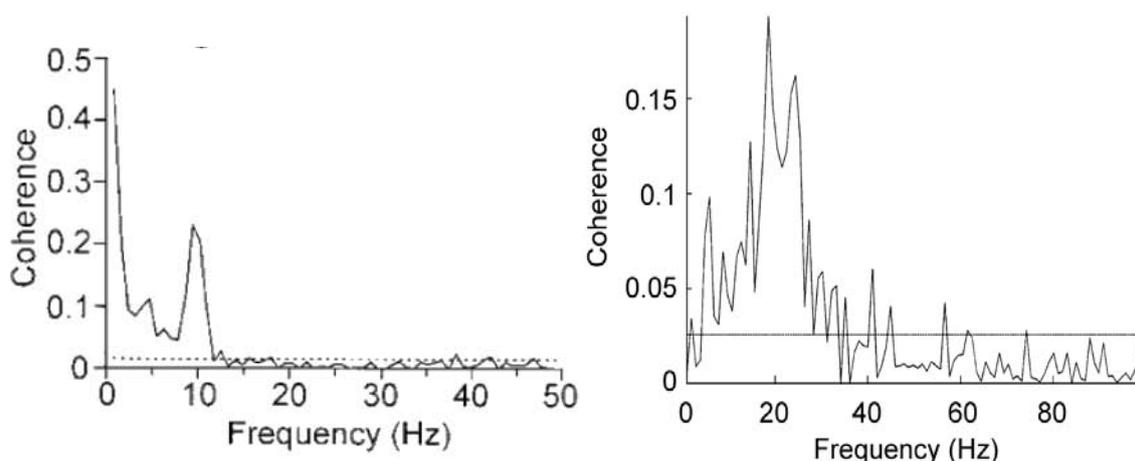


Figure 17 : Panneau de gauche : Cohérence EMG-EMG calculée à partir d'une transformée de Fourier, entre deux signaux EMG issus d'unités motrices distinctes appartenant au muscle *Extensor Carpi Radialis* (ECR), lors de la réalisation d'une extension du poignet. Une cohérence significative est révélée au niveau des basses fréquences, un pic de cohérence est également observable à 10 Hz (Kakuda *et al.* 1999). **Panneau de droite :** Cohérence EMG-EMG calculée entre les EMG issus de deux muscles distincts APL et APB. La ligne horizontale représente la limite de confiance à 95 %. Une cohérence significative est détectée dans la gamme 5-40 Hz, avec une cohérence maximale de 0,19 à 19 Hz (Farmer *et al.* 2007).

Cette approche mathématique basée sur la transformation de Fourier a largement été utilisée notamment afin de décrire les interactions musculaires mises en jeu lors d'un mouvement et d'évaluer les mécanismes sous-jacents (Kattla & Lowery 2010 ; Danna-Dos Santos *et al.* 2010 ; Farmer *et al.* 2007 ; Poston *et al.* 2010; Boonstra *et al.* 2008, 2009, 2013). Or, cette approche suppose que les signaux traités soient stationnaires alors que le comportement

fréquentiel des signaux typiquement rencontrés en neurophysiologie est largement modulé avec le temps. La négligence de l'aspect non-stationnaire des signaux entraîne donc une importante limite dans l'interprétation des résultats de cohérence de la plupart des études réalisées (Brittain *et al.* 2007 ; Allen & MacKinnon 2010 ; Mehrkanoon *et al.* 2011 ; Zhan *et al.* 2006 ; Bigot *et al.* 2011). De plus, pour identifier une modulation de cohérence suite à des perturbations internes ou externes, l'utilisation d'une telle méthode d'analyse fréquentielle est limitée puisqu'il apparaît nécessaire de connaître l'évolution des fréquences en fonction du temps. L'aspect temporel doit être pris en compte afin de mesurer une réelle corrélation entre les signaux ainsi que les possibles influences engendrées par de telles perturbations.

Afin de dépasser cette importante limite méthodologique, une puissante alternative à l'analyse de Fourier est l'utilisation d'une analyse temps-fréquence du type transformée en ondelettes qui permet une analyse simultanée du contenu d'un signal en temps et en fréquence (Allen & MacKinnon 2010). Cette méthode améliore l'analyse des signaux neurophysiologiques en déterminant à quel moment une fréquence est retrouvée durant l'activité du muscle (Pope *et al.* 2000). Par conséquent, l'analyse de transformation en temps-fréquence est mieux adaptée pour mesurer l'existence de corrélations entre les signaux neurophysiologiques que ce soit en analyse d'interaction cortico-musculaire, i.e. entre signaux EEG-EMG (Tuncel *et al.* 2010 ; Mehrkanoon *et al.* 2011 ; Muthuraman *et al.* 2012 ; Cremoux *et al.* 2012, 2017) mais également cortico-corticale, i.e. entre signaux EEG-EEG (Lambertz *et al.* 2000 ; Slobounov *et al.* 2000 ; Samar 1999 ; Senhadji & Wendling 2002) ou intermusculaire, i.e., entre signaux EMG-EMG (Pope *et al.* 2000 ; Boonstra *et al.* 2009 Lowery *et al.* 2007 ; McManus *et al.* 2015).

D'un point de vue mathématique, les ondelettes correspondent à des fonctions localisées au niveau temporel et fréquentiel et sont utilisées en tant qu'outils pour décomposer un signal qui varie en fonction du temps. L'analyse de cohérence temps-fréquence en ondelettes repose sur

la transformée de signaux centrés gaussiens, indépendant et aléatoirement distribués (Bigot *et al.* 2011), à partir d'une ondelette mère, sélectionnée d'après ses propriétés. L'ondelette mère correspond à une fenêtre d'analyse caractérisée par sa position et par un coefficient de dilatation. Il s'agit le plus souvent de l'ondelette de Morlet (Grossman & Morlet 1984), capable de se « dilater » et se « resserrer » pour correspondre aux composantes oscillatoires du signal (Figure 18). De manière schématique, l'analyse temps-fréquence par transformée en ondelettes consiste à calculer un « index de ressemblance » entre un signal et l'ondelette mère. Plus l'index est élevé, plus la correspondance entre le signal et l'ondelette est importante (Issartel *et al.* 2006). Une ondelette comprend une sinusoïde caractérisée par sa largeur, qui varie en fonction de la fréquence de l'ondelette, et par le nombre de cycle, qui détermine la résolution fréquentielle et temporelle. L'analyse temps-fréquence permet de définir à la fois le temps et la fréquence avec une décomposition multi-résolution du signal, étant donné que la résolution temporelle est maximale pour les hautes fréquences et la résolution fréquentielle est maximale pour les basses fréquences.

Suite à cette transformée en ondelette, la cohérence temps-fréquence est déterminée à partir d'un calcul d'espérance, obtenu d'après la moyenne des transformées de plusieurs essais (Bigot *et al.* 2011).

La cohérence temps-fréquence, ou « wavelet magnitude-squared coherence », entre deux séries temporelles x et y est alors calculée avec une fréquence ω et un temps u selon l'équation :

$$R_{x/y}^2(\omega, u) = |S_{x/y}(\omega, u)|^2 / (S_x(\omega, u) S_y(\omega, u)')$$

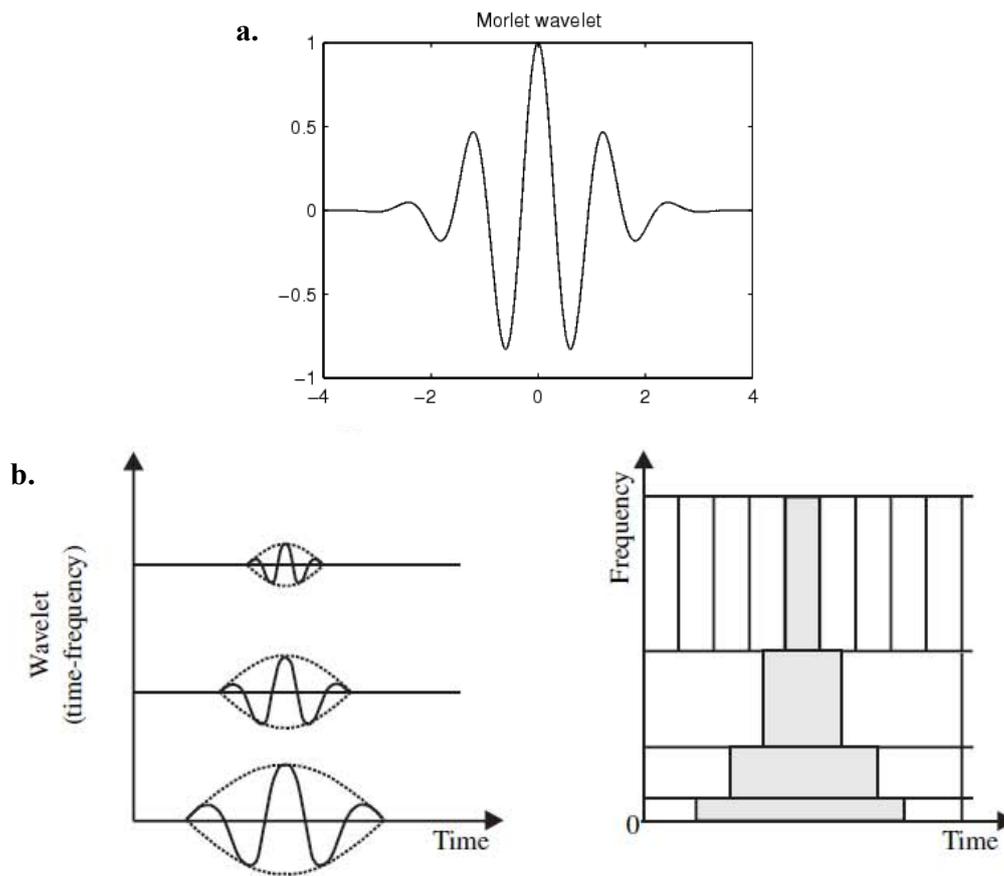


Figure 18 : a. ondelette mère de Morlet ; b. analyse temps-fréquence représentant le domaine fréquentiel en fonction du domaine temporel avec une résolution temporelle maximale pour les hautes fréquences et une résolution fréquentielle maximale pour les basses fréquences (multi-résolution, compromis entre résolution temporelle et fréquentielle).

L'analyse temps-fréquence, proposée pour pallier au caractère non-stationnaire du signal EMG, permet de mettre en évidence d'éventuelles modifications des propriétés fréquentielles du signal au cours de l'enregistrement. Même si cette approche implique un calcul de cohérence temps-fréquence sur une fenêtre de temps moyenne, il en ressort une analyse plus pertinente des propriétés fréquentielles et oscillatoires des signaux offrant le meilleur compromis entre résolution temporelle et fréquentielle (Tallon-Baudry *et al.* 1996), ce qui contribue à une meilleure estimation de la cohérence. L'amplitude, ou puissance, de cohérence est représentée sous la forme d'un code colorimétrique, les couleurs froides – bleu, verts – traduisent des puissances faibles ou nulles, alors que les couleurs chaudes – jaune, orange, rouge – représentent des puissances élevées (Figure 19).

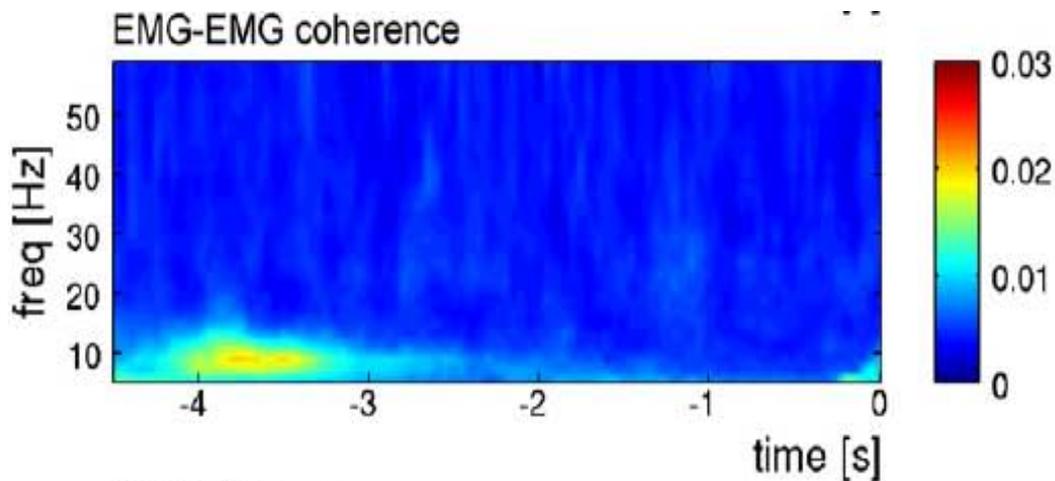


Figure 19 : Illustration d'une carte de cohérence EMG-EMG temps-fréquence réalisée à partir des enregistrements EMGs de surface des muscles First Dorsal Interosseous (FDI) et Flexor Pollicis Brevis (FPB), lors de la production d'une tâche de préhension. (Boonstra *et al.* 2009)

Plusieurs études ont utilisé une analyse temps-fréquence dans le but d'évaluer des variations d'activations synchronisées des UM d'un même muscle ou issues de muscles distincts (Boonstra *et al.* 2009 ; Lowery *et al.* 2007 ; McManus *et al.* 2015). Cependant, les techniques d'analyse de cohérence temps-fréquence rencontrent encore certaines limites (Bigot *et al.* 2011). Notamment, la méthode de quantification de la cohérence et plus précisément les tests statistiques utilisés pour mettre en évidence une significativité des valeurs de cohérence (Gish & Cochran 1988 ; Zhan *et al.* 2006) sembleraient fournir une estimation erronée des corrélations temps-fréquences entre deux signaux (Bigot *et al.* 2011). Dans le cadre d'une analyse de cohérence des signaux neurophysiologiques, une attention particulière doit alors être apportée à ces méthodes de quantification des valeurs de cohérence, afin d'acquérir une plus grande confiance aux résultats et interprétations issus des analyses.

II.7.2 Utilisation de l'analyse de cohérence

La cohérence est une notion introduite en Neurophysiologie dans les années 90. Conway *et al.* (1995), utilisent dans un premier temps cet outil pour comprendre les interactions cortico-musculaires (EEG-EMG), à travers une approche qui examine l'activité centrale (par EEG) et neurale périphérique (par EMG). L'objectif est de mettre en évidence les relations entre l'activité cérébrale à l'origine de la commande motrice et les efforts mécaniques développés autour d'une articulation, dans le but de comprendre les mécanismes cortico-neuronaux associés à une tâche motrice et d'éclaircir les origines nerveuses de la contraction musculaire. Plusieurs études ont révélé une cohérence entre les oscillations issues du cortex moteur primaire (M1) et l'activité EMG enregistrée en périphérie (Conway *et al.* 1995; Baker *et al.* 1997; Salenius *et al.* 1997). La cohérence cortico-musculaire (Figure 20) est alors considérée comme un moyen de refléter la relation fonctionnelle établie entre le cortex moteur et les mécanismes de contrôle direct des muscles impliqués dans la production d'un moment de force (Conway *et al.* 1995 ; Boonstra 2013), susceptible d'être modulée par différents facteurs externes ou internes (Mima *et al.* 2000 ; Ushiyama *et al.* 2010, 2012 ; Baker & Baker 2012 ; Riddle & Baker 2005 ; 2006 ; DalMaso *et al.* 2012). Les conclusions apportées par l'ensemble des études vont alors dans le sens de l'hypothèse émise par De Luca et Erim (2002), suggérant que la commande commune démontrée comme en partie responsable de la coordination musculaire est associée à une forte implication supra-spinale (Farina *et al.* 2014 ; Mima *et al.* 2000 ; Kristeva *et al.* 2007 ; Gross *et al.* 2000).

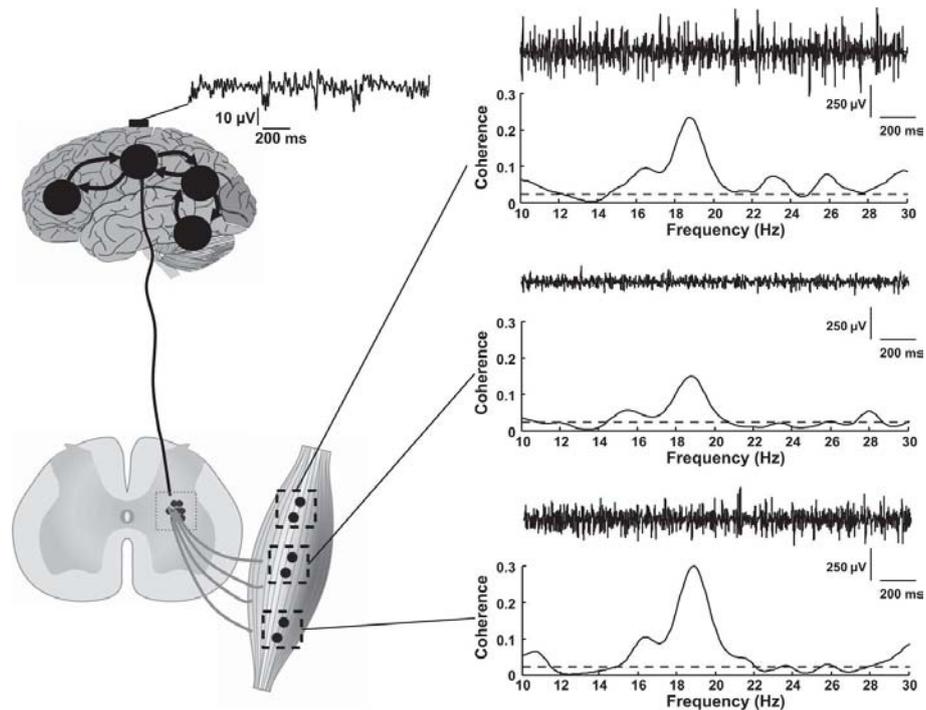


Figure 20 : Représentation schématique d’une analyse de cohérence cortico-musculaire. Les signaux EEG Cz et EMG du muscle tibial antérieur sont enregistrés simultanément lors d’une contraction sous-maximale (10% CMV). Les signaux EMG sont enregistrés par 3 paires d’électrodes, placés au niveau proximal, au milieu et au niveau distal du muscle. (Farina *et al.* 2014)

II.7.2.1 Cohérence intermusculaire

Alors que la cohérence cortico-musculaire reflète les projections corticales directement impliquées dans le contrôle d’un muscle, la cohérence intermusculaire, ou EMG-EMG, rend compte également des diverses voies responsables de la coordination entre les muscles (Boonstra 2013 ; De Vries *et al.* 2016 ; Laine & Valero-Cuevas 2017). Ces deux types de cohérence, i.e. cortico-musculaire et intermusculaire, reflèteraient alors deux systèmes descendants qui opèrent en parallèle (Boonstra *et al.* 2009). L’analyse de cohérence intermusculaire, qui mesure la corrélation entre deux signaux EMGs, permet de comprendre les coordinations musculaires mises en place lors d’une tâche précise mais également de fournir des indices quant aux origines neurales de ces interactions. Même si, la détection de cohérence EMG-EMG peut classiquement être altérée par la présence de cross-talk, notamment lorsque les muscles étudiés sont proches (De Luca & Merletti 1988 ; Kilner *et al.* 2002 ; Farina *et al.* 2002b ; Dimitrova *et al.* 2002), cet outil apporte de nouvelles informations

sur la contribution des mécanismes impliqués dans le contrôle des activations musculaires, en reflétant les projections de différentes structures nerveuses spinales et supra-spinales sur les groupes de motoneurons (Grosse *et al.* 2002 ; Boonstra 2013 ; Nazarpour *et al.* 2012 ; De Vries *et al.* 2016 ; Laine & Valero-Cuevas 2017).

Dans la littérature, la cohérence EMG-EMG, aussi appelée « across muscle coherence » (Jesunathadas *et al.* 2013; Johnston *et al.* 2005), « EMG-EMG synchronization » (Baker *et al.* 1999), « intermuscular coherence » (Fisher *et al.* 2012; Lee *et al.* 2014) ou « intermuscular interactions » (Bigot *et al.* 2011; Ouyang *et al.* 2014), a été admise comme un outil de mesure valide des activités des UMs au niveau d'un même muscle ou de deux muscles distincts (Lee *et al.* 2013). Il existe en effet une corrélation positive entre cohérence intermusculaire et synchronisation des UMs (Semmler *et al.* 2013). La cohérence EMG-EMG évalue l'existence de telles corrélations en quantifiant la relation linéaire entre deux pics de décharge des UMs dans le domaine fréquentiel ou temps-fréquence. Par conséquent, à une fréquence donnée, la cohérence détecte une activité rythmique corrélée entre deux UMs, suggérant l'existence d'une entrée synaptique commune (Santello *et al.* 2014). De plus, la puissance de cohérence va dépendre du nombre d'UMs enregistrées qui reçoivent cette conduction nerveuse commune (Johnston *et al.* 2005). Lorsque le SNC génère un mouvement volontaire, plusieurs muscles, chacun composés de centaines d'UMs, sont simultanément activés et coordonnés. La cohérence EMG-EMG apparaît alors comme un outil pertinent pour identifier ces activations musculaires synchronisées. Dans ce contexte, la cohérence va servir d'index de la coordination musculaire lors de la réalisation d'un effort mécanique, en évaluant le degré de synchronisation des muscles à travers l'intensité et la périodicité des fréquences communes entre les signaux EMG (Farmer *et al.* 1998 ; Grosse *et al.* 2002 ; Rosenberg *et al.* 1989). La cohérence intermusculaire est proposée comme un outil permettant de détecter les muscles membres d'un groupe fonctionnel, cette technique définit alors un couplage entre les muscles (Kattla & Lowery 2010) et constitue une nouvelle approche pour étudier les mécanismes qui contribuent à l'élaboration des synergies musculaires, mises en place dans le but de réduire la complexité engendrée par la redondance musculo-squelettique (De Vries *et al.* 2016 ; Degani *et al.* 2017 ; Laine & Valero-Cuevas 2017 ; Reyes *et al.* 2017). A travers cette approche,

plusieurs études suggèrent que le couplage intermusculaire, participe à la régulation des activités musculaires (Kattla & Lowery 2010 ; Farmer *et al.* 2007 ; De Marchis *et al.* 2015 ; Chang *et al.* 2012) et soulignent l'importance de ce couplage en tant que mécanisme responsable du maintien de la performance neuromusculaire (Danna-Dos Santos *et al.* 2010). Pour une tâche spécifique, une modulation de cohérence est alors le reflet d'un mécanisme de régulation des coordinations musculaires (Poston *et al.* 2010; Wings *et al.* 2008 ; Jesunathadas *et al.* 2013). Récemment, une étude de Laine & Valero-Cuevas (2017) montre une relation entre les coordinations musculaires spécifiques à différentes tâches et une conduction nerveuse partagée, mise en évidence par une analyse de cohérence intermusculaire. Ce résultat souligne l'implication des commandes communes dans la régulation des activités musculaires selon la tâche requise et reflète une véritable stratégie nerveuse sous-jacente du contrôle des coordinations entre les muscles.

Au niveau des muscles de la main, la cohérence EMG-EMG a notamment permis d'apporter des informations sur la régulation des coordinations musculaires en condition de préhension (Boonstra *et al.* 2009 ; Danna-Dos Santos *et al.* 2010 ; Kattla & Lowery 2010 ; Fisher *et al.* 2012 ; Lee *et al.* 2014). A l'image des études qui démontrent l'implication de commandes neurales communes aux muscles de la main, une présence de cohérence intermusculaire a largement été mise en évidence, au niveau des muscles intrinsèques, mais aussi des muscles extrinsèques (Farmer *et al.* 2007 ; Danna-Dos Santos *et al.* 2010 ; Poston *et al.* 2010 ; Lowery *et al.* 2010 ; Keenan *et al.* 2011 ; 2011b ; Boonstra *et al.* 2009). Cette cohérence est de plus répartie de manière hétérogène entre les muscles intrinsèques et extrinsèques (Wings *et al.* 2006 ; Jonhston *et al.* 2010 ; Danna-Dos Santos *et al.* 2010 ; Poston *et al.* 2010). La cohérence EMG-EMG est alors retrouvée entre les muscles agonistes et antagonistes de la main de manière spécifique selon leurs propriétés anatomiques et le rôle fonctionnel qui leur est attribué lors d'une tâche de préhension (Jesunathadas *et al.* 2013). D'une manière générale, une présence de cohérence entre les signaux EMGs des différents muscles de la main est associée à un signal de liaison (Santello 2014) notamment responsable d'un contrôle synergique des doigts (Boonstra *et al.* 2009b ; Kattla & Lowery 2010 ; Aumann & Prut 2015). Le modèle musculo-squelettique de la main montre un intérêt particulier dans l'étude des

mécanismes sous-jacents du contrôle des synergies musculaires. D'après les études biomécaniques, montrant des coordinations musculaires complexes au niveau de la main (e.g. Valero-Cuevas 2000 ; Snijders 1987 ; Goislard de Monsabert *et al.* 2012), il apparaît pertinent d'analyser la cohérence entre les signaux EMG des muscles agonistes et antagonistes agissant autour de la main afin d'identifier les stratégies nerveuses mises en place dans la régulation de ces coordinations. Le contrôle de l'activation des muscles de la main constitue finalement un exemple complet pour approfondir la compréhension des mécanismes nerveux impliqués dans la régulation de la redondance musculaire (Schieber & Santello 2004).

Au-delà de l'identification des coordinations musculaires mises en place lors de la réalisation d'un mouvement, la cohérence intermusculaire fournit des informations concernant la conduction commune oscillatoire envoyée aux UMs (Farmer *et al.* 1998; Fisher *et al.* 2002; Lowery *et al.* 2007; Norton & Gorassini 2006; Nishimura *et al.* 2009; Poston *et al.* 2010 ; Boonstra 2013). A travers l'analyse des propriétés spectrales des signaux EMGs la cohérence peut être utilisée pour mettre en évidence une contribution de la commande centrale commune dans le contrôle des synergies musculaires mais également des différents mécanismes de régulation reflétés par des bandes de fréquences distinctes (Laine & Valero-Cuevas 2017 ; Frere 2017). En effet, selon les fréquences concernées, la cohérence EMG-EMG semble refléter des voies de contrôle neuromusculaire divergentes provenant de différentes sources d'origine spinale ou supra-spinale (Figure 21), qui permettent d'apporter de nouveaux indices sur les mécanismes nerveux impliqués dans la régulation des coordinations musculaires (Boonstra *et al.* 2009 ; Boonstra 2013 ; Nazarpour *et al.* 2012).

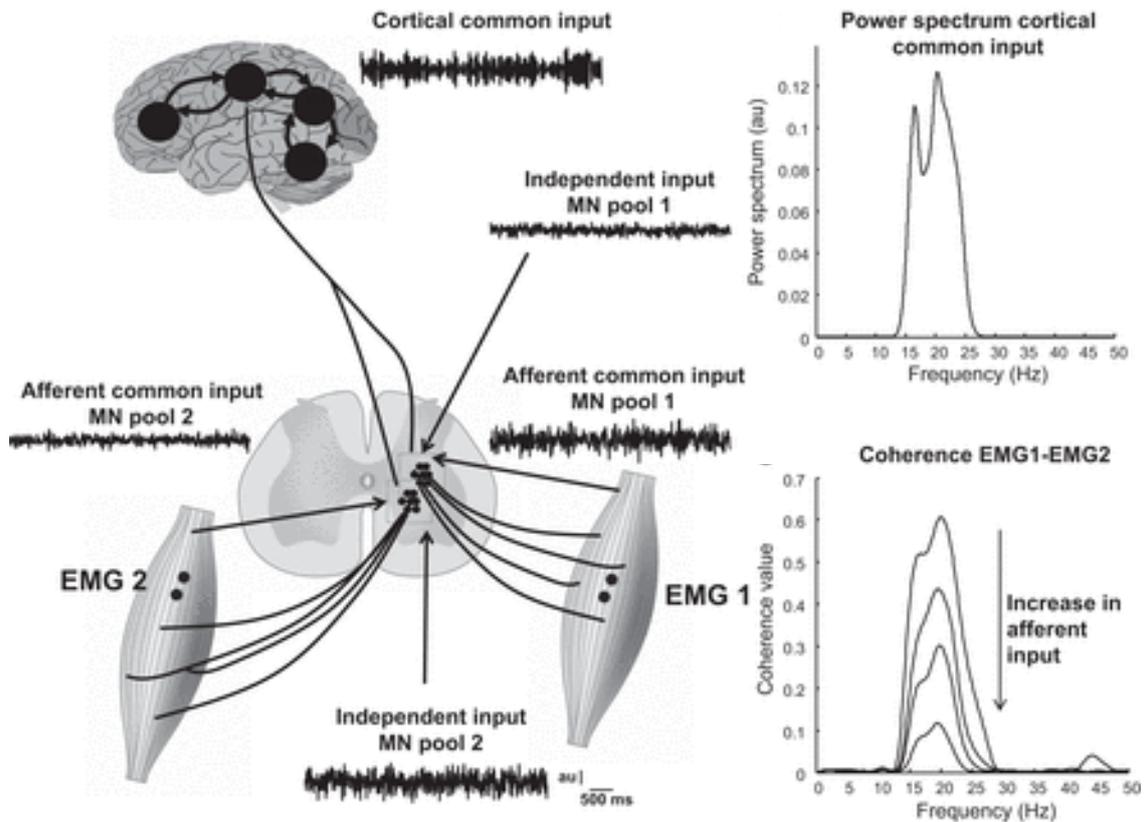


Figure 21 : Illustration de l'analyse de cohérence EMG-EMG entre deux muscles distincts. La cohérence mesurée est alors susceptible de refléter l'ensemble des commandes nerveuses efférentes et afférentes envoyées aux muscles lors de la production d'un moment résultant. 3 sources d'entrées synaptiques sont envoyées à deux pools de motoneurones distincts : la 1^{ère} est une commande corticale commune envoyée à l'ensemble des motoneurones de chaque pool ; la 2nde correspond à une commande afférente envoyée indépendamment à chaque pool de motoneurones, tout en étant commune à l'ensemble des éléments constituant un même pool de motoneurones ; la 3^{ème} est une commande indépendante pour chaque motoneurone. (D'après Farina *et al.* 2014)

II.7.2.2. Conductions oscillatoires impliquées dans l'activité musculaire

Typiquement, et en neurophysiologie au sens large, les oscillations impliquées dans l'activité musculaire sont caractérisées par 4 bandes de fréquences (Kattla & Lowery, 2010 ; McManus *et al.* 2015) :

- La bande de basses fréquences δ [0-3 Hz] associée à une conduction commune aux UMs d'un muscle et responsable d'une modulation commune des taux de décharge des UMs (De Lucas & Erim 1994 ; Grosse *et al.* 2002).
- La bande α [3-12 Hz] comprenant les fréquences responsables des tremblements physiologiques, également impliquées dans les contractions involontaires et le contrôle

des muscles posturaux (Boonstra *et al.* 2008 ; Kattla & Lowery 2010 ; Mochizuki *et al.* 2006 ; Christakos *et al.* 2006).

- La bande β [13-35 Hz], directement corrélée aux synchronisations à court terme des UMs (Lowery *et al.* 2007) et associée aux oscillations révélatrices des mécanismes de la motricité volontaire, plus particulièrement aux contractions isométriques (Cordivari *et al.* 2002 ; Chang *et al.* 2012 ; Gwin & Ferris 2012).
- La bande γ [35-60 Hz], associée à une conduction nécessaire lors de contractions volontaires, notamment dynamiques, très fortes (Omlor *et al.* 2007 ; Siemionow *et al.* 2012 ; Gwin & Ferris 2012 ; Castronovo *et al.* 2015 ; Patino *et al.* 2008 ; Mehrkanoon *et al.* 2014) mais aussi lors de la présence de processus cognitifs complexes (Mima *et al.* 2000).

Comme nous l'avons évoqué précédemment (cf 2.2.1), les signaux EMG enregistrés peuvent provenir de différentes structures corticales, ou sous-corticales. Ces bandes de fréquences, reflètent alors différentes voies oscillatoires descendantes d'origines neurales distinctes (Heroux & Gandevia 2013 ; Nazarpour *et al.* 2012 ; McManus *et al.* 2016). Les bandes de basses fréquences, i.e. δ et α , sont susceptibles d'être d'origine sous-corticale (Hansen *et al.* 2005 ; Poston *et al.* 2010), mais également spinale, pouvant être liées à une conduction réticulo-spinale (Boonstra *et al.* 2008 ; Grosse *et al.* 2003) et impliquées dans des boucles réflexes (Erimaki & Chritakos 2008 ; Budini *et al.* 2014 ; Norton & Gorassini 2006). La bande β semble d'origine centrale et reflète les mécanismes de contrôle provenant du cortex moteur primaire (Farmer *et al.* 1993 ; Lowery *et al.* 2007). Une cohérence au niveau de la bande de fréquences β traduit une commande synchronisée provenant du système cortico-spinal et, dans une moindre mesure, de la voie somato-sensorielle (Muthuraman *et al.* 2012 ; Cordivari *et al.* 2002 ; Chang *et al.* 2012 ; Gwin & Ferris 2012 ; Farmer *et al.* 1993 ; Norton *et al.* 2003, 2004 ; Hansen *et al.* 2005).

La bande γ , plus visible lors de contractions fortes, résulterait également de signaux d'origine corticale et semblerait persister en condition de mouvements (Baker *et al.* 1997 ; Brown *et al.* 1998 ; Kilner *et al.* 1999 ; Mima *et al.* 2000 ; Hansen *et al.* 2005). Cette bande de fréquences

serait retrouvée lorsqu'une intégration rapide des informations visuelles et somato-sensorielles est nécessaire pour produire une commande motrice appropriée (Omlor *et al.* 2007).

Une modulation de cohérence dans différentes bandes de fréquences peut ainsi refléter une modification de la conduction neurale descendante (Pizzamiglio *et al.* 2017) ce qui permet d'estimer la contribution des commandes communes, issues de différents niveaux d'origine physiologique, dans la régulation des activités musculaires (Dai *et al.* 2017).

II.7.2.3 Rôle fonctionnel de la cohérence intermusculaire β

Dans la littérature, la cohérence intermusculaire β suscite un intérêt particulier puisqu'elle semblerait refléter des processus d'oscillations corticales et sous-corticales directement impliqués dans le contrôle de la motricité. Cette cohérence β refléterait de près la cohérence cortico-musculaire, supposée provenir des axones ramifiés des projections cortico-spinales (Boonstra *et al.* 2009 ; Lowery *et al.* 2007). Bien que les conceptions oscillatoires de la bande β aient reçu beaucoup d'attention, la signification fonctionnelle de la cohérence EMG-EMG au sein de cette gamme de fréquence n'est pas totalement élucidée. D'un point de vue fonctionnel, la commande neurale reflétée par une cohérence dans les fréquences de la bande β joue un rôle dans le maintien de la force isométrique statique (Kilner *et al.* 2000 ; Pogosyan *et al.* 2009 ; Engel & Fries 2010 ; Aumann & Prut 2015). Ce résultat est en accord avec l'observation que, lors de la production d'une force constante, la cohérence β est renforcée par une rétroaction sensorielle continue (Gilbertson *et al.* 2005; Androulidakis *et al.* 2006, 2007 ; Engel & Fries, 2010 ; Aumann & Prut, 2015 ; Witham *et al.* 2011).

Plusieurs études, notamment centrées sur la préhension, ont observé des pics de cohérence au sein de cette bande de fréquences lors de tâches posturales (Halliday *et al.* 1999; Semmler *et al.* 2002) et de contractions stables (Farmer *et al.* 2007 ; Baker *et al.* 1999; Kilner *et al.* 2002 ; Kattla & Lowery 2010), reflétant une implication cortico-spinale (Boonstra *et al.* 2009).

Alors qu'une cohérence au sein de la bande β apparaît lors de contractions faibles, celle-ci semble disparaître lors de la mise en mouvement (Kilner *et al.* 1999 ; Baker *et al.* 2001 ; Brown *et al.* 2000 ; Feige *et al.* 2000 ; Grosse *et al.* 2002) mais également lors d'un

mouvement imaginé (De Lange *et al.* 2008). En revanche, une analyse de cohérence en condition d'exercice dynamique a mis en évidence une modulation de la cohérence β spécifique à certaines paires de muscles agonistes extenseurs du genou, selon la phase excentrique et concentrique du mouvement (Chang *et al.* 2012). En plus d'être considérée comme un indice de coordination des muscles synergistes lors d'un exercice dynamique, une modulation de cohérence au sein de cette bande de fréquences semblerait révéler une conduction commune partagée entre ces muscles. Les discordances observées dans la littérature peuvent s'interpréter d'un point de vue neuro-mécanique, c'est-à-dire que le mouvement réduit la cohérence intermusculaire β seulement lorsqu'un contrôle individualisé de chaque muscle est nécessaire. Reyes *et al.* (2017) démontrent de plus que le contrôle individualisé des muscles des doigts est préjudiciable à la cohérence intermusculaire de la bande β , même sans mise en mouvement. La cohérence quantifiée au sein de la bande β semble donc modulée selon le régime de contraction d'un muscle particulier (Chang *et al.* 2012), mais aussi selon l'activation individualisée ou synergique de muscles distincts. Étant donné que l'activité corticale reflétée en β est suggérée comme un signal de liaison (Gray 1994, Santello 2014), elle favoriserait naturellement le contrôle synergique plutôt qu'individuel des doigts (Boonstra *et al.* 2009b ; Danna-Dos Santos *et al.* 2010 ; Kattla & Lowery 2010 ; Aumann & Prut 2015). La cohérence EMG-EMG β serait par conséquent le reflet d'une stratégie de contrôle synergique à travers laquelle le cortex moteur primaire relie les motoneurones en une même unité fonctionnelle (Reyes *et al.* 2017).

Il existe aujourd'hui un débat important sur les aspects fonctionnels reflétés par l'analyse de cohérence EMG-EMG (Farina *et al.* 2004 ; Farina *et al.* 2014 ; De Luca & Kline 2016 ; Boonstra 2013). Notamment, Farina *et al.* (2014) mettent en avant le fait que la présence de multiples commandes synaptiques communes (par exemple suite à l'ajout d'une conduction afférente) peut atténuer la capacité de la cohérence intermusculaire à estimer la force d'une commande commune provenant d'une seule source. Les aspects fonctionnels de la modulation de cohérence EMG-EMG sont également controversés par Heroux & Gandevia (2013), qui soulignent le fait que les indices obtenus à travers l'utilisation de la cohérence intermusculaire

sont limités, d'autant plus que des facteurs périphériques tels que l'annulation du signal EMG peut fournir une explication alternative aux changements de cohérence observés. De plus, les commandes oscillatoires communes sous-jacentes de la cohérence intermusculaire peuvent provenir de plusieurs voies afférentes et efférentes (Boonstra 2013).

Enfin, il est important de garder à l'esprit que les propriétés des signaux EMGs enregistrés peuvent être affectées par des modifications physiologiques par exemple provoquées par l'exercice, la fatigue musculaire, par l'âge ou certaines pathologies (McGill *et al.* 2001). Ces facteurs doivent donc être contrôlés lors d'une comparaison de cohérence entre différentes conditions.

II.7.2.4 Facteurs de modulation de la cohérence intermusculaire

De la même manière que la cohérence cortico-musculaire, la cohérence intermusculaire est un phénomène affecté par divers facteurs externes et internes. La présence de certaines contraintes, qu'elles soient liées à l'environnement ou d'ordre physiologique, peut influencer les valeurs de cohérence EMG-EMG, spécifiquement dans la bande β mais également au sein des autres bandes de fréquences, entraînant alors une modulation du couplage intermusculaire (Kattla & Lowery ; Keenan *et al.* 2011b). Cette cohérence peut être modulée suite à un apprentissage visuo-moteur (Perez *et al.* 2006), en présence d'informations afférentes (Pohja *et al.* 2002 ; Fisher *et al.* 2002 ; Kilner *et al.* 2004 ; Riddle & Baker 2005 ; Baker *et al.* 2006), ou de certaines substances agissant sur le système neurophysiologique (Boonstra *et al.* 2008 ; Baker *et al.* 2003). De plus, la cohérence intermusculaire semble varier selon l'âge de l'individu seulement lors du passage à l'adolescence, c'est-à-dire lors de la période correspondant au développement moteur chez l'homme (Farmer *et al.* 2007 ; Keenan *et al.* 2011). Une situation pathologique affecte également la cohérence EMG-EMG, comme des troubles de la contraction musculaire de type dystonie (Grosse *et al.* 2004) ou myoclonie (Grosse *et al.* 2003) mais aussi suite à un accident vasculaire cérébral ou une lésion de la corde spinale (Nishimura *et al.* 2009 ; Kisiel-Sajewicz *et al.* 2011 ; Bravo-Esteban *et al.* 2014).

Plusieurs travaux montrent notamment l'influence d'un phénomène physiologique particulier, la fatigue musculaire (Kattla & Lowery 2010, Danna Dos Santos *et al.* 2010, Boonstra *et al.* 2008 ; Semmler *et al.* 2013 ; Lee *et al.* 2014 ; McManus *et al.* 2015), phénomène connu pour engendrer des ajustements de modèles de coordinations musculaires (Enoka & Stuart 1992). La fatigue musculaire serait à l'origine notamment de compensations spatiales entre plusieurs unités motrices (Westgaard & de Luca 1999 ; Bawa *et al.* 2006), entre plusieurs compartiments musculaires (Kleine *et al.* 2000 ; Farina *et al.* 2008), ou entre des muscles synergistes croisant la même articulation (Akima *et al.* 2002 ; Clark *et al.* 2003). Globalement, une augmentation de la cohérence EMG-EMG est révélée suite à la mise en place d'une fatigue musculaire (Figure 22).

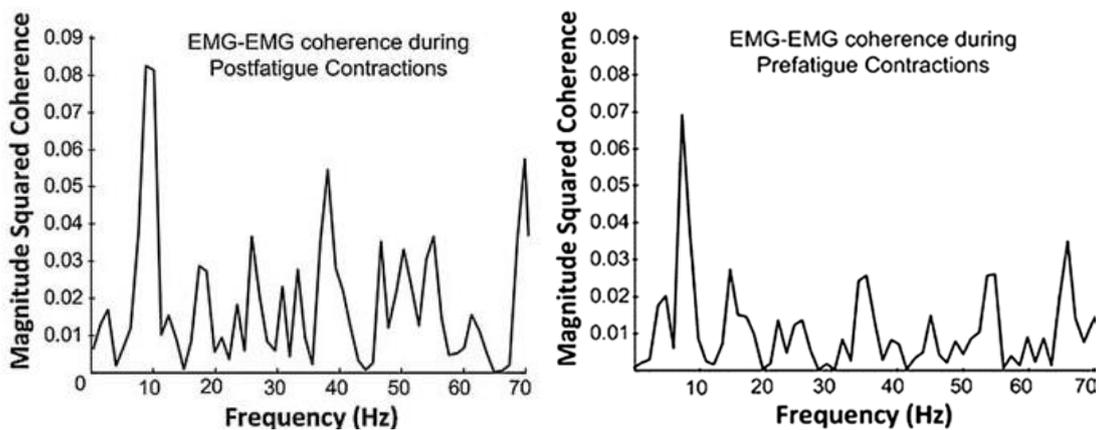


Figure 22 : Analyse fréquentielle de cohérence EMG-EMG entre les signaux EMG enregistrés au niveau des muscles FDI et FDS lors de contractions sous-maximales des doigts en conditions pré-fatigue et post-fatigue (Kattla & Lowery 2010).

D'après Boonstra *et al.* (2008) ce résultat suggère une augmentation de la synchronisation des muscles synergistes, associée à une puissance d'oscillations communes élevée. L'augmentation de la cohérence EMG-EMG représenterait en effet une stratégie efficace de recrutement des motoneurones et de coordination des activités musculaires en réponse au phénomène de fatigue (Chang *et al.* 2012 ; Semmler *et al.* 2013). Cependant, l'ensemble des études ne reportent pas les mêmes résultats : alors que dans certains travaux la mise en place d'un protocole de fatigue entraîne une augmentation de la cohérence EMG-EMG autour de 20

Hz et 40 Hz (Kattla & Lowery 2010 ; Danna Dos Santos *et al.* 2010) d'autres ne retrouvent pas de modulation de cohérence significative au sein de ces bandes de fréquence, i.e. β et γ , mais dans des fréquences plus basses, α et δ (Semmler *et al.* 2013 ; Boonstra *et al.* 2008). L'effet relevé diffère suivant la tâche réalisée mais également selon les muscles enregistrés. Semmler *et al.* (2013) proposent alors une contribution différente de la voie cortico-spinale aux muscles proximaux par rapport aux muscles distaux.

Plusieurs études ont également montré un effet de l'entraînement sur la cohérence EMG-EMG. Notamment, un effet du type d'entraînement a été mis en évidence au niveau de la main (Semmler *et al.* 2004) avec une augmentation de la cohérence β entre les UMs du muscle *first dorsal interosseus* (FDI) chez des participants entraînés en force (haltérophiles) contre une diminution de cette cohérence chez des participants entraînés en précision (musiciens). Ces résultats vont dans le sens des hypothèses suggérant que des entraînements de force et de précision motrice sont associés à des plasticités différentes au niveau du SNC (Jensen *et al.* 2005), hypothèses renforcées par une modulation du couplage cortico-musculaire suite à une utilisation spécifique des muscles à long terme, entraînant un contrôle plus ou moins fin de la force musculaire selon l'expertise développée (Ushiyama *et al.* 2010). D'une manière générale, la cohérence intermusculaire est modulée suivant la tâche réalisée conditionnant les aspects mécaniques requis et ainsi les rôles fonctionnels attribués aux muscles dans une tâche donnée (Kilner *et al.* 1999 ; Semmler *et al.* 2006 ; Wings *et al.* 2006, 2008 ; Poston *et al.* 2010 ; Jesunathadas *et al.* 2013). L'influence de la tâche apporte alors des informations sur la manière dont le SNC régule les coordinations musculaires en fonction des contraintes mécaniques et environnementales rencontrées. Notamment au niveau de la main, les auteurs soulignent un effet de la configuration cinématique d'une articulation sur la cohérence EMG-EMG, également modulée de manière spécifique aux paires de muscles étudiés (Wings *et al.* 2008 ; Jesunathadas *et al.* 2013). Ces observations sont interprétées comme une modification de la commande oscillatoire descendante supra-spinale, afin de permettre un contrôle plus ou moins indépendant d'un grand nombre d'éléments en fonction des demandes de la tâche. De cette manière, Poston *et al.* (2010) interprètent une variation de cohérence intermusculaire, allant dans le sens d'une cohérence plus élevée entre muscles

extrinsèques par rapport aux muscles intrinsèques de la main (Figure 23), comme une nécessité pour ces muscles intrinsèques d'être contrôlés de manière plus indépendante afin de pouvoir réaliser des actions motrices fines.

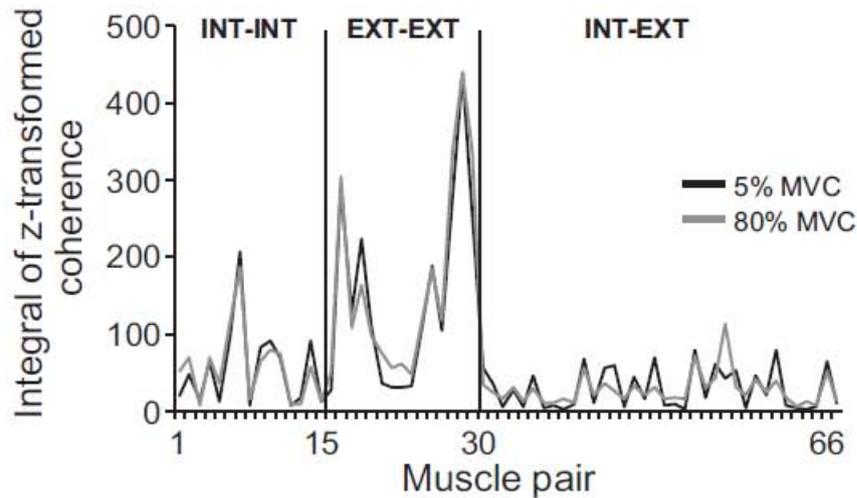


Figure 23 : Cohérence EMG-EMG calculée sur une plage de fréquence allant de 0 à 55 Hz, entre des muscles intrinsèques et extrinsèques de la main, lors de la réalisation de tâches de préhension selon deux niveaux de force (5% et 80% CVM). Les données sont organisées selon les caractéristiques anatomiques et fonctionnelles des paires de muscles : muscles intrinsèques, muscles extrinsèques et muscles extrinsèques et intrinsèques (INT-INT, EXT-EXT, et INT-EXT respectivement) (Poston *et al.* 2010).

L'organisation des activations neurales semble alors influencée par le rôle individuel des paires de muscles dans la mise en place de coordinations musculaires (Johnston *et al.* 2005, 2010), en accord avec des analyses cortico-musculaires qui montrent que le couplage oscillatoire entre le cortex sensorimoteur et les motoneurones spinaux diffère selon le rôle fonctionnel des muscles (Ushiyama *et al.* 2010).

Un effet encore mal connu sur la cohérence intermusculaire concerne celui du niveau de force résultant, ceci au même titre que la cohérence EEG-EMG pour laquelle certaines études montrent une meilleure cohérence lorsque le niveau de force produit est élevé (Witte *et al.* 2007, 2014 ; Brown *et al.* 1998, 2000) alors que d'autres ne révèlent aucune modification significative (Mima *et al.* 1999 ; Chakarov *et al.* 2009; Kilner *et al.* 2000). La plupart des études sont cependant en faveur de l'implication d'une commande commune envoyée aux

UMs dans la régulation de la force (De Luca & Erim 1994 ; Farina & Negro 2015 ; Castronovo *et al.* 2015), cette idée est alors appuyée par une étude de Negro *et al.* (2009) démontrant que des variations de force musculaire isométrique peuvent être décrites par une projection linéaire des basses fréquences contenues dans les taux de décharge des UMs. Par conséquent, même si dans la littérature la cohérence EMG-EMG, semble inchangée entre certains muscles de la main en fonction d'une large gamme de force de préhension (i.e. 5-80 % MVC, Poston *et al.* 2010 ; Kilner *et al.* 1999), l'influence du niveau de force sur la cohérence EMG-EMG reste à éclaircir.

• • •

A travers l'analyse de cohérence intermusculaire, de nombreux auteurs ont mis en évidence un couplage fonctionnel entre les muscles agissant autour d'une même articulation. Ce couplage définit des synergies musculaires, résultats d'une stratégie de contrôle neuromusculaire qui semble regrouper les muscles en une unité fonctionnelle dans le but de faciliter la régulation de la redondance musculaire lors de la production d'un effort. Considéré comme le reflet des mécanismes nerveux de contrôle des activations musculaires, le couplage intermusculaire semble alors modulé par différents facteurs internes ou externes, constituant des paradigmes intéressants dans la compréhension de ces mécanismes.

La démarche centrale de ce travail de thèse est alors d'étudier de manière combinée la modulation de la coordination musculaire, en termes de variation de forces musculaires estimées par la modélisation biomécanique, et la modulation de la cohérence intermusculaire, sous l'effet de différents facteurs. En particulier, l'effet de paramètres physiologiques comme la fatigue musculaire ou l'entraînement sportif sur la cohérence EMG-EMG permet d'appréhender ce phénomène au regard des connaissances établies sur le fonctionnement de ces processus. Cette démarche permettra ainsi de comprendre la contribution des mécanismes centraux et des mécanismes spinaux et supra-spinaux dans la régulation des synergies musculaires, au niveau des muscles agonistes, principaux acteurs de l'effort résultant, mais également antagonistes lorsqu'il s'agit de réguler le niveau de co-contraction.

• • •

Problématique

III. Problématique

La compréhension des mécanismes de contrôle et de régulation des activations musculaires lors de la production d'un effort moteur est une thématique de recherche fondamentale en neurosciences et biomécanique. Si l'ensemble des études biomécaniques apportent des informations importantes sur l'organisation fonctionnelle du système moteur, la question du contrôle nerveux des coordinations musculaires et notamment la manière dont le SNC régule ces coordinations n'est de nos jours toujours pas totalement élucidée.

L'objectif de ce travail de thèse, est d'étudier les mécanismes nerveux de contrôle de la motricité responsables de la régulation de la redondance musculaire. Cette redondance, à l'origine d'une multitude de possibilités de combinaisons musculaires lors de la production d'un effort, nécessite un contrôle précis et optimal des nombreux muscles susceptibles d'être mis en action. Combinée à la modélisation biomécanique et/ou à la mesure des efforts nets, la cohérence intermusculaire (EMG-EMG) apparaît comme un outil statistique de choix pour caractériser ces mécanismes (Boonstra 2013) et plus spécifiquement éclaircir la contribution des niveaux spinaux et supra-spinaux (Dai *et al.* 2017). Précisément, l'enjeu est d'évaluer les stratégies nerveuses mises en place dans la coordination des muscles et le contrôle de la répartition des forces musculaires, en s'intéressant à la contribution de conductions oscillatoires communes de différentes origines spinales et supra-spinales, au regard du fonctionnement mécanique résultant. Dans cet objectif, une première investigation vise à explorer la régulation des activations musculaires entre les muscles agonistes, principaux acteurs lors de la production d'un effort résultant. Il apparaît ensuite indispensable d'étendre dans un deuxième temps cette approche à la régulation des activations entre les muscles agonistes et antagonistes pour mieux comprendre le phénomène de co-contraction.

