

THESE DE DOCTORAT

NANTES UNIVERSITE

ECOLE DOCTORALE N° 603

Education, Cognition, Langages, Interactions, Santé

Spécialité : Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives

Par

Julien ROSSATO

Flexibilité de la commande nerveuse au sein de muscles appartenant au même groupe musculaire.

Thèse présentée et soutenue à Nantes, le 06 juin 2023

Unité de recherche : UR 4334, Laboratoire Motricité, Interactions, Performance

Rapporteurs avant soutenance :

Stéphane BAUDRY Professeur des Universités, Université Libre de Bruxelles
Jozina DE GRAAF Maître de conférences HDR, Aix-Marseille Université

Composition du Jury :

Président :

Examineurs :

Nicola MAFFIULETTI
Thomas LAPOLE

Chercheur HDR, Schulthess Clinic
Maître de conférences HDR, Université Jean Monnet

Dir. de thèse :

Co-dir. de thèse :

François HUG
Lilian LACOURPAILLE
Kylie TUCKER

Professeur des Universités, Université Côte d'Azur
Maître de conférences, Nantes Université
Associate Professor, The University of Queensland

RÉSUMÉ

La redondance du système musculosquelettique permet théoriquement à de multiples commandes nerveuses d'aboutir au même mouvement. Cependant, cette redondance ne serait pas exploitée par le système nerveux central. À l'échelle du muscle, le système nerveux central contrôlerait toutes les unités motrices d'un même muscle par le biais des mêmes commandes nerveuses. À l'opposé de ces observations, certaines études suggèrent que les unités motrices innervant un même muscle ne partagent pas toutes les mêmes commandes. Le système nerveux central pourrait alors s'adapter aux différentes contraintes des tâches motrices en produisant des commandes nerveuses flexibles. La flexibilité du contrôle des unités motrices reste une question ouverte. Les travaux de cette thèse se proposent de produire des connaissances fondamentales sur la flexibilité de la commande nerveuse en étudiant deux tâches motrices. La première tâche motrice était une contraction soutenue jusqu'à épuisement. La performance lors de cette tâche pourrait être conditionnée à la redistribution de la commande nerveuse vers des fibres musculaires non encore sollicitées et donc à la flexibilité de la commande nerveuse. La seconde tâche motrice de ces travaux impliquait un contrôle volontaire de l'activité d'unités motrices lors de contractions de faible intensité. Les participants avaient alors pour consigne de privilégier l'activation d'une unité motrice ou d'une autre. Ces deux études ont permis de mettre en évidence que le niveau de flexibilité du contrôle des unités motrices dépendait des entrées synaptiques partagées entre ces unités motrices. Cela se traduisait alors par des compensations lors de la première tâche entre muscles ne partageant pas ou peu de commandes communes, et par une dissociation volontaire de l'activité des unités motrices uniquement lorsque ces dernières ne partageaient pas ou peu de commandes communes lors de la seconde tâche.

ABSTRACT

Redundancy of the musculoskeletal system theoretically allows multiple neural drives to achieve the same result. However, this redundancy would not be exploited by the central nervous system. At the muscle scale, the central nervous system would control pool of motor units with the same drives. In contrast to these observations, some studies suggest that the motor units from the same pool do not all share the same drives. Then, the central nervous system could adapt to the different constraints of

motor tasks by producing flexible neural drives. The flexibility of the motor unit control remains an open question. This thesis aims to generate fundamental knowledge about the flexibility of neural drive by studying two motor tasks. The first motor task was a sustained contraction to exhaustion. The performance in this task could be conditioned by the redistribution of the nerve command to not yet used muscle fibres and thus by the flexibility of the nerve command. The second motor task in this work involved voluntary control of the activity of motor units during low-intensity contractions. The participants were instructed to favour the activation of one motor unit or another. These two studies showed that the level of flexibility in the motor unit control depended on the synaptic inputs shared between these motor units. During the first task, this resulted in compensations between muscles that shared little or no common drives. During the second task, this resulted in a voluntary dissociation of the activity of motor units only when they shared little or no common drives.