Pour répondre à nos questionnements, la démarche expérimentale suivie dans l'ensemble des travaux réalisés repose sur deux principes. Le premier consiste à utiliser des paradigmes offrant l'opportunité de manipuler des paramètres dont on connaît directement les effets

physiologiques. Parmi l'ensemble des facteurs permettant de moduler les coordinations musculaires, la fatigue est un premier paradigme important affectant en particulier la répartition des activations musculaires lors de la production d'un effort (Enoka & Stuart 1992). L'expertise sportive est également un paradigme intéressant dans le but de faire varier la capacité à générer une force maximale, la résistance à la fatigue ainsi que la synchronisation des activités musculaires en raison des plasticités induites par l'entraînement, ceci de manière spécifique suivant la pratique, i.e. « force » vs. « endurance » (Aagard *et al.* 2002 ; Dal Maso *et al.* 2012 ; Vila-Chã *et al.* 2012). Un dernier paradigme intéressant pour notre objectif est la modification des configurations cinématiques et mécaniques requises pour réaliser une tâche donnée. En effet, suivant les demandes mécaniques requises par la tâche, les coordinations musculaires se verront modifiées. Par exemple, comme nous l'avons évoqué, une même demande fonctionnelle de flexion en bout de doigts peut nécessiter différents niveaux de co-contraction agonistes-antagonistes entre fléchisseurs et extenseurs du poignet selon la tâche réalisée. Ce dernier paradigme offre ainsi la possibilité d'appréhender les mécanismes nerveux de régulation de la redondance musculaire tout en manipulant différents niveaux de coordinations, et notamment de co-contraction, entre les muscles.

Le second principe propose d'utiliser pour chacune des problématiques, le modèle d'étude le plus approprié d'un point de vue fonctionnel. Ainsi, pour étudier les mécanismes de contrôle responsables de la régulation de la redondance entre muscles agonistes, l'articulation du genou apparaît comme un modèle expérimental particulièrement bien adapté. Prenant en compte l'ensemble des résultats biomécaniques (Pincivero *et al.* 2008 ; Rao *et al.* 2009) et neurophysiologiques (Boonstra *et al.* 2008 ; Place *et al.* 2006 ; Laine *et al.* 2007 ; Mullany *et al.* 2002 ; Chang *et al.* 2012) préalablement mis en évidence, une analyse des activations musculaires agonistes autour du modèle du genou permettra dans un premier temps de contribuer à la compréhension des mécanismes nerveux impliqués dans le contrôle des muscles synergistes agonistes. Pour poursuivre l'étude au niveau des mécanismes impliqués dans le contrôle de l'activité des muscles agonistes et antagonistes, le modèle d'étude de la main apparaît à son tour particulièrement approprié puisque ce système complexe offre la possibilité de manipuler les niveaux de co-contraction (Snijders *et al.* 1987 ; Goislard de

Monsabert *et al.* 2012). L'organisation nerveuse permettant de réguler l'activation des muscles de la main est effectivement un exemple pertinent et complet pour comprendre les stratégies de contrôle qui sous-tendent les diverses fonctions motrices humaines.

A partir de ces principes, plusieurs contributions méthodologiques et expérimentales nous ont permis d'avancer pas à pas dans la compréhension des mécanismes nerveux impliqués dans la gestion de l'activité musculaire.

Le premier chapitre présente une importante partie préliminaire constituant un prérequis méthodologique dans le but de décrire en détail la méthode d'analyse de cohérence EMG-EMG temps-fréquence développée puis utilisée dans chacune des parties expérimentales ultérieurement présentées. L'objectif de ce chapitre est d'adapter et valider une méthode fiable de calcul et de quantification de la cohérence EMG-EMG (Bigot *et al.* 2011). Le deuxième chapitre investigate l'effet de la fatigue et de l'expertise sportive sur la cohérence intermusculaire chez des sujets spécifiquement entraînés (en « force » vs. en « endurance ») et non-entraînés. L'objectif est de caractériser l'influence des modulations physiologiques engendrées par la fatigue musculaire et l'adaptation à l'entraînement sportif sur la cohérence EMG-EMG entre muscles synergistes agonistes extenseurs du genou, au regard de la force résultante produite en périphérie. Le troisième chapitre étend l'analyse de cohérence au phénomène de co-contraction entre muscles synergistes agonistes et antagonistes autour du système de la main. A travers l'utilisation du modèle biomécanique de la main, confrontée à une analyse neurophysiologique de cohérence intermusculaire temps-fréquence, l'objectif est d'évaluer l'influence de la configuration cinématique de la main sur les coordinations musculaires, les niveaux de co-contraction et la cohérence EMG-EMG associée entre muscles synergistes fléchisseurs et extenseurs des doigts et du poignet. A l'issue de ces contributions expérimentales, une discussion générale est proposée sur les mécanismes de régulation de la redondance musculaire agissant dans le contrôle des activités musculaires agonistes mais aussi antagonistes. Ce dernier chapitre se poursuit en détaillant les travaux engagés et les perspectives de ce travail de thèse, d'un point de vue fondamental comme d'un point de vue appliqué. Une première perspective propose d'analyser la modulation de cohérence EMG-EMG en fonction du niveau de force, afin d'éclaircir l'incertitude existante concernant

l'influence de la force sur les valeurs de cohérence (Witte *et al.* 2007 ; Poston *et al.* 2010 ; Ushiyama *et al.* 2010 ; Castronovo *et al.* 2015) et ainsi d'évaluer la contribution des mécanismes impliqués dans la régulation du niveau de force à produire au cours d'une action motrice volontaire. Une deuxième perspective s'intéresse aux mécanismes de contrôle spinaux et supra-spinaux prenant part de manière spécifique à la régulation de l'activité antagoniste lors de contractions musculaires volontaires au niveau de la main. Une dernière perspective concerne une application clinique chez des patients cérébro-lésés présentant des troubles moteurs. L'objectif est d'étudier la modulation de cohérence intermusculaire entre les muscles synergistes agonistes et antagonistes de la main, pouvant être associée à l'altération de la fonction motrice chez ces patients (Dai *et al.* 2017 ; Larsen *et al.* 2017).

Contribution méthodologique

IV. Contribution méthodologique

Comme nous avons pu le voir en introduction générale, la cohérence est largement utilisée dans le domaine des neurosciences et du contrôle moteur en tant qu'outil d'analyse du comportement oscillatoire des signaux neurophysiologiques. Cependant, la majorité des études de la littérature ne respecte pas les fondements théoriques à l'origine du calcul de cohérence, ce qui rend l'interprétation des résultats discutable (Bigots *et al.* 2011 ; Mehrkranon *et al.* 2012). C'est pourquoi un soin tout particulier a été apporté à la méthodologie employée afin de s'assurer, à chaque étape, de la fiabilité et de la précision du calcul de cohérence EMG-EMG. En particulier, un prérequis méthodologique a été réalisé sur la méthode d'extraction du contenu fréquentiel des signaux EMG, les étapes de paramétrage de la transformée temps-fréquence en ondelettes, les prétraitements requis avant le calcul de cohérence ainsi que la détection des valeurs significatives de cohérence EMG-EMG.

IV.1. Analyse de Fourier vs. analyse temps-fréquence

Pour étudier le contenu spectral des signaux EMG il est primordial de tenir compte du caractère non-stationnaire des signaux neurophysiologiques dont le comportement fréquentiel varie en fonction du temps. L'analyse fréquentielle de Fourier, largement utilisée dans la littérature, semble alors peu judicieuse et source d'erreurs alors qu'un traitement par transformée en ondelettes temps-fréquence apparaît comme la méthode la plus appropriée (Brittain *et al.* 2007 ; Allen & MacKinnon, 2010 ; Mehrkranon *et al.* 2011 ; Zhan *et al.* 2006 ; Bigot *et al.* 2011). Même si les propriétés des signaux EMG sont quantifiées pendant une période donnée, l'analyse temps-fréquence en ondelettes présente des avantages par rapport à l'analyse conventionnelle du domaine fréquentiel lorsqu'il s'agit de décrire de quelle manière les modèles oscillatoires changent avec le temps (Zhan *et al.* 2006) (Figure 24).

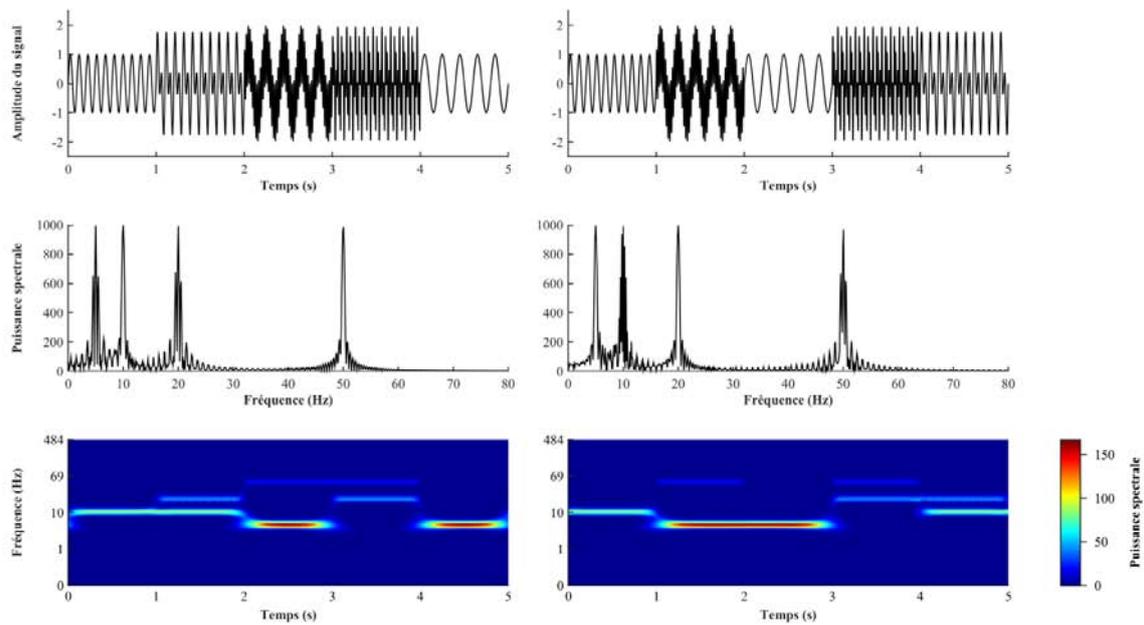


Figure 24 : Comparaison d’une analyse fréquentielle de Fourier et d’une analyse de cohérence temps-fréquence en ondelettes sur des signaux simulés contenant les mêmes fréquences mais distribuées différemment sur la même période de temps. Le premier signal (ligne 1, panneau de gauche) est composé d’une fréquence de 10 Hz sur la période de temps [0 1], de deux fréquences de 10 Hz et 20 Hz sur la période de temps [1 2], de deux fréquences de 5 Hz et 50 Hz sur la période de temps [2 3], de deux fréquences de 20 Hz et 50 Hz sur la période de temps [3 4] et d’une fréquence de 5 Hz sur la période de temps [4 5]. Le deuxième signal (ligne 1, panneau de droite) est composé d’une fréquence de 10 Hz sur la période de temps [0 1], de deux fréquences de 5 Hz et 20 Hz sur la période de temps [1 2], d’une fréquence de 5 Hz sur la période de temps [2 3], de deux fréquences de 20 Hz et 50 Hz sur la période de temps [3 4] et de deux fréquences de 10 Hz et 20 Hz sur la période de temps [4 5]. La ligne 2 représente les transformées de Fourier de chaque signal, alors que sur la ligne 3 représente d’une analyse de cohérence temps-fréquence en ondelettes.

La comparaison effectuée entre les deux méthodes montre que les résultats obtenus suite à une analyse de Fourier, qui rend compte de la composition fréquentielle des signaux simulés, suggèrent une corrélation entre ces signaux alors que les résultats de l’analyse de cohérence temps-fréquence mettent en évidence un comportement fréquentiel différent dans le temps, montrant deux signaux distincts pour lesquels un cohérence temps-fréquence est évidente seulement sur certaines périodes de temps, en l’occurrence sur les périodes [0 1], [2 3] et [3 4] avec respectivement une fréquence de 10 Hz, 5 Hz et deux fréquences de 20 Hz et 50 Hz.

IV.2. Calcul temps-fréquence de la cohérence EMG-EMG

D'une manière générale, la cohérence en ondelettes est une mesure normalisée de la dépendance temps-fréquence entre deux séries temporelles. Appliquée aux signaux EMG, cette méthode quantifie la corrélation temps-fréquence entre l'activité de deux muscles.

Afin d'obtenir une mesure pertinente et fiable de la dépendance entre deux séries temporelles aléatoires, l'utilisation de l'analyse de cohérence en ondelette demande de respecter plusieurs étapes fondamentales dans le choix du prétraitement des signaux analysés mais également des paramètres de l'ondelette utilisée. Le paramétrage de la transformée en ondelettes est en effet très important dans le but de trouver le compromis idéal en termes de résolution temps-fréquence pour étudier les phénomènes oscillatoires dans les bandes de fréquences associées à la motricité. D'une manière générale, le calcul de la cohérence repose sur des processus gaussiens centrés, ce qui amène à débattre au sujet de la rectification des signaux (e. g. Halliday & Farmer 2010 ; Christou & Neto 2010 ; Johnston *et al.* 2010), prétraitement employé dans de nombreuses études d'analyse des signaux EMG (Boonstra & Breakspear 2011 ; Farina *et al.* 2013 ; Yao *et al.* 2007 ; Ward *et al.* 2013). Un problème important concerne également la méthode de quantification des valeurs significatives de cohérence temps-fréquence. Les études réalisées testent la significativité des corrélations mesurées entre les signaux EMG au niveau des valeurs de cohérence calculées. Or, cette méthode entraîne l'apparition d'informations erronées, une quantification plus fiable des variables de cohérence est donc nécessaire. C'est pourquoi une méthode optimale de détection des valeurs significatives de cohérence temps-fréquence a été adaptée à l'analyse des interactions entre les signaux EMG à partir d'une méthode originale proposée par Bigot *et al.* (2011) et initialement développée pour une analyse de cohérence EEG-EMG.

Dans l'objectif de réaliser une mesure de cohérence EMG-EMG fiable, plusieurs séries de pré-tests et vérifications ont été réalisées, sur signaux simulés et expérimentaux, permettant de déterminer la méthode d'analyse temps-fréquence en ondelette la plus appropriée.

IV.2.1 Procédures de calcul

La première étape de calcul de la cohérence EMG-EMG d'une paire de muscles est de déterminer, pour chaque, les auto-spectres de puissance (respectivement S_x et S_y) des signaux EMG du muscle x et du muscle y , définis à la fréquence ω et au temps u par :

$$S_x(\omega, u) = E|W_x(\omega, u)|^2$$

$$S_y(\omega, u) = E|W_y(\omega, u)|^2$$

où W_i est la transformée en ondelettes du signal i et $E|Z|$ désigne l'espérance de la variable aléatoire Z .

La deuxième étape consiste à calculer le spectre de puissance inter-spectral, également appelé spectre croisé ou *cross-spectrum*, des deux séries temporelles EMG des muscles x et y avec :

$$S_{x/y}(\omega, u) = E(W_x(\omega, u)\overline{W_y(\omega, u)})$$

Enfin, la cohérence est calculée entre les deux séries temporelles d'EMG des muscles x et y selon la formule suivante (Li *et al.* 2007 ; Bigot *et al.* 2011) :

$$R_{x/y}^2(\omega, u) = |S_{x/y}(\omega, u)|^2 / (S_x(\omega, u) S_y(\omega, u)')$$

IV.2.2. Paramétrage de la transformée en ondelettes

Pour calculer la cohérence en dépassant les limites de l'analyse fréquentielle, une première étape est de paramétrer la transformée temps-fréquence afin d'obtenir un compromis optimal entre les résolutions temporelles et fréquentielles, selon les bandes de fréquences d'intérêt.

Dans le cadre de l'analyse de cohérence une ondelette mère communément utilisée est l'ondelette de Morlet. Cette ondelette est considérée comme la plus adaptée pour modéliser les processus oscillatoires des signaux électrophysiologiques (Lachaux *et al.* 2002, Slobounov *et al.* 2007). Dans le cadre de ce travail de thèse, l'ensemble des procédures de transformation dans le domaine temps-fréquence a été réalisé en utilisant un package de transformation en ondelettes fourni par Grinsted *et al.* (2004), disponible en téléchargement

(<http://www.glaciology.net/wavelet-coherence>), et adapté à l'analyse de la cohérence dans le logiciel *WavCrossSpec* (Bigot *et al.* 2011 ; http://www.math.u-bordeaux1.fr/~jbigot/Site/Software_files/WavCrossSpec.zip). Trois paramètres doivent être fixés pour détecter de manière satisfaisante, c'est-à-dire avec le meilleur compromis temps-fréquence, les propriétés oscillatoires du signal EMG dans les différentes bandes de fréquences d'intérêt :

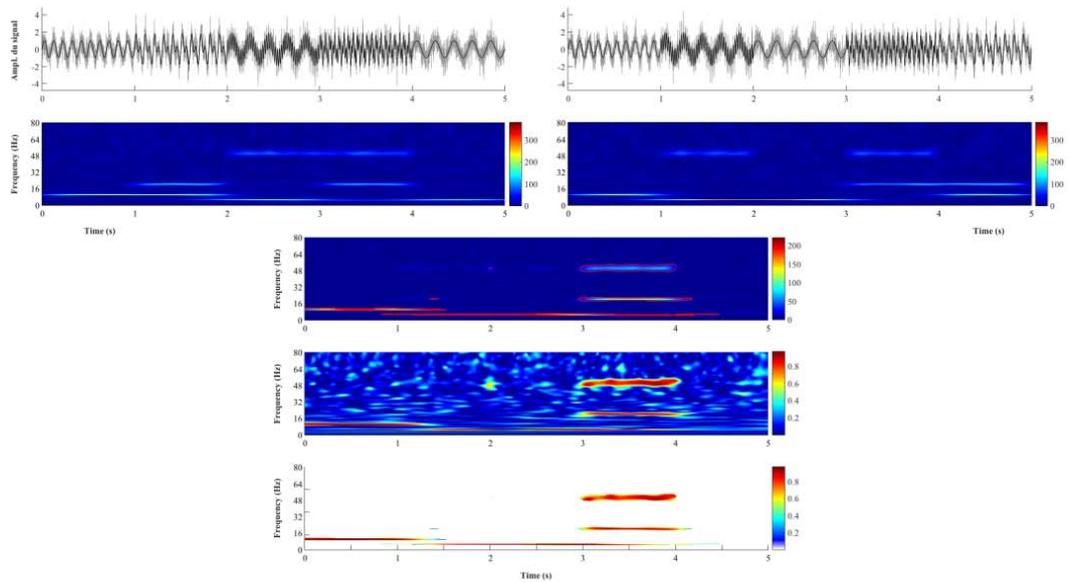
- Le paramètre « *nvoice* » qui détermine la résolution en fréquence des cartes temps-fréquence ;
- Le paramètre « *J1* » qui définit l'étendue de la plage de fréquences ;
- Le paramètre « *wavenumber* » qui correspond au nombre de cycles de l'ondelette mère et qui conditionnant la capacité de la transformée temps-fréquence à identifier et discriminer localement – i.e., en temps et en fréquence – les phénomènes oscillatoires contenus dans le signal étudié.

Comme l'illustre la Figure 25, nous avons réalisé une série de tests sur les mêmes signaux simulés que ceux représentés à la Figure 24, pour déterminer quelles valeurs semblent offrir le meilleur compromis pour i) quantifier les caractéristiques oscillatoires des signaux dans le domaine temps-fréquence, et ii) détecter la cohérence EMG-EMG de manière optimale au sein de trois bandes de fréquences d'intérêt, i.e. α [8-12 Hz], β [15-35 Hz] et γ [35-60 Hz] (Kattla & Lowery, 2010). Cette analyse a permis de fixer à 7, 50 et 10 les valeurs des paramètres *nvoice*, *J1* et *wavenumber*, respectivement (Figure 25.b). En effet, comparativement à l'ensemble des autres valeurs que nous avons testées (par ex. : 7, 25 et 20, Figure 25.a ; 7, 5 et 100, Figure 25.c), ce triplet permet une détection optimale – au sens du meilleur compromis temps-fréquence – des caractéristiques oscillatoires des signaux au sein de l'étendue de fréquences allant de 0 à 80 Hz avec une résolution fréquentielle inférieure à 0.25 Hz). Les valeurs ainsi choisies :

- Limitent la détection de cohérence aux régions des cartes temps-fréquence sur lesquelles une corrélation significative est attendue ;

- Réduisent les « effets de bord » inhérents à l'analyse temps-fréquence, aussi bien en temps qu'en fréquence, quelle que soit la bande de fréquences concernées dans l'étendue 0-80 Hz.

a.



b.

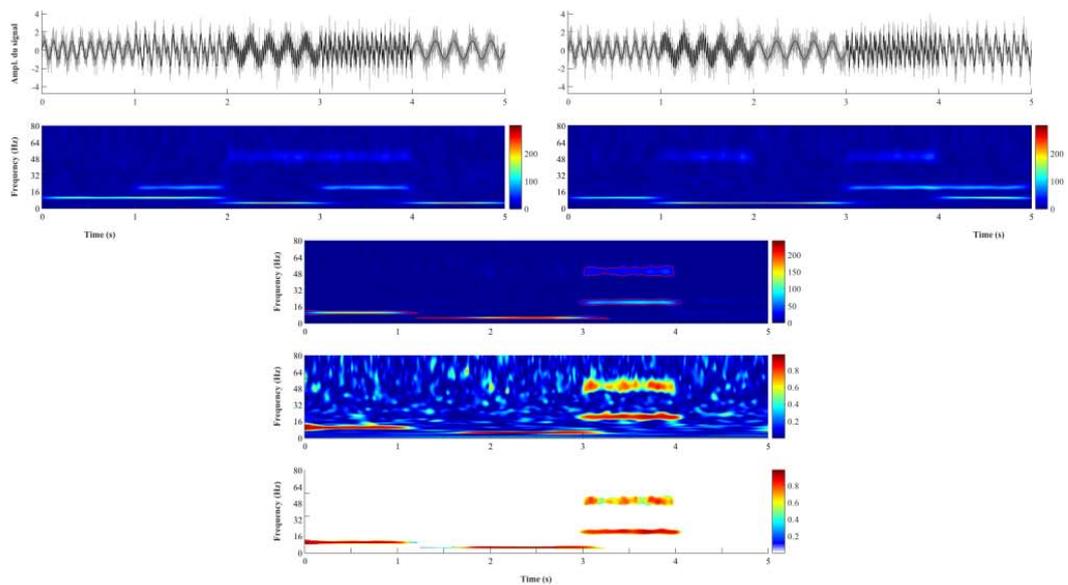


Figure 25 : Choix des paramètres de l'ondelette sur signaux simulés en vue d'une résolution optimale favorisant l'interprétation des cartes temps-fréquence sur l'ensemble de la plage de fréquences d'intérêt. **a.** $J1 = 25$; $nvoice = 7$; $wavenumber = 20$; **b.** $J1 = 50$; $nvoice = 7$; $wavenumber = 10$.

c.

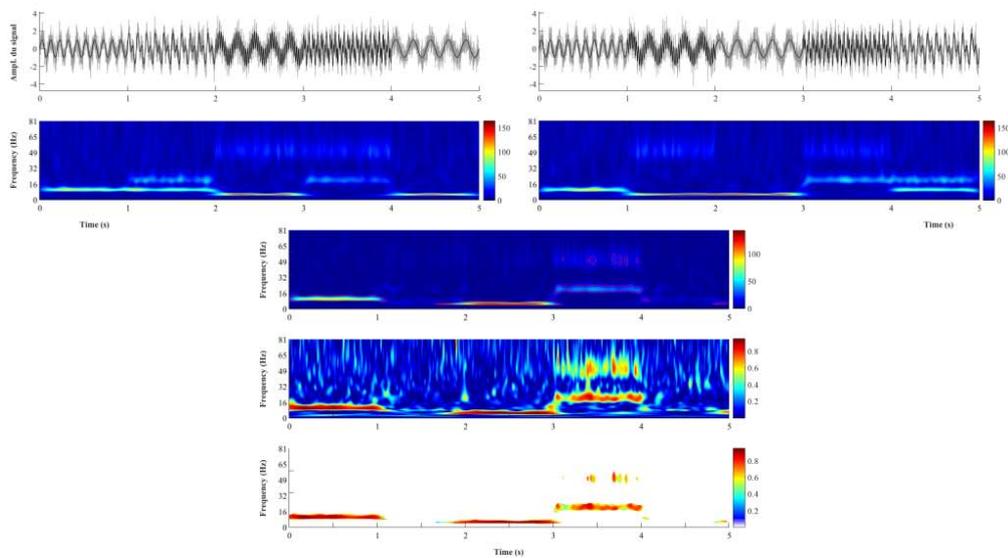


Figure 25 : Choix des paramètres de l'ondelette sur signaux simulés en vue d'une résolution optimale favorisant l'interprétation des cartes temps-fréquence sur l'ensemble de la plage de fréquences d'intérêt. **c.** $J1 = 100$; $nvoice = 7$; $wavenumber = 5$.

IV.2.3. Prétraitements des signaux EMGs : filtrage et rectification

Afin d'exploiter les signaux EMG enregistrés, plusieurs étapes de traitement des signaux sont nécessaires. Ainsi, au préalable du calcul de cohérence intermusculaire un filtrage des signaux bruts est effectué, étape essentielle puisqu'elle conditionne la fiabilité et la précision de la cohérence dans les basses fréquences. De plus, un filtrage « passe-haut » peut participer à diminuer l'effet de l'annulation du signal EMG (Boonstra & Breakspear, 2012 ; Farina *et al.* 2013). Pour une analyse de cohérence précise, une fréquence de coupure doit être choisie après avoir été identifiée comme optimale. Le plus souvent, la littérature concernant les interactions intermusculaires et cortico-musculaires préconise une fréquence de coupure de 3 Hz (Boonstra *et al.* 2008, Danna Dos Santos *et al.* 2010, Neto *et al.* 2010, Poston *et al.* 2010, Yang *et al.* 2009). Pour chaque traitement des signaux EMG réalisés, un filtre Butterworth passe-haut et sans déphasage temporel a été utilisé, avec une fréquence de coupure de 3 Hz et un ordre net de 4.

Une étape de prétraitement des signaux fait encore aujourd'hui l'objet d'un débat important dans la littérature : la rectification du signal EMG. Si la grande majorité des travaux faisant appel à l'analyse de cohérence applique la rectification du signal EMG à la valeur absolue, préalablement au calcul des auto-spectres des signaux, cette étape de traitement est depuis quelques temps controversée. Que ce soit lors d'analyses de cohérence EEG-EMG ou EMG-EMG, la rectification du signal électromyographique est recommandée par certains auteurs (e.g., Halliday & Farmer 2010 ; Boonstra *et al.* 2011 ; Boonstra & Breakspear 2012 ; Ward *et al.* 2013 ; Farina *et al.* 2013 ; Farmer *et al.* 2014 ; Negro *et al.* 2015) ou, au contraire, considérée comme inappropriée pour d'autres (e.g., Christou & Neto 2010a, 2010b, 2010c ; Bigot *et al.* 2011 ; McClelland *et al.* 2012, 2014). Halliday *et al.* (1995) sont à l'origine de cette étape de prétraitement, justifiant le choix de la rectification du signal EMG comme un moyen « d'optimiser les informations sur la dépolarisation des unités motrices ». Cette procédure permet d'augmenter la puissance spectrale de l'EMG autour des fréquences moyennes de dépolarisation des unités motrices et de supprimer les fréquences plus hautes. Pourtant, de nombreux auteurs prônent actuellement la non rectification du signal EMG (Johnson & Shinohara, 2012 ; Myers *et al.* 2003 ; Neto & Christou, 2010 ; Yao *et al.* 2007) et démontrent notamment que cette étape ne permet pas d'améliorer la détection de dépendance entre les signaux (McClelland *et al.* 2012). De plus, cette procédure ne semble pas nécessaire puisque le spectre fréquentiel des UMs est déjà présent dans le spectre fréquentiel du signal EMG non rectifié (Myers *et al.* 2003 ; Yao *et al.* 2007). La rectification d'un signal est une procédure non linéaire alors que le calcul de la cohérence détecte des relations linéaires entre les signaux, cette étape de traitement ne semble donc pas permettre de faire des interprétations sur l'analyse de la cohérence (McClelland *et al.* 2012). Malgré une augmentation de la puissance du spectre EMG dans les basses fréquences quand les muscles sont peu activés, le pic de fréquence de décharge moyenne des UMs devient moins clair dans le spectre du signal EMG rectifié que pour l'EMG non rectifié lorsque cette fréquence de décharge augmente. D'après Farina *et al.* (2013), le choix d'utiliser la rectification doit être basé sur la quantité d'annulation du signal EMG, qui se produit lorsque les phases positives et négatives des différents potentiels d'UMs se chevauchent et s'annulent. Plus précisément, lorsque les

niveaux de contraction sont faibles, la rectification semblerait une étape de prétraitement souhaitable pour identifier les entrées oscillatoires communes aux motoneurones, en revanche elle ne l'est pas à des intensités de contraction plus élevées lorsque l'amplitude d'annulation est plus grande. Les auteurs soulignent que la rectification devrait être évitée lorsque la cohérence est comparée à travers les conditions dans lesquelles la quantité d'annulation varie puisqu'elle change les estimations de la transmission linéaire des entrées oscillatoires des motoneurones moteurs.

Au regard de ce débat, nous avons fait le choix dans ce travail de thèse, de clarifier l'influence de la rectification du signal EMG sur les cartes de cohérence temps-fréquences. Nous avons alors réalisé des tests sur signaux expérimentaux à l'issue desquels il apparaît nettement que les résultats obtenus après rectification ne sont pas satisfaisants (Figure 26).

a.

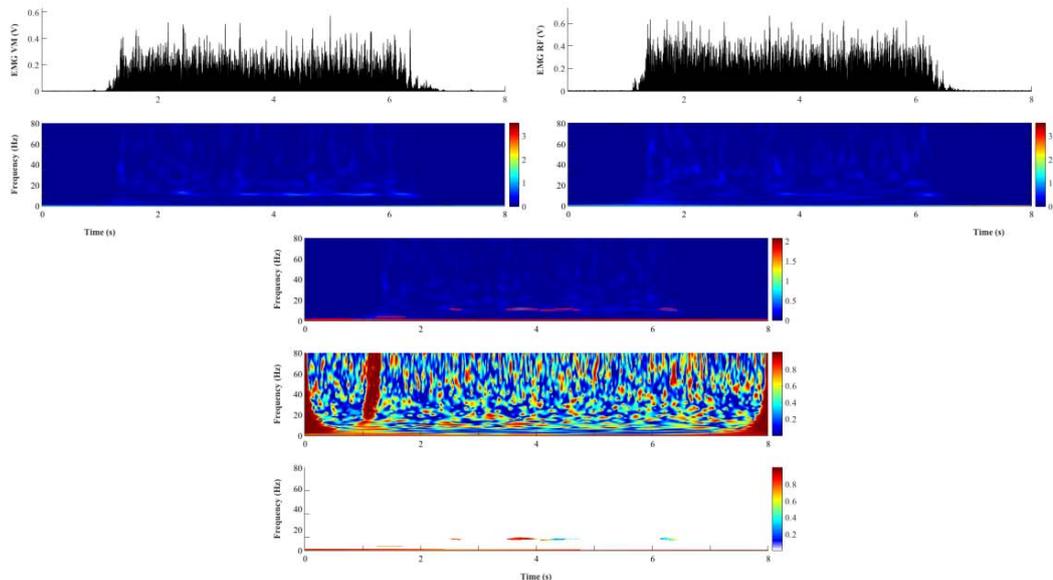


Figure 26 : Effet de la rectification du signal EMG sur une carte de cohérence temps-fréquence obtenue lors de la réalisation de contractions maximales volontaires à partir de signaux enregistrés au niveau de deux muscles extenseurs du genou : le *vastus médialis* (VM) et le *rectus femoris* (RF), chez un sujet représentatif. **a.** carte obtenue à partir de signaux EMG préalablement rectifiés.

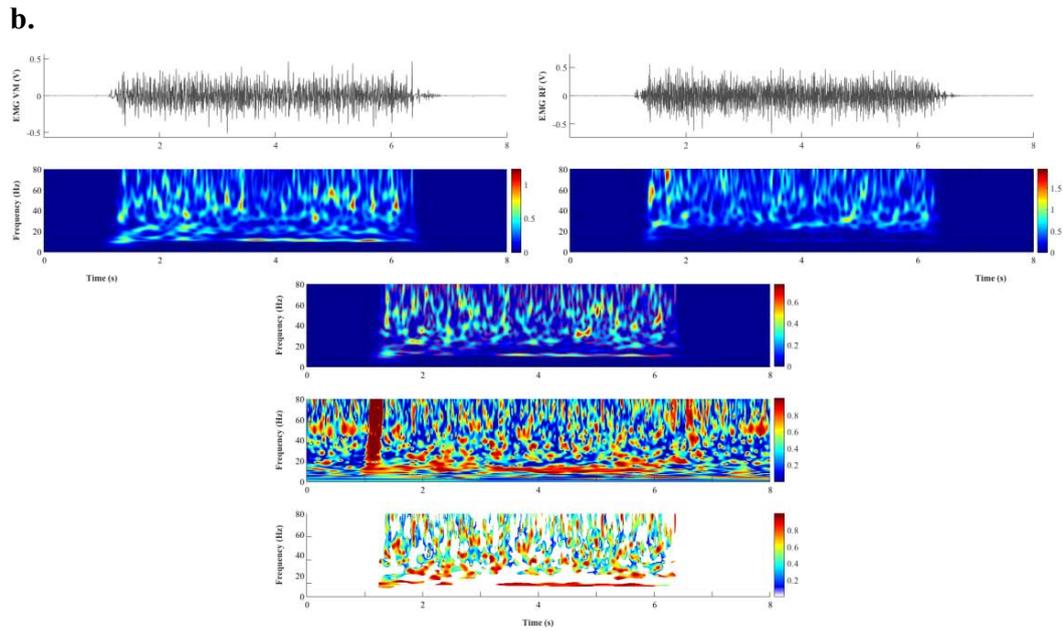


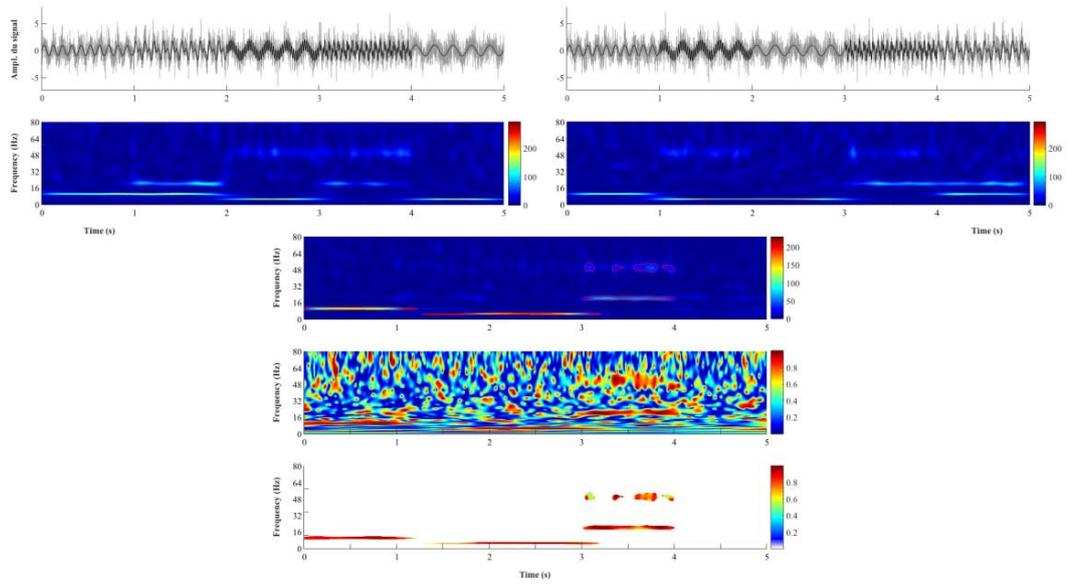
Figure 26 : Effet de la rectification du signal EMG sur une carte de cohérence temps-fréquence obtenue lors de la réalisation de contractions maximales volontaires à partir de signaux enregistrés au niveau de deux muscles extenseurs du genou : le *vastus médialis* (VM) et le *rectus femoris* (RF), chez un sujet représentatif. **b.** carte obtenue à partir de signaux EMG non-rectifiés.

L'analyse que nous avons réalisée montre que la rectification entraîne une perte d'information au niveau des spectres de fréquence. En effet, la première carte obtenue après rectification des signaux EMG montre clairement qu'après une transformée en ondelette, très peu de contenu fréquentiel est extrait au niveau des auto-spectres des signaux, puisque les graphes ne montrent que très peu de zones colorées. Cette constatation se poursuit par une absence de corrélation entre les signaux EMG visible au niveau du spectre croisé, avec une absence totale de zones colorées en rouge associées aux zones où il existe une corrélation temps-fréquence entre les signaux. Suite à la rectification des signaux EMG, l'analyse de cohérence est donc erronée. En revanche, la seconde carte obtenue sans rectifier les signaux EMG montre nettement des zones de corrélations temps-fréquence au niveau du cross-spectrum calculé entre les signaux transformés. En conséquence, et conformément aux recommandations de McClelland *et al.* (2012, 2014), la rectification du signal EMG n'a pas été appliquée lors des analyses de cohérence intermusculaire effectuées dans l'ensemble de nos études.

IV.2.4. Importance du nombre d'essais

Au cours de la transformée en ondelette, la détermination des auto-spectres des signaux en temps-fréquence repose sur la notion mathématique d'espérance qui stipule que les propriétés oscillatoires d'un phénomène ne peuvent théoriquement être complètement déterminées que si le nombre d'essais est infini. Cette théorie pose alors le problème du nombre d'essais nécessaire à la réalisation du calcul de cohérence temps-fréquence. La suite des traitements consiste à concaténer les signaux à exploiter, dans le but de calculer la cohérence non pas selon la moyenne des essais mais à partir de la transformée de chaque essai. La carte de cohérence obtenue correspond alors à la moyenne des transformées de n essais (considéré comme n réalisations indépendantes des processus stochastiques) avec l'objectif que n soit maximal. La précision et la validité de l'analyse de cohérence, en particulier de l'analyse de cohérence inter- ou cortico-musculaire, étant d'autant plus grandes que le nombre d'essais étudiés est élevé (Bigot *et al.* 2011), une limite importante de l'ensemble de nos études pourrait être le nombre limité de contractions analysées dans chaque contribution expérimentale (de 3 à 5 contractions volontaires). Afin de nous assurer du crédit donné à nos résultats issus de l'analyse de cohérence intermusculaire en ondelettes, nous avons étudié l'influence du nombre d'essais sur les cartes temps-fréquences qui en résultent. Nous avons alors comparé les résultats issus d'une analyse sur 3 essais (Figure 27.a.) à ceux obtenus suite à une analyse sur 10 essais (Figure 27.b.) puis sur 30 essais (Figure 27.c).

a.



b.

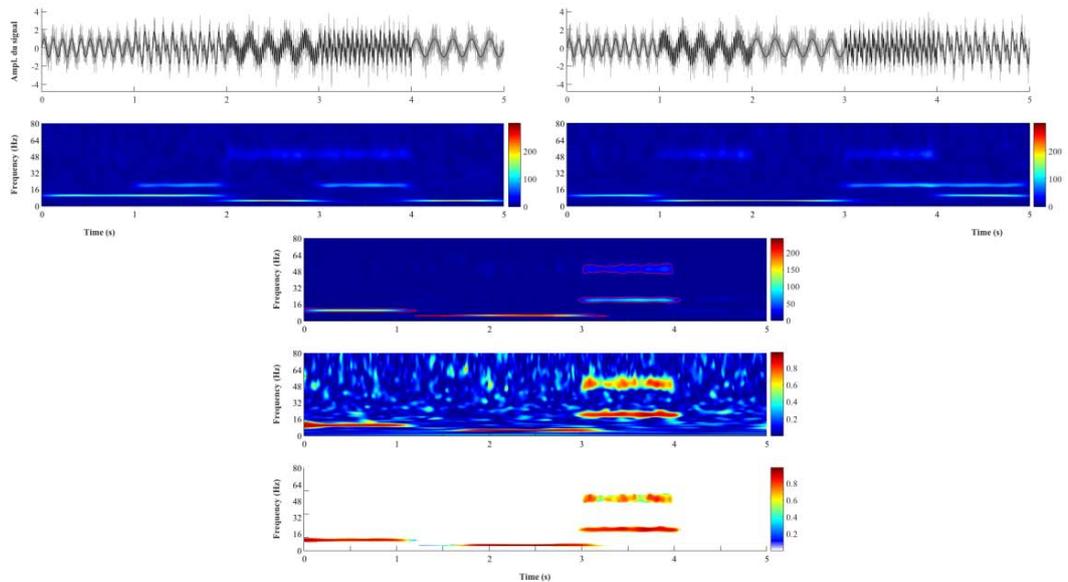


Figure 27 : Illustration de l'effet du nombre d'essais sur les cartes de cohérence temps-fréquence entre deux signaux simulés (wavenumber = 10 ; $J1 = 50$; $nvoice = 7$). **a.** analyse de cohérence temps-fréquence sur 3 essais ; **b.** analyse de cohérence temps-fréquence sur 10 essais.

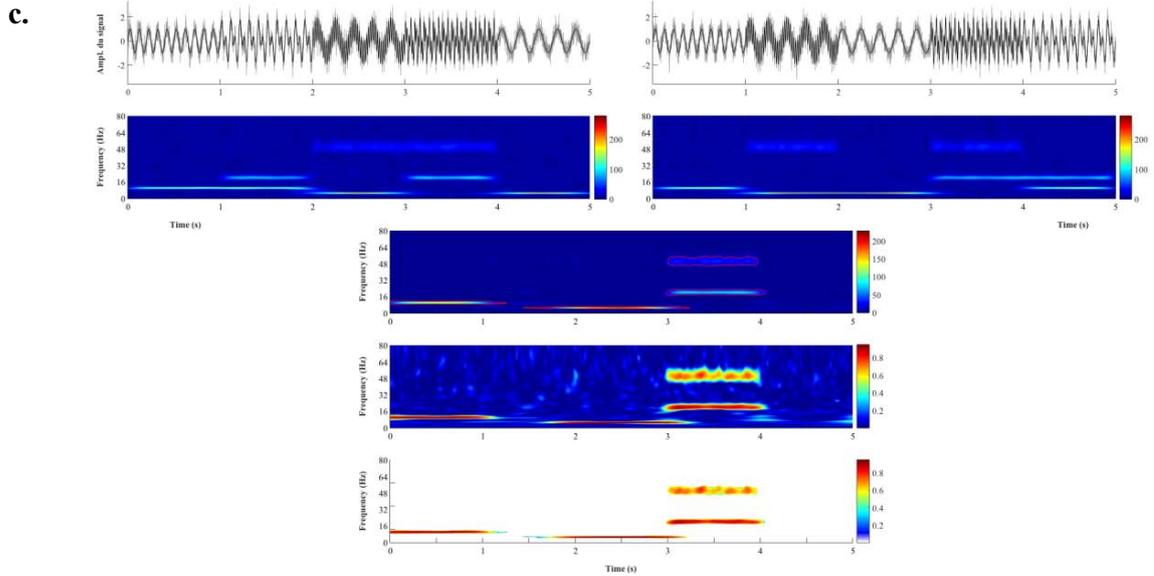


Figure 27 : Illustration de l'effet du nombre d'essais sur les cartes de cohérence temps-fréquence entre deux signaux simulés (wavenumber = 10 ; $J_1 = 50$; $n_{\text{voix}} = 7$). **c.** analyse de cohérence temps-fréquence sur 30 essais. Les zones de significativité sont plus étroites sur 3 essais (Figure 27.a.) mais l'information n'est pas erronée.

Les cartes de cohérence temps-fréquence obtenues avec 3 essais révèlent des zones de corrélations significatives (zones rouges au niveau du graphe du cross-spectrum) beaucoup moins prononcées que lors d'une analyse réalisée sur 10 essais, puis réalisée sur 30 essais. Cependant, en comparant les cross-spectrum obtenus dans les deux conditions, nous remarquons que les calculs effectués à partir d'un nombre d'essais restreint ne révèlent pas de corrélations sur des zones qui n'apparaîtraient pas avec un nombre d'essais plus élevé. Même si notre analyse reste qualitative sur ce point, ces résultats montrent donc que l'augmentation du nombre d'essais entraîne une augmentation de la taille des régions sur lesquelles nous pouvons observer une cohérence entre les signaux étudiés mais un faible nombre d'essais n'entraîne pas de détection erronée dans d'autres régions. En faisant l'hypothèse raisonnable que l'effet du nombre d'essais sur l'analyse de cohérence en ondelettes est similaire dans chaque condition expérimentale, nous considérons en conséquence que l'analyse de cohérence intermusculaire réalisée sur des données de 3 à 5 essais reste pertinente et valide (Bigot *et al.* 2011 ; Pedrosa *et al.* 2014).

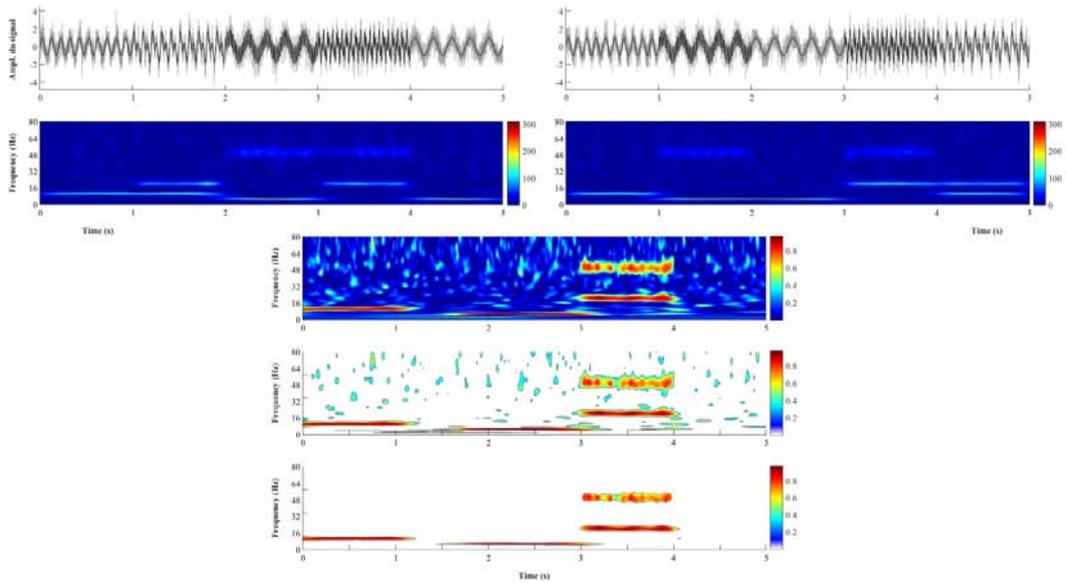
IV.2.5. Significativité de la cohérence

D'une manière générale, et comme nous l'avons illustré sur les panneaux inférieurs des Figures 25, 26 et 27, la quantification de la cohérence intermusculaire renvoie au problème de la significativité de la cohérence dans les régions des cartes temps-fréquences où elle apparaît (Bigot *et al.* 2011). Ce problème peut être résumé par le fait que l'analyse peut faire apparaître des zones significatives de cohérence dans des régions où il n'y a aucun lien de dépendance entre les signaux étudiés (Bigot *et al.* 2001 ; Dal Maso 2012 ; Ge 2008).

Afin d'éviter une estimation erronée des corrélations temps-fréquence entre deux signaux, Bigot *et al.* (2011) proposent un nouveau test statistique. En effet, une manière originale de lever ce verrou méthodologique est de quantifier la cohérence dans les régions où le cross-spectrum, qui quantifie l'énergie commune aux deux signaux étudiés, est significatif. La significativité du cross-spectrum est alors beaucoup plus fiable puisqu'elle correspond aux régions dans lesquelles il existe effectivement un lien de dépendance entre les signaux étudiés.

Les valeurs du spectre croisé entre les signaux EMG sont considérées comme des interactions significatives lorsqu'elles sont supérieures à un seuil de significativité basé sur les données, incluant une estimation de la variance des deux séries temporelles analysées (Bigot *et al.* 2011). Cette procédure présente ainsi l'avantage d'être particulièrement adaptée à des signaux ayant une amplitude de covariance différente, ce qui permet de s'affranchir d'une normalisation des signaux EMG. Contrairement au test standard de Gish et Cochran (1988), Halliday *et al.* (1995) ou Zhan *et al.* (2006), ce test statistique estime correctement les zones du plan temps-fréquence où la dépendance entre les séries temporelles est réellement significative et ne détecte pas de zones où aucune corrélation n'existe entre les signaux. Nous avons alors vérifié ce prérequis à l'aide de signaux simulés (Figure 28.a.) et de signaux expérimentaux EMG (Figure 28.b.).

a.



b.

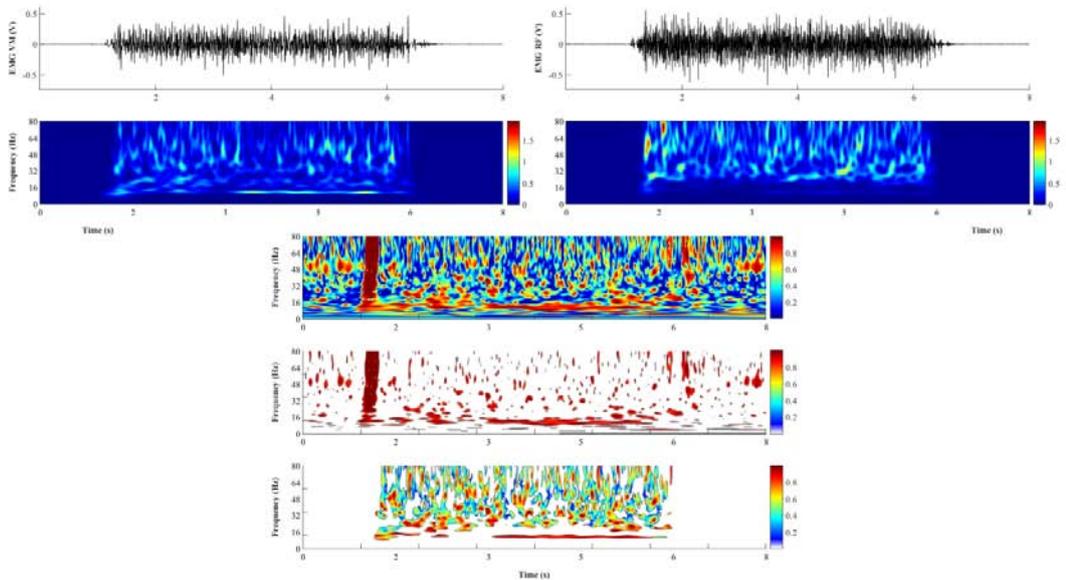


Figure 28 : Comparaison des zones de significativité du cross-spectrum (ligne 4) et de la cohérence EMG-EMG (ligne 6) **a.** à partir de signaux simulés S1 et S2 (cf. Figure 24 pour le descriptif détaillé des caractéristiques des signaux). **b.** à partir de signaux EMG des muscles *vastus medialis* et *rectus femoris* enregistrés chez un sujet représentatif lors de contractions isométriques maximales du genou en extension.

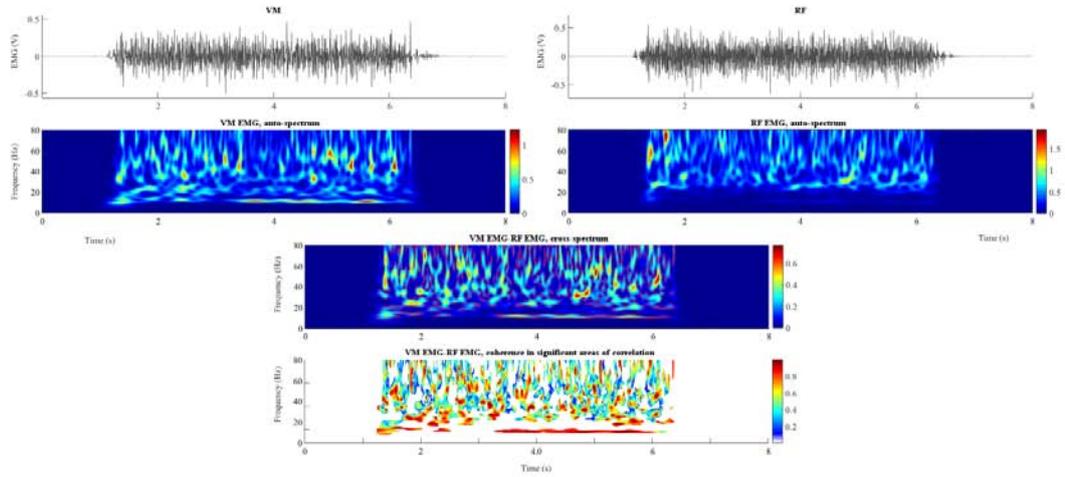
Suite à la transformée en ondelette, le cross-spectrum obtenu entre les deux signaux révèle des corrélations temps-fréquence significatives (zones entourées au niveau du cross-spectrum des signaux EMG, en vert sur la première figure et en rouge sur la deuxième figure) exactement sur les zones où des corrélations doivent être détectées d'après nos signaux simulés. En revanche la carte de cohérence EMG-EMG sur laquelle sont représentées les zones significatives de la cohérence révèle une significativité sur des zones où il n'existe en réalité aucune corrélation entre nos signaux. La quantification de la cohérence intermusculaire sur les zones de significativité du cross-spectrum permet alors d'éviter la détection de faux positifs. De plus, suivant cette approche, l'amélioration de la détection des interactions se maintient avec un petit nombre d'essais. En conséquence, l'approche préconisée sur la base du test statistique proposé par Bigot *et al.* (2011) a été appliquée pour la quantification de la cohérence intermusculaire dans l'ensemble des contributions expérimentales réalisées durant ce travail de thèse.

IV.2.6. Quantification de la cohérence EMG-EMG

L'ensemble des tests présentés ci-dessus nous ont permis de développer une méthode robuste de calcul de la cohérence EMG-EMG illustrée Figure 29, permettant d'étudier de manière pertinente le couplage intermusculaire ainsi que les mécanismes responsables de la régulation des coordinations musculaires lors de la réalisation d'un effort volontaire. Il est important de noter que si nous avions voulu comparer les résultats de chacune des bandes de fréquences, il aurait été nécessaire de sélectionner des paramètres spécifiques à chaque gamme de fréquence (Daviaux *et al.* 2016).

Comme l'illustre les Figures 24 à 28, les prérequis auxquels nous avons porté une attention toute particulière sont d'une importance majeure pour la validité des résultats obtenus sur les données expérimentales, et questionnent sur la confiance qui peut être attribuée à une grande partie des résultats publiés dans la littérature scientifique faisant appel à l'analyse de cohérence EMG-EMG, mais également EEG-EMG et EEG-EEG.

a.



b.

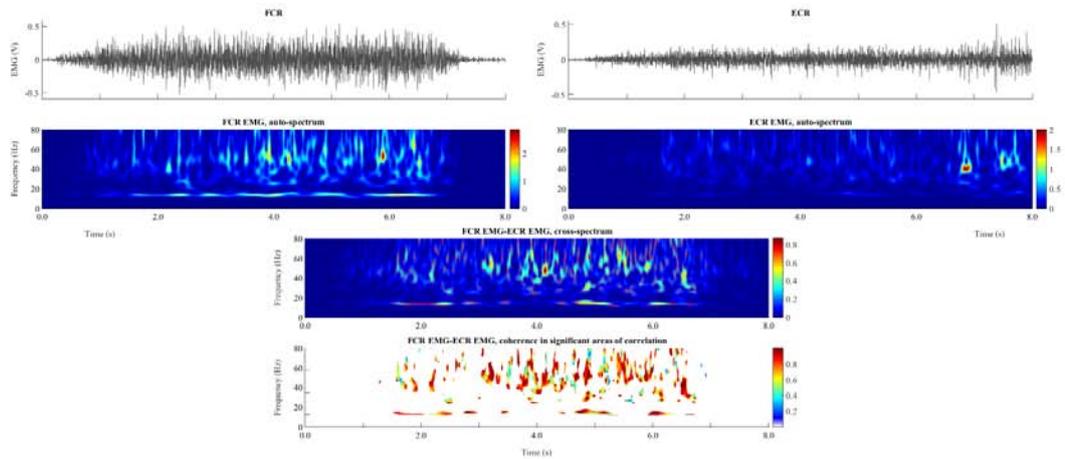


Figure 29 : carte temps-fréquence représentative du calcul de cohérence intermuculaire entre : **a.** les muscles *vaste median* (VM) et *rectus femoris* (RF) extenseurs du genou ; **b.** les muscles *flexor carpi radialis* (FCR) et *extensor carpi radialis* (ECR) respectivement fléchisseur et extenseur du poignet. Les premiers graphes représentent les signaux EMG de chaque muscle. Les cartes de la 2ème ligne correspondent aux autospectres des signaux obtenus par transformée en ondelette. La carte en 3ème ligne correspond au cross-spectrum avec les zones de significativité associée représentées en rouge. La 4ème carte représente la cohérence, les différences de couleur correspondant aux différences d'amplitude de la cohérence. La dernière carte représente la quantification de la cohérence uniquement sur les zones de significativité du cross-spectrum. Les traits horizontaux délimitent les bandes de fréquences d'intérêt, ici la bande β est représentée.

Dans l'ensemble des études que nous avons réalisées, les signaux EMG n'ont donc pas été rectifiés (McClelland *et al.* 2012) et les variables dépendantes issues du calcul de cohérence ont été quantifiées par le « volume de cohérence » à partir des valeurs de cohérence retenues uniquement dans les régions des cartes temps-fréquence où le spectre croisé des signaux EMG était significatif (Bigot *et al.* 2011). Le volume de la cohérence correspond ainsi au volume total calculé sous la carte temps-fréquence de cohérence dans les régions où le cross-spectrum est significatif dans la bande de fréquences étudiée et sur la plage temporelle d'intérêt.

Contribution expérimentale 1

V. Contribution expérimentale 1

V.1. Présentation de l'étude

Comme nous l'avons abordé dans l'introduction de ce travail de thèse, la performance mécanique du système neuro-musculo-squelettique lors d'un effort volontaire peut être résumée à la production de moments de forces nets, correspondant à la somme des moments de forces produits par chaque muscle autour de chacune des articulations mobilisées. Or, en raison de la présence systématique d'une forte redondance musculaire, un même moment de force net produit autour de chaque degré de liberté articulaire peut être le résultat d'une multitude de combinaisons d'activations musculaires (Bernstein *et al.* 1967 ; Prilutsky & Zatsiorsky, 2002 ; Ting & McKay 2007). De nombreuses études ont récemment proposé que le SNC coordonne l'activation des muscles impliqués dans la production d'une contraction volontaire sous la forme de synergies musculaires (D'Avella *et al.* 2003 ; Nazarpour *et al.* 2012 ; Latash *et al.* 2007 ; Bizzi & Cheung 2013 ; Santello *et al.* 2013). Si cette proposition permet de réduire la dimensionnalité du problème de redondance musculaire en termes fonctionnels, les mécanismes nerveux impliqués dans le contrôle de la coordination des muscles synergistes et la formation de synergies musculaires restent à explorer. Même si la production d'un effort net implique systématiquement une activation significative des muscles antagonistes (Falconer & Winter 1985 ; Kellis *et al.* 2003), la première contribution de ce travail de thèse vise à étudier les mécanismes impliqués dans le contrôle de l'activité des muscles synergistes agonistes, pour lesquels la contribution individuelle au moment résultant relève d'une coordination intermusculaire complexe (Pincivero *et al.* 2008 ; Valero-Cuevas 2000), modulée en fonction des conditions internes et externes lors de la réalisation de la

tâche (Rao *et al.* 2009, 2010 ; Kellis *et al.* 2011 ; Hakkinen *et al.* 2000 ; Dal Maso *et al.* 2012 ; Amarantini & Bru 2015).

Comme nous l'avons évoqué précédemment, l'analyse de cohérence intermusculaire (EMG-EMG) de la bande de fréquences β (15-35 Hz)³ constitue un outil pertinent pour analyser la coordination musculaire et témoigne des mécanismes de contrôle spinaux et supra-spinaux responsables de cette coordination (Boonstra 2013). D'une part, la cohérence EMG-EMG en β quantifie un couplage fonctionnel entre les muscles (Kattla & Lowery 2010) directement impliqué dans la coordination de l'activité musculaire pour maintenir un effort isométrique à un niveau de force constant (Baker *et al.* 1997 ; Norton & Gorassini 2006 ; Kilner *et al.* 2000 ; Pogosyan *et al.* 2009 ; Aumann & Prut 2015). D'autre part, du point de vue des mécanismes de contrôle nerveux, l'analyse de cohérence EMG-EMG en β serait le reflet d'une commande commune à l'origine de l'activité synchronisée de la paire de muscles étudiée, médiée à travers la voie cortico-spinale et provenant directement du cortex moteur (Baker *et al.* 1999 ; Farmer *et al.* 1993 ; 2007 ; Boonstra *et al.* 2009). La modulation de la cohérence EMG-EMG en β peut ainsi être considérée comme un marqueur de la contribution de la commande commune au contrôle de la coordination des muscles synergistes agonistes lors la production d'une force résultante (Wang *et al.* 2015 ; Kilner *et al.* 1999 ; Farmer *et al.* 2007 ; Kattla & Lowery 2010 ; Boonstra *et al.* 2009).

Notre première contribution expérimentale a donc pour objectif d'étudier la cohérence EMG-EMG entre muscles synergistes agonistes dans la bande de fréquences β lors de contractions isométriques. En accord avec les recommandations et les conclusions tirées de notre contribution méthodologique, l'analyse de cohérence EMG-EMG reposera sur la méthode temps-fréquence, initialement développée par Bigot *et al.* (2011) pour l'étude des interactions cortico-musculaires, adaptée pour l'analyse du couplage intermusculaire. Afin d'accorder une confiance élevée à nos résultats, la modulation de la cohérence EMG-EMG sera quantifiée dans la bande de fréquences β à partir des valeurs de cohérence retenues uniquement sur les régions des cartes temps-fréquence où la corrélation entre les signaux EMG est détectée

³ Ce choix est issu d'une revue de littérature réalisée sur des études analysant la cohérence intermusculaire et la cohérence cortico-musculaire. Cette revue de littérature a montré que de manière récurrente la bande β est représentée par des fréquences allant de 15 Hz à 35 Hz (Kattla & Lowery 2010).

significative. Il est également important de souligner que cette démarche a été récemment utilisée avec succès pour l'analyse de la cohérence cortico-corticale (Blais *et al.* 2017) et de la cohérence cortico-musculaire (Cremoux *et al.* 2017 ; Dal Maso *et al.* 2017).

Conformément à la démarche que nous avons proposée de suivre dans la problématique de ce travail de thèse, cette première contribution expérimentale repose sur l'étude de la cohérence intermusculaire dans la bande β entre deux muscles synergistes agonistes du quadriceps, le *vastus medialis* (VM) et le *rectus femoris* (RF). Lors d'une contraction volontaire en extension, ces deux muscles extenseurs du genou, respectivement mono-articulaire et bi-articulaire, sont activés de manière coordonnée, mais chacun contribue différemment à l'effort résultant (Pincivero *et al.* 2008). Le contrôle de cette coordination musculaire serait étroitement lié à une contribution de la commande centrale commune provenant du SNC, que ce soit lors de contractions volontaires isométriques (Mullany *et al.* 2002 ; Place *et al.* 2006 ; Boonstra *et al.* 2008) ou dynamiques (Chang *et al.* 2012).

Au regard de la littérature concernant l'influence i) de la fatigue et ii) de différents types d'entraînement physiques sur les mécanismes de contrôle de la contraction musculaire volontaire et la coordination musculaire, l'étude des effets de ces deux paradigmes sur la cohérence EMG-EMG en β apparaît comme un moyen pertinent pour explorer les coordinations musculaires agonistes et pour contribuer à une meilleure compréhension des mécanismes nerveux centraux responsables du contrôle de la redondance musculaire entre les muscles synergistes agonistes.

En effet, la fatigue musculaire – notamment lorsqu'elle est induite par une succession de contractions sous-maximales maintenues jusqu'à épuisement (Pääsuke *et al.* 1999) – est associée à une modification de la distribution des activations musculaires (Enoka & Stuart 1992), en partie liée à une altération des mécanismes centraux impliqués dans le contrôle de ces coordinations via la voie cortico-spinale (Zajac *et al.* 2015). Plusieurs études ont montré une augmentation de la cohérence EMG-EMG β après un protocole de fatigue musculaire, représentant une stratégie efficace de recrutement des motoneurones en réponse à l'altération des processus physiologiques de la contraction musculaire en présence de fatigue (Danna-Dos Santos *et al.* 2010 ; Kattla & Lowery 2010 ; Shinohara *et al.* 2009 ; Lee *et al.* 2014 ;

McManus *et al.* 2015). Sans pouvoir exclure la contribution d'adaptations aiguës au niveau périphérique, une modulation de la cohérence EMG-EMG β suite à un protocole de fatigue musculaire peut ainsi être interprétée comme une modulation de la commande corticale permettant d'ajuster le contrôle de la coordination musculaire dans le but de compenser le déclin de la capacité de génération de force (Kattla & Lowery 2010 ; Danna Dos Santos *et al.* 2010).

Nous savons également que la plasticité induite par l'entraînement, notamment en « force » *versus* en « endurance », touche particulièrement la voie cortico-spinale (DalMaso *et al.* 2012 ; Jensen *et al.* 2005 ; Goodwill *et al.* 2012 ; Aagard *et al.* 2002 ; Vila-Chã *et al.* 2012), elle-même impliquée dans le couplage intermusculaire. Plus généralement, caractérisée par une amélioration des performances résultantes, l'expertise est associée à des adaptations neuromusculaires permettant une meilleure efficacité neuronale et ainsi une plus faible demande corticale (Falvo *et al.* 2010), pouvant être associées à la plasticité du cortex moteur induite par l'apprentissage d'une habileté motrice (Griffin & Cafarelli 2007 ; Karni *et al.* 1995 ; Lotze *et al.* 2003 ; Sanes & Donoghue, 2000 ; Tyc *et al.* 2005). Ces adaptations conduisent à une meilleure coordination des muscles synergistes à travers une augmentation de la synchronisation des UMs, interprétée comme une stratégie d'économie des commandes neuronales envoyées aux muscles impliqués dans la production de force (Griffin *et al.* 2005 ; VanCutsem *et al.* 1998).

Afin de contribuer à la compréhension des mécanismes sous-jacents le contrôle de la redondance musculaire en termes de coordination entre les muscles synergistes agonistes lors de la production d'un effort mécanique résultant, nous avons donc étudié la modulation de cohérence EMG-EMG dans la bande de fréquences β [15-35 Hz] entre les signaux EMG enregistrés au niveau de deux muscles synergistes agonistes extenseurs du genou, lors de contractions maximales isométriques en extension avant et après un protocole de fatigue musculaire chez des sujets ayant des statuts d'entraînement différents (experts en force, experts en endurance et participants actifs non-entraînés dans une spécialité). Cette contribution expérimentale a fait l'objet d'une publication : Charissou C., Vigouroux L.,

Berton E., Amarantini D. (2016). [Fatigue- and training-related changes in ‘beta’ intermuscular interactions between agonist muscles](#). *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 27:52-59. La réalisation de cette étude nous a conduit à formuler les hypothèses suivantes :

- Une augmentation de la cohérence intermusculaire entre les muscles synergistes agonistes à la suite du protocole de fatigue, reflétant une meilleure coordination intermusculaire dans le but de compenser la perte de capacité de production de force de chaque muscle.
- Une modulation de la cohérence intermusculaire β en fonction du statut d’entraînement des participants. Au regard des adaptations centrales observées suite à une pratique intensive, une telle modulation pourrait être le reflet de la plasticité induite par un entraînement, notamment en « force » et en « endurance » au niveau de la voie cortico-spinale.
- Une modulation de cohérence EMG-EMG en β post-fatigue différente selon le statut d’entraînement des participants.

V.2. Influence de la fatigue et de l’entraînement sur les interactions intermusculaires « β » entre muscles agonistes

V.2.1. Introduction

As a consequence of muscle redundancy (Prilutsky and Zatsiorsky, 2002), the net torque at a given joint results from the sum of the individual action of all the muscles and other structures surrounding that joint (Zajac *et al.*, 2002). However, a challenging question that needs to be addressed is the mechanisms underlying the modulation of the synergistic activation of the muscles involved in torque production, with important applications in many areas of kinesiology.

Previous studies (Grosse *et al.*, 2002; Farmer *et al.*, 2007), and especially those focusing on fatigue in the ‘beta’ (β) band (Danna-Dos-Santos *et al.*, 2010; Kattla and Lowery, 2010),

indicated that interactions between electromyographic (EMG) signals from a muscle pair provide an index of intermuscular coordination. In line with Shinohara *et al.* (2009) who showed modulation of agonist muscles activation strategies with fatigue, several studies reported that muscle fatigue was associated with increased intermuscular interactions in synergistic agonist muscle pairs (Boonstra *et al.*, 2009; Danna-Dos-Santos *et al.*, 2010). It was thus suggested that the modulation of intermuscular interactions might be one mechanism contributing to overcome the effects of fatigue during low submaximal isometric contractions (Kattla and Lowery, 2010). The functional significance of intermuscular interactions is, however, not completely understood and how the coupling among synergistic muscles may contribute to counteract the fatigue-related decline in neuromuscular performance is yet to be investigated. Furthermore, from a motor control point of view it is widely debated (e.g., Farina *et al.*, 2014) to what extent intermuscular interactions in β band reflects the common oscillatory input from the corticospinal tract responsible for synchronous activity patterns of synergistic agonist muscles during isometric voluntary contraction (Farmer *et al.*, 2007; Wings *et al.*, 2006; Gwin and Ferris, 2012). Interestingly, the changes, or the absence of changes, in neuromuscular performance following strength or endurance training (Dal Maso *et al.*, 2012; Glowacki *et al.*, 2004; Vila-Chã *et al.*, 2010) have been associated with different adaptations at the peripheral level, but also with significant changes at the cortical and the corticospinal tract levels (Aagard *et al.*, 2002; Dal Maso *et al.*, 2012; Falvo *et al.*, 2010; Goodwill *et al.*, 2012; Vila-Chã *et al.*, 2012). Although such neuromuscular adaptations can occur somewhat in opposite directions between the two training modalities (Farup *et al.*, 2012; Mikkola *et al.*, 2012), endurance and strength training are both thought to enhance recruitment of motor units of synergist muscles (Griffin and Cafarelli, 2005; Lucia *et al.*, 2000). Therefore, comparing untrained participants and athletes trained for endurance or strength could provide a valuable opportunity to clarify the functional role and underlying mechanisms of intermuscular interactions.

Using the approach developed in Bigot *et al.* (2011) for accurate assessment of pairwise interactions between electrophysiological signals in the time-frequency domain, the present study investigated the fatigue-related modulation of β intermuscular interactions between

synergist agonist muscles during maximal isometric knee extension contractions performed by untrained, strength-trained and endurance-trained participants. Our aim was to gain better understanding of the functional role of intermuscular coupling in the regulation of synergistic muscle activation during isometric maximal voluntary contraction, and to provide insights into the possible underlying mechanisms. As there are strong a priori reasons from the literature to expect significant effects of fatigue and group of participants on neuromuscular performance and intermuscular interactions, a series of planned comparisons tests was conducted to assess if differences in the dependent variables would depend on group membership and fatigue condition.

V.2.2. Methods

V.2.2.1. Participants

Twenty-six males free of known neuromuscular disorders or musculoskeletal knee injuries on their dominant side voluntarily participated in the study. The Strength-Trained group (ST) comprised ten elite rugby league players (age: 23.6 ± 2.9 years; size: 180.9 ± 4.5 cm; mass: 90.9 ± 6.3 kg; 5+ years experience at elite level) with extensive strength training experience (4-5 sessions per week over each training year), and who underwent an off-season general strength training period at the time of the experiment. The Endurance-Trained group (ED) consisted of seven trail runners (age: 37.1 ± 13.6 years; size: 173.8 ± 4.1 cm; mass: 65.0 ± 5.0 kg) engaged in heavy endurance training (> 4 times per week for 5 years minimum) without experience of regular strength training. The Control group (CO) consisted of nine recreationally physically active university students not involved in any specific training program (age: 25.4 ± 5.3 years; size: 177.9 ± 7.4 cm; mass: 74.8 ± 9.1 kg). The three groups were size-matched ($F_{2,23} = 3.28$, $p > .05$), but ED was older than CO and ST (all $t < 0.02$, $p < .05$). The body mass was different between all three groups ($F_{2,23} = 28.86$, $p < .05$). The local university ethics committee approved the study and informed consent was obtained from all participants.

V.2.2.2. Recordings

The net joint torque around the dominant knee was recorded using a calibrated dynamometer (System 4 Pro, Biodex Medical Systems, Shirley, NY, USA) at 1000 Hz.

Following skin preparation (Hermens *et al.*, 2000), surface EMG signal was recorded at 1000 Hz with a Biopac MP150 system (EMG100C amplifiers, EL503 Ag-AgCl 11 mm bipolar electrodes with a maximum 2 cm spacing; Biopac Systems Inc., Goleta, CA, USA) from two representative knee extensors: Vastus Medialis (VM) and Rectus Femoris (RF). The reference electrode was placed on the patella of the non-dominant leg.

All measurements were made with the participants seated in the dynamometer chair. The trunk and hips were firmly stabilized with straps to minimize extraneous movements. The thigh and shank on the dominant side were secured with straps to hold the knee and hip angles at 90 and 110 ° respectively. Torque and EMG data were automatically synchronized in the MP150 unit, recorded using AcqKnowledge software (Biopac, Systems Inc., Goleta, CA, USA) and analyzed offline.

V.2.2.3. Protocol

Following active warm-up, the experimental design consisted in three consecutive steps:

1: The participants performed three 5 s maximum voluntary contractions during isometric knee extension, with the rest period between each contraction set to 15 s as in Ferri-Morales *et al.* (2014).

2: The participants completed a fatiguing protocol of the knee extensors consisting of ten submaximal knee extension isometric contractions sustained to exhaustion a rest interval of 1 min between each contraction (Pääsuke *et al.*, 1999). The target torque was set at 40 % of the highest torque calculated on a 2 s window among the three maximum voluntary contractions performed at step 1.

3: The participants performed maximum voluntary contractions immediately after the fatiguing protocol with the same procedure as in step 1.

For all contractions, the participants were provided strong verbal encouragement and visual feedback of the produced torque.

V.2.2.4. Data processing

All computations were done using Matlab (Mathworks, Natick, MA, USA). All filters were zero-lag Butterworth type.

Maximum knee joint torque

The net torque recorded at the knee was low-pass filtered at 100 Hz with a 6th-order filter (Zhang *et al.*, 2010). The maximum knee extension torque (MVC) was defined as the average torque during a 2 s window in which the mean torque of the three maximum voluntary contractions was highest.

Holding time

For each fatiguing contraction, the holding time (HT) was defined as the duration between the first instant when the actual torque exceeded 90 % target torque for more than 3 s and the first instant when the participant did no longer sustain this effort for the same period.

Intermuscular interactions

EMG signals recorded during maximum voluntary contractions were high-pass filtered at 3 Hz with a 4th-order filter. In each fatigue condition, intermuscular interactions between unrectified high-pass-filtered EMG signals from VM and RF muscles were calculated in the time-frequency domain and their magnitude subsequently quantified using the WavCrossSpec software for wavelet coherence analysis (Bigot *et al.*, 2011) (see Figure 30 for an illustration of the processing steps). The magnitude of β intermuscular interactions (IM) was defined as the volume under magnitude-squared coherence values in the 15 - 35 Hz frequency band (Kattla and Lowery, 2010; Semmler *et al.*, 2013) where the correlation between EMG time-series was detected significant on the wavelet cross-spectrum (Bigot *et al.*, 2011).

V.2.2.5. Statistics

All dependent variables were tested for normality (Shapiro-Wilk test, $\alpha = .05$) and square root transformation was performed to achieve normal distribution when necessary (Borcard, 1998; Daumas, 1982). All data met the assumption of homogeneity of variances (Levene's test, all $p > .05$).

Given the numerous previously published studies on fatigue or central and neuromuscular adaptations to training (see, e.g., Introduction), planned comparisons through linear contrasts

between means were conducted to assess between-Group differences on HT during the fatiguing contractions, and to test for Group differences on MVC and IM in each fatigue condition (PRE, POST) according to their theoretical relevance (Howell, 2006).

Independent t-tests were used to assess between-Group differences between repetition 1 and 10 in HT decrease expressed as a proportion and transformed using arcsin square root transformation (De Muth, 2006).

Data are reported as mean \pm SD within the text and as mean \pm SE in Figures 32-34.

Significance was set at $p < .05$; a p-value between .05 and .10 was considered a trend.

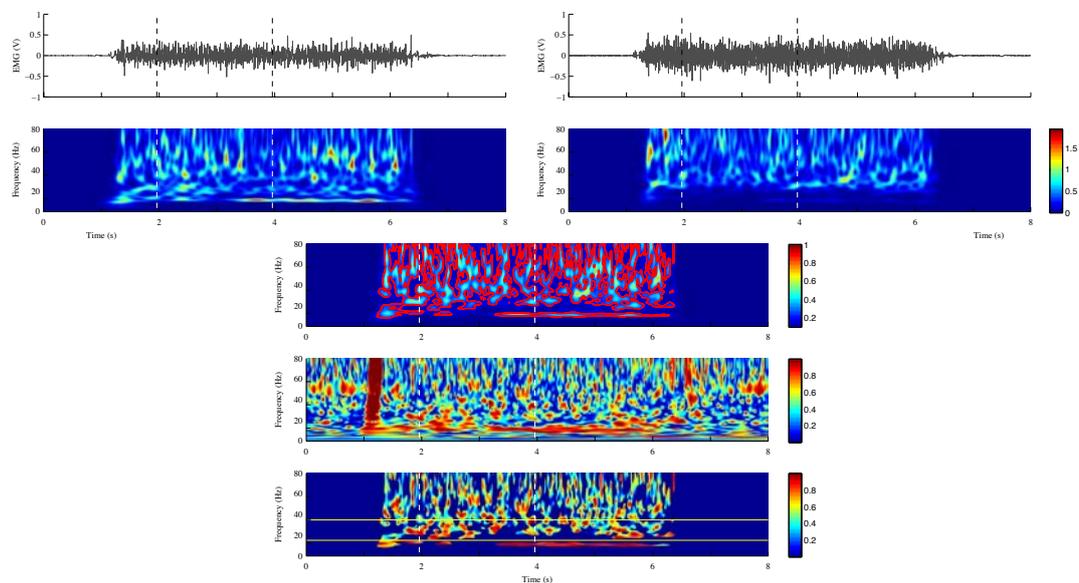


Figure 30: Illustration of the different steps used for time-frequency analysis of intermuscular interactions from a representative CO participant in the PRE fatigue condition. In each graph, the dashed vertical lines mark the beginning and the end of the 2 s period where the produced torque is maximum. First row: mean EMG signals from VM (left) and RF (right) muscles. Second row: wavelet auto-spectra of EMG time-series from VM (left) and RF muscles (right). Third row: wavelet cross-spectrum between the two EMG time-series; the red contours identify the areas in the time-frequency plane where the correlation between the EMG signals is significant. Fourth row: wavelet magnitude-squared coherence between the two EMG time-series. Fifth row: wavelet magnitude-squared coherence between the two EMG time-series where the correlation between the EMG signals is significant; the horizontal lines delimit the 15-35 Hz ‘beta’ frequency band.

V.2.3. Results

Figure 31 shows typical profiles of knee isometric extension torque and time-frequency maps of intermuscular interactions between EMG signals from VM and RF muscles.

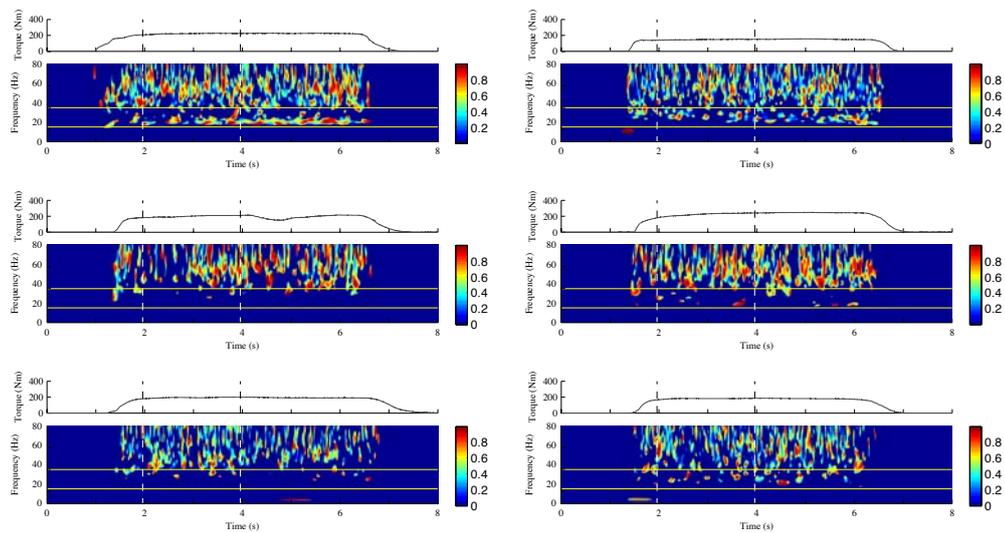


Figure 31: Typical knee net joint torque and map of intermuscular interactions between VM and RF muscles in the PRE (left panels) and POST (right panels) fatigue conditions for representative control (CO, upper panels), strength-trained (ST, middle panels) and endurance-trained (ED, lower panels) participants. In each panel, the upper graph shows the mean torque-time curve during maximal isometric knee extension, from 1 s before to 1 s after the 6 s contraction; the lower graph shows time-frequency plots of magnitude-squared coherence values where the correlation between EMG time-series was detected significant on the wavelet cross-spectrum, with the horizontal lines delimiting the 15-35 Hz ‘beta’ frequency band. On all graphs, dashed vertical lines mark the beginning and the end of the 2 s period where the produced torque is maximum.

Maximum knee joint torque (MVC)

Before fatigue (Figure 32, PRE), planned comparisons revealed that MVC was higher in ST than in both CO and ED ($F_{1,23} = 9.76$ and $F_{1,23} = 14.03$ respectively, $p < .05$), with no significant difference between CO and ED ($F_{1,23} = 0.66$, $p > .05$). After fatigue (Figure 32, POST), ST had higher MVC than both CO and ED ($F_{1,23} = 17.32$ and $F_{1,23} = 15.61$ respectively, $p < .05$), without significant difference between CO and ED ($F_{1,23} = 0.00$, $p > .05$). MVC was lower after than before fatigue in all groups, with a significant decrease by 25.84 % for CO, 20.53 % for ED and 18.20 % for ST (all $F_{1,23} = 37.88$, $p < .05$; Figure 32).

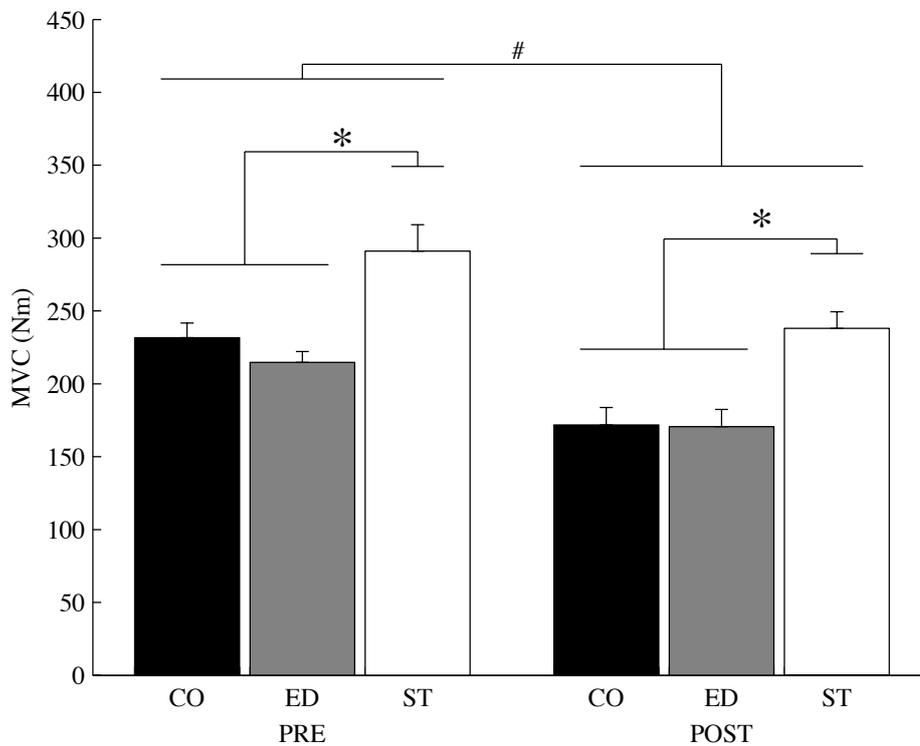


Figure 32: Mean (\pm SE) maximum knee joint torque (MVC) in control (CO), endurance-trained (ED) and strength-trained (ST) participants before (PRE) and after (POST) fatigue. ‘#’ indicates a significant *Fatigue* effect, ‘*’ indicates a significant difference compared with ST.

Holding time (HT)

Planned comparisons showed that mean HT over all participants significantly decreased from 106.15 ± 38.53 s to 45.26 ± 15.12 s between the first and the tenth contraction ($F_{1,23} = 101.54$, $p < .05$; Figure 33a). Subsequent analysis revealed that HT was longer in ED than in CO for the last contraction ($F_{1,23} = 4.74$, $p < .05$), without any significant difference between ST and ED ($F_{1,23} = 2.75$, $p > .05$) and ST and CO ($F_{1,23} = 0.46$, $p > .05$). The proportion of HT decrease between contraction 1 and 10 was higher in CO than in both ED and ST ($t = 2.67$ and $t = 2.21$ respectively, $p < .05$), without significant difference between ED and ST ($t = 0.87$, $p > .05$) (Figure 33b).

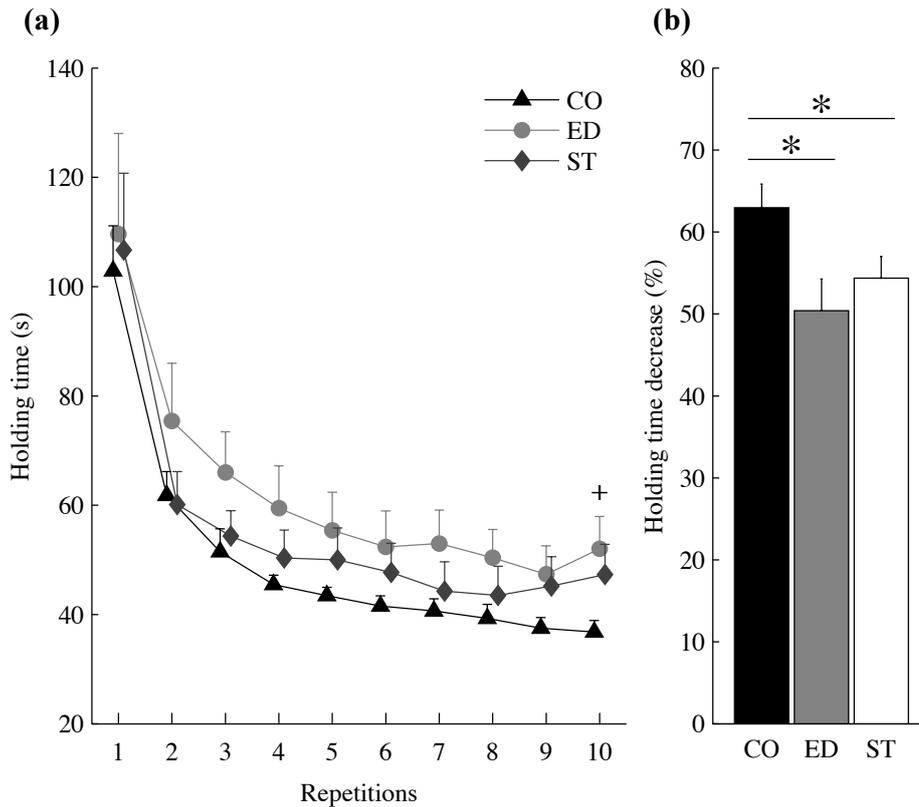


Figure 33: (a) Mean (\pm SE) holding time (HT) during fatiguing contractions performed by control (CO, \blacktriangle), endurance-trained (ED, \bullet) and strength-trained (ST, \blacklozenge) participants. The '+' symbol indicates significant difference between ED and CO. **(b)** Proportion of HT decrease between the first and the last contraction in CO, ED and ST. The '*' symbol indicates significant difference with CO.

β intermuscular interactions

Areas in the time-frequency plane where β intermuscular interactions were significant were detected in all participants, both before and after fatigue.

Before fatigue, the statistical analysis revealed that IM was higher in CO than in ED ($F_{1,23} = 5.06$, $p < .05$) and indicated a tendency for higher IM in CO than in ST ($F_{1,23} = 2.96$, $p = .09$) (Figure 34.b).

IM significantly decreased in CO after fatigue ($F_{1,23} = 4.93$, $p < .05$), whereas it remained stable between pre- and post-fatigue in both ED and ST ($F_{1,23} = 0.49$ and $F_{1,23} = 1.44$ respectively, $p > .05$), resulting in similar IM between groups after fatigue (CO vs. ED: $F_{1,23} = 0.44$, CO vs. ST: $F_{1,23} = 0.17$, ED vs. ST: $F_{1,23} = 1.13$; $p > .05$) (Figure 34.a).

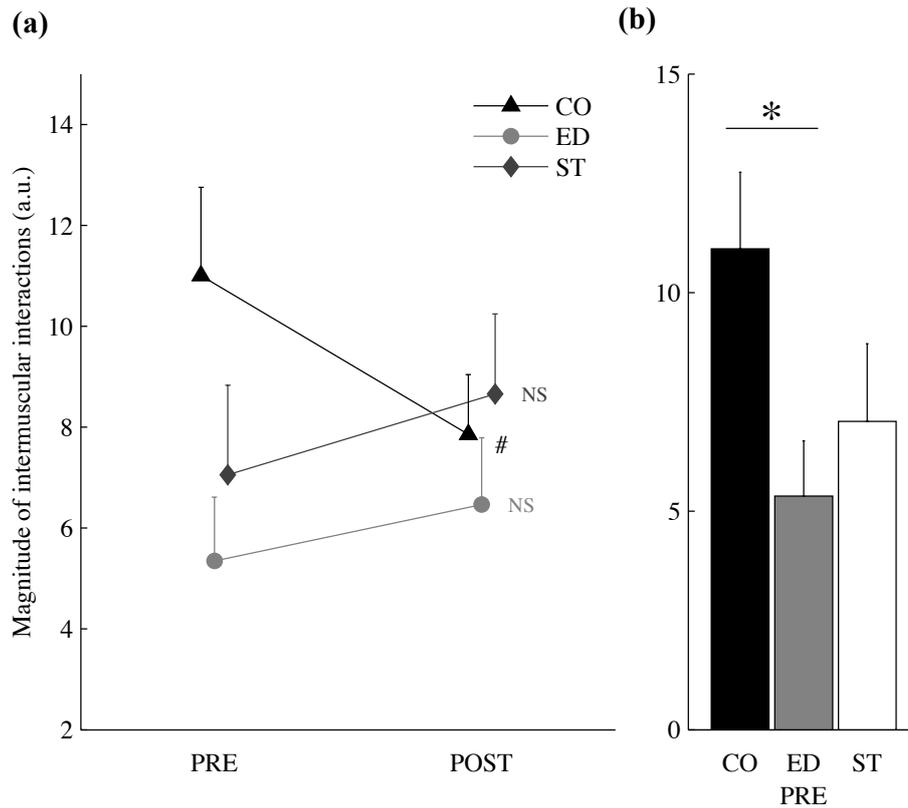


Figure 34: (a) Mean (\pm SE) magnitude of β intermuscular interactions (IM) before (PRE) and after (POST) fatigue in control (CO, ▲), endurance-trained (ED, ●) and strength-trained (ST, ◆) participants. ‘#’ indicates significant difference between pre- and post-fatigue for the marked group. (b) Mean (\pm SE) IM in CO, ED and ST before fatigue (PRE). ‘*’ indicates significant difference with CO.

V.2.4. Discussion

This study investigated the modulation of β intermuscular interactions between knee agonists during maximum isometric voluntary extensions performed before and after repetitive submaximal fatiguing contractions by untrained subjects and elite rugby league players and trail runners engaged for 5+ years in intense strength and endurance training, respectively. Through the time-frequency analysis of intermuscular interactions, we aimed to contribute to the understanding of the functional role and potential mechanisms underlying the regulation of synergistic activation of agonist muscles involved in torque production.

Maximum torque and holding time

The results on MVC revealed higher knee maximum torque in ST than in CO and ED before and after fatigue, and a significant decrease of MVC in all groups after fatigue. These findings

replicate Pääsuke *et al.* (1999) and agree with those showing greater training outcomes in strength-trained than in endurance-trained individuals (Glowacki *et al.*, 2004; Vila-Chã *et al.*, 2010). These changes in MVC can be readily explained by both morphological and neural adaptations to strength training (Folland and Williams, 2007) carried out by elite rugby league players in our ST group. The absence of difference in MVC between CO and ED agreed with Vila-Chã *et al.* (2010) but contrasts with Dal Maso *et al.* (2012) and Lattier *et al.* (2003) who reported similar MVC in endurance-trained and strength- or power-trained individuals. This apparent discrepancy may be explained by between-studies differences in the sport disciplines practiced by the participants.

The results showed that the decrease in HT during the fatiguing protocol was greater in CO than in ED and ST. The time to task failure was higher in ED than in CO during the last fatiguing contraction, without significant difference with ST. These results witnessed a progressive development of muscle fatigue, and support the conclusion that endurance training enhances the ability to withstand fatigue (Glowacki *et al.*, 2004; Pääsuke *et al.*, 1999). Besides, the lack of observed difference in HT among trained groups may be partly explained by the nature of the training program followed by ST, which did not comprise solely strength training during the rugby league season. Previous studies concluded that task failure for a submaximal isometric contraction could be attributed to the alteration of spinal and/or supraspinal central nervous mechanisms (Barry and Enoka, 2007), and specifically to the inability to sustain the initial descending drive and/or to spinal inhibitions via muscle afferents (Place *et al.*, 2006). In light of such findings, the differences observed in HT may be related to the different adaptations occurring to endurance and strength training in central neural pathways.

Although to be interpreted with caution due to morphological and structural adaptations occurring with training (e.g., Farup *et al.*, 2012), the results on MVC and HT suggested that the changes in the neuromuscular performance may be related to specific neural adaptations within motor cortex and spinal cord occurring to each training modality.

β intermuscular interactions

Even if we cannot exclude the possibility that a part of β intermuscular interactions may result from crosstalk artifacts inherent to surface EMG recordings, a first important finding was that significant IM were detected for all participants before and after fatigue. Given that β synchronous oscillatory activity of the muscles reflects some coupling among synergistic muscles (Kattla and Lowery, 2010), this finding provides further evidence that supports that intermuscular coupling may be considered as a fundamental mechanism for synergistic activation of agonist muscles.

A second key finding was that IM was higher in CO than in ED, which should be taken together with the strong trend observed toward higher IM in CO than in ST. Interestingly, from a motor control point of view, previous studies highlighted improved control of muscle activation in strength-trained athletes (Amarantini and Bru, 2015), enhanced neural processes underlying muscle contraction (Aagard *et al.*, 2002; Griffin and Cafarelli, 2005; Lucia *et al.*, 2000) and enhanced neural economy (Falvo *et al.*, 2010) following training. In light of these studies, our findings may be interpreted as a form of optimization of intermuscular coupling in trained subjects. In this view, the training-related modulation of β intermuscular interactions may reflect a possible mechanism contributing to the formation of muscle synergies or to the organization of synergist agonist muscles (De Marchis *et al.*, 2015) for improved neuromuscular performance. Based on previous studies reporting that intermuscular coherence could be dependent on the common oscillatory input from the corticospinal pathway (Farmer *et al.*, 2007), the differences in intermuscular coupling between the groups may be related to enhanced corticospinal excitability in endurance- (Adkins *et al.*, 2006 in animal model) and strength-trained individuals (Goodwill *et al.*, 2012).

The third important finding was that the fatigue-related decline in net torque for all groups was concomitant with a decreased IM for CO, while IM remained stable in ED and ST. Despite apparent discrepancy with previous studies on EMG-EMG coherence in the presence of fatigue, this finding is in fact congruent with increased β intermuscular interactions between submaximal contractions performed at similar absolute force before and after fatiguing contractions (Kattla and Lowery, 2010). Thus, in line with previous studies, our results emphasized the functional importance of intermuscular coupling to sustain a required

level of force during fatiguing isometric contractions. Further, the results indicated that fatigue-related modulation of intermuscular coupling seems different depending on whether or not training-related peripheral and central plasticity occurred. In untrained participants, the decrease in β intermuscular interactions could be regarded as altered coupling between synergist agonist muscles to the detriment of the neuromuscular performance. Although it is more difficult to arrive at a definite conclusion for trained participants, we can suggest that the absence of change in intermuscular coupling may be explained by the fact that the neural adaptations to training, such as those that occur at the corticospinal level, contributed to compensate for the deleterious effects of fatigue on intermuscular coupling. Overall, these findings provide evidence that intermuscular coupling would take part in the mechanisms underlying the synchronous activation of synergistic agonist muscles to maintain the performance of the neuromuscular system.

The conclusions drawn in the present study should be considered in regards to the reliability and the limitations of coherence analysis between electrophysiological signals (Farina *et al.*, 2014; van Asseldonk *et al.*, 2014). However, the present study introduces an objective method to render a meaningful interpretation of synchronization processes (Bigot *et al.*, 2011) by properly detecting statistical dependence between time series even when the number of trials is small (Pedrosa *et al.*, 2014).

V.2.5. Conclusion

The results of this study revealed higher β intermuscular interactions in CO than in ED and also showed a trend to higher IM in CO when compared to ST during maximal isometric knee extension contractions performed before fatigue. Moreover, the results showed that β intermuscular interactions decreased or remained stable with fatigue depending on whether or not the participants were strength- or endurance-trained. These findings suggested a form of optimization of intermuscular coupling associated with enhanced neuromuscular performance in trained individuals, which may be explained by adaptations induced by training at the corticospinal level. The results also emphasized the importance of intermuscular coupling as a mechanism that could take part in the maintenance of the neuromuscular performance during

voluntary contractions. These findings could contribute significantly to fundamental research in motor control and would find application in clinical kinesiology and rehabilitation (e.g., Grosse *et al.*, 2002). Future work should deepen these findings by cortico-muscular coherence analysis to provide information about the functional coupling between the cortex and the muscle during voluntary contractions.

V.3. Conclusion contribution expérimentale 1

L'objectif principal de cette contribution expérimentale était de mieux comprendre le rôle et la contribution du couplage intermusculaire dans la régulation des coordinations entre les muscles synergistes agonistes lors d'une contraction maximale volontaire et au-delà, de fournir des indices sur les mécanismes de contrôle spinaux et supra-spinaux susceptibles d'intervenir. Pour ce faire, nous avons utilisé l'analyse de cohérence EMG-EMG temps-fréquence réalisée à partir d'une méthode de transformée en ondelettes selon les recommandations élaborées dans la partie Contribution Expérimentale. Le principe était alors d'évaluer une modulation de cohérence entre deux muscles synergistes agonistes extenseurs du genou, à travers l'étude de deux paradigmes ayant un effet sur les capacités de production de force du système neuromusculaire : la fatigue et l'expertise sportive. Le protocole expérimental, réalisé avec des participants entraînés en force, en endurance et actifs mais non spécifiquement entraînés, impliquait donc des répétitions de contractions isométriques sous-maximales fatigantes dans le but d'instaurer une fatigue musculaire au niveau des muscles extenseurs du genou. Cette étude amène à plusieurs conclusions :

L'expertise sportive et la fatigue neuromusculaire génèrent des niveaux de performance musculaire différents

Cette étude a dans un premier temps démontré une variation des performances neuromusculaires entre les trois groupes de participants, avec i) une meilleure force produite lors de contractions maximales volontaires (MVC) pour les participants entraînés en force avant et après le protocole de fatigue, ii) un meilleur temps de maintien des contractions sous-

maximales pour les participants entraînés en endurance, associés à une diminution globale de la performance pour l'ensemble des participants suite à la progression d'une fatigue musculaire. La capacité de production de force maximale ainsi que la capacité à maintenir un niveau de force demandé ont été affectées par la fatigue (Gandevia *et al.* 1995 ; Fitts *et al.* 1996 ; Gibson 1985). Même si des adaptations structurales contribuent aux différences de performances relevées, ces résultats peuvent également être en partie expliqués par la plasticité nerveuse induite par l'entraînement, notamment au niveau du cortex moteur et au niveau spinal (Barry & Enoka, 2007 ; Jensen *et al.* 2005 ; Place *et al.* 2006 ; Dal Maso *et al.* 2012), ou par l'installation d'une fatigue musculaire (Bigland-Ritchie *et al.* 1997 ; Gruet *et al.* 2014).

Ces résultats confirment la pertinence de ces paradigmes pour étudier la contribution des mécanismes centraux dans la régulation des synergies entre les muscles agonistes, à travers l'analyse de cohérence intermusculaire β , qui quantifie un couplage fonctionnel entre les muscles, et peut être considérée comme le reflet de la contribution d'une commande centrale commune médiée par la voie cortico-spinale.

Le couplage intermusculaire est influencé par l'expertise sportive et la fatigue neuromusculaire

En parallèle des variations de performance observées, l'étude a mis en évidence une présence systématique de cohérence EMG-EMG β chez tous les participants avant et après fatigue, confirmant dans un premier temps la présence de couplage intermusculaire et, par conséquent, sa contribution en tant que mécanisme de contrôle de la coordination des muscles synergistes agonistes lors de la production d'un effort (Kattla & Lowery 2010 ; Danna Dos-Santos *et al.* 2010 ; De Marchis *et al.* 2015 ; Boonstra 2013 ; Dai *et al.* 2017 ; Frere *et al.* 2017).

Les analyses statistiques effectuées en condition de pré-fatigue ont révélé des valeurs de cohérence EMG-EMG β significativement plus élevées pour le groupe de participants non-experts en comparaison au groupe experts en endurance, avec une tendance allant dans le sens d'un même résultat en comparaison avec le groupe entraîné en force. Ces observations vont à l'encontre de notre hypothèse de départ qui proposait une augmentation de la cohérence

intermusculaire β avec l'expertise. Dans cette étude, les groupes de participants experts ont montré des valeurs de cohérence EMG-EMG β plus faibles pourtant associées à de meilleures performances musculaires. À l'image des travaux qui suggèrent que l'entraînement permet une économie neuronale à travers une amélioration des processus nerveux impliqués dans l'activité musculaire (Aagard *et al.* 2002; Griffin & Cafarelli 2005; Lucia *et al.* 2000 ; Falvo *et al.* 2010), nos résultats suggèrent une forme d'optimisation du couplage intermusculaire suite à une pratique sportive intensive en force et en endurance. Nous proposons d'interpréter ce résultat comme une forme d'optimisation liée aux adaptations neuronales induites de manière chronique par l'entraînement intensif dans chacune des deux spécialités sportives, notamment en termes d'excitabilité de la voie cortico-spinale (Wieir *et al.* 2012 ; Goodwill *et al.* 2012). Les variations de cohérence observées entre les muscles agonistes pourraient alors refléter un meilleur contrôle moteur chez les participants entraînés, tel qu'il l'a été proposé à travers d'autres indicateurs dans des études récentes (Amarantini & Bru 2015 ; Dal Maso *et al.* 2012). La modulation du couplage intermusculaire en fonction de l'expertise peut ainsi refléter un mécanisme de régulation des synergies entre les muscles agonistes (Danna-Dos Santos *et al.* 2014 ; De Marchis *et al.* 2015) au bénéfice d'une amélioration des performances.

Le couplage intermusculaire est altéré en condition de fatigue musculaire seulement chez les non-experts

Suite à l'installation d'une fatigue musculaire, nos résultats mettent en évidence une baisse de cohérence intermusculaire β chez les participants non-entraînés, mais aucune variation de cohérence pour les participants entraînés quelle que soit leur spécialité. Au premier abord, ces résultats sont surprenants puisqu'ils vont de nouveau dans le sens contraire de l'hypothèse que nous avons formulée. En effet nous nous attendions à une augmentation de la cohérence intermusculaire β en réponse à une fatigue musculaire (Kattla & Lowery, 2010 ; Danna-Dos Santos *et al.* 2010 ; Boonstra *et al.* 2008 ; Boonstra *et al.* 2009). Pourtant, au regard de l'altération de la performance neuromusculaire, nous pouvons interpréter nos résultats dans le même sens que les conclusions apportées par les études antérieures (Kattla & Lowery 2010 ; Danna-Dos Santos *et al.* 2010 ; Semmler *et al.* 2013 ; Chang *et al.* 2012). En effet, chez les

participants actifs mais non-experts, une diminution de cohérence EMG-EMG β est observée en parallèle d'une baisse importante de la force maximale produite en MVC, ce résultat met alors en évidence l'importance fonctionnelle du couplage intermusculaire pour maintenir un niveau de force demandé suite à la réalisation de contractions isométriques fatigantes. En d'autres termes, ce résultat démontre la contribution du couplage intermusculaire dans l'activation synchronisée des muscles agonistes, afin de maintenir la performance du système neuromusculaire.

L'absence de modulation de cohérence en présence de fatigue chez les groupes experts peut s'interpréter au regard des adaptations nerveuses engendrées suite à une pratique intensive, que ce soit en entraînement de force ou d'endurance (Goodwill *et al.* 2012 ; Weier *et al.* 2012). En particulier, la plasticité qui semblerait toucher la voie cortico-spinale pourrait compenser les effets délétères de la fatigue au niveau du couplage intermusculaire.

Chez les sujets non spécialistes en « force » ou en « endurance », les résultats mettent en évidence un rôle fonctionnel important de la cohérence intermusculaire β dans la génération d'un effort résultant. En effet, au regard de la baisse de performance après fatigue, la diminution du couplage intermusculaire entre les muscles synergistes agonistes, participerait à la perte de capacité de production de force autour de l'articulation en situation de fatigue musculaire. Dans ce contexte, la mesure de cohérence intermusculaire au sein de la bande de fréquences β peut se voir attribuer un rôle de marqueur de la fatigue musculaire.

Le couplage intermusculaire est fortement impliqué dans la performance neuromusculaire et témoigne de l'implication de processus supra-spinaux sous-jacents

L'ensemble de ces résultats sont en accord avec les hypothèses qui, d'un point de vue fonctionnel, suggèrent que le couplage intermusculaire participe à la régulation de l'activation synergique des muscles agonistes (Farmer *et al.* 2007 ; Poston *et al.* 2010 ; Winges *et al.* 2008). Quel que soit le type de population, ce couplage intermusculaire apparaît comme un élément important dans la capacité du système neuromusculaire à produire un effort mécanique.

Comme nous avons pu le voir en Introduction, l'analyse de cohérence intermusculaire β fournit une mesure objective d'une commande centrale commune impliquée dans le contrôle de la synchronisation des muscles lors d'une contraction volontaire (Lee *et al.* 2013 ; Negro & Farina 2011b ; Boonstra 2013). Cette commande commune est générée à partir du cortex moteur puis envoyée aux muscles à travers la voie cortico-spinale (Conway *et al.* 1995 ; Farmer *et al.* 1998 ; Kilner *et al.* 2000 ; Mima *et al.* 1999).