REMERCIEMENTS

Les travaux présentés dans cette thèse ne sont pas le fruit des efforts d'une seule personne. Ils ont été réalisés au sein du **laboratoire Motricité, Interactions, Performance (UR 4334)** de l'Université de Nantes et proviennent d'un travail collectif et collaboratif. Je tenais à remercier toutes les personnes dont le soutien m'a été d'une aide très précieuse.

En premier lieu, je voudrais exprimer ma gratitude aux membres de mon jury. **Dr. Jozina De Graaf** et **Pr. Stephane Baudry**, je vous remercie d'avoir accepté d'évaluer mon travail. Je remercie également les **Dr. Nicola Miaffiuetti** et **Dr Thomas Lapole** pour votre participation en tant qu'examineur à mon jury. Il me tarde d'avoir votre vision experte sur ce travail, qui sera, j'en suis sûr, riche d'enseignement pour moi.

Je voudrais maintenant prendre le temps de remercier ma direction de thèse. Je me sens vraiment chanceux d'avoir eu cet encadrement. J'avoue manquer de mots pour l'exprimer car il faudrait pouvoir tout mentionner, votre expertise comme votre humanité. Je vais tout de même faire une tentative même si ces quelques lignes seront forcément en dessous de la réelle gratitude que je vous porte.

Kylie, I would like to thank you for your interesting feedback. Even though I may have had difficulty conversing in English, you were always understanding, listening and smiling. Even with a distance of 16,900 km, your insight into my studies has been invaluable.

Lilian, je voudrais te remercier pour ton soutien. Tes commentaires ont toujours été intéressants et les conversations que j'ai pu avoir avec toi ont souvent été réconfortantes et rassurantes. La bienveillance avec laquelle tu enseignes est un exemple pour moi.

François, il va être difficile d'exprimer à quel point je te suis reconnaissant. Tu es un exemple aussi bien de connaissance et d'expertise scientifique que d'humanité. Je crois que la bonne analogie serait celle du phare pour les navigateurs. Tu représentes autant une lumière à atteindre qu'un guide pour contourner les récifs. Un point de repère rassurant me permettant de prendre le bon chemin. Et ce à tel point que,

maintenant qu'il me faut prendre le large, l'idée de ne plus t'apercevoir à l'horizon est un peu effrayante. Cette analogie a néanmoins ses limites car elle ne dépeint pas ta bonne humeur et tes blagues toujours au poil. C'est un réel plaisir de travailler avec toi puisque chaque réunion répond toujours à ces objectifs sans même que l'on sente le poids du sérieux. Enfin, je voudrais également dire que tu fais partie de ces héros qui peuvent renvoyer un article ou une thèse, reçus dans la nuit, le lendemain matin avec force de commentaires et de corrections pertinentes.

Pour continuer ces remerciements, j'aimerais remercier, de manière un peu symbolique juste après ma direction de thèse, **Simon**. Cette thèse n'aurait absolument pas le même visage sans ta contribution. Cela ne fait que quelques années que tu as passé ta thèse et pourtant tu es à ce qui semble des années lumières en termes d'expertises. Je suis vraiment chanceux d'avoir pu profiter de tes conseils et de tes retours tout au long de ma thèse et même avant, durant mon master de recherche. Je voudrais aussi te remercier pour ta bienveillance. Ta sociabilité est un exemple pour moi.

Je voudrais également remercier les deux membres de mon comité de suivi de thèse, **Aymar** et **Sylvain**, pour leurs conseils et leurs retours au cours de cette thèse. Nos échanges ont été très instructifs pour moi.

Il est temps maintenant de remercier mon environnement de travail : **le laboratoire MIP**. N'ayant pas fait d'étude de STAPS, j'avais l'appréhension d'être un peu isolé mais il n'en fut rien. En plus de l'expertise que l'on trouve derrière chaque porte, il y règne une bienveillance qui m'a vraiment touché.

J'ai évidemment envie de remercier **Véronique**, et maintenant **Guenhaele**. J'ai envie de remercier **Valentin** et **Aurélie**. Vous avez permis à cette thèse de se dérouler avec douceur, en plus d'avoir proposé de « sympatoche » soirée et des démonstrations de batteries pour **Aurélie**.