Dans cette étude, une partie des résultats suggère une altération de la commande de synchronisation des muscles synergistes agonistes en réponse à une fatigue musculaire. La fatigue instaurée entraîne donc une diminution de la commande commune dépendante du cortex, provoquant une baisse de synchronie entre les muscles et en bout de chaîne une diminution de la capacité de production de force. Cette interprétation attribue un rôle fonctionnel particulier à la commande centrale commune qui semble contribuer spécifiquement au contrôle et à la formation des synergies musculaires entre les muscles synergistes agonistes. D'après l'étude réalisée, la part commune de la commande envoyée aux muscles synergistes agonistes, majoritairement responsables de la production de la contraction volontaire, diminue en conséquence d'une fatigue musculaire. En accord avec Farina & Negro (2015), ceci pourrait refléter un mécanisme de régulation de l'activation des muscles impliqués dans la production d'un même effort mécanique, à partir d'une modification de la commande au niveau spinal et supra-spinal.

A travers cette première contribution expérimentale, qui fait appel à une méthode objective permettant une interprétation fiable des mécanismes de coordination intermusculaire (Bigot *et al.* 2011 ; Pedrosa *et al.* 2014), ce travail de thèse met en évidence la contribution du couplage intermusculaire dans la formation de synergies musculaires entre les muscles agonistes lors de la production d'une contraction maximale volontaire isométrique. La commande centrale commune reflétée par ce couplage intermusculaire semble alors en partie impliquée dans le contrôle de la coordination des muscles synergistes.

Cependant, comme nous l'avons souligné en introduction de ce travail de thèse, la performance musculaire ne se limite pas à l'activation des muscles agonistes mais comprend

également l'activation des muscles antagonistes, impliqués dans le phénomène de co-contraction (Falconer & Winter 1985 ; Kellis *et al.* 2003). La deuxième contribution expérimentale présentée dans la suite de ce document s'intéresse ainsi au couplage inter-musculaire entre les muscles agonistes et antagonistes.

Contribution expérimentale 2

VI. Contribution expérimentale 2

VI.1. Présentation de l'étude

Autour d'une articulation, la production d'une action motrice nécessite systématiquement l'activation simultanée des muscles antagonistes qui agissent dans le sens opposé à la direction de l'effort résultant et entraînent un phénomène de co-contraction (Falconer & Winter 1985 ; Kellis *et al.* 2003). La réalisation d'une tâche motrice nécessite alors la régulation de l'activité de l'ensemble des muscles agonistes et antagonistes situés de part et d'autre de l'articulation. Dans notre première contribution expérimentale, nous avons montré que le couplage intermusculaire participe directement à la coordination entre les muscles synergistes agonistes, participant au maintien des capacités de production de force du système neuromusculaire lors de la réalisation d'une contraction volontaire. Considéré comme le reflet d'une commande centrale commune aux muscles, ce couplage intermusculaire apparaît comme un des mécanismes responsables de la formation des synergies musculaires les plus appropriées aux conditions de réalisation d'une tâche donnée.

Dans le contexte du problème de redondance du système moteur humain, l'activation simultanée des muscles agonistes et antagonistes situés autour d'une même articulation renforce la redondance musculaire (Challis 1997 ; Prilutsky & Zatsiorsky 2002 ; Stokes & Gardner-Morse 1999, 2001), et rend de ce fait le contrôle de la coordination musculaire encore plus complexe. Ce phénomène soulève la question de la contribution des mécanismes nerveux centraux au contrôle de l'activité des muscles antagonistes et de la co-contraction agoniste-antagoniste.

D'un point de vue fonctionnel, la co-contraction correspond à un mécanisme mis en place pour protéger et stabiliser les articulations, mais également pour renforcer la précision du mouvement (Gribble *et al.* 2003 ; da Fonseca *et al.* 2006 ; van Soest *et al.* 2003). L'ensemble des études montre que la co-contraction entre les muscles agonistes et antagonistes est

modulée selon la tâche réalisée. Par conséquent, le niveau de co-contraction est constamment ajusté selon les contraintes internes et externes rencontrées (Milner *et al.* 2002 ; Jinha *et al.* 2006 ; Paquet & Quaine 2012 ; Snijders *et al.* 1987 ; Goislard de Monsabert *et al.* 2012). Un contrôle neural fin de l'activation simultanée des muscles agonistes et antagonistes apparaît donc crucial pour réguler de manière appropriée la raideur et la stabilité articulaire au cours de la tâche réalisée (Vera-Garcia *et al.* 2007 ; Lemon *et al.* 2008 ; Enoka 2015). Sans négliger l'implication des mécanismes spinaux dans le contrôle de l'activité antagoniste (De Luca & Mambrito 1987 ; Nielsen & Kagamihara 1992 ; Enoka 2015), la régulation de la co-contraction semble en grande partie provenir du niveau supra-spinal avec une implication directe de la commande centrale (Carolan & Caffarelli, 1985 ; Solomonow *et al.* 1988 ; Hakkinen *et al.* 1998 ; Dal Maso *et al.* 2012 ; Carolan & Caffarelli, 1985 ; Solomonow *et al.* 1988 ; Yoshitake *et al.* 2017 ; Geertsen *et al.* 2013 ; Hansen *et al.* 2005). Alors que certaines études suggèrent un contrôle différencié des muscles synergistes antagonistes (Levenez *et al.* 2008 ; Klass *et al.* 2008), d'autres travaux suggèrent l'implication d'une commande commune participant à la régulation de l'activité simultanée des muscles agonistes et antagonistes interprétée comme le reflet de « blocs de formation » des synergies musculaires (Semmler *et al.* 2002, 2004 ; Santello 2014). Ceci a particulièrement été montré au niveau de la main lors de la réalisation de tâches distinctes (Valero-Cuevas *et al.* 1998 ; Valero-Cuevas 2000 ; Maier & Hepp-Reymond 1995 ; Santello & Fuglevand 2004 ; Reilly & Schieber 2003, Santello & Fuglevand 2004 ; Weiss & Flanders 2004 ; Klein-Breteler *et al.* 2007). L'ensemble des études soulignent l'importance de la commande centrale commune dans la coordination musculaire et plus précisément dans la formation de synergies permettant l'activation de plusieurs muscles fonctionnellement liés, simplifiant ainsi le contrôle des coordinations entre les muscles de la main (Ting & McKay 2007 ; Bizzi *et al.* 2008 ; Valero-Cuevas *et al.* 2000 ; Tresch *et al.* 2009 ; Santello 2014). Cependant, les conclusions apportées par la majorité de ces études restent au stade d'hypothèses, si bien que les mécanismes nerveux de contrôle des muscles synergistes agonistes et antagonistes, et de régulation de la co-contraction, sont encore mal compris (Hirashima *et al.* 2016 ; Keenan *et al.* 2011 ; Wang *et al.* 2015).

La seconde contribution expérimentale de ce travail de thèse vise donc à étudier les mécanismes impliqués dans la régulation simultanée de l'activité des muscles agonistes et antagonistes, et ainsi des niveaux de co-contraction, qui comme nous venons de le présenter sont modulés selon les contraintes imposées par la tâche.

Comme nous l'avons souligné en introduction, la main est l'un des systèmes musculo-squelettiques les plus complexes du corps humain. Composée de plus d'une quarantaine de muscles, intrinsèques et extrinsèques, mono-articulaires et pluri-articulaires qui mobilisent « seulement » 23 ddl, la main présente une importante redondance musculaire, ce qui lui permet une grande flexibilité d'action mais rend le contrôle nerveux extrêmement complexe. En raison de sa complexité articulaire, la main illustre parfaitement le phénomène de co-contraction agoniste-antagoniste (Snijders *et al.* 1987 ; Schieber 1995 ; Santello 2002 ; Maier & Hepp-Reymond 1995 ; Valuero-Cuevas *et al.* 2000) et constitue un modèle d'étude remarquable pour mieux comprendre les mécanismes de contrôle responsables de la régulation de ce phénomène (Latash *et al.* 2008, 2016 ; Santello 2014). Dans ce contexte, les résultats de Goislard de Monsabert *et al.* (2012) que nous avons détaillés en introduction de ce document de thèse nous intéressent plus particulièrement. Les auteurs mettent en effet en évidence une modulation du niveau de co-contraction entre muscles fléchisseurs et extenseurs de la main en fonction du rôle fonctionnel attribué aux muscles extenseurs lors d'une flexion résultante des doigts réalisée dans deux conditions différentes (préhension d'un objet *versus* appui sur une surface), ce qui offre ainsi la possibilité de manipuler le niveau de co-contraction agoniste-antagoniste lors d'une même tâche fonctionnelle résultante de flexion isométrique des doigts. Ces résultats nous permettent alors d'appréhender le contrôle moteur sous-jacent et d'explorer les mécanismes nerveux impliqués dans la modulation de la co-contraction.

L'analyse de cohérence intermusculaire (EMG-EMG) permet d'évaluer les mécanismes nerveux impliqués dans le contrôle de la coordination des activations musculaires. Cette approche, mise en œuvre dans le respect des recommandations méthodologiques que nous avons élaborées, semble particulièrement adaptée pour évaluer l'implication des mécanismes nerveux centraux dans le contrôle de l'activité des muscles synergistes agonistes et

antagonistes et ainsi de la co-contraction. Plusieurs études ont démontré que le couplage intermusculaire participe à la régulation de l'activité des muscles synergistes de la main (Kattla & Lowery 2010 ; Danna Dos Santos *et al.* 2010 ; Fisher *et al.* 2002 ; Semmler *et al.* 2003, 2004 ; Poston *et al.* 2010 ; Jesunathadas *et al.* 2013). Ces travaux mettent en évidence l'implication d'une commande commune cortico-spinale dans la régulation des coordinations musculaires au niveau des muscles de la main (Kattla & Lowery 2010 ; Poston *et al.* 2010 ; Jonhston *et al.* 2005). La distribution d'une telle commande à certaines paires de muscles dépendrait alors des caractéristiques de la tâche (Bremner *et al.* 1991) mais également des propriétés anatomiques et du rôle fonctionnel de chacun des muscles sollicités (Winges *et al.* 2006, 2008 ; Jesunathadas *et al.* 2013 ; Jonhston *et al.* 2005). La plupart des études supposent ainsi que la commande centrale commune participe au contrôle de l'activité musculaire de manière spécifique selon la fonction assurée par les muscles de la main.

Afin de mieux comprendre les mécanismes participant à la régulation de la co-contraction agoniste-antagoniste, l'intérêt de l'analyse de cohérence ne se limite pas à la bande de fréquences β (De Luca & Mambrito 1987 ; Hansen *et al.* 2002 ; Laine & Valero-Cuevas 2017). Comme nous l'avons détaillé en introduction de ce travail de thèse, différentes bandes de fréquences sont typiquement impliquées dans la contraction musculaire (De Vries *et al.* 2016 ; Nazarpour *et al.* 2012), chacune issue d'une structure nerveuse spécifique (Gwin & Ferris 2012 ; Boonstra *et al.* 2008, 2013 ; Frere *et al.* 2017). L'analyse de cohérence EMG-EMG dans ces différentes bandes de fréquences peut ainsi révéler des stratégies de coordination neuronale dépendantes de la tâche (Laine & Valero-Cuevas 2017 ; Frere *et al.* 2017). La présence de cohérence intermusculaire dans des basses fréquences, i.e. α [3-15 Hz], a récemment été mise en évidence dans la régulation de l'activité des muscles antagonistes autour de l'articulation du coude (Yoshitake *et al.* 2017), et plus spécifiquement au niveau de la main, une cohérence EMG-EMG concernant des fréquences plus élevées, i.e. γ [31-60 Hz], a été révélée lors de tâches de préhension d'un objet (Ouyang *et al.* 2014). L'analyse de la cohérence EMG-EMG en α et en γ fournit des informations complémentaires susceptibles de renseigner sur les différentes sources à l'origine de la commande commune envoyée aux

muscles (Heroux & Gandevia 2013 ; Nazarpour *et al.* 2012 ; Laine & Valero-Cuevas 2017 ; Reyes *et al.* 2017).

Afin de comprendre de manière concrète la contribution des mécanismes de contrôle à la régulation de l'activité antagoniste et du niveau de co-contraction, des travaux récents s'accordent sur la nécessité d'interpréter l'analyse de cohérence intermusculaire au regard des équilibres articulaires et coordinations musculaires mis en jeu dans la main en termes mécaniques (Latash *et al.* 2014 ; Latash 2016 ; Winges *et al.* 2006). Ainsi, pour nous permettre de tirer des conclusions solides sur le rôle fonctionnel de la cohérence EMG-EMG dans chacune des bandes de fréquences α , β et γ dans le contrôle de la contribution des muscles synergistes agonistes et antagonistes à l'effort résultant, l'étude s'est appuyée sur un modèle biomécanique de la main permettant une estimation des forces exercées individuellement par les muscles, adapté à partir du modèle proposé par Vigouroux et collaborateurs (Vigouroux *et al.* 2007 ; Domalain *et al.* 2009 ; Goislard de Monsabert *et al.* 2012. Ce modèle de la main, prend en compte les quatre doigts longs (index, majeur annulaire et auriculaire), le pouce et l'articulation du poignet. Chaque doigt est considéré comme une structure mécanique sous la forme de segments rigides indéformables représentant les os, reliés par des liaisons mécaniques sans frottement correspondant aux articulations. Le modèle musculo-squelettique de la main inclut au total 23 ddl mobilisés par 42 muscles. Afin d'estimer chacune des 42 forces musculaires exercées au cours de la tâche de préhension, la modélisation résout les équations d'équilibre statique des moments de forces à chaque ddl à l'aide d'une procédure d'optimisation non-linéaire avec contraintes, selon un critère de minimisation de la somme des stress musculaires (cf. Annexe : *Modèle musculo-squelettique de la main*).

Notre seconde contribution expérimentale a donc pour objectif d'étudier la modulation des tensions musculaires, de la co-contraction et de la cohérence EMG-EMG dans les bandes de fréquences α (3-12 Hz), β (15-35 Hz) et γ (35-60 Hz), entre les muscles fléchisseurs et extenseurs de la main, lors d'une flexion isométrique maximale des doigts réalisée dans deux configurations cinématiques différentes : préhension d'un objet (*power grip*) *versus* appui sur

une surface (*finger pressing*). Cette approche propose donc de confronter l'analyse de cohérence intermusculaire dans les gammes de fréquences α , β et γ au comportement mécanique en termes de coordinations des forces musculaires individuelles agonistes et antagonistes, tout en manipulant les niveaux de co-contractions entre les muscles agonistes fléchisseurs et antagonistes extenseurs et ainsi le rôle fonctionnel des muscles antagonistes pour une même flexion fonctionnelle isométrique et maximale des doigts. Cette deuxième contribution expérimentale a fait l'objet d'une publication : Charissou, C., Amarantini, D., Baurès, R., Berton, E., Vigouroux, L. (2017). [Effects of hand configuration on muscle force coordination, co-contraction and concomitant intermuscular coupling during maximal isometric flexion of the fingers](#). *European Journal of Applied Physiology*, 117:2309-2320. La réalisation de cette étude nous a conduit à formuler les hypothèses suivantes :

- Une modulation de la cohérence intermusculaire dans chacune des trois bandes de fréquences analysées, de manière spécifique aux paires de muscles considérées en fonction de la configuration cinématique de la main (*power grip vs. finger pressing*), ainsi que du rôle fonctionnel attribué aux muscles antagonistes. Au regard de la modulation également attendue sur les forces musculaires, les différences observées sur les valeurs de cohérence EMG-EMG pourraient refléter la contribution des mécanismes de régulation de l'activité musculaire agoniste et antagoniste à la formation des synergies musculaires.
- Une corrélation entre la modulation de la cohérence EMG-EMG, et en particulier du couplage intermusculaire mesuré au sein de la bande de fréquences β , et la variation du niveau de co-contraction agoniste-antagoniste. Une telle corrélation pourrait mettre en évidence la contribution du couplage intermusculaire dans la régulation de la co-contraction agoniste-antagoniste.

VI.2. Effets de la configuration de la main sur la coordination des forces musculaires, le niveau de co-contraction et le couplage intermusculaire associé lors de flexions isométriques maximales des doigts

VI.2.1. Introduction

A fundamental feature of the musculoskeletal system is the high degree of redundancy, i.e., a greater number of muscles than articular degrees of freedom (DoF). As a consequence, muscle force combinations are infinite to achieve most isometric and dynamic motor actions, providing a large flexibility but making the control extremely complex (D'Avella *et al.* 2003). Understanding which mechanisms govern muscle force coordination and co-contraction of synergistic agonist and antagonist muscles is a central theme of research. As emphasized in recent studies (e.g., Hirashima and Oya 2016), a crucial question yet to be answered is how the central nervous system (CNS) solve such redundancy.

Regarding the control of muscle activation in voluntary contractions, it has been suggested that motoneurons of synergistic muscles share common corticospinal drives (Farmer *et al.* 2007) resulting in intermuscular coupling (Kattla and Lowery 2010). This coupling is traduced by the oscillatory synchronicity of electromyographic (EMG) activity in synergistic muscle pairs, often called 'EMG–EMG coherence' (e.g., Danna-Dos-Santos *et al.* 2010). Previous studies reached a broad consensus that EMG-EMG coherence provides a comprehensive index of intermuscular coordination (Charissou *et al.* 2016; De Marchis *et al.* 2015). Through this approach, it was demonstrated that intermuscular coupling takes part to the regulation of muscle activities (Farmer *et al.* 2007; Siemionow *et al.* 2010) and the importance of such coupling was emphasized as a mechanism responsible for the maintenance of the neuromuscular performance (Charissou *et al.* 2016; Danna-Dos Santos *et al.* 2010). Also, even though it is a highly debated issue (Farina *et al.* 2014), coherence between pairs of EMG signals would reflect common central drive to muscle pairs (Boonstra 2013; Farmer *et al.* 1998, 2007) and can thus be taken as a sensitive tool to explore common neural inputs implicated in the control of synergistic muscle activation during voluntary contractions (Lee *et al.* 2014; Power *et al.* 2006; Wings *et al.* 2006). Associated with different neural

processes, coordinated intermuscular coupling can arise from divergent descending oscillatory pathways (Heroux and Gandevia 2013; Nazarpour *et al.* 2012). Typically, the modulation of EMG-EMG coherence in the ‘alpha’ (α) frequency band impacts postural muscles and involuntary contractions (Boonstra *et al.* 2008; Kattla and Lowery, 2010). There is every possibility that some of the α band coherence is of subcortical origin (Hansen *et al.* 2005; Poston *et al.* 2010) but it is also thought to be mediated by spinal sources (Budini *et al.* 2014; Norton and Gorassini 2006). Coherence in the ‘beta’ (β) frequency band has been linked with voluntary isometric contractions and is likely to reflect oscillatory drives from the corticospinal pathway (Chang *et al.* 2012; Gwin and Ferris 2012). Changes in the ‘gamma’ (γ) frequency band have been associated with efferent drives to muscles during very strong tonic contractions and cognitive processes, such as focused attention, resulting from cortical-originating signals (Mima *et al.* 2000). In light of previous studies on intermuscular synchronization (Poston *et al.* 2010; Wings *et al.* 2008), it may be proposed that, for a given task, modification of intermuscular coherence could represent a mechanism that contributes to the coordination of muscular forces according to the functional roles attributed to the muscles. Thus, the modulation of EMG-EMG coherence in the α , β and γ frequency bands could reflect mechanisms that solve synergistic muscle coordination – specifically reflecting a way of controlling agonist-antagonist co-contraction.

The hand and fingers is one of the most complex musculoskeletal systems and its fine control allows extremely diverse and complex movements. With 23 DoF and over 40 muscles, mostly polyarticular each mobilizing several DoF, the regulation of hand muscle coordination is extremely specific. The hand thus represents a reliable model that could bring further knowledge to current understanding of the mechanisms participating in the control of muscle force coordination between synergistic muscles, especially at the co-contraction level. Previous studies on hand musculoskeletal modelling demonstrated that muscle coordination patterns and force distribution are task-specific (Valero-Cuevas *et al.* 2009). Especially, muscle force coordination and the functional role of the hand extensors can differ depending on whether hand contractions involve gripping objects or finger-pressing on a plane surface, though in both configurations the same functional task is required which is to perform

voluntary flexion of the fingers (Goislard de Monsabert *et al.* 2012; Snijders *et al.* 1987). During finger-pressing (see Fig. 1.a), hand extensors are weakly mobilized, at a lower level than flexors, and are engaged in the hand joint postural stabilisation. Conversely, during power grip (see Fig. 1.b), extensors are highly employed, approximately at the same level than flexors, and play a major functional role for system equilibrium. These observations suggest that muscle coordination strategies, co-contraction and consequently concomitant intermuscular coupling, differ between these two configurations of hand force application for a same functional task of finger flexion.

The aim of the present study was to better understand the neural mechanisms underlying the control of musculoskeletal redundancy. We harness the unique opportunity offered by hand contractions to clarify the functional significance of EMG-EMG coherence, reflecting tailored neural drive to hand muscles, in the control of muscle force coordination and in the regulation of co-contraction between synergistic agonist and antagonist muscles. The proposed approach thus combines hand/wrist musculoskeletal modelling (Goislard de Monsabert, 2012) – used to quantify mechanical outcomes in terms of hand muscle tensions and agonist-antagonist co-contraction – and time-frequency wavelet-based EMG-EMG coherence (Bigot *et al.* 2011; Charissou *et al.* 2016) – used to quantify intermuscular coupling in the alpha-, beta- and gamma-range. Power grip and finger-pressing were studied with the aim of changing the functional role of wrist and fingers muscles for a same functional maximal isometric finger flexion. Based on previous research (Johnston *et al.* 2005; Poston *et al.* 2010), we hypothesized pair-specific differences in EMG-EMG coherence values between power grip and finger-pressing, related to modulation of muscle force coordination. A correlation between intramuscular coherence, especially in the beta-range, and the level of agonist-antagonist co-contraction was expected. Such a linear association could reflect the functional importance of intermuscular coupling as a mechanism that contributes to the control of co-contraction.

VI.2.2. Methods

VI.2.2.1. Participants

Thirteen right-handed males (age: 24.8 ± 3.7 years; height: 176.8 ± 6.8 cm; weight: 74.2 ± 10.7 kg, hand length: 19.1 ± 1.2 cm; hand width: 8.7 ± 0.5 cm; mean \pm SD), free of known neuromuscular disorders or musculoskeletal hand injuries on their dominant side, were recruited in the study. All participants were physically active university students not involved in any specific training program. Written informed consent was obtained from all of them according to the Declaration of Helsinki. The study followed institutional ethics board guidelines for research on humans.

VI.2.2.2. Protocol

Participants were seated in a comfortable position with their right arm placed on a rigid support so that the shoulder was flexed at 0° and abducted at 45° . The elbow was flexed at 90° and the forearm and wrist held in a neutral position. Participants were asked to perform maximal voluntary flexion contractions of the fingers in two different configurations of force application presented in random order (Figure 35). During “power grip” contractions (Power), participants held a 3.5-cm custom-made hand dynamometer between the bottom of the palm of the hand and middle phalange of the fingers, excluding the thumb to avoid its influence on finger force coordination (Vigouroux *et al.* 2011). During “finger-pressing” contractions (Press), participants kept their hand horizontal and pressed vertically on the support with the index, major, ring and little fingers (Li *et al.* 1998). In each hand configuration, they performed five 6-s maximal contractions with strong verbal encouragements. They were allowed 2-min rest between contractions and 5-min rest between configurations to prevent muscle fatigue. Three participants were excluded from analysis because they failed to comply with the instruction to not overstretch the fingers in Press.

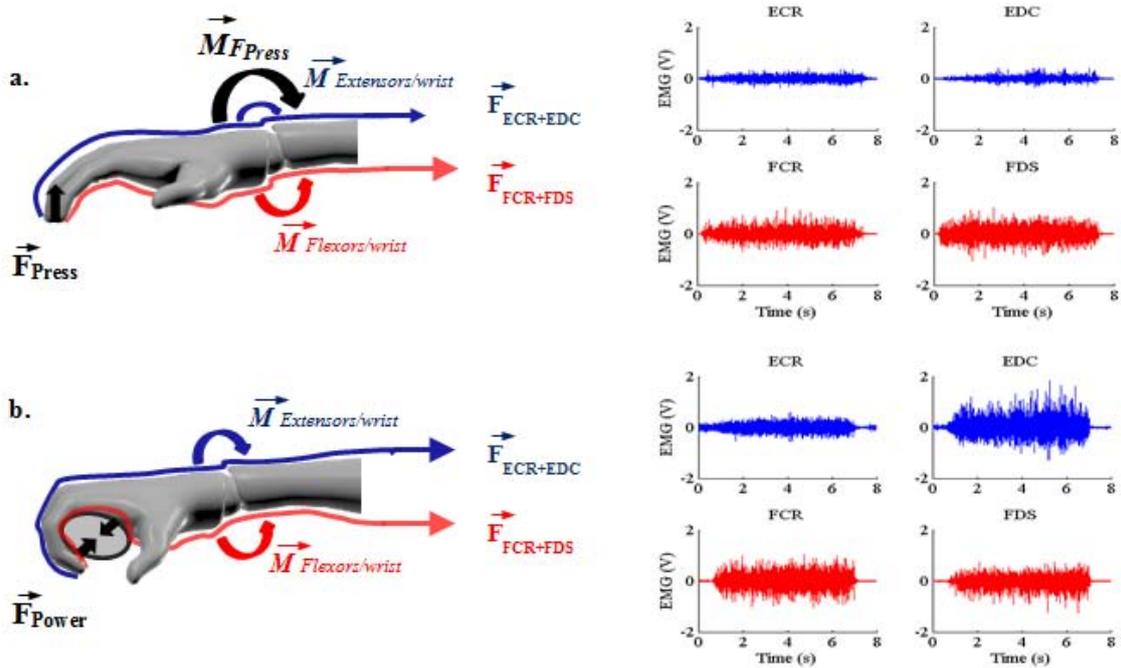


Figure 35: Schematic representation of the two different configurations of finger force application in which participants performed maximal voluntary finger isometric flexion contractions: **a.** “Finger-pressing” (*Press*) and **b.** “Power grip” (*Power*). \vec{F}_{Power} and \vec{F}_{Press} represent the force produced in the direction normal to the contact surface in *Power* and *Press*, respectively. $\vec{M}_{Flexors/wrist}$, $\vec{M}_{Extensors/wrist}$ and $\vec{M}_{FPpress}$ represent the moments of force about the wrist joint. In each hand configuration, $\vec{F}_{ECR+EDC}$ and $\vec{F}_{FCR+FDS}$ represent the tension of extensor and flexor muscles, respectively. The right panels show high-pass filtered (3 Hz, 4th-order zero-lag Butterworth) EMG activity of ECR, EDC, FCR and FDS muscles in *Press* (upper panels) and in *Power* (lower panels). Note that with *Press*, the grip force generates a wrist moment (curved black arrow) leading to a low requirement of extensor mechanical action. With *Power*, no wrist moment is generated by the grip forces (black arrows) since the latter are balanced inside the hand-object mechanical system, this mechanical aspect thus explaining the higher wrist extensor muscle tensions required to balance the mechanical action of finger flexors at the wrist level. Such mechanical phenomenon leads to different muscle coordination which can be identified on the corresponding EMG patterns.

VI.2.2.3. Recordings

The experimental setup was largely inspired by the work of Goislard de Monsabert *et al.* 2012. In brief:

Forces and moments produced by the fingers were recorded by a 6-axis force/torque sensor (Nano25-E, ATI Industrial Automation, Apex, NC, USA) at 1 kHz. In *Press*, the force sensor was fixed on the support; in *Power* it was enclosed by 2 steel plates to apply the required mechanical effort.

3-D positions of the fingers, hand and forearm segments and of the dynamometer (in Power) or the surface (in Press) were recorded at 125 Hz by an 8-camera system (MX T40, Vicon, Oxford, UK) with 33 spherical reflective markers of 6-mm diameter (Figure 36).



Figure 36: Illustration of the 3D marker placement used to record the hand joint angles further used as input for hand musculoskeletal modeling.

After suitable skin preparation (Hermens *et al.* 2000), muscle activities were collected at 2 kHz by using a surface EMG system (MP150; Biopac Systems Inc., Goleta, CA, USA) with Ag-AgCl 11-mm bipolar electrodes (2 cm spacing). Flexor digitorum superficialis (FDS), flexor carpi radialis (FCR), extensor digitorum communis (EDC), and extensor carpi radialis (ECR) were taken to represent finger flexors (FF), wrist flexors (WF), finger extensors (FE) and wrist extensors (WE), respectively. Using the recommendations in Vigouroux *et al.* (2015), pairs of surface electrodes were placed along the direction of muscle fascicles of right FDS, FCR, EDC and ECR muscles (Fig. 3.) from anatomical description, palpation and a series of functional tests including finger and wrist flexion and extension contractions.

Moreover, the quality of the electrical signal was inspected through a visual feedback using the software AcqKnowledge (BIOPAC, Systems Inc., Goleta, CA, USA), before the beginning of voluntary isometric contractions to assess correct EMG sensors location in the desired target muscle.

VI.2.2.4. *Data processing*

All computations were performed using MatLab (Mathworks, Natick, MA, USA).

Maximal net force: After calibration matrix application of the force/torque sensor and low-pass filtering (10 Hz, 4th-order, zero-lag Butterworth), maximal net force was calculated as mean normal force computed on the 0.5-s time interval of interest of highest force production.

Muscular tensions: A musculoskeletal model of the entire hand including wrist and fingers (Goislard de Monsabert *et al.*, 2012) was used to estimate muscular forces over the time period of interest in the two configurations of force application. This model considered bones as rigid bodies articulated around 16 articulations with 23 DoF and mobilized by 42 muscles. The muscle moment arms of muscle tendons across each joint were estimated from the finger joint angles computed using 3D hand kinematics and the data of Chao *et al.* (1989) and Lemay and Crago (1996). The underdetermined set of static moment equilibrium equations stating that the external force moments are counterbalanced by the muscle force moments at each DoF was solved using nonlinear constrained optimization to determine the muscle tensions which minimize the following muscle stress criterion:

$$\min \sum_m \left(\frac{t_m}{PCSA_m} \right)^4$$

where t_m and $PCSA_m$ are respectively the muscle tensions and the physiological cross-sectional area of muscle m .

For the nine participants for whom the optimization process converged to a global minimum of the cost function in less than 1,000 iterations, tension of finger and wrist flexors muscle group was then obtained by summing FF and WF tensions, while that of the finger and wrist extensors muscle group was quantified by summing FE and WE tensions, (Vigouroux *et al.* 2015). Noteworthy is that INT was not considered in the analysis as EMG was not collected from these muscles and they do not cross the wrist joint. Finally, muscle group tensions were used to compute co-contraction between finger and wrist flexors and extensors according to the expression given by Falconer and Winter (1985).

EMG-EMG coherence: Given strong a priori evidence from the literature that Press and Power functionally differ by the specific role of the wrist extensors (Snijders *et al.* 1987), this

work focused on ECR/FCR, ECR/FDS and ECR/EDC muscle pairs. For each muscle pair, intermuscular coherence analysis was performed using the approach described in Charissou *et al.* (2016; see ‘Intermuscular interactions’ in Methods and Appendix A), which:

- Takes advantage of time-frequency analysis to account for how the oscillatory patterns of EMG change with time;
- Presents the crucial advantage to assess coherence with values corresponding to a truly significant level of dependence between the EMG time-series, particularly when the number of trials is small (Bigot *et al.* 2011).

First, EMG-EMG coherence was calculated in the time-frequency domain using the WavCrossSpec software (Bigot *et al.* 2011; available for download at: http://www.math.u-bordeaux1.fr/~jbigot/Site/Software_files/WavCrossSpec.zip). In WavCrossSpec, the parameters ‘nvoice’ (i.e., the scale resolution of the wavelet), ‘J1’ (i.e., the number of scales used in the wavelet analysis) and ‘wavenumber’ (i.e., the Morlet mother wavelet parameter) optimally set respectively to 7, 50 and 10 based on the processing of simulated data, to provide a satisfactory compromise between time and frequency resolution for the identification of oscillatory activity on the [0.32·10⁻² : 0.23 : 79.97] Hz frequency range. To meet the theoretical and practical recommendations of previous studies (e.g., Bigot *et al.* 2011; McClelland *et al.* 2012), magnitude-squared coherence (Figure 37, fourth row) was computed from unrectified high-pass filtered (3 Hz, 4th-order zero-lag Butterworth) EMG time-series (Figure 37, first row) as follows:

$$R_{EMG1/EMG2}^2(\omega, u) = |S_{EMG1/EMG2}(\omega, u)|^2 / (S_{EMG1}(\omega, u) S_{EMG2}(\omega, u)')$$

where $S_{EMG1/EMG2}(\omega, u)$ is the wavelet cross-spectrum between the two EMG time-series at frequency ω and time u (Figure 37, third row); $S_{EMG1}(\omega, u)$ and $S_{EMG2}(\omega, u)$ are wavelet auto-spectra of EMG time-series at frequency ω and time u . (Figure 37, second row). Refer to Bigot *et al.* (2011) for detailed equations.

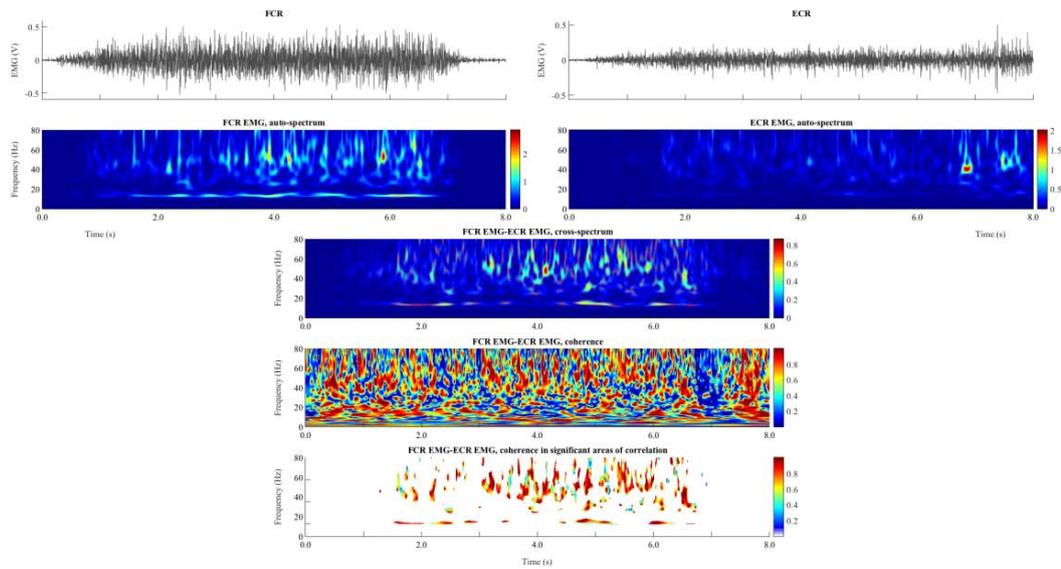


Figure 37: Illustration of the different steps involved in the calculation of time-frequency wavelet-based EMG-EMG coherence (muscle pair: ECR/FCR; configuration: *Press*). First row: mean EMG signals from FCR (left) and ECR (right) muscles. Second row: wavelet auto-spectra of EMG time-series from FCR (left) and ECR muscles (right). Third row: wavelet cross-spectrum between the two EMG time-series; the red contours identify the areas in the time-frequency plane where the correlation between the EMG signals is significant. Fourth row: wavelet magnitude-squared coherence between the two EMG time-series. Fifth row: wavelet magnitude-squared coherence between the two EMG time-series where the correlation between the EMG signals is significant. In each frequency band (α : 8-12 Hz; β : 15-35 Hz; γ : 35-60 Hz), EMG-EMG coherence value was defined as the volume under magnitude-squared coherence values in the 0.5-s time window of interest where the correlation between the EMG time-series was detected significant on the wavelet cross-spectrum.

Then, EMG-EMG coherence was quantified in ‘alpha’ (α), ‘beta’ (β) and ‘gamma’ (γ) frequency bands. In agreement with previous intermuscular coherence studies (Danna Dos Santos *et al.* 2010; Kattla and Lowery 2010), boundaries were respectively set as follows: α , 8-12 Hz; β , 15-35 Hz; γ , 35-60 Hz. In each frequency band, EMG-EMG coherence value was calculated as the volume under magnitude-squared coherence values in the time window of interest where the correlation between the EMG time-series was detected significant on the wavelet cross-spectrum (Figure 37, fifth row).

VI.2.2.5. Statistics

All kinetic variables met normality (Shapiro-Wilk test, $\alpha = 0.05$) and homogeneity of variance (Levene's test, all $p > 0.05$) assumptions. Student t-tests were used to assess between-

Configuration effects (Press *vs.* Power) on maximal net force (N = 10), predicted muscular tensions and co-contraction (N = 9). A 2 Configuration (Press *vs.* Power) × 2 Muscle Function (Flexors *vs.* Extensors) repeated-measures ANOVA was performed on muscle group tensions (N = 9). For each muscle pair and frequency band, an ANCOVA was firstly performed on EMG-EMG coherence (N = 10) with Configuration as a within-participant factor and maximal net force as a co-variable, to check if EMG-EMG coherence was influenced by the Configuration while controlling for the exerted net force. Indeed, it is yet unclear how exerted net force may i) affect EMG-EMG coherence (Farina *et al.* 2014; Heroux and Gandevia 2013; Semmler *et al.* 2003; Witte *et al.* 2007), and ii) have a different influence on EMG-EMG coherence depending on the Configuration. Importantly, this analysis failed to show any significant interaction between Configuration and the maximal net force (all $p > 0.05$), showing a lack of correlation between EMG-EMG coherence and maximal net force for each Configuration. However, EMG-EMG coherence values failed to meet both normality and homogeneity of variance assumptions. As used in other studies in the presence of skewed distribution (e.g., Vrána *et al.* 2005), permutation tests with bootstrapping technique (Efron and Tibshirani 1993) with 10,000 replications were thus conducted for each muscle pair and frequency band to test between-Configuration differences on EMG-EMG coherence irrespective of the maximal net force. A significant effect of Configuration was declared significant if the observed difference between Power and Press was outside the 95% confidence interval of the newly built 10,000 mean differences distribution under the null hypothesis. Finally, Pearson's correlations were tested between co-contraction and EMG-EMG coherence for each muscle pair and frequency band (N = 9).

Data are reported as mean with 95% CI within the text and Figs. 3-4. The level of significance was set at $p < 0.05$ for all tests.

VI.2.3. Results

VI.2.3.1. Maximal net force and muscular tensions

Statistical analysis revealed greater maximal net force in Power than in Press (232.14 N, 95% CI = [188.59 : 275.68] *vs.* 76.13 N, 95% CI = [66.55 : 85.70]; $t_8 = 7.59$, $p < 0.05$), in

association with significant differences in all estimated muscular tensions (all $t_8 > 2.13$, $p < 0.05$): between Press and Power the tensions developed by WE, FE and FF increased in mean respectively by $\times 1.40$, $\times 0.92$ and $\times 3.04$ the corresponding difference of maximal net force, whereas WF tension decreased in mean by $\times 1.44$. These differences resulted in significantly increased tensions developed by the finger and wrist flexors and extensors between Press and Power ($F_{1,32} = 29.34$, $p < 0.05$; Figure 38.a.), with a significant main Muscle Function effect ($F_{1,32} = 41.61$, $p < 0.05$) but no significant interaction between Configuration and Muscle Function ($F_{1,32} = 0.98$, $p > 0.05$).

As a consequence, co-contraction between finger and wrist flexors and extensors was significantly higher in Power than in Press (mean difference = 48.08 %, 95% CI = [24.57 : 71.60]; $t_8 = 4.62$, $p < 0.05$; Figure 38.b.).

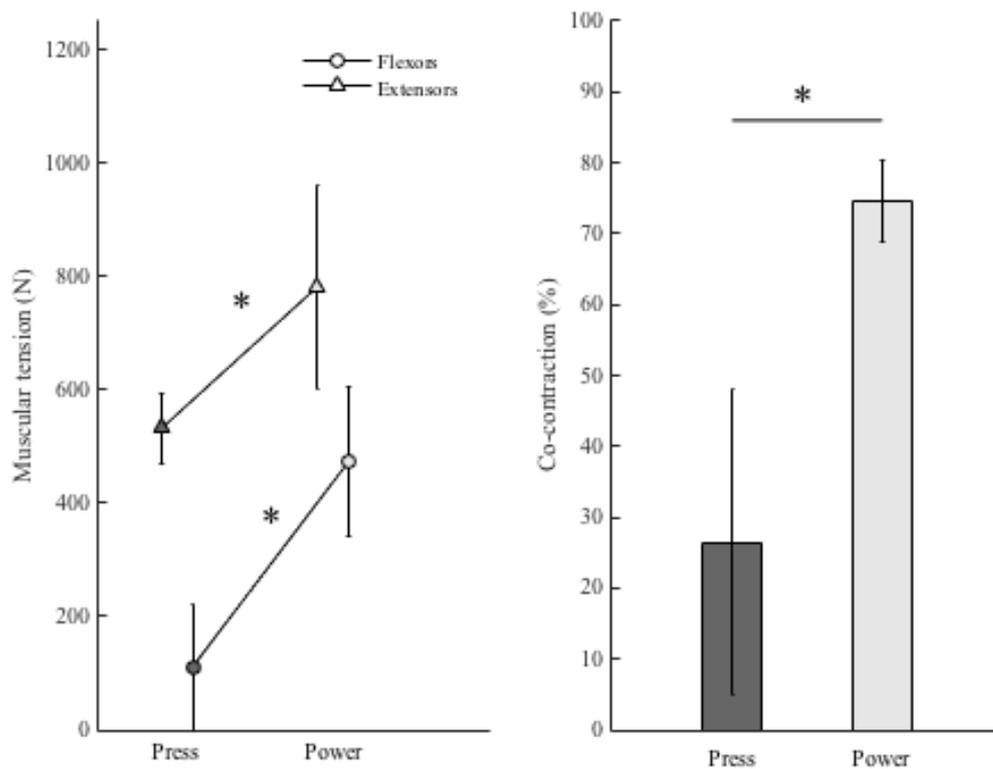


Figure 38: (N = 9) **a.** Tensions of finger and wrist flexors and extensors during maximal isometric contractions in *Press* and *Power*. **b.** Corresponding co-contraction levels in *Press* and *Power*. * Indicates a significant *Configuration* effect.

VI.2.3.2. EMG-EMG coherence

Figure 39.a. show typical profiles of the normal force exerted by the fingers and typical time-frequency maps of EMG-EMG coherence between ECR and FCR muscles in Press (left) and Power (right).

A first important qualitative result was that the detection of significant areas of intermuscular interactions in the time-frequency plane differed depending on the muscle pair (i.e., ECR/FCR, ECR/FDS or ECR/EDC) and the Configuration level (i.e., Power or Press). For example, significant areas of correlation between EMG time-series were detected for all participants in all muscles pairs in Press and in Power in the γ (35-60 Hz) frequency band. A similar finding was observed in terms of detection for, e.g., ECR/EDC muscle pair in Press in the β (15-35 Hz) frequency band, whereas, on the contrary, no significant area of correlation between EMG time-series were found for, e.g., ECR/FCR muscle pair in Power in the α (8-12 Hz) frequency band.

Noteworthy is that the proposed ANCOVA pre-analysis performed on EMG-EMG coherence (see 'Statistics' section) showed that the lack of correlation between EMG-EMG coherence and maximal net force was true for all Configuration levels, whatever the frequency band. These findings allow one to compare EMG-EMG coherence results between Power and Press irrespective of the exerted maximal net force.

Statistical analysis revealed that β EMG-EMG coherence was significantly lower in Power than in Press for both ECR/FCR (mean difference = 0.191, 95% CI = [0.05 : 0.241]; $p < 0.05$) and ECR/EDC (mean difference = 0.494, 95% CI = [-0.047 : 0.941]; $p < 0.05$) muscle pairs, with no significant difference for ECR/FDS (Figure 39.b., middle). In the gamma-range (γ), statistical analysis showed lower EMG-EMG coherence in Power than in Press for ECR/EDC muscle pair (mean difference = 1.003, 95% CI = [0.439 : 1.567]; $p < 0.05$), with no significant difference for both ECR/FCR and ECR/FDS (Figure 39.b., right). Permutation tests disclosed significant difference of α EMG-EMG coherence between Press and Power for all muscle pairs (all $p > 0.05$) (Figure 39.b., left).

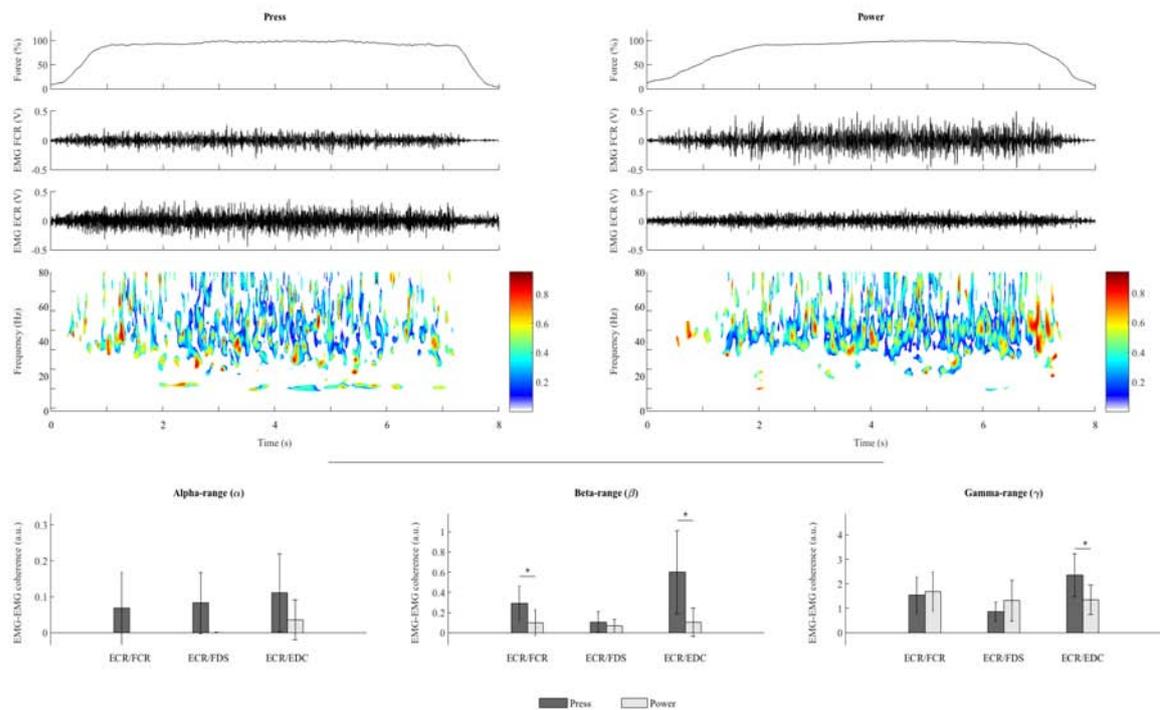


Figure 39 : **a.** Typical net force (first row), EMG signal from ECR and FCR (second and third rows, respectively), and maps of EMG-EMG coherence between ECR and FCR muscles where intermuscular interactions were significant on the wavelet cross-spectrum (forth row) in *Press* (left panels) and *Power* (right panels) for a representative participant. **b.** EMG-EMG coherence values in the alpha-range (8-12 Hz, α ; left column), the beta-range (15-35 Hz, β ; middle column) and the gamma-range (35-60 Hz, γ ; right column) for ECR/FCR, ECR/FDS and ECR/EDC muscle pairs during maximal voluntary isometric flexion contraction of the fingers in *Press* and *Power* (N = 10). * Indicates a significant *Configuration* effect.

VI.2.3.3. Correlations between co-contraction and EMG-EMG coherence

Pearson's correlation analysis between co-contraction and EMG-EMG coherence showed significant negative correlation between levels of co-contraction and β EMG-EMG coherence for ECR/FCR muscle pair ($r = -0.65$, 95% CI [-0.86 : -0.26]; $t_{16} = 3.42$, $p = 0.003$) and ECR/EDC muscle pair ($r = -0.47$, 95% CI [- 0.77 : -0.01]; $t_{16} = 2.15$, $p = 0.04$). For both muscle pairs (see Figure 40 for ECR/FCR), the lower was β EMG-EMG coherence, the higher was agonist-antagonist co-contraction between finger and wrist flexors and extensors. For all other frequency bands and muscles pairs (including EDC/FCR, EDC/FDS and FCR/FDS, not presented here) the analysis did not reveal any significant correlation between co-contraction and EMG-EMG coherence (all $t_{16} < 0.89$, $p > 0.05$).

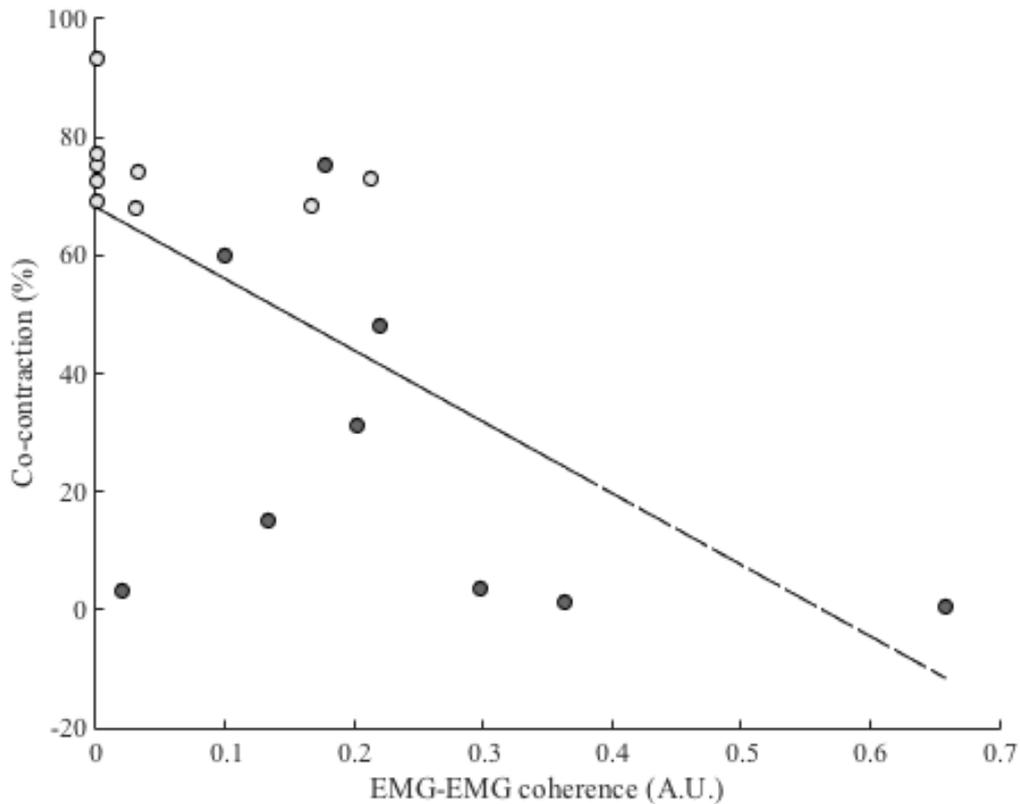


Figure 40: Correlation between co-contraction of finger and wrist flexors and extensors and β (15-35 Hz) EMG-EMG coherence for ECR/FCR muscle pair ($N = 9$). The light grey and dark grey dots represent observations in *Power* and in *Press*, respectively; the black line shows the best fit linear regression. The Pearson product-moment correlation coefficient is -0.65 (95% CI = $[-0.86 : -0.26]$), with significant negative linear association between co-contraction and EMG-EMG coherence ($p = 0.003$).

VI.2.4. Discussion

Based on an original approach, which combines for the first time musculoskeletal biomechanical modelling and intermuscular coherence analysis, this study compares muscular tensions, co-contraction and intermuscular coupling between finger and wrist flexors and extensors during two different configurations of maximal finger force application. Our key results demonstrated first, that the modulation of muscle force coordination and intermuscular coherence are strongly related to the task constraints, and second, that a linear association exists between agonist-antagonist co-contraction and beta-range intermuscular coupling for the primary agonist-antagonist muscle pair.

VI.2.4.1. Maximal net force and muscular tensions

As expected, Power and Press differed greatly in muscle force coordination. Greater maximum net force was obtained in Power than in Press in association with i) higher tensions developed by WE, FE and FF, and ii) lower tension developed by WF. These results showed that Configuration-related changes in maximal net force were not accompanied by a trivial or a proportional modulation of muscle tensions. Each muscle tension demonstrated a specific pattern of change between Press and Power, suggesting that muscle-synergy patterns used to perform maximal voluntary flexion contractions of the fingers are highly dependent on the configuration of finger force application. During Press, the extensors were weakly solicited and coupled with a classical role of joint stabilisation, resulting in low-level of co-contraction. Conversely, during Power, the extensors were highly mobilized to serve the functional role of system equilibrium, culminating in high level of co-contraction. These results were comparable to those reported for both configurations in the literature (Goislard de Monsabert *et al.* 2012) and demonstrated task-related changes in muscle force coordination (Nazarpour *et al.* 2012; Valero-Cuevas *et al.* 2009). Consequently, co-contraction level was different between the two configurations. The higher co-contraction observed in Power has been explained previously (Snijders *et al.* 1987) by specific mechanical configuration in which the contribution of extensors was needed to equilibrate unintended flexion moments caused by finger flexors at the wrist joint level. Our data thus demonstrated that muscle coordination patterns differed according to the configuration of finger force application, although the functional demand to exert maximal voluntary flexion was similar between Power and Press. Together with the possibility to discuss between-Configuration differences on EMG-EMG coherence irrespective of the maximal net force, these findings confirm that the proposed comparison between Power and Press is relevant to investigate the modulation of EMG-EMG coherence according to different muscle coordination and functional role of muscles for a similar given task.

VI.2.4.2. EMG-EMG coherence

Concomitantly with the above changes in muscle forces, our results revealed significant differences in the magnitude of EMG-EMG coherence, with different modulation patterns in

both the frequency band (α , β or γ) and the muscle-pair (ECR/FCR, ECR/FDS or ECR/EDC) according to the configuration (Press vs. Power). One cannot exclude the possibility that a part of EMG-EMG coherence may result from crosstalk artifacts inherent to surface EMG recordings, especially among the forearm muscles (Kong *et al.* 2010). Nevertheless, our experimental design devoted particular attention to EMG sensors placement (see ‘2.3. Recordings’ section) and the same electrode placement was maintained during all the experiment. We thus are confident in the fact that cross-talk artifacts or electrode placement (Keenan *et al.* 2011) cannot explain the differences observed on EMG-EMG coherence between the two Configurations.

The statistical pre-test revealed that the difference observed between Press and Power in the absolute maximal net force did not influence the magnitude of EMG-EMG coherence. This result contributes to the open debate on the influence of net exerted muscle force/torque on the strength of intermuscular coupling (Farina *et al.* 2014; Heroux and Gandevia, 2013). In agreement with Poston *et al.* (2010), this finding provides direct support for a net force-independent modulation of intermuscular coherence during voluntary maximal flexion contraction of the wrist and fingers muscles. It suggests an involvement of force-independent mechanisms constraining the concurrent activation of multiple hand muscles according to the configuration of finger force application. Importantly for the purpose of the present study, the observed lack of significant correlation between EMG-EMG coherence and maximal net force for each Configuration allows discussing for differences in EMG-EMG coherence values depending only on the Configuration.

Beta-range (β) intermuscular coupling

The main findings of our study concern beta-range (β) intermuscular coupling. In the β (15-35 Hz) frequency band, significant EMG-EMG coherence was detected for all muscle pairs in both configurations. This first result is consistent with the identification of β intermuscular synchronization between synergistic muscles (Boonstra *et al.* 2008; Poston *et al.* 2010). In addition, the magnitude of EMG-EMG coherence was different between Power and Press only for ECR/EDC and ECR/FCR. For these two muscle pairs the strength of beta-range intermuscular coupling was lower in Power than in Press, while no significant difference was

found for ECR/FDS. This finding is in line with Wings *et al.* (2008) indicating that the modulation of β EMG-EMG coherence is muscle-pair specific. In view of the results obtained from hand modelling, it is particularly relevant to note that the lower strength of intermuscular coupling observed in Power than in Press was concomitant with the increased tension developed by wrist extensors identified with the musculoskeletal model outputs. Our results are thus consistent with the hypothesis that beta-range intermuscular coupling is a mechanism that may take part in the regulation of muscle force coordination (Charissou *et al.* 2016; De Marchis *et al.* 2015). Moreover, we extend the evidence provided by Wings *et al.* (2006) that β EMG-EMG coherence differs according to muscle functional role determined by task constraints.

Furthermore, our study is the first to the best of our knowledge, to show a direct link between agonist-antagonist co-contraction and β EMG-EMG coherence. Our results from hand modelling indeed showed that Configuration-related changes in muscle tensions led to greater agonist-antagonist co-contraction in Power than in Press. Interestingly, correlation analysis revealed significant negative correlations between the level of co-contraction and beta-range intermuscular coupling for ECR/FCR and ECR/EDC, that is for the two muscle pairs specifically associated with a significant effect of Configuration on β EMG-EMG coherence. Especially, with a r value of -0.65 ($p = 0.003$) the correlation between the level co-contraction and EMG-EMG coherence for ECR/FCR muscle pair indicates linear association between co-contraction and intramuscular coupling for the primary agonist-antagonist muscle pair. For ECR/EDC muscle pair, although the correlation is significant ($p = 0.04$), it becomes more difficult with a weak r value of -0.45 to find support for a linear relationship between co-contraction and intermuscular coupling. In line with Pizzamiglio *et al.* (2017), who recently suggested that ~ 40 -100 Hz intermuscular coupling could take part in regulating the co-contraction of arm muscles, these novel findings suggest that the modulation of β EMG-EMG coherence may reflect a mechanism contributing to muscle-pair specific regulation of co-contraction between synergistic agonist and antagonist muscles. Our results thus highlight that muscle-pair specific modulation of intermuscular coupling could take part in the “tuning of muscle activations” (von Tscherner *et al.* 2011) and in the mechanisms underlying the

regulation of agonist-antagonist co-contraction. Even if the conclusions should be considered in regards to the reliability and the limitations of coherence analysis between electrophysiological signals (e.g., Farina *et al.* 2014), β -band coherence is generally considered to be of cortical origin and it is likely “that the primary motor cortex is involved in the generation of EMG–EMG coherence between hand muscles in the β -band during grip tasks” (Lee *et al.* 2014). In this view, our findings strengthen the idea formulated by Poston *et al.* (2010) that the relative contribution of spinal and supraspinal mechanisms is modulated according to tasks constraints and beyond muscle contribution and functional role. Furthermore, our results on tailored modulation of beta-range intermuscular coupling between Press and Power provides additional arguments sustaining a muscle-pair specific distribution of common neural inputs to the hand muscles (Johnston *et al.* 2005) during maximal voluntary isometric flexion contraction of the fingers. These results support the view that central mechanisms are directly involved in the regulation of agonist-antagonist muscle co-contraction (Dal Maso *et al.* 2012; Mullany *et al.* 2002). Our study thus provides new evidence that muscle-pair specific beta-range intermuscular coupling would take part in the regulation of muscle redundancy around hand joints, especially at the level of agonist-antagonist co-contraction.

Alpha-range (α) intermuscular coupling

In the α (8-12 Hz) frequency band, statistical analysis showed no significant effect of Configuration on intermuscular coupling, whatever the studied muscle pair. This finding is not consistent with previous studies that showed that hand postural function was associated with modulation of α EMG-EMG (Poston *et al.* 2010). However, from a more qualitative point of view, our results showed that the presence of EMG-EMG coherence in the α (8-12 Hz) frequency band was different according to both the muscle pair and the hand configuration. Especially, an absence of α EMG-EMG coherence was identified for all subjects only in Power and only for the ECR/FCR muscle pair. This finding was concomitant with the modulation of the level of co-contraction between Press and Power, associated with the postural functional role of ECR during Press. One could thus suggest that α EMG-EMG coherence was specifically required between synergistic agonist and antagonist muscles

acting around the wrist when the extensors were specifically involved as joint stabilisers. Our results may thus support the importance of alpha-range intermuscular coupling between agonist and antagonist muscles as a key mechanism in the control of joint stabilisation. Even if previous studies have reported that α -band coherence may be mediated by spinal sources (Budini *et al.* 2014; Norton and Gorassini 2006), further work is needed to investigate the involvement of spinal mechanisms in the regulation of agonist-antagonist co-contraction when the task needs particular heeding requisites for joint stability.

Gamma-range (γ) intermuscular coupling

In the γ (35-60 Hz) frequency band, significant intermuscular coherence was found for all studied muscle pairs in both Press and Power configurations. This finding is consistent with the relation previously established between γ EMG-EMG coherence and strong contractions (Gwin and Ferris 2012). However, significant modulation of γ EMG-EMG coherence was found for ECR/EDC muscle-pair only, with higher strength of intermuscular coherence in Press than in Power. Although it is difficult to arrive at a definitive conclusion with regards to literature, we can suggest that the observed pair-specific modulation of gamma-range (γ) intermuscular coherence between synergistic antagonist muscles may reflect the implication of efferent drives involved in very strong tonic contractions and of cognitive processes, such as focused attention (Mima *et al.* 2000). Brown *et al.* (1998) suggested that gamma-range oscillations may reflect binding of functionally associated cortical elements. Thus, non-intuitively in view that power grip was seen only in humans and highly-developed monkeys (Marzke *et al.* 2015), our findings may suggest that attentional resources and complex integration of sensory information are used during hand contractions in both configurations, with greater involvement during finger-pressing.

VI.2.5. Conclusion

The present work harnesses the opportunity offered by hand contractions and combined musculoskeletal and time-frequency coherence analysis to better understand the neural mechanisms underlying the control of muscle force coordination and co-contraction between agonist and antagonist synergistic muscles. Although further studies are needed to test

whether our conclusions can be extended to other muscles than those acting around finger and wrist joints selected in the present study, our findings emphasized the functional importance of intermuscular coupling as a mechanism that could take part in the control of muscle force synergies and agonist-antagonist co-contraction. These findings contribute to a better fundamental understanding of neural hand motor control mechanisms, which could help in the development of diagnostic procedures and clinical rehabilitation (Boonstra 2013).

VI.3. Conclusion contribution expérimentale 2

L'objectif de cette deuxième contribution expérimentale était d'approfondir la compréhension des mécanismes de contrôle de la contraction volontaire impliqués dans la régulation des coordinations entre les muscles synergistes agonistes et antagonistes, et d'éclaircir la contribution de ces mécanismes à la régulation du niveau de co-contraction agoniste-antagoniste. Pour ce faire, nous avons pour la première fois combiné deux approches : une analyse de cohérence EMG-EMG temps-fréquence en ondelettes dont la pertinence a préalablement été démontré (Bigot *et al.* 2011), et une estimation des tensions individuelles produites par les muscles, réalisée à travers l'utilisation de la modélisation musculo-squelettique de la main. Ces deux approches ont été appliquées aux données recueillies lors d'un protocole expérimental constitué de flexions isométriques maximales des doigts réalisées selon deux configurations cinématiques distinctes permettant de manipuler le niveau de co-contraction : *power grip (Power) vs. finger pressing (Press)*.

Le principe était alors d'évaluer une modulation de cohérence entre plusieurs paires de muscles synergistes agonistes et antagonistes agissant autour des doigts et du poignet en fonction de la configuration cinématique de la main, ceci au regard de la modulation de la répartition des tensions musculaires individuelles entre les muscles sollicités et du niveau de co-contraction agoniste-antagoniste.

Les conditions de réalisation de la tâche influencent la performance musculaire, la répartition des tensions musculaires individuelles et le niveau de co-contraction agoniste-antagoniste

L'étude montre tout d'abord une meilleure force produite en flexion maximale isométrique des doigts en condition de préhension, i.e. *Power*, comparativement à la condition d'appui sur une surface, i.e., *Press*. En parallèle, les résultats issus du modèle biomécanique de la main ont révélé une modulation de l'ensemble des tensions musculaires produites par les muscles fléchisseurs et extenseurs des doigts et du poignet selon la configuration cinématique de la main allant dans le sens d'une augmentation des tensions musculaires et d'une augmentation du niveau de co-contraction en *Power* comparativement à *Press*.

L'ensemble des résultats montrent que les patterns de synergies musculaires utilisés pour réaliser une flexion isométrique maximale des doigts sont largement influencés par les conditions d'application de la force résultante, ce qui d'une manière générale renforce l'hypothèse d'un effet de la tâche sur la coordination des forces musculaires (Milner *et al.* 2002 ; Jinha *et al.* 2006 ; Paquet & Quaine 2012 ; Snijders *et al.* 1987 ; Goislard de Monsabert *et al.* 2012).

Ces premières analyses nous permettent de confirmer l'intérêt de l'utilisation d'une tâche réalisée selon deux configurations cinématiques distinctes afin d'analyser la modulation de la cohérence intermusculaire en fonction des coordinations musculaires, du niveau de co-contraction agoniste-antagoniste et du rôle fonctionnel attribué aux muscles.

En raison de la disparité retrouvée dans les résultats des études qui se sont intéressées à l'effet de la force externe produite sur les valeurs de cohérence (Witte *et al.* 2007, 2014 ; Heroux & Gandevia 2013 ; Castronovo *et al.* 2015), il s'est avéré indispensable de tester un tel effet sur nos données au préalable de l'analyse de l'effet de la configuration cinématique sur la cohérence EMG-EMG. Les tests statistiques réalisés ont permis de conclure l'absence d'un lien entre la modulation de cohérence EMG-EMG et celle de la force maximale produite en flexion des doigts, ce qui nous a par la suite permis de discuter la modulation de la cohérence intermusculaire en fonction de la configuration cinématique de la main de manière indépendante à la force maximale résultante produite.

La cohérence EMG-EMG est modulée de manière « paire spécifique » en fonction de la configuration cinématique de la main.

Si l'on s'intéresse dans un premier temps au couplage intermusculaire, quantifié par une cohérence EMG-EMG β , les résultats montrent une modulation du couplage entre les deux conditions de configurations cinématiques de la main, pour deux paires de muscles : ECR/EDC et ECR/FCR, allant dans le sens d'un couplage plus élevé en *Press* qu'en *Power*. Il est particulièrement intéressant de constater qu'un couplage plus faible en *Power* qu'en *Press* est paradoxalement associé à des tensions plus élevées produites par les muscles extenseurs. Au regard du comportement mécanique mis en évidence par la modélisation de la main, ces résultats semblent indiquer que le couplage intermusculaire est impliqué dans la variation tâche-dépendante des coordinations musculaires. Les contraintes imposées par la tâche sont associées à une modulation du couplage seulement entre certaines paires de muscles, en particulier la paire de muscle directement impliquée dans la co-contraction agoniste-antagoniste, ce qui appuie l'hypothèse que le couplage intermusculaire reflète un mécanisme qui contribue à la régulation des coordinations musculaires selon les contraintes de la tâche et les rôles fonctionnels attribués aux muscles (Poston *et al.* 2010 ; Wings *et al.* 2008 ; Jesunathadas *et al.* 2013 ; Johnston *et al.* 2005). Notamment, en condition *Power*, lorsque les muscles extenseurs antagonistes sont fortement sollicités, avec un rôle « équilibrateur » dans le but de compenser l'effet des muscles agonistes fléchisseurs, la paire de muscles agoniste-antagoniste principalement impliquée (i.e. ECR/FCR) montre un faible couplage, ce qui laisse penser que ces muscles sont contrôlés de manière plus indépendante par le SNC. Il en serait ainsi de même concernant le couplage entre les muscles antagonistes (i.e. ECR/EDC) dans une telle condition. Au contraire, en condition *Press*, lorsqu'il n'est pas nécessaire de compenser l'effet de flexion des muscles agonistes fléchisseurs et que la faible activation des muscles antagonistes correspond à un rôle plus classique « stabilisateur » de la posture, le couplage entre les muscles agonistes et antagonistes (i.e. ECR/FCR), mais également inter-agonistes (i.e. FDS/FCR), est plus élevé. Cette co-contraction, dont le rôle fonctionnel est typiquement d'assurer la stabilisation de la posture, semble alors être contrôlée par les

mécanismes de formation des synergies musculaires qui impliquent notamment une commande centrale commune aux muscles considérés comme une même unité fonctionnelle. En revanche, la co-contraction mise en évidence en condition de préhension, dont le rôle moins classique est de compenser l'effort produit par les muscles agonistes, semble nécessiter un contrôle plus complexe qui va réguler l'activité de chaque muscle de manière plus indépendante. Nous observons alors une concordance particulièrement intéressante entre le rôle fonctionnel des muscles (révélé à travers la modélisation musculosquelettique) et le couplage intermusculaire. Lorsque le niveau de co-contraction est faible et se restreint à un rôle classique de stabilisation, il y a un couplage intermusculaire important, révélant une commande commune aux muscles agonistes et antagonistes impliqués. Lorsque le niveau de co-contraction est élevé et prend une fonction importante dans la réalisation de la tâche, le couplage intermusculaire est réduit, témoignant de commandes nerveuses plutôt différenciées. En ce qui concerne les valeurs de cohérence EMG-EMG mesurées au sein de la bande de fréquences α , malgré l'absence de résultats significatifs il est apparu important de mettre en évidence une absence totale de cohérence EMG-EMG α retrouvée en condition *Power* pour la paire de muscles agonistes et antagonistes FCR/ECR. Cette observation nous a permis de renforcer l'hypothèse suggérant que la cohérence intermusculaire α entre les muscles agonistes et antagonistes est spécifiquement requise lorsque le rôle fonctionnel de la co-contraction correspond simplement à une stabilisation de la posture (Boonstra *et al.* 2008). La cohérence intermusculaire α apparaît ainsi comme le reflet d'un mécanisme impliqué dans la régulation de la stabilisation articulaire.

Lorsque l'on s'intéresse à des fréquences plus élevées, les résultats statistiques montrent la présence systématique de cohérence intermusculaire γ , en accord avec la littérature qui suggère qu'une cohérence EMG-EMG est retrouvée dans de hautes fréquences lors de la production de fortes contractions volontaires (Omlor *et al.* 2007 ; Siemionow *et al.* 2012 ; Gwin & Ferris 2012 ; Castronovo *et al.* 2015 ; Patino *et al.* 2008; Mehrkanon *et al.* 2014). En revanche cette cohérence EMG-EMG γ est modulée en fonction de la configuration cinématique de la main, uniquement pour la paire de muscle impliquant les extenseurs : EDC/ECR, avec une valeur plus élevée en condition *Press* par rapport à *Power*. En effectuant

le parallèle avec les données du modèle biomécanique, nous remarquons que ce dernier résultat est associé à des tensions musculaires plus faibles en *Press* qu'en *Power*. Donc lors de la production d'une flexion maximale isométrique des doigts, une faible performance résultante en *Press* est associée à de faibles tensions individuelles au niveau des muscles extenseurs antagonistes et à une forte cohérence intermusculaire γ entre ces muscles. Au contraire en *Power*, une meilleure performance est associée à de plus grandes tensions individuelles produites par les muscles extenseurs antagonistes et à une plus faible cohérence intermusculaire γ . Il semblerait alors que, lorsque les muscles antagonistes sont sollicités en tant que stabilisateurs de l'articulation (Snijders *et al.* 1987 ; Goislard de Monsabert *et al.* 2012), la commande commune dans la gamme de fréquences γ contribue à la régulation de l'activation simultanée des muscles. A l'inverse, cette commande commune semble moins impliquée lorsque ces muscles antagonistes sont fonctionnellement utilisés pour équilibrer les systèmes en réponse à une contrainte mécanique, comme en condition de préhension d'un objet (Paquet & Quaine 2012 ; Snijders *et al.* 1987 ; Goislard de Monsabert *et al.* 2012). Au regard de la littérature, ce dernier résultat nous amène de plus à suggérer que la régulation du couplage entre les muscles antagonistes est en partie influencée par la contribution de processus cognitifs associés (Brown *et al.* 1998 ; Mima *et al.* 2000 ; Witham *et al.* 2011).

D'une manière générale, à l'image de l'étude d'Ouyang *et al.* (2014) qui montre que les valeurs de cohérence EMG-EMG, enregistrées dans une large gamme de fréquence [1-120 Hz] entre deux muscles fléchisseurs de la main, sont significativement plus élevées en situation de saisie d'un objet mais également différentes au cours de plusieurs conditions de préhension, les résultats de cette deuxième contribution expérimentale montrent que la cohérence intermusculaire est dépendante des contraintes mécaniques de la tâche quelle que soit la bande de fréquences concernée. La spécificité de ce résultat à certaines paires de muscles confirme que l'effet de la tâche sur la cohérence intermusculaire dépend des propriétés fonctionnelles des muscles sollicités (Winges *et al.* 2008 ; Poston *et al.* 2010 ; Jesunathadas *et al.* 2013 ; Jonhston *et al.* 2005).

La variation du niveau de co-contraction et linéairement associée à la modulation de cohérence EMG-EMG β entre muscles agonistes et antagonistes.

Pour la première fois, une partie des résultats de cette deuxième contribution expérimentale confronte directement l'analyse de cohérence temps-fréquence et les données biomécaniques issues de la modélisation de la main, montrant ainsi une association linéaire entre les niveaux de co-contraction et les valeurs de cohérence EMG-EMG β pour la paire de muscles impliquant les fléchisseurs et extenseurs du poignet respectivement agonistes et antagonistes. Cette association linéaire révèle clairement l'importance du couplage intermusculaire dans la régulation des activités musculaires agonistes et antagonistes. Ce résultat original suggère qu'au sein de la bande de fréquences β , le couplage entre les muscles participe de manière spécifique à la régulation de la co-contraction agoniste-antagoniste. De plus, l'association entre le couplage intermusculaire et la modulation de la co-contraction agoniste-antagoniste reflète l'implication des mécanismes de contrôle cortico-spinaux dans la gestion du niveau de co-contraction, soutenant directement l'hypothèse d'un contrôle central de la régulation de l'activité antagoniste (Yoshitake *et al.* 2017 ; Wang *et al.* 2015 ; Geertsen *et al.* 2013 ; Hansen *et al.* 2005 ; Dal Maso *et al.* 2012).

L'ensemble des résultats montrent que, pour un même but fonctionnel de flexion isométrique des doigts, les valeurs de cohérence EMG-EMG sont modulées de manière spécifique selon la paire de muscles concernée et la bande de fréquences analysée, en fonction de la configuration cinématique de la main, de la coordination des forces musculaires, et du niveau de co-contraction agoniste-antagoniste. En suivant l'hypothèse suggérant que les différentes bandes de fréquences analysées permettent d'inférer sur les structures nerveuses impliquées (Nazarpour *et al.* 2012 ; De Vries *et al.* 2017 ; Laine & Valero-Cuevas 2017), l'étude renforce l'idée que la contribution des mécanismes de contrôle de la coordination des muscles synergistes agonistes et antagonistes diffère selon le rôle fonctionnel attribué aux muscles.

Le couplage entre les muscles agonistes et antagonistes semble donc varier selon l'implication fonctionnelle du muscle antagoniste. Lorsque ce dernier est utilisé de manière importante, le couplage intermusculaire agoniste-antagoniste est faible, suggérant un contrôle indépendant

par le SNC. A l'inverse, lorsque le muscle antagoniste est faiblement utilisé, le couplage intermusculaire agoniste-antagoniste est plus important, suggérant un mode de contrôle plus commun aux deux groupes musculaires. Selon le rôle de l'activité antagoniste, la co-contraction agoniste-antagoniste semble être contrôlée différemment. Ce résultat est en accord avec le fait que la préhension est peut maîtrisée dans le monde animal (Marzke *et al.* 2015), et correspond souvent à une fonction altérée dans le contexte clinique (Kandel *et al.* 2012 ; Nakayama *et al.* 1994).

Cette deuxième contribution expérimentale démontre en particulier l'importance fonctionnelle du couplage intermusculaire qui, au sein de la bande de fréquences β , prendrait part à la régulation de la redondance musculaire, notamment au niveau de la co-contraction entre les muscles agonistes et antagonistes.

Ces conclusions laissent cependant ouvertes les questions i) de la régulation de l'activité antagoniste par les mécanismes centraux indépendamment de l'activité agoniste, et ii) de l'effet du niveau de force produit sur la cohérence intermusculaire, prenant part au débat existant dans la littérature concernant la contribution de la cohérence entre les signaux neurophysiologiques à la variation du niveau de force (Witte *et al.* 2007, Semmler *et al.* 2013 ; Heroux & Gandevia 2013 ; Farina & Negro 2015 ; Castronova *et al.* 2015). Même si dans notre étude les différences inter-individuelles de force produite en MVC ne sont pas significativement liées aux variations de cohérence intermusculaire, l'effet force reste à éclaircir. De plus, l'étude de l'effet de la configuration cinématique sur la cohérence, chez des patients souffrant d'une lésion cérébrale associée à une altération des mécanismes centraux de régulation de l'activité musculaire et des performances neuromusculaires, serait un paradigme pertinent pour élaborer des conclusions encore plus solides sur le rôle fonctionnel de la cohérence dans la régulation de l'activité des muscles agonistes et antagonistes (Dai *et al.* 2017b).

Discussion et conclusion générales

VII. Discussion et conclusion générales

VII.1. Discussion générale

En suivant une approche pluridisciplinaire articulée autour de différents domaines complémentaires : les neurosciences, la biomécanique et le traitement du signal, ce travail de thèse s'est interrogé sur les mécanismes nerveux responsables de la régulation des coordinations musculaires. Pour répondre à cette question, l'objectif a été d'étudier les mécanismes impliqués dans la régulation des activités musculaires synergistes agonistes et antagonistes à travers la mesure de cohérence intermusculaire dans une démarche expérimentale manipulant plusieurs paradigmes spécifiques (la fatigue musculaire, l'expertise sportive et la configuration mécanique) avec deux modèles d'étude (le genou et la main).

Nous avons largement souligné dans ce document de thèse qu'afin de coordonner les muscles de manière optimale selon les contraintes internes et externes de la tâche, le SNC doit faire face à un problème de redondance musculaire (Bernstein *et al.* 1967) et intervenir en tant que régulateur de l'activité musculaire (Ting & McKay 2007 ; Tresch & Jarc 2009). En effet, bien que le nombre de muscles agissant autour d'une articulation est fini, le nombre de synergies musculaires mises en place pour produire un effort résultant peut théoriquement être infini. Ainsi, lorsque nous réalisons une tâche, nous résolvons de manière inconsciente un problème de mécanique extrêmement complexe qui doit satisfaire à la fois des contraintes externes associées à la réalisation de la tâche et des contraintes internes nécessaires à l'équilibre des systèmes musculo-squelettiques. Au-delà du comportement mécanique, il s'agit alors de comprendre d'un point de vue fondamental, par quels mécanismes nerveux s'opère le contrôle neuromusculaire impliqué dans la régulation des coordinations musculaires.

Dans la première partie de ce travail nous avons adapté et validé une méthode d'analyse de la cohérence de signaux électrophysiologiques pour l'analyse de la cohérence intermusculaire. L'ensemble des contributions expérimentales réalisées repose alors sur une analyse de

cohérence intermusculaire (EMG-EMG) temps-fréquence en ondelettes, dont nous avons montré la pertinence pour l'analyse du comportement oscillatoire des signaux électromyographiques. Cette contribution méthodologique a été réalisée afin d'améliorer l'analyse de cohérence EMG-EMG en respectant les fondements théoriques à l'origine du calcul de cohérence, et en s'assurant, à chaque étape du calcul, de la fiabilité et de la précision de la mesure de cohérence EMG-EMG (Bigot *et al.* 2011).

A partir des méthodes développées dans ce prérequis méthodologique, nous avons étudié dans une première contribution expérimentale les mécanismes de contrôle responsables de la régulation des synergies musculaires agonistes. Cette première contribution a mis en évidence l'importance fonctionnelle du couplage intermusculaire, mesuré à travers une analyse de cohérence EMG-EMG sur la bande β , entre deux muscles synergistes agonistes extenseurs du genou lors de la production de MVC isométriques en extension. Les résultats ont montré que le couplage entre les muscles agonistes est influencé par la spécialité sportive des participants impliqués dans l'étude (experts en endurance *vs.* experts en force *vs.* non-experts) mais également par l'installation d'une fatigue musculaire au niveau des extenseurs du genou. Concernant l'expertise sportive, l'étude a révélé qu'un entraînement induit une diminution du couplage intermusculaire agoniste. Ce résultat semble indiquer que suite à une pratique intensive, que ce soit en termes de force ou d'endurance, les plasticités neuromusculaires engendrées permettent un contrôle des muscles agonistes plus indépendant par rapport à des participants non-entraînés. Associé à de meilleures performances en production de force maximale et en temps de maintien de forces sous-maximales, ce premier résultat peut être interprété comme une optimisation des mécanismes de contrôle de la performance musculaire (Amarantini & Bru, 2015). En l'absence de telles plasticités chez des participants non-spécifiquement entraînés, le couplage intermusculaire plus élevé suggère une implication importante de la commande centrale commune dans la régulation des activités musculaires synergistes agonistes lors la production d'une MVC. En présence de fatigue musculaire, ce couplage est diminué ce qui semble refléter une altération de cette commande commune d'origine corticale. Ce phénomène pourrait en partie être responsable de la baisse de performance relevée post-fatigue (Kattla & Lowery 2010 ; Danna Dos-Santos *et al.* 2010 ;

Chang *et al.* 2012). L'absence d'influence de la fatigue sur le couplage intermusculaire chez des experts en force et en endurance laisse penser à un effet compensatoire potentiellement induit par les adaptations neurales propres à un entraînement intensif sur l'altération de ce couplage engendrée par le phénomène de fatigue. Ainsi, à travers l'application d'une méthode robuste offrant la possibilité d'évaluer avec confiance les mécanismes de coordination musculaire, l'ensemble des résultats de l'étude ont montré la contribution du couplage intermusculaire intervenant comme un mécanisme clé dans la formation de synergies entre les muscles agonistes lors de la production d'une extension maximale volontaire isométrique du genou. Ces résultats suggèrent donc que la commande centrale commune, reflétée par ce couplage intermusculaire, est en partie responsable du contrôle de la coordination des muscles synergistes agonistes, fortement influencée par les effets de l'entraînement et de la fatigue musculaire.

Afin de poursuivre la compréhension des mécanismes de contrôle de l'activité musculaire, nous avons étudié dans une seconde contribution expérimentale les mécanismes sous-jacents la régulation des activités musculaires agonistes et antagonistes, impliquées dans le phénomène de co-contraction. Cette deuxième contribution expérimentale a été réalisée sur un système musculo-squelettique plus complexe : la main. Comme nous l'avons détaillé en Introduction de ce document de thèse, la main est un modèle d'étude particulièrement intéressant car il permet de manipuler les niveaux de co-contraction agoniste-antagoniste et ainsi d'évaluer la contribution du couplage intermusculaire dans la régulation de ce phénomène. Cette étude a été réalisée à partir d'une tâche de flexion maximale des doigts en isométrie selon deux conditions de configuration cinématique différentes (préhension vs appui sur une surface). De plus, dans cette deuxième étude nous avons fait le choix d'étendre l'analyse de cohérence EMG-EMG dans plusieurs bandes de fréquences, i.e. α [3-12 Hz], β [15-35 Hz] et γ [35-60 Hz], susceptibles de révéler l'implication de différentes commandes centrales d'origines distinctes (Nazarpour *et al.* 2012 ; De Vries *et al.* 2016 ; Laine & Valero-Cuevas 2017 ; Dai *et al.* 2017). Afin d'interpréter nos résultats de cohérence EMG-EMG en adéquation avec les conséquences mécaniques résultantes nous les avons confrontés aux coordinations musculaires mises en jeu, évaluées à travers les forces de chaque muscle

mobilisant la main, en utilisant une modélisation biomécanique de la main (Goislard *et al.* 2012). Comme nous l'attendions, les deux configurations d'application de force entraînent une variation de force maximale résultante associée et des modifications de répartition des tensions musculaires individuelles. En parallèle de ces résultats biomécaniques, l'étude a montré une modulation significative de la cohérence EMG-EMG β et γ , spécifique à certaines paires de muscles. Les valeurs de cohérence intermusculaire étaient en effet plus élevées pour les paires de muscles ECR/EDC et ECR/FCR dans la bande de fréquences β , et pour la paire de muscle ECR/EDC dans la bande de fréquences γ , en condition d'appui sur une surface. Cette deuxième contribution expérimentale a ainsi montré que selon les contraintes mécaniques de la tâche, la cohérence intermusculaire est modulée de manière spécifique à la bande de fréquences analysée et aux paires de muscles considérées. Ce résultat d'autant plus marquant que la tâche requise pour les sujets est similaire entre les conditions : produire une force maximale avec les muscles fléchisseurs des doigts comme muscles agonistes. En accord avec les hypothèses formulées dans la littérature, la cohérence intermusculaire semble donc être dépendante du rôle fonctionnel attribué aux muscles (Winges *et al.* 2008 ; Poston *et al.* 2010 ; Jesunathadas *et al.* 2013). Ces résultats soutiennent l'idée que la mise en place de synergies musculaires par le SNC montre une organisation stratégique formée de structures de contrôle parallèles et hiérarchisées impliquant la présence de différents réseaux décrits à travers des bandes de fréquences distinctes (Laine & Valero-Cuevas 2017 ; Reyes *et al.* 2017 ; Dai *et al.* 2017). En particulier, cette étude a permis de démontrer une association linéaire entre la cohérence EMG-EMG β et du niveau de co-contraction, mettant en évidence l'importance fonctionnelle du couplage intermusculaire, qui au sein de la bande de fréquences β , prendrait directement part à la régulation de la redondance musculaire au niveau de la régulation des niveaux de co-contraction agoniste-antagoniste.

L'ensemble des résultats issus des contributions expérimentales réalisées dans ce travail de thèse souligne la pertinence de la cohérence intermusculaire en tant que marqueur des mécanismes impliqués dans la régulation de l'activité agoniste et antagoniste, y compris de la co-contraction, et de leur contribution selon les conditions de réalisation du mouvement,

qu'elles soient intrinsèques ou extrinsèques. Par conséquent, nos résultats mettent clairement en évidence l'implication de commandes communes dans le contrôle des coordinations musculaires. Nos conclusions montrent que la contribution de ces commandes à la régulation des activités musculaires agonistes ou agonistes-antagonistes est modulée suivant les propriétés anatomiques et fonctionnelles des paires de muscles concernées. Suivant les exigences de la tâche, ces commandes communes sont caractérisées par des oscillations de différentes fréquences, reflétant l'implication de structures nerveuses distinctes. .

VII.2. Travaux engagés et perspectives

Ces conclusions que nous avons formulées nous amènent cependant à nous intéresser à trois questionnements supplémentaires. Premièrement, l'effet de la force résultante générée sur les variables de l'analyse de cohérence de signaux électrophysiologiques fait l'objet de nombreux débats dans la littérature (Farina *et al.* 2014 ; Heroux & Gandevia 2013), et reste à clarifier. Deuxièmement, il semble pertinent d'explorer les mécanismes impliqués spécifiquement dans la régulation de l'activité des muscles antagonistes, lorsque les muscles agonistes sont impliqués à un niveau similaire. Enfin, à l'image des nombreuses études centrées sur les troubles du contrôle moteur affectant la coordination musculaire (Lee *et al.* 2013 ; Clark *et al.* 2010 ; Levin *et al.* 1996 ; Rymer *et al.* 2000) il apparaît judicieux de poursuivre nos recherches en évaluant l'influence de pathologies responsables de déficits moteurs sur la cohérence EMG-EMG, notamment, chez des sujets cérébro-lésés caractérisés par une plasticité du comportement moteur (Roby-Brami 2003).

Ces trois points, qui nous paraissent aujourd'hui cruciaux afin d'approfondir la compréhension des mécanismes nerveux responsables de la régulation de la redondance musculaire, ont fait l'objet de travaux déjà engagés dont nous pouvons présenter les résultats préliminaires.

VII.2.1. Influence du niveau de force produit sur la cohérence intermusculaire

Nous avons montré que pour gérer le phénomène de redondance musculaire et réguler l'activité des muscles synergistes ainsi que la répartition des forces musculaires individuelles, le système neuromusculaire utilise un couplage entre les muscles (Charissou *et al.* 2016). Ce couplage intermusculaire, reflet d'une commande centrale commune médiée par la voie cortico-spinale, semble fonctionnellement impliqué dans la formation de synergies musculaires. De plus, selon les conditions internes et externes de la tâche à réaliser, différentes commandes communes, issues de structures distinctes et constituées de fréquences oscillatoires spécifiques, contribuent à la performance motrice (Laine & Valero-Cuevas 2017). Ce constat amène à se demander si les synergies musculaires mises en jeu pour produire une tâche sont régulées différemment selon la force résultante produite, et en l'occurrence, si le couplage intermusculaire est modulé en fonction du niveau de force produit en périphérie. D'après la littérature, le contrôle de la force semblerait fortement lié à la modulation de l'activité de plusieurs UMs au sein d'un même muscle ou de deux muscles distincts (Farina *et al.* 2002a, Negro *et al.* 2009 ; Moon *et al.* 2014, Onushko *et al.* 2013). Pendant la production d'un effort résultant, la commande commune envoyée aux UMs serait impliquée dans la régulation de la force (De Luca & Erim 1994). Une étude de Shinohara *et al.* (2011) montre qu'une modulation des activations musculaires synergiques impacte la force nette produite. Au-delà du rôle fonctionnel de la commande centrale commune dans la coordination de l'activité musculaire dépendante de la tâche, cette commande commune semble être impliquée dans le niveau de force exercé (Witte *et al.* 2007, Semmler *et al.* 2013, Ushiyama *et al.* 2010, Heroux & Gandevia 2013 ; Farina & Negro 2015 ; Castronova *et al.* 2015). Des analyses de cohérence cortico-musculaire suggèrent que le SNC régule la fréquence des commandes communes pour produire un niveau de force requis, notamment, lors de la production de fortes contractions, les caractéristiques de ces commandes diffèrent entre les paires de muscles selon la composition physiologique et le rôle fonctionnel des muscles (Ushiyama *et al.* 2012). Certaines études ont montré une plus grande cohérence cortico-musculaire de la bande β lorsque le niveau de force produit est élevé (Witte *et al.* 2007, 2014 ; Brown *et al.* 1998, 2000) alors que d'autres ne révèlent aucun effet significatif au

sein de ces même fréquences (Mima *et al.* 1999, Chakarov *et al.* 2009, Kilner *et al.* 2000) et en revanche rapportent une augmentation de la cohérence des fréquences γ lorsque la force exercée est plus forte (Brown *et al.* 1998 ; Mima *et al.* 1999).

Concernant la cohérence EMG-EMG, à l'image des résultats issus de notre deuxième contribution expérimentale, les valeurs de cohérence semblent inchangées entre les muscles de la main en fonction d'une large gamme de force de préhension (Poston *et al.* 2010, Kilner *et al.* 1999, Charissou *et al.* 2017). Cependant, les conclusions de plusieurs études vont dans le sens d'une implication importante de la commande centrale commune dans le contrôle de la force (Farina & Negro 2015 ; Castronova *et al.* 2015). La contribution des mécanismes de contrôle de l'activité musculaire à la régulation de la variation de force n'est donc pas totalement élucidée.

Afin d'éclaircir la contribution des mécanismes de contrôle de l'activité musculaire dans la production de forces d'intensité différentes, un premier travail de perspective vise à étudier l'influence de la régulation du niveau de force sous-maximal sur le couplage intermusculaire entre les muscles synergistes agonistes et antagonistes de la main. Nous avons émis l'hypothèse que la modulation de la cohérence intermusculaire en fonction de la force exercée est spécifique à la bande de fréquences et aux paires de muscles. De telles observations supposeraient alors la présence de plusieurs mécanismes de contrôle, c'est-à-dire un mécanisme directement responsable de la production de la force nette et un mécanisme qui prendrait part à la régulation du niveau la force nette.

Cette étude complémentaire a été mise en œuvre à partir du protocole utilisé lors de la deuxième contribution expérimentale. Les données EMG des muscles fléchisseurs et extenseurs des doigts et du poignet ainsi que la force résultante produite ont été enregistrées dans deux configurations cinématiques de la main, préhension (*Power*) vs appui sur une surface (*Press*), selon un large panel de niveaux de force exprimés en pourcentages de la force produite en contraction maximale volontaire (MVC).

Dans le but d'évaluer la relation entre la modulation du niveau de force et la variation de cohérence EMG-EMG, nous avons effectué des analyses de régression linéaires simples entre la force nette et la cohérence mesurée dans les trois bandes de fréquences α , β et γ pour

chaque paire de muscles (i.e. FCR/FDS, FCR/EDC, FCR/ECR, FDS/EDC, FDS/ECR, ECR/EDC). Les résultats montrent que certaines mesures de cohérence sont significativement associées à la variation de la force ($p < 0.05$). Comme le montre la Figure 41, un total de dix mesures de cohérence EMG-EMG sont significativement corrélées au niveau de force en condition *Press*, alors qu'elles sont au nombre de neuf en condition *Power*, établissant dans chaque condition un pattern des mesures de cohérence intermusculaire qui sont directement associées à la modulation du niveau de force.

Les patterns obtenus à partir des régressions linéaires simples montrent que les trois bandes de fréquences α , β , et γ contribuent en partie à la régulation du niveau de force exercé. Ces premiers résultats renforcent l'hypothèse d'un rôle fonctionnel des mécanismes de régulation de l'activité des muscles, reflétés par la cohérence intermusculaire, et mettent en évidence l'importance d'une modulation de la cohérence entre les paires de muscles pour produire une même tâche fonctionnelle dans des conditions intrinsèques et extrinsèques différentes. Dans le cadre du débat concernant l'influence du niveau de force produit sur l'analyse de cohérence intermusculaire, nos résultats vont dans le sens d'une implication directe des commandes centrales communes, reflétées par la cohérence intermusculaire, dans la régulation du niveau de force (Farina *et al.* 2015 ; Castronovo *et al.* 2015), mettant en jeu plusieurs structures nerveuses, à travers des voies pyramidales et extrapyramidales distinctes (De Vries *et al.* 2016 ; Laine & Valero-Cuevas 2017 ; Frere 2017).

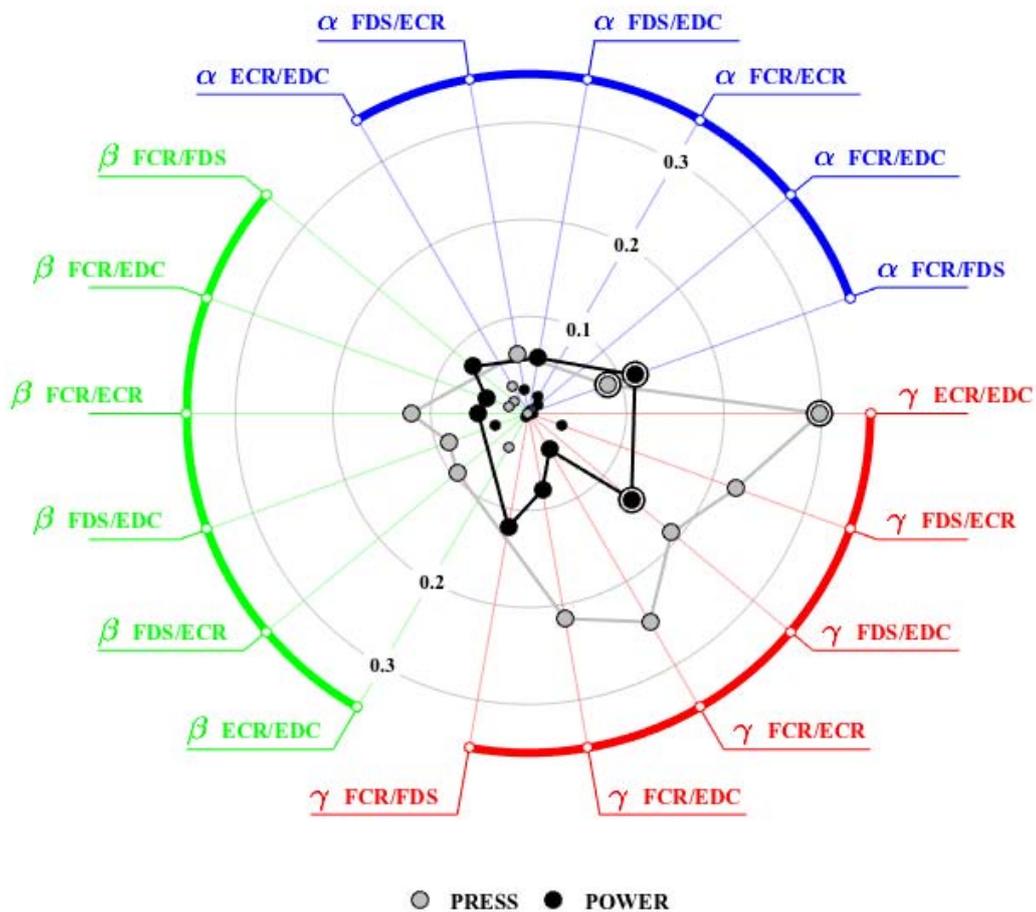


Figure 41 : Diagramme représentant le modèle de régression entre le niveau de force produit en condition de préhension (*Power*) et en condition d'appui sur une surface (*Press*), et les variables de cohérence EMG-EMG pour chaque paire de muscles dans chaque bande de fréquences (bleu α ; vert β ; rouge γ). Les points reliés entre eux représentent les mesures de cohérence qui montrent une association linéaire significative avec la variation du niveau de force à l'issue de l'analyse de régression simple (au nombre de 10 en *Press*, de 9 en *Power*). Les points de plus grande taille représentent les variables prédictives de la variation du niveau de force déterminées à partir de l'analyse de régression multiple pas à pas ascendante.

Pour affiner ces résultats, nous avons utilisé un modèle de régression pas à pas ascendant. Ce modèle de régression permet alors d'identifier, parmi l'ensemble des variables de cohérence qui contribuent significativement à la variation du niveau de force, celles qui semblent principalement en expliquer la modulation, tout en tenant compte de la co-variation entre les cohérences (Draper & Smith 1981). En condition *Press*, sur la base des résultats issus des

régressions linéaires simples, les régressions pas à pas ascendantes ont identifié de manière significative deux variables de cohérence intermusculaire en tant que variables prédictives de la variation du niveau de force produit (Figure 41) : la cohérence EMG-EMG γ pour la paire de muscles ECR/EDC et la cohérence EMG-EMG α pour la paire de muscles FDS/FCR (respectivement, $R = 0.495$ et $R = 0.224$, $R^2 = 0.298$, $F = 14.63$, $p < 0.000$). Ces variables expliquent alors 29.8 % de la variation du niveau de force. En condition *Power*, les régressions pas à pas ascendantes ont à nouveau identifié de manière significative deux variables de cohérence intermusculaire en tant que variables prédictives de la variation du niveau de force produit (Figure 1) : la cohérence EMG-EMG γ pour la paire de muscles FDS/EDC et la cohérence EMG-EMG α pour la paire de muscles FDS/FCR (respectivement, $R = 0.297$ et $R = 0.254$; $R^2 = 0.197$, $F = 8.45$, $p < 0.001$). Ces variables expliquent dans ce cas 19.7 % de la modulation du niveau de force.

Les analyses de régression pas à pas ascendantes montrent ainsi qu'en *Press*, une modulation du niveau de force est en particulier prédite par une modulation des cohérences intermusculaires α entre les muscles extenseurs ECR/EDC et γ entre les muscles fléchisseurs FDS/FCR. En revanche, en *Power*, une modulation du niveau de force est prédite par une modulation des cohérences intermusculaires α entre les muscles fléchisseurs FDS/FCR et γ entre les muscles fléchisseurs et extenseurs des doigts FDS/EDC. Dans chacune des conditions *Press* et *Power*, deux mesures de cohérence intermusculaire semblent expliquer de manière principale la variation du niveau de force. Ce résultat laisse penser que la régulation de ces deux mesures de cohérence pourrait suffire à moduler l'ensemble du pattern observé dans chaque condition (Figure 41). A l'image des « modèles neuronaux » (d'Avella *et al.* 2015), ce mode de contrôle pourrait être envisagé comme une stratégie de réduction de la dimensionnalité du contrôle moteur participant à la régulation du niveau de force

Il est également intéressant de remarquer que le modèle pas-à-pas n'identifie aucune des mesures de cohérence en β comme un prédicteur du niveau de force. Ce résultat va dans le sens de notre hypothèse de départ suggérant une différenciation des mécanismes de contrôle impliqués dans la production de force et dans la régulation des niveaux de force. Des études montrent en effet que le contrôle moteur est susceptible de varier en fonction de l'objectif de

production de force (Park *et al.* 2016 ; Masakado & Nielsen 2007 ; Mizuguchi *et al.* 2013) suggérant une commande commune différente dans le cas où il serait destiné à produire la force ou la faire varier (Farina & Negro. 2015 ; Castronovo *et al.* 2015).

Cette étude apporte offre un nouveau regard sur les mécanismes de régulation des activités musculaires en fonction du niveau de force, mais laisse ouverte une question importante soulevée dans la littérature (Yoshitake *et al.* 2017 ; Wang *et al.* 2014) quant aux mécanismes de contrôle spécifiques de l'activité antagoniste indépendamment de l'activité agoniste. En conséquence, notre second travail engagé a pour objectif d'étudier la variation de la cohérence intermusculaire en fonction de la variation de l'activité antagoniste, sans modification de l'activité agoniste.

VII.2.2. Importance fonctionnelle des commandes centrales communes dans la régulation spécifique de l'activité musculaire antagoniste

Comme nous l'avons évoqué, un aspect essentiel de la contraction musculaire est le phénomène de co-contraction agoniste-antagoniste, assurant un rôle clé dans la production d'un effort résultant. Même si, lors d'une contraction volontaire, le rôle fonctionnel des muscles antagonistes est établi dans la littérature (da Fonseca *et al.* 2006 ; van Soest *et al.* 2003 ; Gribble *et al.* 2003), la question majeure concernant les mécanismes de contrôle de l'activité musculaire antagoniste reste posée. Notre travail de thèse montre la contribution du couplage intermusculaire dans le contrôle des synergies musculaires agonistes et antagonistes impliqués dans la co-contraction, mais la contribution de ces mécanismes à la régulation spécifique de l'activité antagoniste reste à explorer.

Au-delà des mécanismes de régulation spinale de la motricité mis en évidence dans la régulation de l'activité des muscles antagonistes (Crone *et al.* 1987 ; Solomonow *et al.* 1988 ; Nielsen & Kagamihara 1992, 1993 ; Enoka 2015), plusieurs études montrent la contribution directe d'une commande centrale corticale (Carolan & Caffarelli, 1985 ; Solomonow *et al.* 1988 ; Yoshitake *et al.* 2016 ; Geertsens *et al.* 2013 ; Hansen *et al.* 2002, 2005 ; Dal Maso *et al.* 2012) et l'activité des muscles antagonistes semble en partie contrôlée par une commande

centrale commune (De Luca & Mambrito 1987 ; Hansen *et al.* 2005 ; Wang *et al.* 2015 ; Yoshitake *et al.* 2017).

L'objectif de cette deuxième perspective, est d'évaluer les mécanismes spécifiquement impliqués dans le contrôle des muscles antagonistes. Pour cela, nous avons suivi la même approche expérimentale que lors de notre deuxième étude. Dans le but de manipuler l'activité des muscles antagonistes tout en contrôlant l'activité musculaire agoniste, nous avons utilisé deux configurations cinématiques différentes de la main décrivant une tâche de flexion des doigts (Figure 42) : une condition de préhension (*Power*) et une condition d'appui vertical sur une surface (*Pull*).

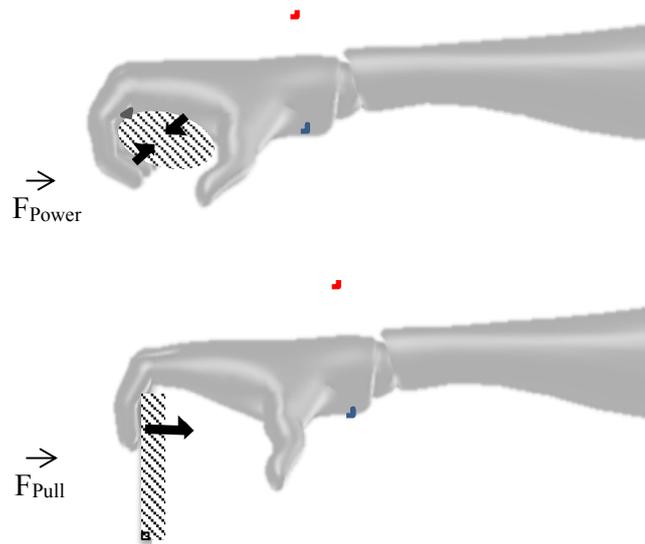


Figure 42 : Représentation schématique des deux configurations cinématiques d'application de force des doigts (*Power* en haut, *Pull* en bas), selon lesquelles les participants ont réalisé des flexions isométriques sous-maximales des doigts. F_{Pull} et F_{Power} représentent les forces produites dans la direction normale à la surface de contact avec les doigts.

Vingt-quatre participants (âge = 23.80 ± 3.30 ; taille = 180.79 ± 6.73 ; poids = 72.83 ± 7.64 ; longueur de la main = 19.56 ± 0.89 ; largeur de la main = 8.89 ± 0.41) ont réalisé des flexions isométriques sous-maximales des doigts dans chaque configuration, en suivant une cible donnée sur un feedback visuel renseignant simultanément sur la force exercée. La force résultante demandée à travers la cible a été établie au préalable sur la base de résultats pilotes,

de telle sorte que la force musculaire agoniste moyenne produite soit équivalente dans les deux configurations (fixée à 150 N en *Power* et en *Pull*). La cohérence EMG-EMG a été analysée dans la bande de fréquences β (15-35 Hz) entre les fléchisseurs et extenseurs des doigts et du poignet. Compte tenu de la non normalité de la distribution des résultats de cohérence, nous avons utilisé des tests non paramétriques de Wilcoxon pour comparer le couplage intermusculaire entre *Power* et *Pull*.

Les résultats préliminaires de cette étude ont principalement révélé une cohérence EMG-EMG β plus élevée en condition *Power* par rapport à la condition *Pull*, pour les paires de muscles FCR/ECR, FCR/EDC, FDS/EDC, FDS/ECR et FCR/FDS (tous les $p < 0.05$), alors qu'aucune différence significative n'a été trouvée pour ECR / EDC ($p > 0.05$) (Figure 43).