En parlant de « sympatoche », j'ai envie de remercier mes collègues doctorants en commençant par **Raphaël**. Après tous les cookies que je t'ai payé en perdant aux

fléchettes, je me rends compte que j'aurais dû investir cet argent dans une prothèse de genou.

Jean, merci pour ces soirées et ce COVID. Ce fut un honneur d'avoir été deux fois témoins d'un record du monde en descente de bière.

Maxime, merci d'avoir prolongé ta thèse pour rester avec nous. Grâce à ton enseignement, je ne regarderai plus jamais le tour de France en me disant que c'est juste du dopage, il y a vraiment une stratégie... en plus des médicaments.

Antoine, c'est sympa de ta part de réparer tout le monde au labo mais tu n'aurais pas 100 km à courir par hasard ? Je te remercie par ailleurs pour m'avoir renforcé les quadri et les ischios, ça n'a pas duré longtemps mais j'avoue que j'avais de belle jambe après !

Iris, Cédric Grolet a appelé le laboratoire, il aimerait recopier ta recette de citron. Je crois qu'il trouve le sienne un niveau en dessous par rapport à ton chef d'œuvre.

En parlant de gâteau, merci à toi **Marion** d'avoir initié ce concours de pâtisserie. Et merci pour la bonne ambiance que tu apportes partout où tu passes.

Merci à **Emilie** et **Marine**, la team psycho, pour ces moments partagés comme ce gâteau renversé par terre.

Merci à **Hugo** et **Tristan**, mes compagnons d'escalade !

Merci à **Julian** avec ou sans glucide.

Merci à **Valentin** et **Titouan**, mes nouveaux colocataires de bureau.

Finalement merci à **toutes les personnes qui arpentent les couloirs de ce laboratoire**. Vous participez à cette ambiance si particulière qui fait qu'on y vient travailler avec plaisir.

Je voudrais terminer ces remerciements par des lignes un peu plus personnelles. Je voudrais remercier **mes amis**, de Normandie évidemment mais aussi d'ailleurs. Vous tenez une place extrêmement importante pour moi et je voulais vous remercier d'avoir toujours été là malgré la distance, cela me va droit au cœur.

Je voudrais adresser un remerciement spécial à **Maria** et à **Robin** qui ont relu cette thèse, et sans avoir été payés !

Je voudrais remercier **mes deux sœurs** et **mon pôpa**, qui ont fait de moi la personne qui soutient une thèse aujourd'hui. J'ai également une pensée particulière pour ma mère et ma grand-mère, j'aurais aimé qu'elles puissent assister à cette soutenance.

Enfin, ces dernières lignes sont pour **ma Louloutte, Alexandra Fouquerel**. En premier lieu, désolé pour ces derniers mois : je n'ai pas dû être de très bonne compagnie pendant mon écriture, la folie s'emparant de moi. Merci de tolérer le chaos que je génère dans ta vie.

CE TRAVAIL A FAIT L'OBJET DES PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS SUIVANTES

Publications dans des revues scientifiques internationales à comité de lecture

Rossato J, Tucker K, Avrillon S, Lacourpaille L, Holobar A, Hug F (2022) Less common synaptic input between muscles from the same group allows for more flexible coordination strategies during a fatiguing task. *J Neurophysiol* 127:421–433.

Articles soumis à des revues scientifiques internationales à comité de lecture

Rossato J, Hug F, Tucker K, Lacourpaille L, Farina D, Avrillon S (2023) I-Spin live, an open-source software based on blind-source separation for decoding spinal alpha motor neurons activity in real-time. Submitted to eLife.

Communication orale dans des congrès internationaux avec actes

Rossato J, Tucker K, Avrillon S, Lacourpaille L, Holobar A, Hug F (2022) Less common synaptic input between muscles from the same group allows for more flexible coordination strategies during a fatiguing task. 24th congress of the International Society of Electrophysiology and Kinesiology (ISEK), Québec City, Canada

TRAVAUX REALISES EN DEHORS DU CADRE DE LA THESE

Publications dans des revues scientifiques internationales à comité de lecture

Hug F, Avrillon S, Del Vecchio A, Casolo A, Ibanez J, Nuccio S, **Rossato J**, Holobar A, Farina D (2021) Analysis of motor unit spike trains estimated from high-density surface electromyography is highly reliable across operators. *J Electromyogr Kinesiol* 58:102548.