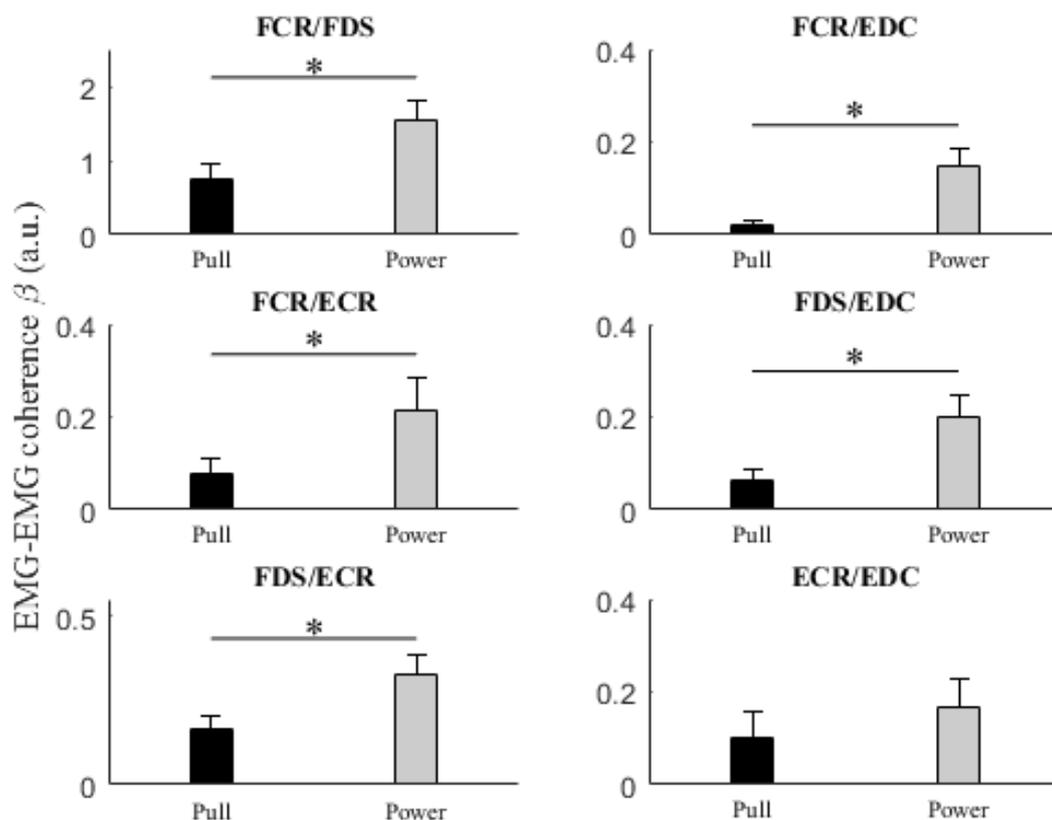


Figure 43 : Cohérence EMG-EMG β pour les paires de muscles FCR/FDS, FCR/EDC, FCR/ECR, FDS/EDC, FDS/ECR et ECR/EDC mesurée lors de flexions des doigts isométriques volontaires sous-maximales, dans les configurations *Pull* et *Power*. * Indique un effet Configuration significatif.

Ces résultats mettent alors en évidence une modulation de la cohérence EMG-EMG β en fonction de la configuration cinématique de la main et ainsi de l'activité des muscles antagonistes. Cela suggère que le couplage intermusculaire est un mécanisme qui prend part à la régulation de l'activité antagoniste, et que le SNC ajuste ce couplage selon le rôle fonctionnel du muscle antagoniste concerné. En revanche, concernant la paire de muscles extenseurs des doigts et du poignet, l'absence d'effet de différence entre *Power* et *Pull* sur la cohérence EMG-EMG β laisse penser à une implication fonctionnelle du couplage intermusculaire dans la régulation de l'activité inter-antagoniste en fonction de finalité de la tâche requise.

En accord avec les hypothèses que nous avons formulées, la cohérence participe donc de manière « paire-spécifique » à la régulation de la co-contraction, en contribuant particulièrement à la régulation de l'activité musculaire antagoniste. En accord avec les travaux suggérant un contrôle cortical direct de l'activité antagoniste (Carolan & Caffarelli, 1985 ; Solomonow *et al.* 1988 ; Yoshitake *et al.* 2016 ; Geertsen *et al.* 2013 ; Hansen *et al.* 2002, 2005 ; Dal Maso *et al.* 2012), l'ensemble de nos résultats suggère ainsi une implication de la commande centrale commune d'origine cortico-spinale à la régulation de l'activité des muscles antagonistes, en fonction des contraintes mécaniques de la tâche.

L'ensemble de ces résultats attribuent à la cohérence, et aux mécanismes qu'elle reflète, un rôle déterminant dans la coordination des activités musculaires lors de la production d'un effort isométrique chez le sujet sain. Cette conclusion suggère un possible lien entre l'altération des capacités de force et de coordination motrice et celle de la cohérence intermusculaire. Pour contribuer répondre à cette question, Pour répondre à cette question, nous avons reproduit, chez des patients cérébro-lésés, le protocole utilisé lors de notre deuxième contribution expérimentale.

VII.2.3. Evaluation de l'altération des mécanismes de régulation de l'activité musculaire suite à un AVC

L'accident vasculaire cérébral (AVC), première cause de handicap moteur chez l'adulte de plus de 40 ans (Lyrrer, 2000), correspond à une lésion neurologique d'origine ischémique ou

hémorragique, qui entraîne en particulier une perte de motricité (Kandel *et al.* 2012 ; Gracies 2005 ; Nakayama *et al.* 1994). En effet, suite à un AVC, plus de 50 % des patients montrent un déficit moteur sévère (Feigin *et al.* 2014), spécifiquement traduit par la perte de force du côté controlatéral à la lésion provoquée par l'AVC. Parmi ces patients, environ 80% conservent un déficit de la préhension à distance de l'AVC (Kandel *et al.* 2012 ; Nakayama *et al.* 1994). L'impact fonctionnel étant majeur au quotidien (Veerbeek *et al.* 2011), un enjeu de la rééducation post-AVC est la récupération du membre supérieur dans l'objectif de rétablir une capacité de préhension.

La perte de motricité post-AVC a notamment été attribuée à une altération de la commande descendante (Bourbonnais & Noven, 1989, Dattola *et al.* 1993), entraînant en partie des coordinations intermusculaires et interarticulaires anormales au niveau du membre parétique (Dewald *et al.* 1995 ; Lim & Kong 2015). De nombreuses études ont mis en évidence des troubles de l'activation musculaire volontaire suite à une lésion cérébrale (Riley & Bilodeau, 2002, Bowden *et al.* 2014, Hoffmann *et al.* 2016), affectant notamment les profils de recrutement des UMs, leurs fréquences de décharge, ainsi que la capacité à faire varier ces fréquences (McNulty *et al.* 2014 ; Mottram *et al.* 2014, Li *et al.* 2015 ; Hu *et al.* 2016). L'ensemble de ces troubles témoigne d'un contrôle altéré des UMs du muscle parétique (Hu *et al.* 2012), contribuant au déficit moteur induit post-AVC. Suite à une lésion cérébrale, une altération des mécanismes nerveux au niveau spinal et supra-spinal serait impliquée dans la détérioration du contrôle de l'activité musculaire (McManus *et al.* 2017 ; Dai *et al.* 2017). A travers l'analyse de cohérence, EMG-EMG mais également EMG-EEG, plusieurs études se sont intéressées aux modifications engendrées au niveau du contrôle moteur chez des patients cérébro-lésés (Mottram *et al.* 2010 ; Fisher *et al.* 2012) mettant en évidence une augmentation de la cohérence au niveau des muscles affectés, interprétée comme une augmentation de la contribution d'une commande commune descendante issue des centres supra-spinaux. Ces résultats supposent qu'une lésion cérébrale entraîne une perte de sélectivité de la commande descendante qui contribue à des activations musculaires inappropriées ou exagérées (Dewald *et al.* 1995 ; Lim & Kong 2015). Récemment, une étude de Dai *et al.* (2017) s'est intéressée à la quantification de la variation de cohérence EMG-EMG entre différents compartiments d'un

muscle parétique, spécifiquement dans chaque bande de fréquences typiquement impliquée dans le mouvement volontaire. Les auteurs montrent alors une augmentation de la cohérence dans les bandes de fréquences δ , α et β , suggérant l'existence de modulations des commandes communes spinales et/ou supra-spinales innervant le muscle affecté, susceptibles de participer à l'altération du contrôle de l'activité musculaire. Cependant, d'autres études ont montré que le couplage entre les muscles diminue suite à une lésion cérébrale ou spinale, voire disparaît en ce qui concerne les oscillations de la bande β (Farmer *et al.* 1993 ; Norton *et al.* 2006 ; Hansen *et al.* 2005 ; Kisiel-Sajewicz *et al.* 2011 ; Larsen *et al.* 2017). Ces résultats reflèteraient le comportement altéré des entrées présynaptiques aux motoneurons suite à des lésions du SNC, et renforcent l'hypothèse que les entrées présynaptiques communes qui génèrent la synchronisation des UMs sont d'origine cortico-spinale. Le couplage intermusculaire fonctionnel affaibli semblerait en partie contribuer à une mauvaise performance motrice et pourrait être la conséquence d'une perte de la commande commune à la suite de l'interruption du flux d'information dans la voie cortico-spinale.

Tout en amorçant une potentielle voie d'application de nos résultats dans la réhabilitation post-AVC, une analyse de cohérence EMG-EMG, chez ces patients souffrant d'une altération des mécanismes centraux impliqués dans le contrôle moteur, apparaît pertinente pour éclaircir les conséquences d'un AVC sur le contrôle des coordinations musculaires. Cela permettrait également d'approfondir les conclusions sur le rôle fonctionnel de la cohérence intermusculaire dans la régulation de l'activité des muscles agonistes et antagonistes.

L'objectif de cette dernière perspective est d'évaluer le lien entre l'altération des capacités motrices observées chez des patients post-AVC et une variation de cohérence EMG-EMG entre les muscles du membre supérieur affecté.

Pour réaliser cette étude, 6 patients hémiparétiques présentant d'importantes déficiences motrices au niveau de la main ont été inclus (Tableau 1).

Patient	Age	Sexe	Lésion	MP	Force	FMMS	WMFT
1	71	H	Angiome G	D		25	20
2	61	H	AIO sylvien profond D	G		38	33
3	59	H	Hématome capsulaire D	G		46	35
4	69	F	AIC pontique D	G		44	46
5	65	H	Hématome capsulaire G	D		32	-
6	50	H	AIC sylvien mixte D	G		42	42

Tableau 1 : Caractéristiques cliniques des patients (Abréviation : H = homme ; F = femme ; D = droite ; G = gauche ; MP = membre parétique ; FMMS = score obtenu au test de Fugl-Meyer ; WMFT = score obtenu au Wolf Motor Function Test).

Dans un premier temps, les patients ont été soumis à différents tests cliniques standardisés, permettant de quantifier les déficits et incapacités du membre supérieur, notamment avec les tests de Held & Pierrot-Deseiligny, de Fugl-Meyer et le Wolf Motor Function Test, qui évaluent respectivement la force motrice, la sélectivité motrice et les capacités fonctionnelles (Lacote *et al.* 2014 ; Fugl-Meyer *et al.* 1974 ; Bürge *et al.* 2013). Suite à la réalisation de ces tests cliniques, le protocole de notre deuxième contribution expérimentale présentée dans ce travail de thèse a été à nouveau mis en place. Les patients ont alors effectué plusieurs séries de flexions isométriques maximales de doigts, selon deux configurations cinématiques de la main : préhension (*Power*) vs appui sur une surface plane (*Press*). Le protocole a été réalisé avec le membre sain puis avec le membre parétique.

La Figure 44 et la Figure 45 représentent les tracés typiques de force nette, d'EMG et de cohérence EMG-EMG entre les muscles ECR et FCR sur le membre parétique et le membre non parétique de deux patients en *Press* (Patient 001) et en *Power* (Patient 006).

PATIENT 001 - PRESS - MS

PATIENT 001 - PRESS - MP

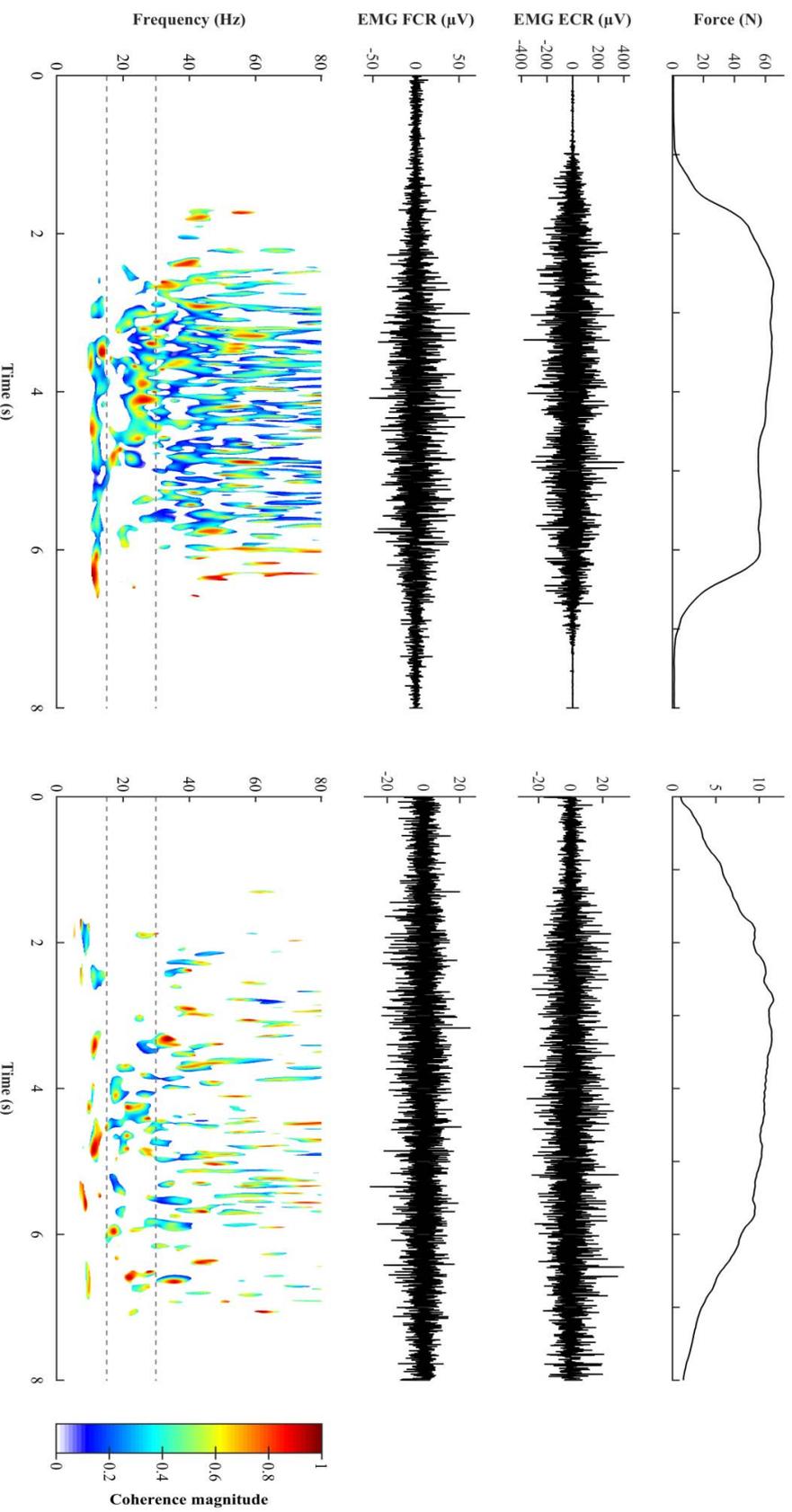


Figure 44. : Illustration à partir d'un sujet représentatif de la force nette (première ligne), des signaux EMG des muscles ECR et FCR (deuxième et troisième ligne) et de la carte de cohérence EMG-EMG temps-fréquence entre les muscles ECR et FCR, le volume de cohérence est quantifié sur les zones du cross-spectrum où la corrélation entre les muscles est significative (quatrième ligne), lors de flexions maximales volontaires isométriques des doigts en condition *Press*, réalisée avec le membre sain (MS, panneau de gauche) et le membre parétique (MP, panneau de droite).

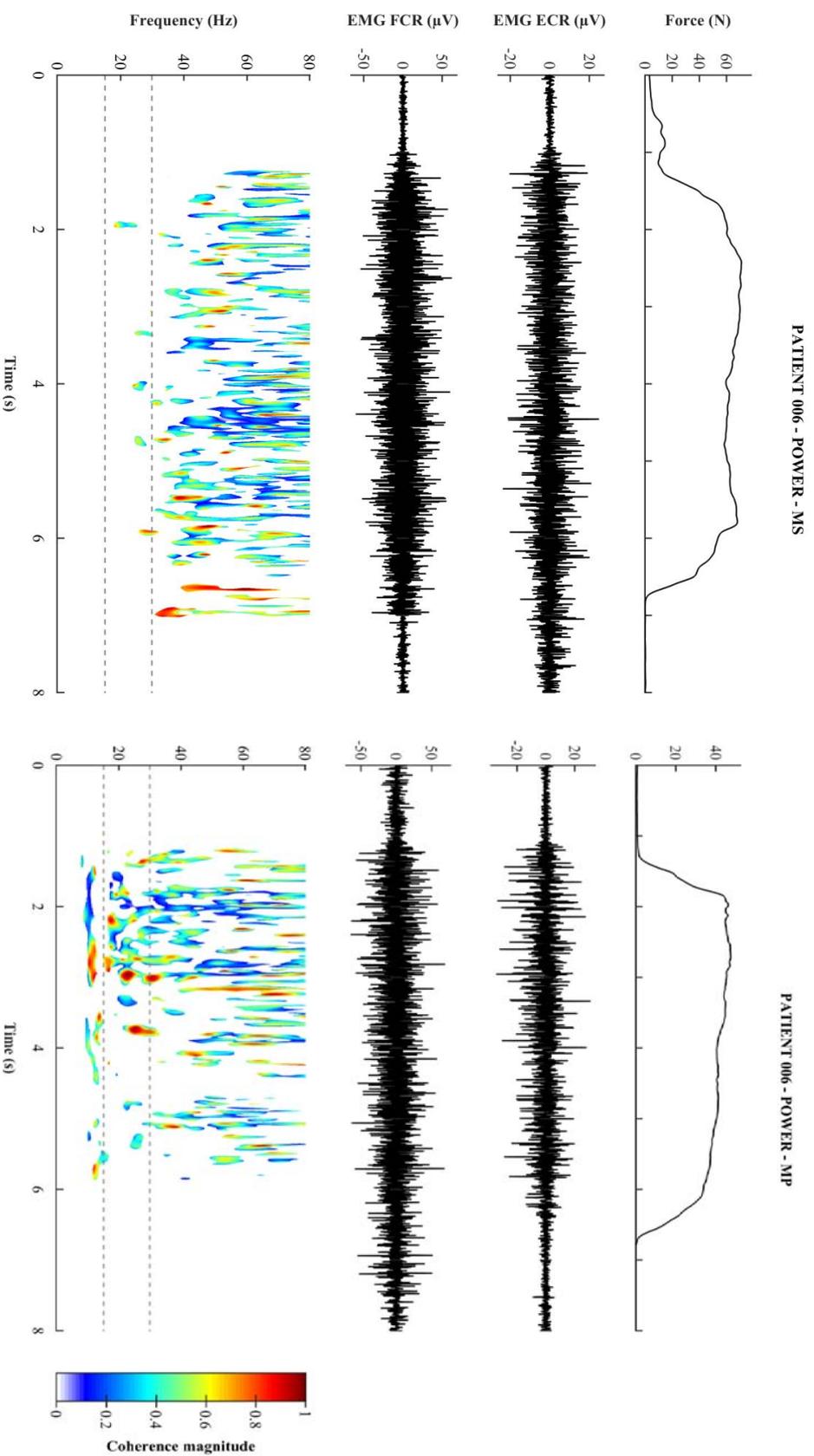


Figure 45 : Illustration à partir d'un sujet représentatif de la force nette (première ligne), des signaux EMG des muscles ECR et FCR (deuxième et troisième ligne) et de la carte de cohérence EMG-EMG temps-fréquence entre les muscles ECR et FCR, le volume de cohérence est quantifié sur les zones du cross-spectrum où la corrélation entre les muscles est significative (quatrième ligne), lors de flexions maximales volontaires isométriques des doigts en condition *Power*, réalisée avec le membre sain (MS, panneau de gauche) et le membre parétique (MP, panneau de droite).

Un premier résultat préliminaire montre une différence entre les forces produites avec le membre sain et le membre affecté par la lésion, témoignant d'une altération de la production de force au niveau du membre parétique des patients (Figure 46.a.). Associé à ce déficit moteur, l'analyse de cohérence temps-fréquence, réalisée dans les mêmes conditions que pour l'ensemble des études de ce document de thèse, semble indiquer une absence de modulation de la cohérence intermusculaire β entre les configurations cinématiques de la main pour la paire de muscles ECR/FCR au niveau du membre parétique alors que les valeurs de cohérence varient entre les conditions *Press* et *Power* au niveau du membre sain (Figure 46.b.).

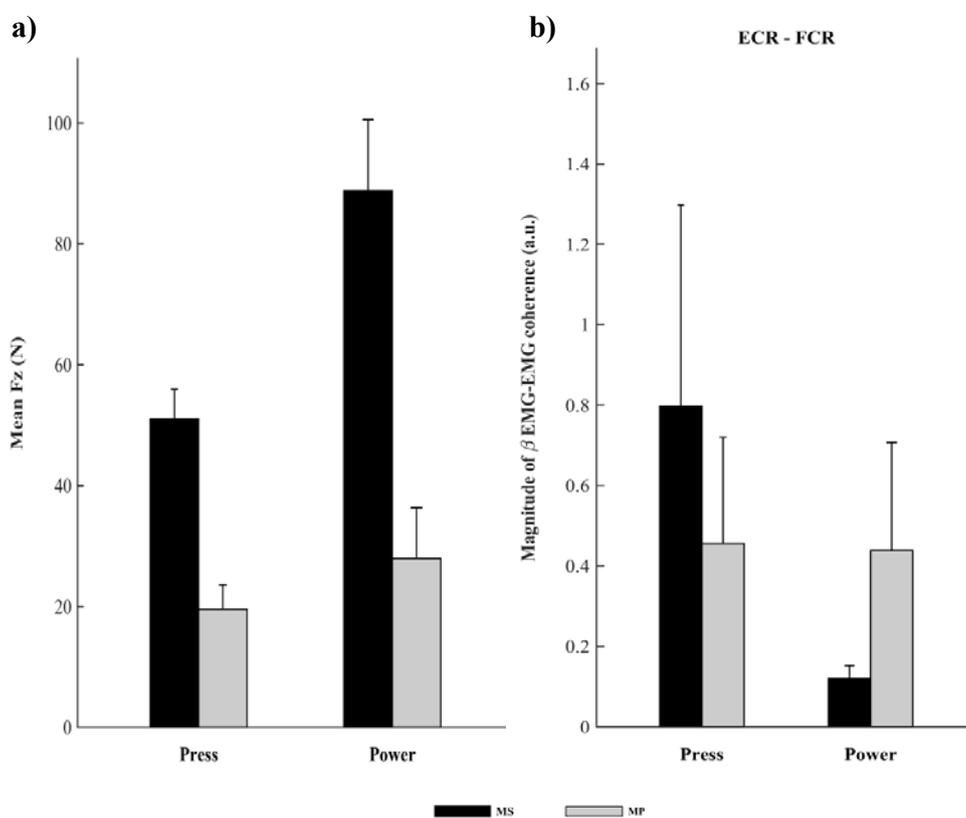


Figure 46 : **a.** Force moyenne produite (F_z) par les patients lors la réalisation de flexions maximales isométriques des doigts, en condition d'appui sur une surface (*Press*) et en condition de préhension (*Power*), avec le membre sain (MS) et le membre parétique (MP) ; **b.** Volume de cohérence EMG-EMG β pour la paire de muscles ECR/FCR lors la réalisation de flexions maximales isométriques des doigts en condition d'appui sur une surface (*Press*) et en condition de préhension (*Power*), sur le membre sain (MS) et sur le membre parétique (MP).

Ces résultats semblent notamment indiquer que, pour la paire de muscles ECR/FCR, principalement impliquée dans la co-contraction agoniste-antagoniste (Charissou *et al.* 2017), la cohérence intermusculaire β est modulée en fonction des contraintes mécaniques de la tâche au niveau du membre sain. Comparativement aux résultats issus de la deuxième étude réalisée lors de ce travail de thèse, nous retrouvons alors le même profil de modulation de cohérence intermusculaire β selon la configuration mécanique de la main, mis en évidence chez le sujet sain. En revanche, au niveau du membre parétique, malgré la présence de cohérence intermusculaire β , aucune modulation de cette cohérence ne peut être observée.

Ce résultat pourrait suggérer qu'une lésion cérébrale n'entraîne pas l'absence de couplage entre les muscles mais semble affecter les mécanismes mis en jeu dans la régulation des activités musculaires en fonction des contraintes internes et externes rencontrées. L'altération de ces mécanismes pourrait alors en partie être responsable de la perte de performance motrice observée sur le membre parétique des patients, en lien avec la perte de sélectivité motrice mise en évidence par le score au test de Fugl-Meyer.

En complément de nos contributions expérimentales 1 et 2, les résultats préliminaires de ces travaux engagés renforcent l'importance du rôle fonctionnel de la cohérence EMG-EMG, en suggérant :

- ***Son implication directe dans la régulation du niveau de force sous-maximal, de manière « paire-spécifique » selon la tâche ;***
- ***Sa contribution à la régulation de l'activité des muscles antagonistes selon leur rôle fonctionnel, indépendamment de l'activité des muscles agonistes ;***
- ***Un lien possible entre l'altération de la modulation du couplage intermusculaire et l'altération des fonctions motrices sur le membre parétique de patients post-AVC.***

VII.3. Limites associées au travail de thèse

L'ensemble de nos résultats sont à considérer au regard des limites expérimentales inhérentes à l'analyse de cohérence EMG-EMG et la modélisation musculo-squelettique.

D'un point de vue méthodologique, nos travaux soulèvent la question de l'utilisation l'EMG de surface pour extraire des informations sur les mécanismes nerveux à partir de la cohérence intermusculaire (Farina *et al.* 2014, De Luca & Kline 2016). La mesure d'une corrélation entre deux signaux EMG est sensible au placement des électrodes (Kilner *et al.* 2011) et au problème d'un éventuel « cross-talk » entre les signaux EMG (Koh & Grabiner 1992 ; Solomonow *et al.* 1994) a été soulevé (Kilner *et al.* 2002). Malgré la possibilité de quantifier le « cross-talk » entre des enregistrements EMG de surface (Farina *et al.* 2004 ; Winter *et al.* 1994 ; Mezzarane & Kohn 2009), d'utiliser des filtres spatio-temporels Mesin *et al.* (2018) ou une configuration d'électrodes double différentielle (De Luca *et al.* 2012 ; Winter *et al.* 1994), aucune méthode ne permet totalement de s'en affranchir (Dimitrova *et al.* 2002), Compte tenu des précautions méthodologiques prises dans le cadre de ce travail de thèse concernant notamment le placement des électrodes, nous sommes convaincus et confiants sur le fait que nos résultats obtenus en termes de modulation de la cohérence EMG-EMG ne peuvent pas être expliqués par la présence de « cross-talk ». Nous sommes cependant conscients que les résultats de cohérence EMG-EMG sont à interpréter avec prudence (Farina *et al.* 2014 ; De Luca & Kline 2016).

Afin d'approfondir les résultats issus de ce travail de thèse, l'analyse de cohérence intermusculaire pourrait être complétée par une analyse de cohérence EEG-EMG fournissant des informations directes sur la fonctionnalité de la commande centrale cortico-spinale lors de la production de contractions volontaires (Boonstra 2013 ; De Vries *et al.* 2016).

Concernant l'utilisation de la modélisation musculo-squelettique, certaines limitations inhérentes aux modèles de main actuels ont été mises en évidence, notamment liées aux données anthropométriques ne permettant pas d'étudier de manière précise un individu avec ses spécificités musculo-squelettiques (Valero-Cuevas *et al.* 2003). Il apparaît nécessaire d'affiner la modélisation musculo-squelettique de la main dans l'objectif d'améliorer les paramètres anthropométriques pris en compte, les procédures d'optimisation et ainsi le calcul

des forces musculaires et de la co-contraction. Cependant, l'utilisation de la modélisation biomécanique dans le cadre de nos recherches nous a permis de comparer de manière pertinente les comportements moteurs générés dans chaque condition expérimentale. La modélisation nous a en effet permis de confronter les variations de cohérence intermusculaire au comportement mécanique spécifique à chacun des muscles concernés, ceci au-delà d'un simple résultat de performance mesuré à travers la force externe produite, puisque étant dépendante du niveau de co-contraction cette force ne traduit pas la contribution de chaque muscle à la réalisation de la contraction résultante.

VII.4. Conclusion générale

Ce travail de thèse a été mis en œuvre afin d'approfondir la compréhension des mécanismes nerveux responsables du contrôle de l'activité musculaire, impliqués en particulier dans la régulation de la redondance musculaire. Pour éclaircir ces mécanismes, les études réalisées ont été centrées sur la contribution du phénomène de couplage intermusculaire à la régulation de l'activité des muscles synergistes agonistes et antagonistes lors de la réalisation de contractions isométriques.

En exploitant deux domaines scientifiques complémentaires, celui de la biomécanique et des neurosciences, la démarche suivie nous a permis d'interpréter les résultats issus d'une analyse de cohérence intermusculaire au regard du comportement mécanique en termes de forces musculaires. Cette méthodologie nous a alors autorisé à introduire concrètement le caractère de « fonctionnalité » dans l'interprétation des mécanismes évalués à travers la cohérence EMG-EMG, sous-jacents de la régulation des coordinations musculaires.

Les résultats présentés dans ce travail de thèse mettent en évidence la contribution de commandes communes centrales dans la régulation de l'activité musculaire et ainsi dans la formation de synergies entre les muscles. Cette contribution est complexe puisque les différents mécanismes impliqués, médiés par des voies nerveuses distinctes, semblent modulés en fonction des contraintes physiologiques et mécaniques internes mais également des contraintes environnementales externes. Ces résultats rendent compte de l'importance du

couplage intermusculaire, reflet de cette commande commune envoyée aux muscles synergistes, dans la production d'un effort résultant. En particulier, l'ensemble de nos contributions expérimentales et travaux engagés apporte de nouvelles connaissances sur l'importance fonctionnelle du couplage entre les muscles qui prend part à la régulation de la redondance musculaire, y compris au niveau de la régulation des niveaux de co-contraction agoniste-antagoniste, dans le but de maintenir la performance musculaire requise mais également d'ajuster les activations musculaires en fonctions des demandes de la tâche et du niveau de force requis.

L'ensemble des résultats mis en évidence ainsi que les questions soulevées traduisent la complexité du contrôle neuromusculosquelettique qui orchestre les mouvements du corps humain. La cohérence intermusculaire apparaît alors comme le marqueur d'un mécanisme clé fonctionnellement impliqué dans la régulation des coordinations musculaires. En particulier, ce mécanisme, traduit par la présence de commandes centrales communes provenant de voies distinctes, offre la capacité à adapter les coordinations entre les muscles redondants en fonction des interactions avec l'environnement, s'inscrivant dans un système dynamique complexe.

La compréhension de ce phénomène, d'une importance majeure dans le contrôle moteur, permet alors de lever une partie que représente la compréhension du contrôle de la redondance musculaire. En particulier concernant les recherches sur l'intégration des neurosciences dans le domaine de la robotique pour comprendre et adapter le contrôle des membres artificiels (Santello *et al.* 2016 ; Pizzamiglio *et al.* 2017). De plus, le mécanisme mis en évidence pourrait participer à l'amélioration de prothèses robotiques en utilisant la cohérence intermusculaire des membres résiduels comme signal d'entrée de la prothèse (Marquez 2016).

Dans un contexte clinique, l'apport de nouvelles informations sur les mécanismes de contrôle des coordinations musculaires participe à la compréhension de différentes pathologies neurologiques provoquant une perte de motricité et pourrait permettre de développer des programmes de réhabilitation à travers l'utilisation de la modulation des cohérences intermusculaires comme biomarqueurs de la récupération fonctionnelle (Stepp *et al.* 2011).

Références bibliographiques

VIII. Références bibliographiques

Aagaard P., Simonsen E.B., Andersen J.L., Magnusson P., Dyhre-Poulsen P. Neural adaptation to resistance training: changes in evoked V-wave and H-reflex responses. *Journal of Applied Physiology*. juin 2002 Vol. 92, n°6, pp. 2309-2018. doi:10.1152/jappphysiol.01185.2001.

Aagaard P., Simonsen E.B., Andersen J.L., Magnusson S.P., Halkjaer-Kristensen J., Dyhre-Poulsen P. Neural inhibition during maximal eccentric and concentric quadriceps contraction: effects of resistance training. *Journal of Applied Physiology*. décembre 2000 Vol. 89, n°6, pp. 2249-2257. doi:10.1152/jappl.2000.89.6.2249.

Adkins D.L., Boychuk J., Remple M.S., Kleim J.A. Motor training induces experience-specific patterns of plasticity across motor cortex and spinal cord. *Journal of Applied Physiology*. décembre 2006 Vol. 101, n°6, pp. 1776-1782. doi:10.1152/jappphysiol.00515.2006.

Ait-Haddou R., Jinha A., herzog W., Binding P. Analysis of the force-sharing problem using an optimization model. *Mathematical Biosciences*. octobre 2004 Vol 191, n°2, pp. 111-122. doi:10.1016/j.mbs.2004.05.003.

Akima H., Foley J.M., Prior B.M., Dudley G.A., Meyer R.A. Vastus lateralis fatigue alters recruitment of musculus quadriceps femoris in humans. *Journal of Applied Physiology*. février 2002 Vol. 92, n°2, pp. 679-684. doi:10.1152/jappphysiol.00267.2001.

Allen D.P., MacKinnon C.D. Time-frequency analysis of movement-related spectral power in EEG during repetitive movements: a comparison of methods. *Journal of Neuroscience Methods*. janvier 2010 Vol. 186, n°1, pp. 107-115. doi:10.1016/j.jneumeth.2009.10.022.

Amarantini D., Martin L. A method to combine numerical optimization and EMG data for the estimation of joint moments under dynamic conditions. *Journal of Biomechanics*. septembre 2004 Vol 37, n°9, pp. 1393-1404. doi:10.1016/j.jbiomech.2003.12.020.

Amarantini, D., Bru, B. Training-related changes in the EMG-moment relationship during isometric contractions: further evidence of improved control of muscle activation in strength-trained men? *Journal Electromyography Kinesiology*. août 2015 Vol. 25, n°4, pp. 697-702. doi:10.1016/j.jelekin.2015.04.002.

An K.N., Chao E.Y., Cooney W.P., Linscheid R.L. 1985. Forces in the normal and abnormal hand. *Journal of Orthopaedic Research*. 1985 Vol. 3, n°2, pp. 202-211. doi:10.1002/jor.1100030210.

Androulidakis A.G., Doyle L.M., Gilbertson T.P., Brown P. Corrective movements in response to displacements in visual feedback are more effective during periods of 13-35 Hz oscillatory synchrony in the human corticospinal system. *European Journal of Neuroscience*. décembre 2006 Vol. 24, n°11, pp. 3299-3304. doi:10.1111/j.1460-9568.2006.05201.x.

Androulidakis A.G., Doyle L.M., Yarrow K., Litvak V., Gilbertson T.P., Brown P. Anticipatory changes in beta synchrony in the human corticospinal system and associated

- improvements in task performance. *European Journal of Neuroscience*. juin 2007 Vol. 25, n°12, pp. 3758-3765. doi:10.1111/j.1460-9568.2007.05620.x.
- Aumann TD., Prut Y. Do sensorimotor β -oscillations maintain muscle synergy representations in primary motor cortex? *Trends in Neurosciences*. février 2015 Vol. 38, n°2, pp. 77-85. doi:10.1016/j.tins.2014.12.002.
- Baker M.R., Baker S.N. Beta-adrenergic modulation of tremor and corticomuscular coherence in humans. *PLoS One*. novembre 2012 Vol. 7, n°11, e49088. doi:10.1371/journal.pone.0049088.
- Baker S.N., Chiu M., Fetz E.E. Afferent encoding of central oscillations in the monkey arm. *Journal of Neurophysiology*. juin 2006 Vol. 95, n°6, pp. 3904-3910. doi:10.1152/jn.01106.2005.
- Baker S.N., Olivier E., Lemon R.N. Coherent oscillations in monkey motor cortex and hand muscle EMG show task-dependent modulation. *Journal of Physiology*. mai 1997 Vol. 501, n°1, pp. 225-241. doi:10.1111/j.1469-7793.1997.225bo.x.
- Baker S.N., Pinches E.M., Lemon R.N. Synchronization in monkey motor cortex during a precision grip task. II. effect of oscillatory activity on corticospinal output. *Journal of Neurophysiology*. avril 2003 Vol. 89, n°4, pp. 1941-1953. doi:10.1152/jn.00832.2002.
- Baker SN., Kilner JM., Pinches EM., Lemon RN. The role of synchrony and oscillations in the motor output. *Experimental Brain Research*. septembre 1999 Vol. 128, n°1-2, pp. 109-117. doi:10.1007/s002210050825.
- Barry B.K., Enoka R.M. The neurobiology of muscle fatigue: 15 years later. *Integrative and Comparative Biology*. octobre 2007 Vol. 47, n°4, pp. 465-473. doi:10.1093/icb/icm047.
- Barry BK., Enoka RM. The neurobiology of muscle fatigue: 15 years later. *Integrative and Comparative Biology*. octobre 2007 Vol. 47, n°4, pp. 465-473. doi:10.1093/icb/icm047.
- Bawa P., Pang MY., Olesen KA., Calancie B. Rotation of motoneurons during prolonged isometric contractions in humans. *Journal of Neurophysiology*. septembre 2006 Vol. 96, n°3, pp. 1135-1140. doi:10.1152/jn.01063.2005.
- Bear M.F., Connors B.W., Paradiso M.A. Neuroscience : exploring the brain. Volume 2. Lippincott Williams & Wilkins, 2007. ISBN 0781760038, 9780781760034.
- Bernstein N. Coordination and Regulation of Movements. Oxford: Pergamon, 1967.
- Bigot J., Longcamp M., Dal Maso F., Amarantini D. A new statistical test based on the wavelet cross-spectrum to detect time-frequency dependence between non-stationary signals: application to the analysis of cortico-muscular interactions. *NeuroImage*. avril 2011 Vol. 55, n°4, pp. 1504-1518. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.01.033.
- Bizzi E., Cheung V.C. The neural origin of muscle synergies. *Frontiers in Computational Neuroscience*. avril 2013 Vol. 29, n°7, pp. 51. doi:10.3389/fncom.2013.00051.
- Bizzi E., Cheung V.C.K., d'Avella A., Saltiel P., Tresch M. Combining modules for movement. *Brain Research Review*. janvier 2008 Vol. 57, n°1, pp. 125-133. doi:10.1016/j.brainresrev.2007.08.004.

- Blais M., Amarantini D., Albaret JM., Chaix Y., Tallet J. Atypical inter-hemispheric communication correlates with altered motor inhibition during learning of a new bimanual coordination pattern in developmental coordination disorder. *Developmental Science*. avril 2017. doi:10.1111/desc.12563.
- Boonstra T.W. The potential of corticomuscular and intermuscular coherence for research on human motor control. *Frontiers in Human Neuroscience*. décembre 2013 Vol. 10, n°7, pp. 855. doi:10.3389/fnhum.2013.00855.
- Boonstra T.W., Daffertshofer A., van Ditschuijzen J.C., van den Heuvel M.R., Hofman C., Willigenburg N.W., Beek P.J. Fatigue-related changes in motor-unit synchronization of quadriceps muscles within and across legs. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. 2008 Vol. 18, n°5, pp. 717-731. doi:10.1016/j.jelekin.2007.03.005.
- Boonstra T.W., Danna Dos-Santos A., Xie H.B., Roerdink M., Stins J.F., Breakspear M. Muscle networks: Connectivity analysis of EMG activity during postural control. *Scientific Reports*. décembre 2015 Vol. 4, n°5, pp. 17830. doi:10.1038/srep17830.
- Boonstra T.W., van Wijk B.C., Praamstra P., Daffertshofer A. Corticomuscular and bilateral EMG coherence reflect distinct aspects of neural synchronization. *Neuroscience Letters* 2009 Vol. 463, n°1, pp. 17-21. doi:10.1016/j.neulet.2009.07.043.
- Boonstra TW., Breakspear M. Neural mechanisms of intermuscular coherence: implications for the rectification of surface electromyography. *Journal of Neurophysiology*. février 2012 Vol. 107, n°3, pp. 796-807. doi:10.1152/jn.00066.2011.
- Boonstra TW., Breakspear M. Neural mechanisms of intermuscular coherence: implications for the rectification of surface electromyography. *Journal of Neurophysiology*. février 2012 Vol. 107, n°3, pp. 796-807. doi:10.1152/jn.00066.2011.
- Borcard D. Transformation de données: normalisation, stabilisation des variances [Online]. Département de sciences biologiques, Université de Montréal, 1998.
- Bouisset S., Maton B. Muscles, posture et mouvement: Bases et applications de la méthode électromyographique. 1995 Paris: Editions Hermann.
- Bouisset S., Goubel F. Integrated electromyographical activity and muscle work. *Journal of Applied Physiology*. novembre 1973 Vol. 35, n°5, pp. 695-702. doi:10.1152/jappl.1973.35.5.695.
- Bourbonnais D., Noven V.S., Carey K.M., Rymer W.Z. Abnormal spatial patterns of elbow muscle activation in hemiparetic human subjects. *Brain*. février 1989 Vol. 112 n°1, pp. 85-102.
- Bowden J.L., Taylor J.L., McNulty P.A. Voluntary Activation is Reduced in Both the More- and Less-Affected Upper Limbs after Unilateral Stroke. *Frontiers in Neurology*. novembre 2014 Vol. 19, n°5, pp. 239. doi:10.3389/fneur.2014.00239.
- Bravo-Esteban E, Taylor J., Aleixandre M., Simon-Martinez C., Torricelli D., Pons JL., Gomez-Soriano J. Tibialis Anterior muscle coherence during controlled voluntary activation in patients with spinal cord injury: diagnostic potential for muscle strength, gait and spasticity. *Journal of neuroengineering and rehabilitation*. mars 2014 Vol. 11, n°1, pp. 23. doi:10.1186/1743-0003-11-23.

- Brittain J.S., Halliday D.M., Conway B.A., Nielsen J.B. Single-trial multiwavelet coherence in application to neurophysiological time series. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*. mai 2007 Vol. 54, n°5, pp. 854-862. doi:10.1109/TBME.2006.889185.
- Brook N., Mizrahi J., Shoham M., Dayan J. A biomechanical model of index finger dynamics. *Medical Engineering and Physics*. 1995 Vol. 17, n°1, pp. 54-63.
- Brown P. Cortical drives to human muscle: the Piper and related rhythms. *Progress in Neurobiology*. janvier 2000 Vol. 60, n°1, pp. 97-108. doi:10.1016/S0301-0082(99)00029-5.
- Brown P., Salenius S., Rothwell J.C., Hari R. Cortical correlate of the Piper rhythm in humans. *Journal of Neurophysiology*. décembre 1998 Vol. 80, n°6, pp. 2911-2917. doi:10.1152/jn.1998.80.6.2911.
- Buchholz B., Armstrong T.J., Goldstein S.A. Anthropometric data for describing the kinematics of the human hand. *Ergonomics*. avril 1992 Vol. 35, n°3, pp. 261-73. doi:10.1080/00140139208967812.
- Budini F., Lowery M., Durbaba R., De Vito G. Effect of mental fatigue on induced tremor in human knee extensors. *Journal of Electromyography Kinesiology*. 2014 Vol. 24, n°3, pp. 412-418. doi:10.1016/j.jelekin.2014.02.003.
- Bürge, E., Kupper, D., Badan Bâ, M., Leemann, B., Berchtold, A. Qualities of a French version of the Wolf Motor Function Test: a multicenter study. *Annals of Physical Rehabilitation Medicine*. 2013 Vol. 56, pp. 288-299. doi:10.1016/j.rehab.2013.03.003.
- Buzsaki G., Draguhn A. Neuronal oscillations in cortical networks. *Science*. juin 2004 Vol. 304, n°5679, pp. 1926-1929. doi:10.1126/science.1099745.
- Carolan B., Cafarelli E. Adaptations in coactivation after isometric resistance training. *Journal of Applied Physiology*. septembre 1985 Vol. 73, n°3, pp. 911-917. doi:10.1152/jappl.1992.73.3.911.
- Carolan B., Cafarelli E. Adaptations in coactivation after isometric resistance training. *Journal of Applied Physiology*. septembre 1992 Vol. 73, n°3, pp. 911-917. doi:10.1152/jappl.1992.73.3.911.
- Carter G., Knapp C., Nuttall A. Estimation of the magnitude-squared coherence function via overlapped fast Fourier transform processing. *IEEE Transactions on Audio and Electroacoustics*. août 1973 Vol. 21, n°4, pp. 337-334. doi:10.1109/TAU.1973.1162496.
- Castronovo A.M., Negro F., Conforto S., Farina D. The proportion of common synaptic input to motor neurons increases with an increase in net excitatory input. *Journal of Applied Physiology*. décembre 2015 Vol. 119, n°11, pp. 1337-1346. doi:10.1152/jappphysiol.00255.2015.
- Chabran E., Maton B., Fourment A. Effects of postural muscle fatigue on the relation between segmental posture and movement. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. février 2002 Vol. 12, n°1, pp. 67-79. doi:10.1016/j.gaitpost.2005.10.011.
- Chakarov V., Naranjo JR., Schulte-Mönting J., Omlor W., Huethe F., Kristeva R. Beta-range EEG-EMG coherence with isometric compensation for increasing modulated low-level forces. *Journal of Neurophysiology*. août 2009 Vol. 102, n°2, pp. 1115-1120. doi:10.1152/jn.91095.2008.

Challis J.H. Producing physiologically realistic individual muscle force estimations by imposing constraints when using optimization techniques. *Medical Engineering & Physics*. avril 1997 Vol. 19, n°3, pp. 253-261. doi:10.1016/S1350-4533(96)00062-8.

Challis JH. Producing physiologically realistic individual muscle force estimations by imposing constraints when using optimization techniques. *Medical Engineering & Physics*. avril 1997 Vol. 19, n°3, pp. 253-261. doi:10.1016/S1350-4533(96)00062-8.

Chang Y.J., Chou C.C., Chan H.L., Hsu M.J., Yeh M.Y., Fang C.Y., Chuang Y.F., Wei S.H., Lien H.Y. Increases of Quadriceps Inter-Muscular Cross-Correlation and Coherence during Exhausting Stepping Exercise. *Sensors*. novembre 2012 Vol. 26, n°12, pp. 16353-16367. doi:10.3390/s121216353.

Chao E.Y., An K.N., Cooney W.P. III, Linscheid R.L. Biomechanics of the hand: A basic research study. *World Scientific Publishing Co Pte Ltd*. 1989. ISBN 10 : 9971501031.

Charissou C., Amarantini D., Baurès R., Berton E., Vigouroux L. Effects of hand configuration on muscle force coordination, co-contraction and concomitant intermuscular coupling during maximal isometric flexion of the fingers. *European Journal of Applied Physiology*. novembre 2017 Vol. 117, n°11, pp. 2309-2320. doi:10.1007/s00421-017-3718-6.

Charissou C., Vigouroux L., Berton E., Amarantini D. Fatigue- and training-related changes in 'beta' intermuscular interactions between agonist muscles. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. avril 2016 Vol. 27, pp. 52-59. doi:10.1016/j.jelekin.2016.02.002.

Cheyne D., Bells S., Ferrari., Gaetz W., Bostan AC. Self-paced movements induce high-frequency gamma oscillations in primary motor cortex. *NeuroImage*. août 2008 Vol. 42, n°1, pp. 332-342. doi:10.1016/j.neuroimage.2008.04.178.

Christakos C.N., Papadimitriou N.A., Erimaki S. Parallel neuronal mechanisms underlying physiological force tremor in steady muscle contractions of humans. *Journal of Neurophysiology*. janvier 2006 Vol. 95, n°1, pp. 53-66. doi:10.1152/jn.00051.2005.

Christova M.I., Pondev N.G., Christova L.G., Wolf W., Dengler R., Kossev A.R. Motor cortex excitability during unilateral muscle activity. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. octobre 2006 Vol. 16, n°5, pp. 477-484. doi:10.1016/j.jelekin.2005.09.002.

Clark B.C., Manini T.M., Ploutz-Snyder L.L. Derecruitment of the lumbar musculature with fatiguing trunk extension exercise. *Spine*. février 2003 Vol. 28, n°3, pp. 282-287. doi:10.1097/01.BRS.0000042227.06526.A2.

Conway BA., Halliday DM, Farmer SF., Shahani U., Mass P., Weir AI., Rosenberg JR. Synchronization between motor cortex and spinal motoneuronal pool during the performance of a maintained motor task in man. *The Journal of Physiology*. décembre 1995 Vol. 489, n°3, pp. 917-924. doi:10.1113/jphysiol.1995.sp021104.

Cooney W., Lucca M., Chao E., Linscheid R. The kinesiology of the thumb trapeziometacarpal joint. *American Journal of Bone and Joint Surgery*. 1981 Vol. 63, pp. 1371-1381. doi:10.2106/00004623-198163090-00002

Cordivari C., Lees A.J., Misra V.P., Brown P. EMG-EMG coherence in writer's cramp. *Movement Disorders*. septembre 2002 Vol. 17, n°5, pp. 1011-1016. doi:10.1002/mds.10212.

Cremoux S., Tallet J., Berton E., Dal Maso F., Amarantini D. Atypical EMG activation patterns of the elbow extensors after complete C6 tetraplegia during isometric contractions: a

case report. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*. septembre 2012 Vol 15, n°1, pp. 266-268. doi:10.1080/10255842.2012.713722.

Cremoux S., Tallet J., Dal Maso F., Berton E., Amarantini D. Impaired corticomuscular coherence during isometric elbow flexion contractions in humans with cervical spinal cord injury. *European Journal of Neuroscience*. août 2017 Vol. 46, n°4, pp. 1991-2000. doi:10.1111/ejn.13641.

Crone C., Hultborn H., Jespersen B., Nielsen J. Reciprocal Ia inhibition between ankle flexors and extensors in man. *Journal of Physiology*. août 1987 Vol. 389, n°1, pp. 163-85. doi:10.1113/jphysiol.1987.sp016652.

Crowninshield RD., Brand RA. A physiologically based criterion of muscle force prediction in locomotion. *Journal of Biomechanics*. juin 1981 Vol 14, n°11, pp. 793-801. doi:10.1016/0021-9290(81)90035-X.

d'Avella A., Saltiel P., Bizzi E. Combinations of muscle synergies in the construction of a natural motor behavior. *Nature Neuroscience*. mars 2003 Vol. 6, n°3, pp. 300-308. doi:10.1038/nn1010.

d'Avella, A., Tresch M. Muscle Synergies For Motor Control. *Handbook of Neural Engineering*. Metin Akay 2007. doi:10.1002/9780470068298.ch27.

Da Fonseca ST., Vaz DV., De Aquino CF., Bricio RS. Muscular co-contraction during walking and landing from a jump: comparison between genders and influence of activity level. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. juin 2006 Vol. 16, n°3, pp. 273-280. doi: 10.1016/j.jelekin.2005.07.005.

Dai C., Shin H., Davis B., Hu X. Origins of Common Neural Inputs to Different Compartments of the Extensor Digitorum Communis Muscle. *Scientific Reports*. octobre 2017 Vol. 7, n°1. doi:10.1038/s41598-017-14555-x.

Dai C., Suresh NL., Suresh AK., Rymer WZ., Hu X. Altered Motor Unit Discharge Coherence in Paretic Muscles of Stroke Survivors. *Frontiers in Neurology*. mai 2017 Vol. 8, art. 202. doi:10.3389/fneur.2017.00202.

Dal Maso F., Longcamp M., Amarantini D. Training-related decrease in antagonist muscles activation is associated with increased motor cortex activation: evidence of central mechanisms for control of antagonist muscles. *Experimental Brain Research*. août 2012 Vol. 220 n°3, pp. 287-295. doi:10.1007/s00221-012-3137-1.

Danion F., Latash M.L., Li Z.M., Zatsiorsky V.M. The effect of fatigue on multifinger coordination in force production tasks in humans. *Journal of Physiology*. mars 2000 Vol. 523, n°2, pp. 523-532.

Danna-Dos-Santos A., Poston B., Jesunathadas M., Bobich L.R., Hamm T.M., Santello M. Influence of fatigue on hand muscle coordination and EMG-EMG coherence during three-digit grasping. *Journal of Neurophysiology*. décembre 2010 Vol. 104, n°6, pp. 3576-3587. doi:10.1152/jn.00583.2010.

Dattola R., Girlanda P., Vita G., Messina C. Muscle Rearrangement in Patients with Hemiparesis after Stroke: An Electrophysiological and Morphological Study. *European Neurology*. février 1993 Vol. 33, n°2, pp. 109-114. DOI10.1159/000116915.

Daumas F. Méthodes de normalisation des données. *Revue de statistique appliquée*. 1982 Vol. 30, pp. 23-38.

Daviaux Y., Cremoux S., Tallet J., Amarantini D., Cornu C., Deschamps T. I can't reach it! Focus on theta sensorimotor rhythm toward a better understanding of impaired action-perception coupling. *Neuroscience*. décembre 2016 Vol. 17, n°339, pp. 32-46. doi:10.1016/j.neuroscience.2016.09.033.

Day S.J., Hulliger M. Experimental simulation of cat electromyogram: evidence for algebraic summation of motor-unit action-potential trains. *Journal of Neurophysiology*. novembre 2001 Vol. 86, n°5, pp. 2144-2158. doi:10.1152/jn.2001.86.5.2144.

De Lange F.P., Jensen O., Bauer M., Toni I. Interactions between posterior gamma and frontal alpha/beta oscillations during imagined actions. *Frontiers in Human Neuroscience*. août 2008 Vol. 20, n°1, pp. 2:7. doi:10.3389/neuro.09.007.2008.

De Luca C.J. Control properties of motor units. *Journal of Experimental Biology*. mars 1985 Vol. 115, n°1, pp. 125-136.

De Luca C.J. Physiology and mathematics of myoelectric signals. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*. 1979 Vol. 26, n°6, pp. 313-325. doi:10.1109/TBME.1979.326534.

De Luca C.J. The use of surface electromyography in biomechanics. *Journal of Applied Biomechanics*. mai 1997 Vol. 13, n°2, pp. 135-163. doi:10.1123/jab.13.2.135.

De Luca C.J., Erim Z. Common drive in motor units of a synergistic muscle pair. *Journal of Neurophysiology*. avril 2002 Vol. 87, n°4, pp. 2200-2204. doi:10.1152/jn.00793.2001.

De Luca C.J., Kline J.C. The common input notion, conceived and sustained by conjecture. *Journal of Neurophysiology*. février 2016 Vol. 115, n°2, pp. 1079-1080. doi:10.1152/jn.01081.2015.