LISTE DES ABREVIATIONS

EMG	Electromyographie
HDsEMG	Electromyographie de surface à haute densité
PNR	Ratio bruit-potentiels
SIL	Valeur de silhouette
GL	Gastrocnémien latéral
GM	Gastrocnémien médial
SOL	Soléaire
VL	Vaste latéral
VM	Vaste médial
RF	Droit fémoral
TA	Tibial antérieur
MVC	Contraction maximale volontaire
CST	Activité cumulée des unités motrices identifiées
PPSE	Potentiel post-synaptique exciteur
PPSI	Potentiel post-synaptique inhibiteur

TABLE DES MATIERES

Introduction	1
Chapitre 1 : Redondance du système musculosquelettique	4
1. Définition de la redondance.....	5
1.1. Le problème de Bernstein	5
1.2. La notion d'abondance	8
2. Le système musculaire	9
2.1. Le producteur d'énergie mécanique	9
2.2. Relation architecture-fonction d'un muscle.....	11
2.3. La redondance musculaire	13
3. Redondance à l'échelle de l'unité de contrôle	14
3.1. L'unité motrice est l'unité de contrôle du système musculosquelettique.....	14
3.2. Les différents types d'unité motrice	17
Chapitre 2 : Réduction des dimensions de contrôle	22
1. Notion d'entrée synaptique commune.....	22
1.1. Observation d'une commande commune	22
1.2. Les entrées synaptiques communes	24
1.3. Le contrôle de la force	27
1.4. Entrées synaptiques communes et comportement des unités motrices	28
2. Différences inter-muscles ou inter-individus	30
2.1. Différences inter-muscles	30
2.2. Différences inter-individuelles.....	32
3. Notion de synergie	34
3.1. Théorie des synergies	34
3.2. Évidences en faveur des synergies motoneuronales	35
Chapitre 3 : Flexibilité de la commande motrice	38
1. La compensation pendant un exercice fatigant.....	38
1.1. À l'échelle du muscle.....	40
1.2. À l'échelle de l'unité motrice	43
2. Contrôle volontaire des unités motrices	45
2.1. Flexibilité du contrôle.....	45
2.2. Résultats contradictoires	47
Objectifs expérimentaux.....	53
Méthodes expérimentales	55
1. Procédure expérimentale.....	55
2. Electromyographie de surface.	56
3. Décomposition du signal EMG en activité d'unités motrices.....	57
3.1. Le signal électromyographique.....	57

3.2. Décomposition des signaux électromyographiques.....	58
3.3. Édition manuelle des résultats.....	61
3.4. Limites de la technique.....	63

Étude #1 : Commande commune et stratégie de coordination au cours d'une tâche fatigante..... 69

Introduction.....	69
Matériels et méthodes.....	70
Résultats.....	71
Conclusion.....	73

Étude #2 : I-Spin live, un logiciel libre basé sur la séparation aveugle de source pour décoder l'activité des motoneurones α spinaux en temps réel 88

Introduction.....	88
Matériels et méthodes.....	89
Résultats.....	91
Conclusion.....	93

Étude #3 : Le niveau de flexibilité du contrôle des unités motrices dépend du niveau de commande nerveuse qu'elles partagent 123

Introduction.....	123
Matériels et méthodes.....	125
Résultats.....	129
Discussion/conclusion.....	132

Discussion..... 135

1. Estimation des entrées synaptiques communes.....	135
1.1. La cohérence à l'échelle de groupes d'unités motrices.....	135
1.2. Changement de l'échelle d'analyse.....	138
1.3. Corrélation des fréquences de décharge filtrées.....	139
2. Choix expérimentaux pour tester la flexibilité du contrôle.....	140
2.1. La fatigue.....	140
2.2. Dissociation volontaire de l'activité de deux unités motrices.....	141
3. Application de la flexibilité du contrôle des unités motrices.....	145
3.1. Troubles musculosquelettiques et performance.....	145
3.2. Interface Humain-machine.....	147