De Luca C.J., Kuznetsov M., Gilmore L.D., Roy S.H. Inter-electrode spacing of surface EMG sensors: reduction of crosstalk contamination during voluntary contractions. *Journal of Biomechanics*. février 2012 Vol. 45, n°3, pp. 555-561. doi:10.1016/j.jbiomech.2011.11.010.

De Luca C.J., LeFever R.S., McCue M.P., Xenakis A.P. Control scheme governing concurrently active human motor units during voluntary contractions. *Journal of Physiology*. septembre 1982 Vol. 329, n°1, pp. 129-142. doi:10.1113/jphysiol.1982.sp014294.

De Luca C.J., Mambrito B. Voluntary control of motor units in human antagonist muscles: coactivation and reciprocal activation. *Journal of Neurophysiology*. septembre 1987 Vol. 58, n°3, pp. 525-542. doi:10.1152/jn.1987.58.3.525.

De Luca C.J., Merletti R. Surface myoelectric signal cross-talk among muscles of the leg. *Electroencephalography Clinical Neurophysiology*. juin 1988 Vol. 69, n°6, pp. 568-575. doi:10.1016/0013-4694(88)90169-1.

De Luca C.J., Erim Z. Common drive of motor units in regulation of muscle force. *Trends in Neurosciences*. juillet 1994 Vol. 17, n°7, pp. 299-305. doi:10.1016/0166-2236(94)90064-7.

De Marchis C., Severini G., Castronovo A.M., Schmid M., Conforto S. Intermuscular coherence contributions in synergistic muscles during pedaling. *Experimental Brain Research*. juin 2015 Vol. 233, n°6, pp. 1907-1919. doi:10.1007/s00221-015-4262-4.

De Muth J.E. Basic statistics and pharmaceutical statistical applications, Third Edition. Boca Raton: CRC Press. 2006.

De Vries IE., Daffertshofer A., Stegeman DF., Boonstra TW. Functional connectivity in the neuromuscular system underlying bimanual coordination. *Journal of Neurophysiology*. décembre 2016 Vol. 116, n°6, pp. 2576-2585. doi:10.1152/jn.00460.2016.

Degani A.M., Leonard C.T., Danna-Dos-Santos A. The use of intermuscular coherence analysis as a novel approach to detect age-related changes on postural muscle synergy. *Neuroscience Letters*. août 2017 Vol. 656, n°1, pp. 108-113. doi:10.1016/j.neulet.2017.07.032.

Dewald J.P., Pope P.S., Given J.D., Buchanan T.S., Rymer W.Z. Abnormal muscle coactivation patterns during isometric torque generation at the elbow and shoulder in hemiparetic subjects. *Brain*. avril 1995 Vol. 118, n°2, pp. 495-510.

Dimitrova N.A., Dimitrov G.V., Nikitin O.A. Neither high-pass filtering nor mathematical differentiation of the EMG signals can considerably reduce cross-talk. *Journal of Electromyography Kinesiology*. août 2002 Vol. 12, n°4, pp. 235-246. doi:10.1016/S1050-6411(02)00008-1.

Domalain M., Vigouroux L., Berton E. Determination of passive moment-angle relationships at the trapeziometacarpal joint. *Journal of Biomechanical Engineering*. 2010 juillet Vol. 132, n°7, pp. 071009. doi:10.1115/1.4001397.

Draper N.R., Smith, H. Applied regression analysis. 2nd Edition. New York: Wiley. 1981.

Drew T., Kalaska J., Krouchev N. Muscle synergies during locomotion in the cat: a model for motor cortex control. *Journal of Physiology*. mars 2008 Vol. 586, n°5, pp. 1239-1245. doi:10.1113/jphysiol.2007.146605.

Dul J., Johnson GE., Shiavi R., Townsend MA. Muscular synergism--II. A minimum-fatigue criterion for load sharing between synergistic muscles. *Journal of Biomechanics*. février 1984 Vol 17, n°9, pp. 675-684. doi:10.1016/0021-9290(84)90121-0.

Efron B., Tibshirani R.J. An introduction to the bootstrap. Chapman & Hall. 1993.

Engel A.K., Fries P. Beta-band oscillations--signalling the status quo? *Current Opinion on Neurobiology*. avril 2010 Vol. 20, n°2, pp. 156-165. doi:10.1016/j.conb.2010.02.015.

Enoka R. Neuromechanics of human movement - 5th Edition. Human Kinetics. 2015. ISBN-13: 9781450458801.

Enoka RM., Stuart DG. Neurobiology of muscle fatigue. *Journal of applied physiology*. mai 1992 Vol. 72, n°5, pp. 1631-1648. doi:10.1152/jappl.1992.72.5.1631.

Erimaki S., Christakos C.N. Coherent motor unit rhythms in the 6-10 Hz range during time-varying voluntary muscle contractions: neural mechanism and relation to rhythmical motor control. *Journal of Neurophysiology*. février 2008 Vol. 99, n°2, 473-483. doi:10.1152/jn.00341.2007.

Falconer K., Winter D.A. Quantitative assessment of co-contraction at the ankle joint in walking. *Electromyography and Clinical Neurophysiology*. mars 1985 Vol. 25, n°2-3, pp. 135-149.

- Falvo M.J., Sirevaag E.J., Rohrbaugh J.W., Earhart G.M. Resistance training induces supraspinal adaptations: evidence from movement-related cortical potentials. *European Journal of Applied Physiology*. juillet 2010 Vol. 109, n°5, pp. 923-933. DOI: 10.1007/s00421-010-1432-8.
- Farina D., Fattorini L., Felici F., Filligoi G. Nonlinear surface EMG analysis to detect changes of motor unit conduction velocity and synchronization. *Journal of Applied Physiology*. novembre 2002a Vol. 93, n°5, pp. 1753-1763. doi:10.1152/jappphysiol.00314.2002.
- Farina D., Holobar A., Gazzoni M., Zazula D., Merletti R., Enoka R.M. Adjustments differ among low-threshold motor units during intermittent, isometric contractions. *Journal of Neurophysiology*. janvier 2009 Vol. 101, n°1, pp. 350-359. doi:10.1152/jn.90968.2008.
- Farina D., Merletti R., Indino B., Graven-Nielsen T. Surface EMG crosstalk evaluated from experimental recordings and simulated signals. Reflections on crosstalk interpretation, quantification and reduction. *Methods of Information in Medicine*. février 2004 Vol. 43, n°1, pp. 30-35. doi:10.1267/METH04010030.
- Farina D., Merletti R., Indino B., Nazzaro M., Pozzo M. Surface EMG crosstalk between knee extensor muscles: experimental and model results. *Muscle Nerve*. novembre 2002b Vol. 26, n°5, pp. 681-695. doi:10.1002/mus.10256.
- Farina D., Negro F. Common synaptic input to motor neurons, motor unit synchronization, and force control. *Exercise and Sport Science Reviews*. janvier 2015 Vol. 43, n°1, pp. 23-33. doi:10.1249/JES.0000000000000032.
- Farina D., Negro F., Dideriksen J.L. The effective neural drive to muscles is the common synaptic input to motor neurons. *Journal of Physiology*. août 2014 Vol. 592, n°16, pp. 3427-3441. DOI: 10.1113/jphysiol.2014.273581.
- Farmer S.F. Rhythmicity, synchronization and binding in human and primate motor systems. *Journal of Physiology*. mai 1998 Vol. 509, n°1, pp. 3-14. doi:10.1111/j.1469-7793.1998.003bo.x.
- Farmer S.F., Bremner F.D., Halliday D.M., Rosenberg J.R., Stephens J.A. The frequency content of common synaptic inputs to motoneurons studied during voluntary isometric contraction in man. *Journal of Physiology*. octobre 1993 Vol. 470, n°1, pp. 127-155. doi:10.1113/jphysiol.1993.sp019851.
- Farmer S.F., Gibbs J., Halliday D.M., Harrison L.M., James L.M., Mayston M.J., Stephens J.A. Changes in EMG coherence between long and short thumb abductor muscles during human development. *Journal of Physiology*. mars 2007 Vol. 579, n°2, pp. 389-402. DOI: 10.1113/jphysiol.2006.123174.
- Farmer SF., Harrison LM., Mayston MJ., Parekh A., James LM., Stephens JA. Abnormal cortex-muscle interactions in subjects with X-linked Kallmann's syndrome and mirror movements. *Brain*. février 2004 Vol 127, n°2, pp. 385-397. doi:10.1093/brain/awh047.
- Farup J., Kjølhed T., Sørensen H., Dalgas U., Møller A.B., Vestergaard P.F., Ringgaard S., Bojsen-Møller J., Vissing K. Muscle morphological and strength adaptations to endurance vs. resistance training. *Journal of Strength and Conditioning Research*. février 2012 Vol. 26, n°2, pp. 398-407. DOI: 10.1519/JSC.0b013e318225a26f.

- Feige B., Aertsen A., Kristeva-Feige R. Dynamic synchronization between multiple cortical motor areas and muscle activity in phasic voluntary movements. *Journal of Neurophysiology*. novembre 2000 Vol. 84, n°5, pp. 2622-2629. doi:10.1152/jn.2000.84.5.2622.
- Feigin V.L., Forouzanfar M.H., Krishnamurthi R., Mensah G.A., Connor M., Bennett D.A., Moran A.E., Sacco R.L., Anderson L., Truelsen T., O'Donnell M., Venketasubramanian N., Barker-Collo S., Lawes C.M., Wang W., Shinohara Y., Witt E., Ezzati M., Naghavi M., Murray C. Global burden of diseases, injuries, and risk factors study. GBD Stroke Experts Group. *Lancet*. janvier 2010 Vol. 383, n°9913, pp. 245-254.
- Ferri-Morales A., Alegre L.M., Basco A., Aguado X. Test-retest relative and absolute reliability of knee extensor strength measures and minimal detectable change. *Isokinetics and Exercise Science*. janvier 2014 Vol. 22, n°1, pp. 17-26. doi:10.3233/IES-13052.
- Fisher K.M., Zaaïmi B., Williams T.L., Baker S.N., Baker M.R. Beta-band intermuscular coherence: a novel biomarker of upper motor neuron dysfunction in motor neuron disease. *Brain*. septembre 2012 Vol. 135, n°9, pp. 2849-2864. doi:10.1093/brain/aws150.
- Fisher R.J., Galea M.P., Brown P., Lemon R.N. Digital nerve anaesthesia decreases EMG-EMG coherence in a human precision grip task. *Experimental Brain Research*. juillet 2002 Vol. 145, n°2, pp. 207-14. doi:10.1007/s00221-002-1113-x.
- Fitts R.H., Widrick J.J., Muscle mechanics: adaptations with exercise-training. *Exercise and Sports Sciences Reviews*. 1996 Vol. 24, pp. 427-473.
- Flash T., Hogan N. The coordination of arm movements: an experimentally confirmed mathematical model. *Journal of Neuroscience*. juillet 1985 Vol. 5, n°7, pp. 1688-1703.
- Folland J.P., Williams A.G. The adaptations to strength training: morphological and neurological contributions to increased strength. *Sports Medicine*. février 2007 Vol. 37, n°2, pp. 145-168. doi:10.2165/00007256-200737020-00004.
- Frère J. Spectral properties of multiple myoelectric signals: New insights into the neural origin of muscle synergies. *Neuroscience*. juillet 2017 Vol. 4, n°355, pp. 22-35. doi:10.1016/j.neuroscience.2017.04.039.
- Fugl-Meyer A., Jääskö L., Leyman I., Olsson S., Steglind S. The post-stroke hemiplegic patient. 1. a method for evaluation of physical performance. *Scandinavian Journal of Rehabilitation Medicine*. février 1974 Vol. 7, n°1, pp. 13-31. doi:10.1007/978-0-387-79948-3_1806.
- Gandevia S.C., Enoka R.M., McComas A.J., Stuart D.G., Thomas C.K. Neurobiology of muscle fatigue. Advances and issues. *Advances in Experimental Medicine and Biology*. 1995 Vol. 384, pp. 515-525.
- Gelfand I.M., Latash M.L. On the problem of adequate language in motor control. *Motor Control*. octobre 1998 Vol.2, n°4, pp. 306-313. doi:10.1123/mcj.2.4.306.
- Gibbs J., Harrison L.M., Stephens J.A. Cross-correlation analysis of motor unit activity recorded from two separate thumb muscles during development in man. *Journal of Physiology*. février 1997 Vol. 499, N°1, pp. 255-266.
- Gibson H., Edwards R.H. Muscular exercise and fatigue. *Sports Medicine*. avril 1985 Vol 2, n°2, pp. 120-132.

- Gilbertson T., Lalo E., Doyle L., Di Lazzaro V., Cioni B., Brown P. Existing motor state is favored at the expense of new movement during 13–35 Hz oscillatory synchrony in the human corticospinal system. *Journal of Neuroscience*. août 2005 Vol. 25, n°34, pp. 7771–7779. doi:10.1523/JNEUROSCI.1762-05.2005.
- Gish H., Cochran D. Generalized coherence. *International Conference on Acoustics, Speech, and Signal Processing*. 1988 pp. 2745–2748.
- Giszter S.F., Hockensmith G., Ramakrishnan A., Udoekwere U.I. How spinalized rats can walk: biomechanics, cortex, and hindlimb muscle scaling--implications for rehabilitation. *Annals of the New York Academy of Sciences*. juin 2010 Vol. 1198, n°1, pp. 279-293. doi:10.1111/j.1749-6632.2010.05534.x.
- Glowacki S.P., Martin S.E., Maurer A., Baek W., Green J.S., Crouse S.F. Effect of resistance, endurance and concurrent exercise on training outcomes in men. *Medicine Science in Sports and Exercise*. décembre 2004 Vol.36, n°12, pp. 2119-2127. doi:10.1249/01.MSS.0000147629.74832.52.
- Glowacki SP., Martin SE., Maurer A., Baek W., Green JS., Crouse SF. Effects of resistance, endurance, and concurrent exercise on training outcomes in men. *Medicine and Science in Sports and Exercise*. décembre 2004 Vol. 36, n°12, pp. 2119-2127. doi:10.1371/journal.pmed.0050045.
- Goisard de Monsabert B., Rossi J., Berton E., Vigouroux L. Quantification of hand and forearm muscle forces during a maximal power grip task. *Medicine and Science in Sports and Exercise*. octobre 2012 Vol. 44, n°10, pp. 1906-1916. doi:10.1249/MSS.0b013e31825d9612.
- Goisard de Monsabert B., Vigouroux L., Bendahan D., Berton E. Quantification of finger joint loadings using musculoskeletal modelling clarifies mechanical risk factors of hand osteoarthritis. *Medical Engineering and Physics*. février 2014 Vol. 36, n°2, pp. 177-184. doi:10.1016/j.medengphy.2013.10.007.
- Goodwill A.M., Pearce A.J., Kidgell D.J. Corticomotor plasticity following unilateral strength training. *Muscle Nerve*. septembre 2012 Vol.46, n°3, pp. 384-393. DOI: 10.1002/mus.23316.
- Gordon A.M., Forssberg H., Johansson R.S., Westling G. Visual size cues in the programming of manipulative forces during precision grip. *Experimental Brain Research*. février 1991 Vol. 83, n°3, pp. 477-482. doi:10.1007/BF00229824.
- Gottlieb G.L. Muscle activation patterns during two types of voluntary single-joint movement. *Journal of Neurophysiology*. octobre 1998 Vol. 80, n°4, pp. 1860-1867. doi:10.1152/jn.1998.80.4.1860.
- Gracies J.M. Pathophysiology of spastic paresis. II: Emergence of muscle overactivity. *Muscle Nerve*. mai 2005 Vol. 31, n°5, pp. 552–571. doi:10.1002/mus.20285.
- Gray C.M. Synchronous oscillations in neuronal systems: Mechanisms and functions. *Journal of Computational Neuroscience*. juin 1994, Vol. 1, n°1–2, pp. 11–38. doi:10.1007/BF00962716.
- Grey MJ., Larsen B., Sinkjaer T. A task dependent change in the medium latency component of the soleus stretch reflex. *Experimental Brain Research*. août 2002 Vol 145, n°3, pp. 316-322. doi:10.1007/s00221-002-1109-6.

- Gribble P.L., Mullin L.I., Cothros N., Mattar A. Role of cocontraction in arm movement accuracy. *Journal of Neurophysiology*. mai 2003 Vol 89, n°5, pp. 2396-2405. doi:10.1152/jn.01020.2002.
- Griffin L., Cafarelli E. Resistance training: Cortical, spinal, and motor unit adaptations. *Canadian Journal of Applied Physiology*. juin 2005 Vol. 30, n°3, pp. 328-340. doi:10.1139/h05-125.
- Griffin L., Cafarelli E. Resistance training: cortical, spinal, and motor unit adaptations. *Canadian Journal of Applied Physiology*. juin 2005 Vol. 30, n°3, pp. 328-340. doi:10.1139/h05-125.
- Grinsted A, Moore J.C., Jevrejeva S. Application of the cross wavelet transform and wavelet coherence to geophysical time series. *Nonlinear Processes in Geophysics*. 2004 Vol. 11, n°5-6, pp. 561-566. doi:1607-7946/npg/2004-11-561.
- Gross J., Tass P.A., Salenius S., Hari R., Freund H.J, Schnitzler A. Cortico-muscular synchronization during isometric muscle contraction in humans as revealed by magnetoencephalography. *Journal of Physiology*. septembre 2000 Vol. 527, n°3, pp. 623-631. doi:10.1111/j.1469-7793.2000.00623.x.
- Grosse P, Cassidy MJ, Brown P. EEG–EMG, MEG–EMG and EMG–EMG frequency analysis: physiological principles and clinical applications. *Clinical Neurophysiology*. novembre 2002 Vol. 113, n°10, pp. 1523-1531. doi:10.1016/S1388-2457(02)00223-7.
- Grosse P., Brown P. Corticomuscular and intermuscular frequency analysis. *Supplements to Clinical Neurophysiology*. 2004 Vol. 57, pp. 570-576. doi:10.1016/S1567-424X(09)70396-4.
- Grosse P., Guerrini R., Parmeggiani L., Bonanni P., Pogosyan A., Brown P. Abnormal corticomuscular and intermuscular coupling in high-frequency rhythmic myoclonus. *Brain*. février 2003 Vol. 126, n°2, pp. 326-342.
- Grossmann A., Morlet, J. Decomposition of Hardy functions into square integrable wavelets of constant shape. *SIAM Journal on Mathematical Analysis*. 1984 Vol. 15, n°1, pp. 723-736. doi:10.1137/0515056.
- Gruet M., Temesi J., Rupp T., Levy P., Verges S., Millet GY. Dynamics of corticospinal changes during and after high-intensity quadriceps exercise. *Experimental Physiology*. août 2014 Vol. 99, n°8, pp. doi:10.1113/expphysiol.2014.078840.
- Gwin J.T., Ferris D.P. Beta- and gamma-range human lower limb corticomuscular coherence. *Frontiers in Human Neuroscience*. septembre 2012 Vol.11, n°6, pp.258. doi:10.3389/fnhum.2012.00258.
- Häkkinen K., Alen M., Kallinen M., Newton RU., Kraemer WJ. Neuromuscular adaptation during prolonged strength training, detraining and re-strength-training in middle-aged and elderly people. *European Journal of Applied Physiology*. septembre 2000 Vol 83, n°1, pp. 51-62. doi:10.1007/s004210000248.
- Halliday D.M., Rosenberg J.R., Amjad A.M., Breeze P., Conway B.A., Farmer S.F. A framework for the analysis of mixed time series/point process data theory and application to the study of physiological tremor, single motor unit discharges and electromyograms. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*. 1995 Vol. 64, n°2-3, pp. 237–278. doi:10.1016/S0079-6107(96)00009-0.

Halliday DM., Conway BA., Farmer SF., Shahani U., Russell AJ., Rosenberg JR. Coherence between low-frequency activation of the motor cortex and tremor in patients with essential tremor. *Lancet*. avril 2000 Vol. 355, n°9210, pp. 1149-53. doi:10.1016/S0140-6736(00)02064-X.

Halliday DM., Farmer SF. On the need for rectification of surface EMG. *Journal of Neurophysiology*. juin 2010 Vol. 103, n°6, pp. 3547. doi:10.1152/jn.00222.2010.

Hansen N.L., Conway B.A., Halliday D.M., Hansen S., Pyndt H.S., Biering-Sorensen F., Nielsen J.B. Reduction of common synaptic drive to ankle dorsiflexor motoneurons during walking in patients with spinal cord lesion. *Journal of Neurophysiology*. août 2005 Vol. 94, n°2, pp. 934-942. doi:10.1152/jn.00082.2005.

Hansen S., Hansen NL., Christensen LO., Petersen NT., Nielsen JB. Coupling of antagonistic ankle muscles during co-contraction in humans. *Experimental Brain Research*. octobre 2002 Vol. 146, n°3, pp. 282-292. doi:10.1007/s00221-002-1152-3.

Happee R. Inverse dynamic optimization including muscular dynamics, a new simulation method applied to goal directed movements. *Journal of Biomechanics*. juillet 1994 Vol 27, n°7, pp. 953-60. doi:10.1016/0021-9290(94)90267-4.

Hermens H.J., Freriks B., Disselhorst-Klug C., Rau G. Development of recommendations for SEMG sensors and sensor placement procedures. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. octobre 2000 Vol. 10, n°5, pp. 361-374. doi:10.1016/S1050-6411(00)00027-4.

Heroux M.E., Gandevia S.C. Human muscle fatigue, eccentric damage and coherence in the EMG. *Acta Physiologica*. août 2013 Vol. 208, n°4, pp. 294-295. doi:10.1111/apha.12133.

Hirashima M., Oya T. How does the brain solve muscle redundancy ? Filling the gap between optimization and muscle synergy hypotheses. *Neuroscience Research*. mars 2016 Vol. 104, pp. 80-87. doi:10.1016/j.neures.2015.12.008.

Hoffmann G., Conrad M.O., Qiu D., Kamper D.G. Contributions of voluntary activation deficits to hand weakness after stroke. *Top Stroke Rehabilitation*. décembre 2016 Vol. 23, n°6, pp. 384-392. doi:10.1179/1945511915Y.0000000023.

Howell DC. *Statistical Methods for Psychology*. 6th ed. Belmont: Cengage Learning, 2006.

Hu X., Suresh A.K., Li X., Rymer W.Z., Suresh N.L. Impaired motor unit control in paretic muscle post stroke assessed using surface electromyography: a preliminary report. *Conference Proceedings IEEE Engineering Medical and Biological Society*. 2012 pp. 4116-4119. doi:10.1109/EMBC.2012.6346872.

Hu X., Suresh A.K., Rymer W.Z., Suresh N.L. Altered motor unit discharge patterns in paretic muscles of stroke survivors assessed using surface electromyography. *Journal of Neural Engineering*. août 2016 Vol. 13, n°4, pp. 046025. doi:10.1088/1741-2560/13/4/046025.

Hultborn H., Fedirchuk B. Spinal motor neurons: properties. *Encyclopedia of Neuroscience*. décembre 2009. doi:10.1016/B978-008045046-9.01342-5.

Issartel J., Marin L., Gaillot P., Bardainne T., Cadopi M. A practical guide to time-frequency analysis in the study of human motor behavior: the contribution of wavelet transform. *Journal of Motor Behavior*. mars 2006 Vol. 38, n°2, pp. 139-159. doi:10.3200/JMBR.38.2.139-159.

- Ivanenko YP., Grasso R., Lacquaniti F. Influence of leg muscle vibration on human walking. *Journal of Neurophysiology*. octobre 2000 Vol 84, n°4, pp. 1737-1747. doi:10.1152/jn.2000.84.4.1737.
- Ivanenko YP., Poppele RE., Lacquaniti F. Five basic muscle activation patterns account for muscle activity during human locomotion. *Journal of Physiology*. avril 2004 Vol 556, n°1, pp. 267-282. doi:10.1113/jphysiol.2003.057174.
- Jensen J.L., Marstrand P.C.D., Nielsen J.B. Motor skill training and strength training are associated with different plastic changes in the central nervous system. *Journal of Applied Physiology*. novembre 2005 Vol. 99, n°4, pp. 1558-1568. doi:10.1152/jappphysiol.01408.2004.
- Jesunathadas M., Laitano J., Hamm TM., Santello M. Across-muscle coherence is modulated as a function of wrist posture during two-digit grasping. *Neuroscience letters*. octobre 2013 Vol. 553, pp. 68-71. doi:10.1016/j.neulet.2013.08.014.
- Jinha A., Ait-Haddou R., Herzog W. Predictions of co-contraction depend critically on degrees-of-freedom in the musculoskeletal model. *Journal of Biomechanics*. 2006 Vol. 39, n°6, pp. 1145-1152. doi:10.1016/j.jbiomech.2005.03.001.
- Johnson AN., Shinohara M. Corticomuscular coherence with and without additional task in the elderly. *Journal of Applied Physiology*. mars 2012 Vol. 112, n°6, pp. 970-981. doi:10.1152/jappphysiol.01079.2011.
- Johnston J.A., Formicone G., Hamm T.M., Santello M. Assessment of across-muscle coherence using multi-unit vs. single-unit recordings. *Experimental Brain Research*. décembre 2010 Vol. 207, n°3-4, pp. 269-282. doi:10.1007/s00221-010-2455-4.
- Johnston J.A., Wings S.A., Santello M. Periodic Modulation of Motor-Unit Activity in Extrinsic Hand Muscles During Multidigit Grasping. *Journal of Neurophysiology*. juillet 2005 Vol. 94, n°1, pp. 206-218. doi:10.1152/jn.01134.2004.
- Kakei S., Hoffman D.S., Strick P.L. Muscle and movement representations in the primary motor cortex. *Science*. septembre 1999 Vol. 285, n°5436, pp. 2136-2139.
- Kakuda N., Nagaoka M., Wessberg J. Common modulation of motor unit pairs during slow wrist movement in man. *Journal of Physiology*. novembre 1999 Vol. 520, n°3, pp. 929-40. doi:10.1111/j.1469-7793.1999.00929.x.
- Kandel M., Beis J.M., Le Chapelain L., Guesdon H., Paysant J. Non-invasive cerebral stimulation for the upper limb rehabilitation after stroke: A review. *Annals of Physical and Rehabilitation Medicine*. décembre 2012 Vol. 55, n°9-10, pp. 657-680. doi:10.1016/j.rehab.2012.09.001.
- Karni A., Meyer G., Jezard P., Adams MM., Turner R., Ungerleider LG. Functional MRI evidence for adult motor cortex plasticity during motor skill learning. *Nature*. septembre 1995 Vol 377, n° 6545, pp. 155-158.
- Kattla S., Lowery M.M. Fatigue related changes in electromyographic coherence between synergistic hand muscles. *Experimental Brain Research*. avril 2010 Vol. 202, n°1, pp. 89-99. DOI: 10.1007/s00221-009-2110-0.

- Keen D.A., Fuglevand A.J. Distribution of motor unit force in human extensor digitorum assessed by spike-triggered averaging and intraneural microstimulation. *Journal of Neurophysiology*. juin 2004 Vol. 91, n°6, pp. 2515-2523. doi:10.1152/jn.01178.2003.
- Keenan K.G., Collins J.D., Massey W.V., Walters T.J., Gruszka H.D. Coherence between surface electromyograms is influenced by electrode placement in hand muscles. *Journal of Neuroscience Methods*. janvier 2011 Vol. 195, n°1, pp. 10-14. doi:10.1016/j.jneumeth.2010.10.018.
- Kellis E. Quantification of quadriceps and hamstring antagonist activity. *Sports Medicine*. janvier 1998 Vol 25, n°1, pp. 37-62. doi:10.1007/BF03257255.
- Kellis E., Zafeiridis A., Amiridis IG. Muscle coactivation before and after the impact phase of running following isokinetic fatigue. *Journal of Athletic Training*. février 2011 Vol 46, n01, pp. 11-19. doi:10.4085/1062-6050-46.1.11.
- Kellis F., Arabatzi C., Papadopoulos C. Muscle co-activation around the knee in drop jumping using the co-contraction index. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. juin 2003 Vol. 13, n°3, pp. 229-238. doi:10.1016/S1050-6411(03)00020-8.
- Kellys E., Arabatzi F., Papadopoulos C. Muscle co-activation around the knee in drop jumping using the co-contraction index. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. juin 2003 Vol. 13, n°3, pp. 229-238. doi:10.1016/S1050-6411(03)00020-8.
- Kilner J.M., Alonso-Alonso M., Fisher R., Lemon R.N. Modulation of synchrony between single motor units during precision grip tasks in humans. *Journal of Physiology*. juin 2002b Vol. 541, n°3, pp. 937-948. doi:10.1113/jphysiol.2001.013305.
- Kilner J.M., Baker S.N., Lemon R.N. A novel algorithm to remove electrical cross-talk between surface EMG recordings and its application to the measurement of short-term synchronisation in humans. *Journal of Physiology*. février 2002a Vol. 538, n°3, pp. 919-930. doi:10.1113/jphysiol.2001.012950.
- Kilner J.M., Baker S.N., Salenius S., Hari R., Lemon R.N. Human cortical muscle coherence is directly related to specific motor parameters. *Journal of Neuroscience*. décembre 2000 Vol. 20, n°23, pp. 8838-8845.
- Kilner J.M., Baker S.N., Salenius S., Jousmäki V., Hari R., Lemon R.N. Task-dependent modulation of 15-30 Hz coherence between rectified EMGs from human hand and forearm muscles. *Journal of Physiology*. avril 1999 Vol. 516, n°2, pp. 559-570. doi:10.1111/j.1469-7793.1999.0559v.x.
- Kilner J.M., Fisher R.J., Lemon R.N. Coupling of oscillatory activity between muscles is strikingly reduced in a deafferented subject compared with normal controls. *Journal of Neurophysiology*. août 2004 Vol. 92, n°2, pp. 790-796. doi:10.1152/jn.01247.2003.
- Kinoshita H., Murase T., Bandou T. Grip posture and forces during holding cylindrical objects with circular grips. *Ergonomics*. septembre 1996 Vol. 39, n°9, pp. 1163-1176. doi:10.1080/00140139608964536.
- Kisiel-Sajewicz K., Fang Y., Hrovat K., Yue GH., Siemionow V., Sun CK., Jaskolska A., Jaskolski A., Sahgal V., Daky JJ. Weakening of synergist muscle coupling during reaching movement in stroke patients. *Neurorehabilitation Neural Repair*. mai 2011 Vol 24, n°4, pp. 359-368. doi:10.1177/1545968310388665.

- Kleine BU., Schumann NP., Stegeman DF., Scholle HC. Surface EMG mapping of the human trapezius muscle: the topography of monopolar and bipolar surface EMG amplitude and spectrum parameters at varied forces and in fatigue. *Clinical Neurophysiology*. avril 2000 Vol. 11, n°4, pp. 686-693. doi:10.1016/S1388-2457(99)00306-5.
- Knikou M. Plasticity of corticospinal neural control after locomotor training in human spinal cord injury. *Neural Plasticity*. juin 2012 Vol 2012. doi:10.1155/2012/254948.
- Koh T.J., Grabiner M.D. Cross talk in surface electromyograms of human hamstring muscles. *Journal Orthopaedic Research*. septembre 1992 Vol. 10, n°5, pp. 701-709.
- Kong Y.K., Hallbeck M.S., Jung M.C. Crosstalk effect on surface electromyogram of the forearm flexors during a static grip task. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. décembre 2010 Vol. 20, n°6, pp. 1223-1229. doi:10.1016/j.jelekin.2010.08.001.
- Krassioukov A.V., Johns D.G., Schramm L.P. Sensitivity of sympathetically correlated spinal interneurons, renal sympathetic nerve activity, and arterial pressure to somatic and visceral stimuli after chronic spinal injury. *Journal of Neurotrauma*. décembre 2002 Vol. 19, n°12, pp. 1521-1529. doi:10.1089/089771502762300193.
- Kristeva R., Patino L., Omlor W. Beta-range cortical motor spectral power and corticomuscular coherence as a mechanism for effective corticospinal interaction during steady-state motor output. *Neuroimage*. juillet 2007 Jul Vol. 36, n°3, pp. 785-792. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.03.025.
- Lacote M., Chevalier A.M., Miranda A., Bleton J.P. Evaluation de la commande de l'hémiplégique, *Évaluation Clinique de La Fonction Musculaire*. Maloin, Paris, 2014.
- Laine C.M., Martinez-Valdes E., Falla D., Mayer F., Farina D. Motor neuron pools of synergistic thigh muscles share most of their synaptic input. *Journal of Neuroscience*. septembre 2015 Vol. 2, n°35, pp. 12207-12216. doi:10.1523/JNEUROSCI.0240-15.2015.
- Laine CM., Valero-Cuevas FJ. Intermuscular coherence reflects functional coordination. *Journal of Neurophysiology*. septembre 2017 Vol. 118, n°3, pp. 1775-1783. doi:10.1152/jn.00204.2017.
- Lambertz M., Vandenhouten R., Grebe R., Langhorst P. Phase transitions in the common brainstem and related systems investigated by nonstationary time series analysis. *Journal of the Autonomic Nervous System*. janvier 2000 Vol.78, n°2-3, pp. 141-157. doi:10.1016/S0165-1838(99)00072-7.
- Lan N., Li Y., Sun Y., Yang FS. Reflex regulation of antagonist muscles for control of joint equilibrium position. *IEEE Transactions on neural systems and rehabilitation engineering*. mars 2005 Vol. n°13, pp. 60-71. doi:10.1109/TNSRE.2004.841882.
- Larsen L.H., Zibbrandtsen I.C., Wienecke T., Kjaer T.W., Christensen M.S., Nielsen J.B., Langberg H. Corticomuscular coherence in the acute and subacute phase after stroke. *Clinical Neurophysiology*. novembre 2017 Vol. 128, n°11, pp. 2217-2226. doi:10.1016/j.clinph.2017.08.033.
- Latash M.L. Biomechanics as a window into the neural control of movement. *Journal of Human Kinetics*. septembre 2016 Vol. 10, n°52, pp. 7-20. doi:10.1515/hukin-2015-0190.
- Latash M.L. The bliss (not the problem) of motor abundance (not redundancy). *Experimental Brain Research*. mars 2012 Vol. 217, n°1, pp. 1-5. doi:10.1007/s00221-012-3000-4.

- Latash M.L., Scholz J.P., Schöner G. Motor strategies revealed in the structure of motor variability. *Exercise and Sport Sciences Review*. janvier 2002 Vol. 30, n°1, pp. 26-31. doi:10.1016/j.clinbiomech.2012.08.007.
- Latash M.L., Scholz J.P., Schöner G. Toward a new theory of motor synergies. *Motor control*. juillet 2007 Vol. 11, n°3, pp. 276-308. doi:10.1123/mcj.11.3.276.
- Lattier G., Millet G.Y., Maffiuletti N.A., Babault N., Lepers R. Neuromuscular differences between endurance-trained, power-trained and sedentary subjects. *Journal of Strength and Conditioning Research*. août 2003 Vol. 17, n°3, pp. 514-521. doi:10.1519/1533-4287(2003)017.
- Lee DD., Seung HS. Learning the parts of objects by non-negative matrix factorization. *Nature*. octobre 1999 Vol 401, n°6755, pp. 788-791. doi:10.1038/44565.
- Lee S.W., Landers K., Harris-Love M.L. Activation and intermuscular coherence of distal arm muscles during proximal muscle contraction. *Experimental Brain Research*. mars 2014 Vol. 232, n°3, pp. 739-752. doi:10.1007/s00221-013-3784-x.
- Lemay M.A., Crago P.E. A dynamic model for simulating movements of the elbow, forearm, and wrist. *Journal of Biomechanics*. octobre 1996 Vol.29, n°10, pp. 1319-1330. doi:10.1016/0021-9290(96)00026-7.
- Lemon R.N. Descending pathways in motor control. *Annual Review Neuroscience*. février 2008 Vol. 31, n°1, pp. 195-218. doi:10.1146/annurev.neuro.31.060407.125547.
- Lévênez M., Garland S.J., Klass M., Duchateau J. Cortical and spinal modulation of antagonist coactivation during a submaximal fatiguing contraction in humans. *Journal of Neurophysiology*. février 2008 Vol 99, n°2, pp. 554-563. doi:10.1152/jn.00963.2007.
- Lévênez M., Kotzamanidis C., Carpentier A., Duchateau J. Spinal reflexes and coactivation of ankle muscles during a submaximal fatiguing contraction. *Journal of Applied Physiology*. septembre 2005 Vol 99, n°3, pp. 1182-1188. doi:10.1152/jappphysiol.00284.2005.
- Levin M.F. Interjoint coordination during pointing movements is disrupted in spastic hemiparesis. *Brain*. février 1996 Vol. 119 n°1, pp. 281-93.
- Levin M.F., Feldman A.G., Milner T.E., Lamarre Y. Reciprocal and coactivation commands for fast wrist movements. *Experimental Brain Research*. février 1992 Vol. 89, n°3, pp. 669-677. doi:10.1007/BF00229891.
- Levine M.G., Knott M., Kabat H. Electrical stimulation of antagonist muscles in the relaxation of spasticity. *Permanent Foundation Medical Bulletin*. août 1952 Vol. 10, n°1-4, pp. 205-211.
- Li J.X., Hong Y. Kinematic and electromyographic analysis of the trunk and lower limbs during walking in negative-heeled shoes. *Journal of the American Podiatric Medical Association*. décembre 2007 Vol. 97, n°6, pp. 447-56.
- Li X., He W., Li C., Wang Y.C., Slavens B.A., Zhou P. Motor unit number index examination in dominant and non-dominant hand muscles. *Laterality*. 2015, Vol. 20, n°6, pp. 699-710. doi:10.1080/1357650X.2015.1041971.

- Li Z.M., Latash M.L., Zatsiorsky V.M. Force sharing among fingers as a model of the redundancy problem. *Experimental Brain Research*. avril 1998 Vol. 119, n°3, pp. 276-86. doi:10.1007/s002210050343.
- Lim J.S., Kang D.W. Stroke connectome and its implications for cognitive and behavioral sequela of stroke. *Journal of Stroke*. septembre 2015 Vol. 17, n°3, pp. 256–267. doi:10.5853/jos.2015.17.3.256.
- Lotze M., Scheler G., Tan H-RM., Braun C., Birbaumer N. The musician's brain: functional imaging of amateurs and professionals during performance and imagery. *NeuroImage*. novembre 2003 Vol. 20, n°3, pp. 1817-1829. doi:10.1016/j.neuroimage.2003.07.018.
- Lowery M.M., Myers L.J., Erim Z. Coherence between motor unit discharges in response to shared neural inputs. *Journal of Neuroscience Methods*. juillet 2007 Vol. 163, n°2, pp. 384-391. doi:10.1016/j.jneumeth.2007.03.011.
- Lucia A., Hoyos J., Pardo J., Chicharro J.L. Metabolic and neuromuscular adaptations to endurance training in professional cyclists: a longitudinal study. *Japanese Journal of Physiology*. juin 2000 Vol. 50, n°3, pp. 381-388. doi:10.2170/jjphysiol.50.381.
- Lyrer P.A. Epidémiologie de l'accident vasculaire cérébral. *Bull. Médecins Suisses*. 2000 Vol. 37, pp. 2082–2085.
- Maier M.A., Hepp-Reymond M.C. EMG activation patterns during force production in precision grip. II. Muscular synergies in the spatial and temporal domain. *Experimental Brain Research*. février 1995 Vol. 103, n°1, pp. 123-136. doi:10.1007/BF00241970.
- Marquez D.C. 2016. Design and development of a multichannel current EMG system for coherence analysis. University of Calgary.
- Marsden J., Limousin-Dowsey P., Fraix V., Pollak P., Odin P., Brown P. Intermuscular coherence in Parkinson's disease: effects of subthalamic nucleus stimulation. *Neuroreport*. mai 2001 Vol. 12, n°6, pp. 1113-1117.
- Marzke M.W., Marchant L.F., McGrew W.C., Reece S.P. Grips and Hand Movements of Chimpanzees During Feeding in Mahale Mountains National Park. *American Journal of Physical Anthropology*. mars 2015 Vol. 156, n°3, pp. 317-326. doi:10.1002/ajpa.22651.
- Masakado Y., Nielsen J.B. Task-and phase-related changes in cortico-muscular coherence. *The Keio Journal of Medicine*. mars 2008 Vol. 57, n°1, pp. 50-56. doi:10.2302/kjm.57.50.
- Maton B., Pérès G., Landjerit B. Relationships between individual isometric muscle forces, EMG activity and joint torque in monkeys. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*. juillet 1987 Vol. 56, n°4, pp. 487-494. doi:10.1007/BF00417781.
- Mayston MJ., Harrison LM., Stephens JA., Farmer SF. Physiological tremor in human subjects with X-linked Kallmann's syndrome and mirror movements. *The Journal of Physiology*. février 2001 Vol. 530, n°3, pp. 551-563. doi:10.1111/j.1469-7793.2001.0551k.x.
- McClelland V.M., Cvetkovic Z., Mills K.R. Inconsistent effects of EMG rectification on coherence analysis. *Journal of Physiology*. janvier 2014 Vol. 592, n°1, pp. 249-250. doi:10.1113/jphysiol.2013.265181.

McClelland VM., Cvetkovic Z., Mills KR. Inconsistent effects of EMG rectification on coherence analysis. *The Journal of Physiology*. janvier 2014 Vol. 592, n°1, pp. 249-250. doi:10.1113/jphysiol.2013.265181.

McClelland VM., Cvetkovic Z., Mills KR. Rectification of the EMG is an unnecessary and inappropriate step in the calculation of Corticomuscular coherence. *Journal of Neuroscience Methods*. mars 2012 Vol. 205, n°1, pp. 190-201. doi:10.1016/j.jneumeth.2011.11.001.

McGill K.C., Lateva Z.C., Xiao S. A model of the muscle action potential for describing the leading edge, terminal wave, and slow afterwave. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*. décembre 2001 Vol. 48, n°12, pp. 1357-1365. doi:10.1016/j.jneumeth.2005.05.015.

McIsaac T.L., Fuglevand A.J. Motor-unit synchrony within and across compartments of the human flexor digitorum superficialis. *Journal of Neurophysiology*. janvier 2007 Vol. 97, n°1, pp. 550-556. doi:10.1152/jn.01071.2006.

McManus L., Hu X., Rymer W.Z., Lowery M.M., Suresh N.L. Changes in motor unit behavior following isometric fatigue of the first dorsal interosseous muscle. *Journal of Neurophysiology*. mai 2015 Vol. 113, n°9, pp. 3186-3196. doi:10.1152/jn.00146.2015.

McManus L., Hu X., Rymer W.Z., Suresh N.L., Lowery M.M. Motor Unit Activity during Fatiguing Isometric Muscle Contraction in Hemispheric Stroke Survivors. *Frontiers in Human Neuroscience*. novembre 2017 Vol. 11, n°1, pp. 569. doi:10.3389/fnhum.2017.00569.

McManus L., Hu X., Rymer W.Z., Suresh N.L., Lowery M.M. Muscle fatigue increases beta-band coherence between the firing times of simultaneously active motor units in the first dorsal interosseous muscle. *Journal of Neurophysiology*. juin 2016 Vol. 115, n°6, pp. 2830-2839. doi:10.1152/jn.00097.2016.

McNulty P.A., Lin G., Doust C.G. Single motor unit firing rate after stroke is higher on the less-affected side during stable low-level voluntary contractions. *Frontiers in Human Neuroscience*. juillet 2014 Vol. 17, n°8, pp. 518. doi:10.3389/fnhum.2014.00518.

Mehrkanoon, S., Breakspear, M., Daffertshofer, A., Boonstra, T. Generalized time frequency coherency for assessing neural interactions in electrophysiological recordings. *Nature Precedings*. juillet 2011. doi:10.1038/npre.2011.6615.1.

Mesin L. Optimal spatio-temporal filter for the reduction of crosstalk in surface electromyogram. *Journal of Neural Engineering*. février 2018 Vol. 15, n°1, pp. 016013. doi:10.1088/1741-2552/aa8f03.

Mezzarane R.A., Kohn A.F. A method to estimate EMG crosstalk between two muscles based on the silent period following an H-reflex. *Medical Engineering Physics*. décembre 2009 Vol. 31, n°10, pp. 1331-1336. doi:10.1016/j.medengphy.2009.09.005.

Michael-Titus A., Revest P., Shortland P. The nervous system 2nd edition - systems of the body series. mars 2010. ISBN 9780702033735.

Mikkola J., Rusko H., Izquierdo M., Gorostiaga E.M., Häkkinen K. Neuromuscular and cardiovascular adaptations during concurrent strength and endurance training in untrained men. *International Journal of Sports Medicine*. septembre 2012 Vol. 33, n°9, pp. 702-710. DOI: 10.1055/s-0031-1295475.

- Milner T.E. Adaptation to destabilizing dynamics by means of muscle cocontraction. *Experimental Brain Research*. février 2002 Vol. 143, n°1, pp. 406–416. doi:10.1007/s00221-002-1001-4
- Mima T., Hallett M. Corticomuscular coherence: a review. *Journal of Clinical Neurophysiology*. novembre 1999 Vol. 16, n°6, pp. 501-11. doi:10.1097/00004691-199911000-00002.
- Mima T., Simpkins., Oluwatimilehin T., Hallet M. Force level modulates human cortical oscillatory activities. *Neuroscience Letters*. novembre 1999 Vol. 12, n°275, pp. 77-80. doi:10.1016/S0304-3940(99)00734-X.
- Mima T., Steger J., Schulman A.E., Gerloff C., Hallett M. Electroencephalographic measurement of motor cortex control of muscle activity in humans. *Clinical Neurophysiology*. février 2000 Vol. 111, n°2, pp. 326-337. doi:10.1016/S1388-2457(99)00229-1.
- Mizuguchi N., Umehara I., Nakata H., Kanosue K. Modulation of corticospinal excitability dependent upon imagined force level. *Experimental Brain Research*. octobre 2013 Vol. 230, n°2, pp. 243-249. doi:10.1007/s00221-013-3649-3.
- Mochizuki G., Semmler J.G., Ivanova T.D., Garland S.J. Low-frequency common modulation of soleus motor unit discharge is enhanced during postural control in humans. *Experimental Brain Research*. novembre 2006 Vol. 175. n°4, pp. 584-595. doi:10.1007/s00221-006-0575-7.
- Moon H., Kim C., Kwon M, Chen Y.T., Onushko T., Lodha N., Christou E.A. Force Control Is Related to Low-Frequency Oscillations in Force and Surface EMG. novembre *PLoS One*. 2014 Vol. 9, n°11, e109202. doi:10.1371/journal.pone.0109202.
- Mottram C.J., Heckman C.J., Powers R.K., Rymer W.Z., Suresh N.L. Disturbances of motor unit rate modulation are prevalent in muscles of spastic-paretic stroke survivors. *Journal of Neurophysiology*. mai 2014 Vol.111, n°10, pp. 2017-2028. doi:10.1152/jn.00389.2013.
- Mullany H., O'Malley M., St Clair Gibson A., Vaughan C. Agonist-antagonist common drive during fatiguing knee extension efforts using surface electromyography. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. octobre 2002 Vol. 12, n°5, pp. 375-384. doi:10.1016/S1050-6411(02)00048-2.
- Müller-Putz GR., Zimmermann D., Graimann B., Nestinger K, Korisek G, Pfurtscheller G. Event-related beta EEG-changes during passive and attempted foot movements in paraplegic patients. *Brain Research*. mars 2007 Vol 16, n°1, pp. 84-91. doi:10.1016/j.brainres.2006.12.052.
- Muthuraman M., Tamás G., Hellriegel H., Deuschl G., Raethjen J. Source analysis of beta-synchronisation and cortico-muscular coherence after movement termination based on high resolution electroencephalography. mars *PLoS One*. 2012 Vol. 7, n°3, e33928. doi:10.1371/journal.pone.0033928. doi:10.1371/journal.pone.0033928.
- Myers LJ., Lowery M., O'Malley M., Vaughan CL., Heneghan C., St Clair Gibson A., Harley YX., Sreenivasan R. Rectification and non-linear pre-processing of EMG signals for cortico-muscular analysis. *Journal of Neuroscience Methods*. avril 2003 Vol. 124, n°2, pp. 157-165. doi:10.1016/S0165-0270(03)00004-9.

- Nakayama H., Jørgensen H.S., Raaschou H.O., Olsen T.S. Compensation in recovery of upper extremity function after stroke: the Copenhagen Stroke Study. *Archive of Physical Medicine Rehabilitation*. septembre 1994, Vol. 75, n°8, pp. 852–857.
- Nazarpour K., Barnard A., Jackson A. Flexible cortical control of task-specific muscle synergies. *Journal of Neuroscience*. septembre 2012 Vol. 32, n°36, pp. 12349-12360. doi:10.1523/JNEUROSCI.5481-11.2012.
- Negro F., Farina D. Decorrelation of cortical inputs and motoneuron output. *Journal of Neurophysiology*. novembre 2011a Vol. 106, n°5, pp. 2688-2697. doi:10.1152/jn.00336.2011.
- Negro F., Farina D. Factors influencing the estimates of correlation between motor unit activities in humans. *PLoS One*. septembre 2012 Vol. 7, n°(9), e44894. doi:10.1371/journal.pone.0044894.
- Negro F., Farina D. Linear transmission of cortical oscillations to the neural drive to muscles is mediated by common projections to populations of motoneurons in humans. *Journal of Physiology*. février 2011b Vol. 589, n°3, pp. 629-637. doi:10.1113/jphysiol.2010.202473.
- Negro F., Holobar A., Farina D. Fluctuations in isometric muscle force can be described by one linear projection of low-frequency components of motor unit discharge rates. *The Journal of Physiology*. décembre 2009 Vol. 587, n°24, pp. 5925-5938. doi:10.1113/jphysiol.2009.178509.
- Neto OP., Baweja HS., Christou EA. Increased voluntary drive is associated with changes in common oscillations from 13 to 60 Hz of interference but not rectified electromyography. *Muscle & nerve*. septembre 2010 Vol. 42, n°3, pp. 348-354. doi:10.1002/mus.21687.
- Neto OP., Christou EA. Rectification of the EMG signal impairs the identification of oscillatory input to the muscle. *Journal of Neurophysiology*. février 2010 Vol. 103, n°2, pp. 1093-1103. doi:10.1152/jn.00792.2009.
- Netter, F.H. Atlas of Human Anatomy. *Elsevier Health Sciences*. 2010.
- Nielsen J., Kagamihara Y. The regulation of disynaptic reciprocal Ia inhibition during co-contraction of antagonistic muscles in man. *The Journal of physiology*. octobre 1992 Vol. 456, pp. 373-391. doi:10.1113/jphysiol.1992.sp019341.
- Nielsen J., Kagamihara Y. The regulation of presynaptic inhibition during co-contraction of antagonistic muscles in man. *The Journal of Physiology*. mai 1993 Vol. 464, pp. 575-593. doi:10.1113/jphysiol.1993.sp019652.
- Nishimura Y., Morichika Y., Isa T. A subcortical oscillatory network contributes to recovery of hand dexterity after spinal cord injury. *Brain*. mars 2009 Vol. 132, n°3, pp. 709-721. doi:10.1093/brain/awn338.
- Nordstrom M.A., Fuglevand A.J., Enoka R.M. Estimating the strength of common input to human motoneurons from the cross-correlogram. *Journal of Physiology*. juillet 1992, Vol. 453, n°, pp. 547-574. doi:10.1113/jphysiol.1992.sp019244.
- Norton J.A., Gorassini M.A. Changes in cortically related intermuscular coherence accompanying improvements in locomotor skills in incomplete spinal cord injury. *Journal of Neurophysiology*. avril 2006 Vol. 95, n°4, pp. 2580-2589. doi:10.1152/jn.01289.2005.

- Norton J.A., Wood D.E., Day B.L. Is the spinal cord the generator of 16-Hz orthostatic tremor? *Neurology*. février 2004 Vol. 62, n°4, pp. 632–634. doi:10.1212/WNL.62.4.632.
- Norton J.A., Wood D.E., Marsden J.F., and Day B.L. Spinally generated electromyographic oscillations and spasms in a low-thoracic complete paraplegic. *Motor Disorders*. janvier 2002 Vol. 18, n°1, pp. 101–106. doi:10.1002/mds.10298.
- Omlor W., Patino L., Hepp-Reymond M.C., Kristeva R. Gamma-range corticomuscular coherence during dynamic force output. *Neuroimage*. février 2007 Vol. 34, n°3, pp. 1191–1198. doi:10.1016/j.neuroimage.2006.10.018.
- Onushko T., Baweja H.S., Christou E.A. Practice improves motor control in older adults by increasing the motor unit modulation from 13 to 30 Hz. *Journal of Neurophysiology*. novembre 2013 Vol. 110, n°10, pp. 2393–2401. doi:10.1152/jn.00345.2013.
- Ouyang G., Zhaojie J., Honghai L. Changes in EMG-EMG coherence during hand grasp movements. *International Journal of Humanoid Robotics*. 2014 Vol. 11, n°1, pp. 1450002-1450013. doi:10.1142/S0219843614500029.
- Pääsuke M., Ereline J., Gapeyeva H. Neuromuscular fatigue during repeated exhaustive submaximal static contractions of knee extensor muscles in endurance-trained, power-trained and untrained men. *Acta Physiologica Scandinavica*. août 1999 Vol. 166, n°4, pp. 319-326. DOI: 10.1046/j.1365-201x.1999.00573.x.
- Paquet F., Quaine F. Motor control theories improve biomechanical model of the hand for finger pressing tasks. *Journal of Biomechanics*. avril 2012 Vol. 45, n°7, pp. 1246-1251. doi:10.1016/j.jbiomech.2012.01.038.
- Park S.H., Kwon M., Solis D, Lodha N., Christou E.A. Motor control differs for increasing and releasing force. *Journal of Neurophysiology*. juin 2016 Vol. 115, n°6, pp. 2924–2930. doi:10.1152/jn.00715.2015.
- Patino L., Chakarov V., Schulte-Mönting J., Hepp-Reymond MC., Kristeva R. Oscillatory cortical activity during a motor task in a deafferented patient. *Neuroscience Letters*. juillet 2006 Vol. 401, n°3, pp. 214-218. doi:10.1016/j.neulet.2006.03.027.
- Pedotti A., Krishnan V.V., Starke L. Optimization of muscle force sequencing in human locomotion. *Mathematical Biosciences*. 1978, Vol. 38,n°1-2, pp. 369-380. doi:10.1016/0025-5564(78)90018-4.
- Pedrosa D.J., Quatuor E.L., Reck C., Pauls K.A.M., Huber C.A., Visser-Vandewalle V., Timmermann L. Thalamomuscular coherence in essential tremor: hen or egg in the emergence of tremor ? *Journal of Neuroscience*. octobre 2014 Vol. 34, n°43, pp 14475-14483. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.0087-14.2014.
- Pedrosa DJ., Quatuor EL., Reck C., Pauls KA., Huber CA., Visser-Vandewalle V., Timmermann L. Thalamomuscular coherence in essential tremor: hen or egg in the emergence of tremor? *The Journal of Neuroscience*. octobre 2014 Vol. 34, n°43, pp. 14475-14483. doi:10.1523/JNEUROSCI.0087-14.2014.
- Penfield W., Rasmussen T. The cerebral cortex of man.. The Macmillan Company, New York, N.Y. 1950. pp. 248.

- Perez M.A., Lundbye-Jensen J., Nielsen J.B. Changes in corticospinal drive to spinal motoneurons following visuo-motor skill learning in humans. *Journal of Physiology*. juin 2006 Vol. 573, n°3, pp. 843-855. doi:10.1113/jphysiol.2006.105361.
- Pincivero D.M., Coelho A.J., Campy R.M. Contraction mode shift in quadriceps femoris muscle activation during dynamic knee extensor exercise with increasing loads. *Journal of Biomechanics*. novembre 2008 Vol. 41, n°15, pp. 3127-3132. doi:10.1016/j.jbiomech.2008.09.003.
- Pizzamiglio S., De Lillo M., Naeem U., Abdalla H., Turner D.L. High-frequency intermuscular coherence between arm muscles during robot-mediated motor adaptation. *Frontiers in Physiology*. janvier 2017 Vol. 207, n°7, pp. 668. doi:10.3389/fphys.2016.00668.
- Place N., Matkowski B., Martin A., Lepers R. Synergists activation pattern of the quadriceps muscle differs when performing sustained isometric contractions with different EMG biofeedback. *Experimental Brain Research*. octobre 2006 Vol. 174, n°4, pp. 595-603. DOI: 10.1007/s00221-006-0504-9.
- Pogosyan A., Gaynor L.D., Eusebio A., Brown P. Boosting cortical activity at Beta-band frequencies slows movement in humans. *Current Biology*. octobre 2009 Vol. 19, n°19, pp. 1637-1641. doi:10.1016/j.cub.2009.07.074.
- Pohja M., Salenius S., Hari R. Cortico-muscular coupling in a human subject with mirror movements--a magnetoencephalographic study. *Neuroscience Letters*. juillet 2002 Vol. 327, n°3, pp. 185-188. doi:10.1016/S0304-3940(02)00426-3.
- Pope M.H., Aleksiev A., Panagiotacopoulos N.D., Lee J.S., Wilder D.G., Friesen K., Stielau W., Goel V.K. Evaluation of low back muscle surface EMG signals using wavelets. *Clinical Biomechanics*. octobre 2000 Vol. 15, n°8, pp. 567-573. doi:10.1016/S0268-0033(00)00024-3.
- Poston B., Danna-Dos Santos A., Jesunathadas M., Hamm T.M., Santello M. Force-Independent Distribution of Correlated Neural Inputs to Hand Muscles During Three-Digit Grasp. *Journal of Neurophysiology*. août 2010 Vol. 104, n°2, pp. 1141-1154.
- Power H.A., Norton J.A., Porter C.L., Doyle Z., Hui I., Chan K.M. Transcranial direct current stimulation of the primary motor cortex affects cortical drive to human musculature as assessed by intermuscular coherence. *Journal of Physiology*. 2006 Vol. 577, n°3, pp. 795-803. doi:10.1113/jphysiol.2006.116939.
- Prilutsky B.I. Muscle coordination: the discussion continues. *Motor Control*. janvier 2000 Vol. 4, n°1, pp. 97-116. doi:10.1123/mcj.4.1.97.
- Prilutsky B.I., Gregory R.J. Analysis of muscle coordination strategies in cycling. *IEEE Transactions and Rehabilitation Engineering*. septembre 2000 Vol. 7, n°3, pp. 362-370.
- Prilutsky B.I., Zatsiorsky V.M. Optimization-based models of muscle coordination. *Exercise and Sport Sciences Reviews*. janvier 2002 Vol. 30, n°1, pp. 32-38. doi:10.1097/00003677-200201000-00007.
- Rao G., Amarantini D., Berton E. Influence of additional load on the moments of the agonist and antagonist muscle groups at the knee joint during closed chain exercise. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. juin 2009 Vol. 19, n°3, pp. 459-466. doi:10.1016/j.jelekin.2007.12.001.

- Rao G., Berton E., Amarantini D., Vigouroux L., Buchanan TS. An EMG-driven biomechanical model that accounts for the decrease in moment generation capacity during a dynamic fatigued condition. *Journal of Biomechanics Engineering*. juillet 2010 Vol 132, n°7, pp. 071003. doi:10.1115/1.4001383.
- Reilly K.T., Nordstrom M.A, Schieber M.H. Short-term synchronization between motor units in different functional subdivisions of the human flexor digitorum profundus muscle. *Journal of Neurophysiology*. août 2004 Vol. 92, n°2, pp. 734-742. doi:10.1152/jn.00027.2004.
- Remaud A., Guével A., Cornu C. Antagonist muscle coactivation and muscle inhibition: effects on external torque regulation and resistance training-induced adaptations. *Clinical Neurophysiology*. mars 2007 Vol 37, n°1, pp. 1-14. doi:10.1016/j.neucli.2007.01.002.
- Reyes A., Laine C.M., Kutch J.J., Valero-Cuevas F.J. Beta Band Corticomuscular Drive Reflects Muscle Coordination Strategies. *Frontiers in Computational Neurosciences*. avril 2017 Vol. 4, n°1, pp. 11:17. doi:10.3389/fncom.2017.00017.
- Riddle C.N., Baker S.N. Digit displacement, not object compliance, underlies task dependent modulations in human corticomuscular coherence. *Neuroimage*. novembre 2006 Vol. 33, n°2, pp. 618-627. doi:10.1016/j.neuroimage.2006.07.027.
- Riddle C.N., Baker S.N. Manipulation of peripheral neural feedback loops alters human corticomuscular coherence. *Journal of Physiology*. juillet 2005 Vol. 566, n°2, pp. 625-39. doi:10.1113/jphysiol.2005.089607.
- Riley N.A., Bilodeau M. Changes in upper limb joint torque patterns and EMG signals with fatigue following a stroke. *Disabilities Rehabilitation*. décembre 2002 Vol. 24, n°18, pp. 961-969. doi:10.1080/0963828021000007932.
- Rizzolatti G., Luppino G. The cortical motor system. *Neuron*. septembre 2001 Vol. 31, n°6, pp. 889-901. doi:10.1016/S0896-6273(01)00423-8.
- Roby-Brami A. Plasticité du comportement moteur chez les patients cérébro-lésés. *Intellectica*. 2003 36-37, pp. 89-110.
- Roby-Brami A., Homann G., Lafont I., Combeaud M., Hanneton S. Redondance du membre supérieur et compensation des déficiences motrices. Coello Y., Casalis S. et Moroni C. *vision, espace et cognition : fonctionnement normal et pathologique*, Presses Universitaires du Septentrion, pp.143-160, 2005, psychologie. <hal-00079669>.
- Rosa M. Co-contraction role on human motor control. A neural basis. *Journal of Novel Physiotherapies*. novembre 2015 Vol 5, n°1, pp. 1000248. doi:10.4172/2165-7025.1000248.
- Rosenberg JR., Amiad AM., Breeze P., Brillinger DR., Halliday DM. The Fourier approach to the identification of functional coupling between neuronal spike trains. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*. 1989 Vol. 53, n°1, pp. 1-31. doi:10.1016/0079-6107(89)90004-7.
- Salenius S., Hari R. Synchronous cortical oscillatory activity during motor action. *Current Opinion in Neurobiology*. décembre 2003 Vol. 13, n° 6, pp. 678-684. doi:10.1016/j.conb.2003.10.008.
- Salenius S., Portin., Kajola M., Salmelin R., Hari R. Cortical control of human motoneuron firing during isometric contraction. *Journal of Neurophysiology*. juin 1997 Vol. 77, n°6, pp. 3401-3405. doi:10.1152/jn.1997.77.6.3401.

- Salmelin R., Forss N., Knuutila J., Hari R. Bilateral activation of the human somatomotor cortex by distal hand movements. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*. décembre 1995 Vol. 95, n°6, pp. 444-452. doi:10.1016/0013-4694(95)00193-X.
- Samar V.J. Wavelet analysis of neuroelectric waveforms. *Brain Language*. janvier 1999 Vol. 66, n°1, pp. 1-6. doi:10.1006/brln.1998.2023.
- Sancho-Bru J.L., Perez-Gonzalez A., Vergara-Monedero M., Giurintano D. A 3-D dynamic model of human finger for studying free movements. *Journal of Biomechanics*. décembre 2001 Vol. 34, n°11, pp. 1491-1500. doi:10.1016/S0021-9290(01)00106-3.
- Sanes JN., Donoghue JP. Plasticity and primary motor cortex. *Annual Review of Neuroscience*. mars 2000 Vol 23, pp. 393-415. doi:10.1038/ncomms3258.
- Santello M. Kinematic synergies for the control of hand shape. *Archives Italiennes de Biologie*. juillet 2002 Vol 140, n°3, pp. 221-228. doi:10.1152/jn.01265.2003.
- Santello M. Synergistic control of hand muscles through common neural input. The human hand as an inspiration for robot hand development. Balasubramanian R. Santos V.J. 2014. ISBN 978-3-319-03017-3.
- Santello M., Baud-Bovy G., Jörnell H. Neural bases of hand synergies. *Frontiers in Computational Neuroscience*. avril 2013 Vol. 7, n°23. doi:10.3389/fncom.2013.00023.
- Santello M., Bianchi M., Gabiccini M., Bicchi A.I. Towards a synergy framework across neuroscience and robotics: Lessons learned and open questions. Reply to comments on: "Hand synergies: Integration of robotics and neuroscience for understanding the control of biological and artificial hands". *Physics Life Reviews*. juillet 2016 Vol. 17, n°1, pp. 54-60. doi:10.1016/j.plrev.2016.06.007.
- Santello M., Fuglevand A.J. Role of across-muscle motor unit synchrony for the coordination of forces. *Experimental Brain Research*. décembre 2004 Vol. 159, n°4, pp. 501-508. doi:10.1007/s00221-004-1975-1.
- Santello M., Soechting JF. Force synergies for multifingered grasping. *Experimental Brain Research*. août 2000 Vol. 133, n°4, pp. 457-467. doi:10.1007/s002210000420.
- Schieber M.H., Santello M. Hand function: peripheral and central constraints on performance. *Journal of Applied Physiology*. juin 2004 Vol. 96, n°6, pp. 2293-300. doi:10.1152/japphysiol.01063.2003.
- Schieber MH. Muscular production of individuated finger movements: the roles of extrinsic finger muscles. *Journal of Neurosciences*. janvier 1995 Vol 15, n°1, pp. 284-297. doi:10.1152/jn.1991.65.6.1381.
- Schnitzler A., Gross J. Functional connectivity analysis in magnetoencephalography. *International Review of Neurobiology*. 2005 Vol. 68, pp. 173-195. doi:10.1016/S0074-7742(05)68007-5.
- Sears T.A., Stagg D. Short-term synchronization of intercostal motoneurone activity. *Journal of Physiology*. décembre 1976 Vol. 263, n°3, pp. 357-381. doi:10.1113/jphysiol.1976.sp011635.

- Semmler J.G., Ebert S.A., Amarasena J. Eccentric muscle damage increases intermuscular coherence during a fatiguing isometric contraction. *Acta Physiologica*. août 2013 Vol. 208, n°4, pp. 362-375. doi:10.1111/apha.12111.
- Semmler J.G., Kornatz K.W., Dinunno D.V., Zhou S., Enoka R.M. Motor unit synchronisation is enhanced during slow lengthening contractions of a hand muscle. *Journal of Physiology*. décembre 2002 Vol. 545, n°2, pp. 681-695. doi:10.1113/jphysiol.2002.026948.
- Semmler J.G., Sale M.V., Meyer F.G., Nordstrom M.A. Motor-unit coherence and its relation with synchrony are influenced by training. *Journal of Neurophysiology*. décembre 2004 Vol. 92, n°6, pp. 3320-3331. doi:10.1152/jn.00316.2004.
- Semmler J.G., Kornatz K.W., Meyer F.G., Enoka R.M. Diminished task-related adjustments of common inputs to hand muscle motor neurons in older adults. *Experimental Brain Research*. juillet 2006 Vol. 172, n°4, pp. 507-518. doi:10.1007/s00221-006-0367-0.
- Senhadji L., Wendling F. Epileptic transient detection: wavelets and time-frequency approaches. *Clinical Neurophysiology*. juin 2002 Vol. 32, n°3, pp.175-192. doi:10.1016/S0987-7053(02)00304-0.
- Shinohara M., Yoshitake Y., Kouzaki M. Alterations in synergistic muscle activation impact fluctuations in net force. *Medicine and Science in Sports and Exercise*. janvier 2009 Vol. 41, n°1, pp. 191-197. doi:10.1249/MSS.0b013e318183c0d9.
- Siemionow V., Yao W., Sahgal V., Yue G.H., Yang Q. Single-trial EEG-EMG coherence analysis reveals muscle fatigue-related progressive alterations in corticomuscular coupling. *IEEE Transactions on Neural Systems and Rehabilitation Engineering*. avril 2010 Vol. 18, n°2, pp. 97-106. doi:10.1109/TNSRE.2010.2047173.
- Slobounov S., Simon R., Tutwiler R., Rearick M. EEG correlates of wrist kinematics as revealed by averaging techniques and Morlet wavelet transforms. *Motor Control*. juillet 2000 Vol. 4, n°3, pp. 350-372. doi:10.1123/mcj.4.3.350.
- Snijders C.J., Volkers A.C., Melchelse K., Vleeming A. Provocation of epicondylalgia lateralis (tennis elbow) by comparing power grip and pinching. *Medicine and Science in Sports and Exercise*. octobre 1987 Vol. 19, n°5, pp. 518-523.
- Soechting J.F., Lacquaniti F. An assessment of the existence of muscle synergies during load perturbations and intentional movements of the human arm. *Experimental Brain Research*. février 1989 Vol. 74, n°3, pp. 535-548. doi:10.1007/BF00247355.
- Solomonow M., Baratta R., Zhou B.H., D'Ambrosia R. Electromyogram coactivation patterns of the elbow antagonist muscles during slow isokinetic movement. *Experimental Neurology*. juin 1988 Vol. 100, n°3, pp. 470-477. doi:10.1016/0014-4886(88)90032-5.
- Soma H., Horiuchi Y., Gonzalez J., Yu W. Preliminary results of online classification of upper limb motions from around-shoulder muscle activities. *IEEE International Conference on Rehabilitation Robotics*. juin 2011. doi:10.1109/ICORR.2011.5975368.
- Spendiff O., Longford N.T., Winter E.M. Effects of fatigue on the torque-velocity relation in muscle. *British Journal of Sports Medicine*. décembre 2002 Vol 36, n°6, pp. 431-435. doi:10.1136/bjism.36.6.431.

- Stephens MJ., Yang JF. Loading during the stance phase of walking in humans increases the extensor EMG amplitude but does not change the duration of the step cycle. *Experimental Brain Research*. février 1999 Vol 124, n°3, pp. 363-370. doi:10.1007/s002210050633.
- Stepp C.E. Oyunerdene N., Matsuoka Y. Kinesthetic motor imagery modulates intermuscular coherence. *IEEE Transactions on Neural Systems and Rehabilitation Engineering*. décembre 2011 Vol. 19, n°6, pp. 638–643. doi:10.1109/TNSRE.2011.2168982.
- Stokes IA., Gardner-Morse M. Lumbar spinal muscle activation synergies predicted by multi-criteria cost function. *Journal of Biomechanics*. juin 2001 Vol. 34, n°6, pp., 733-740. doi:10.1016/S0021-9290(01)00034-3.
- Stokes IA., Gardner-Morse M. Quantitative anatomy of the lumbar musculature. *Journal of Biomechanics*. mars 1999 Vol. 32, n°3, pp. 311-316. doi:10.1016/S0021-9290(98)00164-X.
- Tallon-Baudry C., Bertrand O., Delpuech C., Pernier J. Stimulus specificity of phase-locked and non-phase-locked 40 Hz visual responses in human. *Journal of Neuroscience*. juillet 1996 Vol. 16, n°13, pp. 4240-4249.
- Taylor AM., Enoka RM. Optimization of input patterns and neuronal properties to evoke motor neuron synchronization. *Journal of Computational Neuroscience*. mars-avril 2004 Vol. 16, n°2, pp. 139-157. doi:10.1023/B:JCNS.0000014107.16610.2e.
- Taylor AM., Enoka RM. Quantification of the factors that influence discharge correlation in model motor neurons. *Journal of Neurophysiology*. février 2004 Vol. 91, n°2, pp. 796-814. doi:10.1152/jn.00802.2003.
- Thach W.T. Correlation of neural discharge with pattern and force of muscular activity, joint position, and direction of intended next movement in motor cortex and cerebellum. *Journal of Neurophysiology*. mai 1978 Vol. 41, n°3, pp. 654-676. doi:10.1152/jn.1978.41.3.654.
- Thomas CK., Tucker ME., Bigland-Ritchie B. Voluntary muscle weakness and co-activation after chronic cervical spinal cord injury. *Journal of Neurotrauma*. février 1998 Vol. 15, n°2, pp. 149-161. doi:10.1089/neu.1998.15.149.
- Thomas CK., Zaidner EY., Calancie B., Broton JG., Bigland-Ritchie BR. Muscle weakness, paralysis, and atrophy after human cervical spinal cord injury. *Experimental Neurology*. décembre 1997 Vol. 148, n°2, pp. 414-423. doi:10.1006/exnr.1997.6690.
- Ting H., McKay J.L. Neuromechanics of muscle synergies for posture and movement. *Current Opinion Neurobiology*. décembre 2007 Vol. 17, n°6, pp. 622-628. doi:10.1016/j.conb.2008.01.002.
- Ting, L.H., Chvatal S.A. Decomposing muscle activity in motor tasks: methods and interpretation. *Motor control : theories, experiments, and applications*. Danion F., Latash M., décembre 2010 Oxford University Press: 102-138. doi:10.1093/acprof:oso/9780195395273.003.0005.
- Todorov E. Optimality principles in sensorimotor control. *Nature Neuroscience*. septembre 2004 Vol. 7, n°9, pp. 907-915. doi:10.1038/nn1309.
- Todorov E., Ghahramani Z. Analysis of the synergies underlying complex hand manipulation. *Conference Proceedings of the IEEE Engineering in Medicine & Biology Society*. septembre 2004 Vol. 6, pp. 4637-4640. doi:10.1109/IEMBS.2004.1404285.

- Todorov E., Jordan M.I. Optimal feedback control as a theory of motor coordination. *Nature Neuroscience*. novembre 2002 Vol. 5, n°11, pp. 1226-1235. doi:10.1038/nn963.
- Tresch M.C., Cheung V.C., d'Avella A. Matrix factorization algorithms for the identification of muscle synergies: evaluation on simulated and experimental data sets. *Journal of Neurophysiology*. avril 2006 Vol. 95, n°4, pp. 2199-2212. doi:10.1152/jn.00222.2005.
- Tresch M.C., Jarc A. The case for and against muscle synergies. *Current Opinion on Neurobiology*. décembre 2009 Vol. 19, n°6, pp. 601–607. doi:10.1016/j.conb.2009.09.002.
- Tresch MC., Saltiel P., Bizzi E. The construction of movement by the spinal cord. *Nature Neurosciences*. février 1999 Vol. 2, n°2, pp. 162-167. doi:10.1038/5721.
- Tuncel D., Dizibuyuk A., Kiyimik M.K. Time frequency based coherence analysis between EEG and EMG activities in fatigue duration. *Journal of Medical Systems*. avril 2010 Vol. 34, n°2, pp. 131-138. doi:10.1007/s10916-008-9224-y.
- Tyc F., Bovadjian A., Devanne H. Motor cortex plasticity induced by extensive training revealed by transcranial magnetic stimulation in human. *The European Journal of Neuroscience*. janvier 2005 Vol. 21, n°1, pp. 259-266. doi:10.1111/j.1460-9568.2004.03835.x.
- Uno Y., Kawato M., Suzuki R. Formation and control of optimal trajectory in human multijoint arm movement. Minimum torque-change model. *Biological Cybernetics*. février 1989 Vol. 61, n°2, pp. 89-101. doi:10.1007/BF00204593.
- Ushiyama J., Masakado Y., Fujiwara T., Tsuji T., Hase K., Kimura A., Liu M., Ushiba J. Contraction level-related modulation of corticomuscular coherence differs between the tibialis anterior and soleus muscles in humans. *Journal of Applied Physiology*. avril 2012 Vol. 112, n°8, pp. 1258-1267. doi:10.1152/jappphysiol.01291.2011.
- Ushiyama J., Takahashi Y., Ushiba J. Muscle dependency of corticomuscular coherence in upper and lower limb muscles and training-related alterations in ballet dancers and weightlifters. *Journal of Applied Physiology*. octobre 2010 Vol. 109, n°4, pp. 1086-95. doi:10.1152/jappphysiol.00869.2009.
- Valero-Cuevas F.J. Predictive modulation of muscle coordination pattern magnitude scales fingertip force magnitude over the voluntary range. *Journal of Neurophysiology*. mars 2000 Vol. 83, n°3, pp. 1469-1479. doi:10.1152/jn.2000.83.3.1469.
- Valero-Cuevas F.J., Venkadesan M., Todorov E. Structured variability of muscle activations supports the minimal intervention principle of motor control. *Journal of Neurophysiology*. juillet 2009 Vol. 102, n°1, pp. 59-68. doi:10.1152/jn.90324.2008.
- Valero-Cuevas F.J., Zajac F.E., Burgar C.G. Large index-fingertip forces are produced by subject-independent patterns of muscle excitation. *Journal of Biomechanics*. août 1998 Vol. 31, n°8, pp. 693-703. doi:10.1016/S0021-9290(98)00082-7.
- van Asseldonk E.H., Campfens S.F., Verwer S.J., van Putten M.J., Stegeman D.F. Reliability and agreement of intramuscular coherence in tibialis anterior muscle. *PLoS One*. février 2014 Vol. 9, n°2, pp. 88428. doi:10.1371/journal.pone.0088428.
- Van Cusstsem M., Duchateau J., Hainaul K. Changes in single motor unit behaviour contribute to the increase in contraction speed after dynamic training in humans. *The Journal of*

Physiology. novembre 1998 Vol. 513, n°1, pp. 295-305. doi:10.1111/j.1469-7793.1998.295by.x.

van Der Stouwe AM., Toxopeus CM., De Jong BM., Yavuz P., Valsan G., Conway BA., Leenders KL., Maurits NM. Muscle co-activity tuning in Parkinsonian hand movement: disease-specific changes at behavioral and cerebral level. *Frontiers in Human Neuroscience*. août 2015 Vol. 5, pp. 9-437. doi:10.3389/fnhum.2015.00437.

van Rootselaar AF., Maurits NM., Koelman JH., Van Der Hoeven JH., Bour LJ., Leenders KL., Brown P., Tijssen MA. Coherence analysis differentiates between cortical myoclonic tremor and essential tremor. *Movement Disorders*. février 2006 Vol. 21, n°2, pp. 215-222. doi:10.1002/mds.20703.

van Soest AJ., Haenen WP., Rozendaal LA. Stability of bipedal stance: the contribution of cocontraction and spindle feedback. *Biological Cybernetics*. avril 2003 Vol. 88, n°4, pp. 293-301. doi:10.1007/s00422-002-0382-6.

Veerbeek J.M., Koolstra M., Ket J.C., van Wegen E.E., Kwakkel G. Effects of augmented exercise therapy on outcome of gait and gait-related activities in the first 6 months after stroke: a meta-analysis. *Stroke*. novembre 2011 Vol. 42, n°11, pp. 3311-3315. doi:10.1161/STROKEAHA.111.623819.

Vera-Garcia FJ., Elvira JL., Brown SH., McGill SM. Effects of abdominal stabilization maneuvers on the control of spine motion and stability against sudden trunk perturbations. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. octobre 2007 Vol. 17, n°5, pp. 556-567. doi:10.1016/j.jelekin.2006.07.004.

Verschueren SM., Swinnen SP., Desloovere K., Duysens J. Vibration-induced changes in EMG during human locomotion. *Journal of Neurophysiology*. mars 2003 Vol. 89, n°3, pp. 1299-1307. doi:10.1152/jn.00863.2002.

Vigouroux L. Modélisation biomécanique des systèmes musculosquelettiques sous-déterminés - Analyse statique des tensions des tendons mobilisant le doigt. 2005 Université Joseph Fourier – Grenoble 1.

Vigouroux L., Domalain M., Berton E. Effect of Object Width on Muscle and Joint Forces During Thumb–Index Finger Grasp. *Journal of Applied Biomechanics*. août 2011 Vol. 27, n°3, pp. 173-180. doi:10.1123/jab.27.3.173.

Vigouroux L., Goisard de Monsabert B., Berton E. Estimation of hand and wrist muscle capacities in rock climbers. *European Journal of Applied Physiology*. mai 2015 Vol. 115, n°5, pp. 947-957. doi:10.1007/s00421-014-3076-6.

Vigouroux L., Quaine F., Labarre-Vila A., Amarantini D., Moutet F. Using EMG data to constrain optimization procedure improves finger tendon tension estimations during static fingertip force production. *Journal of Biomechanics*. mai 2007 Vol 40, n°13, pp. 2846-2856. doi:10.1016/j.jbiomech.2007.03.010.

Vila-Chã C., Falla D., Correia M.V., Farina D. Changes in H reflex and V wave following short-term endurance and strength training. *Journal of Applied Physiology*. janvier 2012 Vol. 112, n°2, pp. 54-63. doi:10.1152/jappphysiol.00802.2011.

- Vila-Chã C., Falla D., Farina D. Motor unit behavior during submaximal contractions following six weeks of either endurance or strength training. *Journal of Applied Physiology*. novembre 2010 Vol. 109, n°5, pp. 1455-1466. doi:10.1152/jappphysiol.01213.2009.
- von Tscharnner V., Barandun M., Stirling L.M. Piper rhythm of the electromyograms of the abductor pollicis brevis muscle during isometric contractions. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. février 2011 Vol. 21, n°1, pp. 184-189. doi:10.1016/j.jelekin.2010.10.004.
- Vrána J., Poláček H., Stančák A. Somatosensory-evoked potentials are influenced differently by isometric muscle contraction of stimulated and non-stimulated hand in humans. *Neuroscience Letters*. octobre 2005 Vol. 386, n°3, pp. 170-175. doi:10.1016/j.neulet.2005.06.005.
- Wang L., Lu A., Zhang S., Niu W., Zheng F., Gong M. Fatigue-related electromyographic coherence and phase synchronization analysis between antagonistic elbow muscles. *Experimental Brain Research*. mars 2015 Vol. 233, n°3, pp. 971-982. doi:10.1007/s00221-014-4172-x.
- Ward NJ., Farmer SF., Berthouze L., Halliday DM. Rectification of EMG in low force contractions improves detection of motor unit coherence in the beta-frequency band. *Journal of Neurophysiology*. octobre 2013 Vol. 110, n°8, pp. 1744-1750. doi:10.1152/jn.00296.2013.
- Weier A.T., Pearce A.J., Kidgell D.J. Strength training reduces intracortical inhibition. *Acta Physiology*. octobre 2012 Vol. 206, n°2, pp. 109-119. doi:10.1111/j.1748-1716.2012.02454.x.
- Weightman B., Amis AA. Finger joint force predictions related to design of joint replacements. *Journal of Biomedical Engineering*. juillet 1982 Vol 4, n°3, pp. 197-205. doi:10.1016/0141-5425(82)90003-6.
- Weiss E.J., Flanders M. Muscular and postural synergies of the human hand. *Journal of Neurophysiology*. juillet 2004 Vol. 92, n°1, pp. 523-535. doi:10.1152/jn.01265.2003.
- Westgaard RH., De Luca CJ. Motor unit substitution in long-duration contractions of the human trapezius muscle. *Journal of Neurophysiology*. juillet 1999 Vol. 82, n°1, pp. 501-4. doi:10.1152/jn.1999.82.1.501.
- Winges S.A., Johnston J.A., Santello M. Muscle-pair specific distribution and grip-type modulation of neural common input to extrinsic digit flexors. *Journal of Neurophysiology*. septembre 2006 Vol. 96, n°3, pp. 1258-1266. doi:10.1152/jn.00327.2006.
- Winges S.A., Kornatz K.W., Santello M. Common Input to Motor Units of Intrinsic and Extrinsic Hand Muscles During Two-Digit Object Hold. *Journal of Neurophysiology*. mars 2008 Vol. 99, n°3, pp. 1119-1126. doi:10.1152/jn.01059.2007.
- Winges S.A., Santello M. Common input to motor units of digit flexors during multi-digit grasping. *Journal of Neurophysiology*. décembre 2004 Vol. 92, n°6, pp. 3210-3220. doi:10.1152/jn.00516.2004.
- Winter D.A., Fuglevand A.J., Archer S.E. Crosstalk in surface electromyography: Theoretical and practical estimates. *Journal of Electromyography and Kinesiology*. 1994 Vol. 4, n°1, pp. 15-26. doi:10.1016/1050-6411(94)90023-X.
- Witham C.L., Riddle C.N., Baker M.R., Baker S.N. Contributions of descending and ascending pathways to corticomuscular coherence in humans. *Journal of Physiology*. août 2011 Vol. 589, n°15, pp. 3789-3800. doi:10.1113/jphysiol.2011.211045.

- Witte M., Patino L., Andrykiewicz A., Hepp-Reymond M.C., Kristeva R. Modulation of human corticomuscular beta-range coherence with low-level static forces. *European Journal of Neuroscience*. décembre 2007 Vol. 26, n°12, pp. 3564-3570. doi:10.1111/j.1460-9568.2007.05942.x.
- Wu Y., Song R. Effects of task demands on kinematics and EMG signals during tracking tasks using multiscale entropy. *Entropy*. juin 2017 Vol. 19, n°7, pp 307. doi:10.3390/e19070307.
- Yao B., Salenius S., Yue GH., Brown RW., Liu JZ. Effects of surface EMG rectification on power and coherence analyses: an EEG and MEG study. *Journal of Neuroscience Methods*. janvier 2007 Vol. 159, n°2, pp. 215-223. doi:10.1016/j.jneumeth.2006.07.008.
- Yoshitake Y., Kanehisa H., Shinohara M. Correlated EMG oscillations between antagonists during cocontraction in men. *Medicine and Science in Sports and Exercise*. mars 2017 Vol. 49, n°3, pp. 538–548. DOI10.1249/MSS.0000000000001117.
- Yoshitake Y., Shinohara M. Low-frequency component of rectified EMG is temporally correlated with force and instantaneous rate of force fluctuations during steady contractions. *Muscle Nerve*. avril 2013a Vol. 47, n°4, 577-584. doi:10.1002/mus.23628.
- Yoshitake Y., Shinohara M. Oscillations in motor unit discharge are reflected in the low-frequency component of rectified surface EMG and the rate of change in force. *Experimental Brain Research*. novembre 2013b Vol. 231, n°3, pp. 267-276. doi:10.1007/s00221-013-3689-8.
- Zajac F.E. Muscle coordination of movement: a perspective. *Journal of Biomechanics*. 1993 Vol. 26, n°1, pp. 109-24. doi:10.1016/0021-9290(93)90083-Q.
- Zajac F.E., Neptune R.R., Kautz S.A. Biomechanics and muscle coordination of human walking. Part I: introduction to concepts, power transfer, dynamics and simulations. *Gait OI Posture*. décembre 2002 Vol. 16, n°3, pp. 215-232. doi:10.1016/S0966-6362(02)00068-1.
- Zajac A., Chalimoniuk M., Maszczyk A., Gołaś A., Lngfort J. Central and Peripheral Fatigue During Resistance Exercise - A Critical Review. *Journal of Human Kinetics*. décembre 2015 Vol. 30, n°49, pp. 159-69. doi:10.1515/hukin-2015-0118.
- Zancolli, E. Structural and dynamic bases of hand surgery, 2nd ed. Lippincott 1979.
- Zhan Y., Halliday D., Jiang P., Liu X., Feng J. Detecting time-dependent coherence between non-stationary electrophysiological signals--a combined statistical and time-frequency approach. *Journal of Neuroscience Methods*. septembre 2006 Vol. 156, n°1-2, pp. 322-332. doi:10.1016/j.jneumeth.2006.02.013.
- Zhang Q., Hayashibe M., Papaiordanidou M., Fraise P., Fattal C., Guiraud D. Torque prediction using stimulus evoked EMG and its identification for different muscle fatigue states in SCI subjects. *Conference Proceedings of the IEEE Engineering Medicine and Biology Society*. août 2010 pp. 3523- 3526. doi:10.1109/IEMBS.2010.5627745.

Annexe :
Modèle musculo-squelettique de la main

IX. Annexe :

Modèle musculo-squelettique de la main

IX.1. Données d'entrée du modèle

La modélisation musculo-squelettique est utilisée avec pour objectif d'estimer indirectement les efforts internes au corps humain (i.e. forces musculaires, forces articulaires, forces ligamentaires) afin de suppléer à la difficulté, voire l'impossibilité, de mesurer ces efforts directement par le biais de capteurs invasifs.

Dans le cadre de ce travail de thèse, la modélisation musculo-squelettique que nous utilisons permet d'estimer les tensions individuelles des muscles fléchisseurs et extenseurs des doigts et du poignet en résolvant les équations d'équilibre mécanique aux articulations à l'aide d'une procédure d'optimisation avec, pour données d'entrée : i) l'anthropométrie décrivant la géométrie des segments, des muscles et des tendons (Bucholz 1992 ; Chao *et al.* 1989), ii) la cinématique caractérisant la configuration des doigts et de la main et iii) les forces externes appliquées sur l'objet. Le modèle utilisé définit une structure de 17 segments articulés selon 23 degrés de liberté (Figure 47) eux-mêmes mobilisés par 42 muscles (Tableau 2).

Dans notre contribution expérimentale, les forces externes sont mesurées à l'extrémité distale des doigts par un capteur de force (Nano-25, ATI Industrial Automation, Garner, NC) permettant l'acquisition des six composantes de force et de moment de force appliqués en 3D. Simultanément, la cinématique des segments de la main est mesurée par un système optoélectronique de capture du mouvement 3D (Vicon MX T40, Oxford, UK). Trente marqueurs ont été utilisés dont cinq pour chaque doigt long, six pour le pouce et quatre pour le poignet, placés de manière stratégique sur les segments et les articulations. Les marqueurs ont été placés du côté dorsal, sur les points anatomiques représentant les extrémités distales et

proximales de chaque segment. Deux marqueurs déportés ont dû être placés pour estimer les angles articulaires à l'articulation TMC du pouce (Cooney *et al.* 1981). Pour le Radius, nous avons suivi la méthode proposée par Goislard de Monsabert *et al.* (2012), en utilisant les deux styloïdes du radius et de l'ulna puis deux autres points sur ces deux segments éloignés d'environ 5 cm de leurs styloïdes. A partir de la position de ces marqueurs, un repère segmentaire est défini pour chaque segment de la main. Les angles articulaires sont alors calculés par rapport aux mouvements relatifs entre les repères segmentaires du segment proximal et du segment distal à l'articulation selon les repères définis dans Chao *et al.* (1989). Les segments sont modélisés comme des corps rigides dont les dimensions sont déterminées d'après une table anthropométrique (Buchholz *et al.* 1992). Cette dernière fournit des données moyennes mesurées sur cadavre et permet d'évaluer les capacités d'action de chaque muscle telles que les bras de levier musculaires.

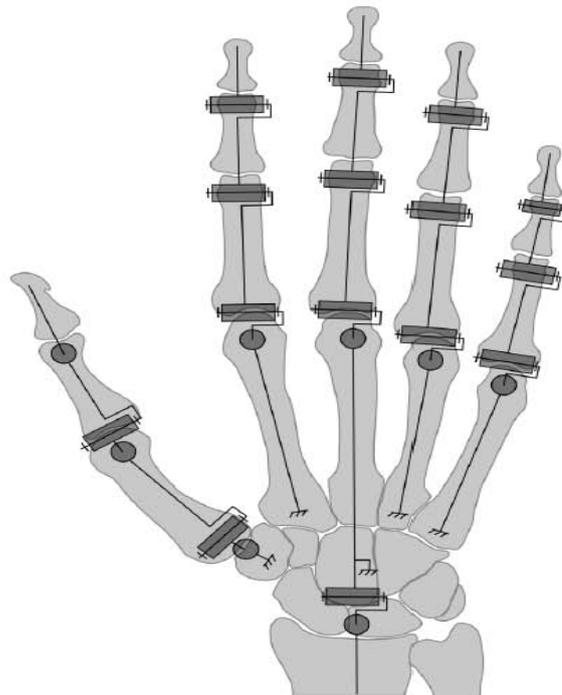


Figure 47 : Schéma illustrant la structure cinématique du modèle musculo-squelettique de la main incluant au total 23 ddl. Chaque degré de liberté a été représenté par une liaison pivot. Les symboles ronds et rectangles représentent des liaisons pivots dont l'axe de rotation est respectivement perpendiculaire au plan de la vue et parallèle au plan de la vue.

Pouce	Index	Majeur	Annulaire	Auriculaire	Poignet
FPL	FDPI	FDPM	FDPR	FDPL	FCR
FBP	FDSI	FDSM	FDSR	FDSL	FCU
OBP	LU1	LU2	LU3	FDQ	PL
APB	DIO1	DIO2	PIO2	LU4	ECRL
ADPt	PIO1	DIO3	DIO4	PIO3	ECRB
ADPo	EDCI	EDCM	EDCR	ADQ	ECU
APL	EIP			EDCL	
EPL				EDQ	
EBP					

Tableau 2 : Muscles des doigts et du poignet considérés dans le modèle pour mobiliser l'ensemble des 23 degrés de liberté.

IX.2. Estimation des forces musculaires individuelles

L'action des muscles à une articulation est modélisée à l'aide de deux vecteurs : le vecteur directeur musculaire, qui indique la direction selon laquelle la force est exercée par le tendon au passage de l'articulation, et le bras de levier musculaire qui traduit la capacité d'un muscle à mettre en rotation une articulation. Ces deux vecteurs sont calculés en fonction des angles articulaires et d'après les données fournies par Chao *et al.* (1989) décrivant les trajets de l'ensemble des tendons pour toutes les articulations. Une caractéristique particulière concerne les mécanismes extenseurs des doigts longs et du pouce (Zancolli 1979 ; Chao *et al.* 1989 ; Valero-Cuevas *et al.* 2003), complexifiant les équations de distribution de forces, dont les coefficients sont modulés en fonction de la position des doigts (Brook *et al.* 1995).

Les mouvements des articulations MCP sont limités par les actions passives générées par les tissus qui l'entourent et les butées osseuses. La résolution de l'équilibre mécanique de

l'articulation prend donc également en compte certaines forces passives (Sancho-Bru *et al.* 2001 ; Domalain *et al.* 2010).

Afin de combiner l'action de tous les doigts entre eux, le modèle considère l'ensemble des couplages entre les doigts et le poignet créés par les muscles pluri-articulaires et résout les équilibres statiques des moments à chaque ddl, selon l'équation suivante basée sur le principe fondamental de la statique (PFS) :

$$[\mathbf{R}] \times [\mathbf{t}] + [\mathbf{ML}] + [\mathbf{ME}] = \{\mathbf{0}\}$$

Cette équation signifie que les moments engendrés par les forces externes et ligamentaires autour d'une articulation sont équilibrés par les forces exercées par les muscles situés de part et d'autre de l'articulation. $[\mathbf{R}]$ est la matrice (23×42) contenant les données de bras de levier de chacun des 42 muscles pour chacun des 23 ddl considérés dans le modèle. $[\mathbf{t}]$ est le vecteur (42×1) contenant les 42 forces musculaires inconnues. $[\mathbf{ML}]$ est le vecteur (23×1) contenant les moments produits par les actions passives des ligaments à l'articulation MCP et TMC. $[\mathbf{ME}]$ est le vecteur (23×1) contenant les moments des forces externes appliqués au 23 degrés de libertés du modèle.

Pour faire face au problème de redondance musculaire, le modèle inclut une procédure d'optimisation qui a pour objectif de déterminer la coordination musculaire optimale selon un critère qui minimise la somme des stress musculaires (Crowinshield & Brand 1981; Erdemir *et al.* 2007; Sancho-Bru *et al.* 2001; van der Helm & Veeger 1996) :

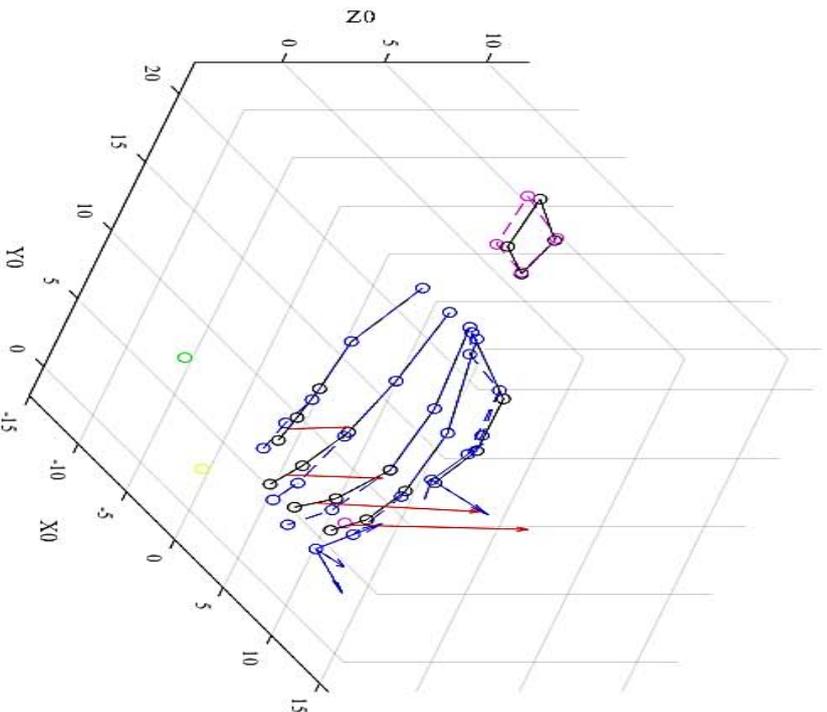
$$f(t_m) = \sum \left(\frac{t_m}{PCSA_m} \right)^4$$

où $PCSA_m$ désigne la valeur de l'aire de section de coupe physiologique du muscle m et est déterminé selon les données récoltées par Chao *et al.* (1989). Ce critère sous-entend que le système nerveux central sélectionne une solution qui minimise la somme des tensions musculaires rapportées à la somme des contraintes musculaires.

Suite à la résolution de l'ensemble des étapes requises, le modèle musculo-squelettique nous permet d'obtenir une estimation, en fonction de la configuration de chacun des doigts

(Figures 48.a et 49.a), aux tensions musculaires individuelles estimées en bout de chaque doigt mais également au niveau de chaque articulation (Figures 48.b et 49.b).

a)

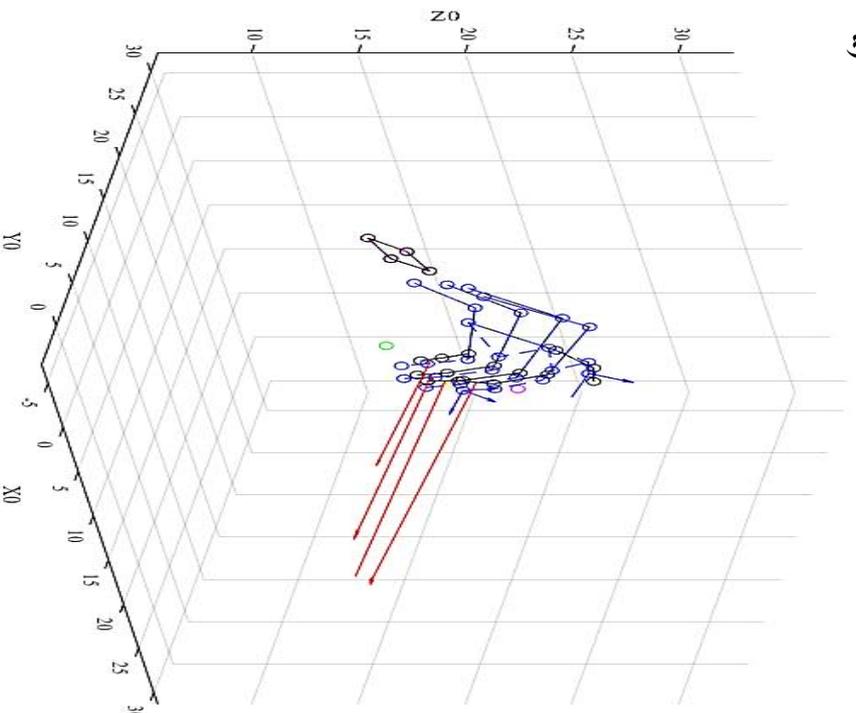


b)

Forces externes		x	y	z					
Pouce		0	0	0					
Index		23.00	13.64	-2.72					
Majeur		22.11	9.96	-0.30					
Ring		11.78	7.718	6.68					
Little		4.83	5.55	6.55					
Forces internes									
Pouce	FPL	FPB	OPP	APB	ADPt	ADPo	APL	EPL	EPB
	$-1.96e^{20}$	$4.46e^{20}$	$-4.38e^{20}$	51.80	$-3.59e^{20}$	$4.447e^{22}$	67.40	15.77	$-7.51e^{20}$
Index	FDP	FDS	LU	RI	UI	EDC	EDI		
	31.44	92.25	8.28	36.72	14.29	$4.46e^{20}$	$-3.30e^{19}$		
Majeur	FDP	FDS	LU	RI	UI	EDC			
	17.47	100.17	0.52	$-4.38e^{21}$	62.14	$-2.23e^{21}$			
Ring	FDP	FDS	LU	RI	UI	EDC			
	45.12	10.52	$5.25e^{19}$	$-2.29e^{19}$	100.17	$2.10e^{21}$			
Little	FDP	FDS	FDQ	LU	RI	UI	EDC	EDQ	
	18.95	10.44	$1.17e^{19}$	$-8.49e^{20}$	$-5.57e^{20}$	63.14	1.22	5.29	
Wrist	ECRB	ECRL	ECU	FCU	FCR	PL			
	$1.29e^{19}$	$6.73e^{21}$	82.86	125.58	204.01	38.16			

Figure 48 : a) Représentation schématique du modèle musculo-squelettique de la main et du poignet lors de la réalisation d'une tâche d'appui sur une surface plane (*Press*) b) Données de sortie du modèle biomécanique de la main correspondantes. « Fling » donne le vecteur de force externe appliqué au niveau des quatre doigts (Index, Majeur, Annulaire et Auriculaire), en x, y et z, avec une forte composante en y (verticale) puisque la tâche consiste à appliquer une force perpendiculaire à la phalange distale. « Fmusc » donne les données de forces musculaires individuelles estimées au niveau de chaque muscle des doigts considérés dans le modèle.

a)



b)

Forces externes		x	y	z					
Pouce		0	0	0					
Index		0.27	62.44	3.09					
Majeur		-2.75	62.28	-4.71					
Ring		-2.02	48.27	-7.21					
Little		-2.33	29.70	-9.46					
Forces internes									
Pouce	FPL	FPP	OPP	APB	ADPt	ADPo	APL	EPL	EPB
	$1.04e^{20}$	$-3.55e^{20}$	$7.00e^{21}$	26.61	$7.30e^{21}$	$-1.21e^{20}$	52.57	59.53	$-1.32e^{20}$
Index	FDP	FDS	LU	RI	UI	EDC	EDI		
	144.25	64.57	$5.33e^{20}$	44.61	$2.57e^{21}$	34.71	43.37		
Majeur	FDP	FDS	LU	RI	UI	EDC			
	199.53	18.50	$1.82e^{21}$	$-7.30e^{22}$	70.80	78.59			
Ring	FDP	FDS	LU	RI	UI	EDC			
	117.30	42.36	$-2.33e^{20}$	$6.39e^{21}$	35.43	40.60			
Little	FDP	FDS	FDQ	LU	RI	UI	EDC	EDQ	
	71.10	34.68	4.84	$1.62e^{21}$	$-5.83e^{21}$	52.38	10.97	47.47	
Wrist	ECRB	ECRL	ECU	FCU	FCR	PL			
	153.92	74.77	136.30	$-2.40e^{20}$	$1.01e^{20}$	$2.76e^{20}$			

Figure 49 : a) Représentation schématique du modèle musculo-squelettique de la main et du poignet lors de la réalisation d'une tâche de préhension (*Power*) b) Données de sortie du modèle biomécanique de la main correspondantes. « Fing » donne le vecteur de force externe appliqué au niveau des quatre doigts (Index, Majeur, Annulaire et Auriculaire), en x, y et z, avec une forte composante en y (verticale) puisque la tâche consiste à appliquer une force perpendiculaire à la phalange distale tout en pressant le capteur de force dans la paume de la main. « Fmusc » donne les données de forces musculaires individuelles estimées au niveau de chaque muscle des doigts considérés dans le modèle.

Etude de la contribution du couplage intermusculaire au contrôle de l'activité des muscles synergistes agonistes et antagonistes lors de contractions isométriques volontaires.

Camille Charissou

Codirecteurs : Laurent Vigouroux & Eric Berton ; **Coencadrant :** David Amarantini

Résumé : Le système moteur humain est doté d'une grande redondance musculo-squelettique, se traduisant notamment par une infinité de coordinations musculaires possibles pour produire un même effort résultant. Lors de l'exécution d'un mouvement, le système nerveux central est ainsi confronté à la gestion de cette redondance et doit contrôler l'ensemble des effecteurs dont il dispose. A travers l'analyse de cohérence entre les signaux électromyographiques, l'objectif principal de ce travail de thèse était d'explorer les mécanismes nerveux impliqués dans la régulation de la redondance musculo-squelettique. En manipulant la fatigue musculaire, l'expertise sportive et la configuration mécanique lors de contractions volontaires isométriques des muscles du genou ou de la main, nous avons étudié le rôle fonctionnel de la cohérence intermusculaire dans le contrôle de l'activité des muscles agonistes, et des muscles antagonistes impliqués dans le phénomène de co-contraction. Nos résultats ont révélé que le couplage intermusculaire entre deux muscles agonistes est modulé en présence de fatigue mais aussi selon l'expertise sportive. Nous avons également montré que le couplage entre muscles agonistes et antagonistes est dépendant de la configuration mécanique et du rôle fonctionnel de chaque paire de muscles, et qu'il est directement lié à la co-contraction. Enfin, nous avons mis en évidence que la modulation de la cohérence intermusculaire intervient dans plusieurs bandes de fréquence, ce qui témoignerait de l'implication de différentes commandes centrales communes d'origines spinales et supra-spinales. Ce travail de thèse confirme la pertinence de la cohérence intermusculaire en tant que marqueur des mécanismes impliqués dans la régulation de l'activité musculaire. Nos conclusions amènent à penser que la coordination musculaire est en partie contrôlée par des commandes nerveuses communes dont la contribution est modulée suivant les propriétés fonctionnelles des paires de muscles concernées, pour s'adapter de manière optimale aux contraintes internes ou externes de la tâche. Les travaux déjà engagés proposent notamment de contribuer à une meilleure compréhension des mécanismes sous-jacents l'altération de la fonction motrice chez des patients cérébro-lésés.

Mots clés : Redondance musculaire ; Mécanismes nerveux ; Cohérence intermusculaire ; Synergies musculaires ; Analyse temps-fréquence ; Modélisation musculo-squelettique.

Contribution of intermuscular coupling to the control of the activity of agonist and antagonist synergistic muscles during isometric voluntary contractions.

Camille Charissou

Codirectors : Laurent Vigouroux & Eric Berton ; **Cosupervisor :** David Amarantini

Abstract: The human motor system is characterized by its high musculoskeletal redundancy, which leads to an infinity of feasible muscle coordinations to produce a given resultant effort. During the execution of a movement, the central nervous system thus has to manage such redundancy and to solve the complex control problem of all muscular effectors. Through coherence analysis between electromyographic signals from muscle pairs, the main objective of this thesis work was to explore the central nervous mechanisms involved in the regulation of musculoskeletal redundancy. By manipulating muscular fatigue, training status and mechanical configuration during voluntary isometric contractions of the knee or hand muscles, we investigated the functional role of intermuscular coherence in the control of agonist muscles activity, and of antagonistic muscles activity involved in co-contraction. Our results revealed that intermuscular coupling between agonist muscle pairs is modulated according to both the fatigue level and the training status. We also showed that the coupling between agonist and antagonist muscles is dependent on the mechanical configuration and functional role of muscle pair, and is directly related to co-contraction. Finally, our results highlighted that the modulation of intermuscular coherence occurs in several frequency bands, suggesting the involvement of different common central drives of spinal and supra-spinal origins according to task constraints. This thesis confirms the relevance of intermuscular coherence as a marker of the mechanisms involved in the regulation of muscle activity. Our conclusions lead us to believe common neural drives take part in muscle, but with different contributions according to the functional properties of muscle pairs in order to optimally adapt to internal and external task requirements. Work already undertaken especially proposes to contribute to a better understanding of the mechanisms underlying impairment of motor function in brain-injured patients.

Keywords: Neural mechanisms; Muscle redundancy; Intermuscular coherence; Muscle synergies; Time-frequency analysis; Musculoskeletal modeling.