Conclusion et perspectives de recherche..... 150

Bibliographie 152

Introduction

Malgré des décennies de recherche, le mouvement humain reste plus adaptable et plus fluide que celui de n'importe quel robot. Nous effectuons des milliers de tâches motrices quotidiennes automatisées alors que le moindre mouvement robotique nécessite des connaissances expertes pour l'opérateur. Le pas entre mouvement humain et robotique est alors d'autant plus grand lorsqu'il s'agit de considérer les interfaces hommes-machines. Parvenir à contrôler une prothèse avec autant d'aisance que son propre bras nécessite de comprendre comment le mouvement est contrôlé. Plus précisément, il s'agit de comprendre le lien entre les structures mécaniques du système musculosquelettique (par exemple les muscles), les contraintes mécaniques des tâches motrices à réaliser (par exemple garder son équilibre), ainsi que les mécanismes nerveux (par exemple la production d'une commande nerveuse cohérente) déterminant l'action produite (Valero-Cuevas, 2016). Pour comprendre ces mécanismes nerveux, il faut passer de l'échelle macroscopique du mouvement à l'échelle microscopique des cellules nerveuses, d'où le mouvement est planifié et commandé. Mais cette planification et cette commande n'est produite que par l'action en réseau de plus d'un million de neurones. Comprendre le lien entre mouvement et activités cellulaires n'est alors possible que par l'enregistrement d'un nombre suffisamment grand de cellules. Cela permettra alors de mettre en lumière les activités de réseaux ou de populations de neurones. Malheureusement, ce processus d'enregistrement des neurones individuels est souvent invasif, rendant cette démarche non-anodine et inaccessible aux activités de la vie quotidienne. Certains neurones sont physiologiquement plus accessibles. En effet, toutes les décharges des motoneurones spinaux sont transmises aux fibres musculaires par une relation de un pour un (Del Vecchio et al., 2017). Autrement dit, toute décharge du motoneurone sera transmise aux fibres associées et toutes les décharges des fibres s'expliquent par une décharge du motoneurone associé. Ainsi, l'enregistrement de l'activité électrique du muscle permet indirectement de remonter à l'activité des motoneurones. L'électromyographie (EMG) intramusculaire est alors classiquement utilisé pour identifier l'activité de plusieurs motoneurones à l'aide d'algorithme semi-automatique de décomposition du signal EMG (Lefever and De Luca, 1982). En effet, l'EMG correspond à la somme des potentiels d'action musculaires produit à chaque instant (Day and Hulliger, 2001). La décomposition du signal EMG se traduit donc par la séparation des potentiels d'action

individuels (Farina et al., 2016). Cette technique pose deux problèmes. Premièrement l'EMG intramusculaire est une technique invasive, même si l'intervention est minimale. Deuxièmement, elle permet surtout de rapporter l'activité d'un faible nombre de motoneurones. Pour dépasser cette dernière limite, depuis une vingtaine d'années, des algorithmes ont été développés permettant l'identification de l'activité des motoneurones à partir d'électromyographie (EMG) de surface (Holobar and Zazula, 2007). Ces algorithmes se basent sur des méthodes de séparation de source aveugle et sur des systèmes d'enregistrements à multiples électrodes (Holobar and Farina, 2014) qui seront alors décrits dans ces travaux. Les motoneurones sont alors les seuls neurones humains dont l'activité peut être mesurée *in vivo* de manière non-invasive.

Les travaux de cette thèse se proposent d'utiliser la technique de décomposition de l'EMG de surface en activité de motoneurones afin de comprendre la distribution de la commande nerveuse entre muscles au sein du même groupe musculaire.

L'activité des motoneurones doit être coordonnée afin de produire un mouvement. Cette coordination serait la contrainte de deux facteurs. En premier lieu, le principe d'Henneman (1957) prévoit un recrutement des motoneurones qui reçoivent les mêmes entrées synaptiques, selon la taille de leurs corps cellulaires. Ensuite, tous les motoneurones d'un muscle recevraient une commande commune (De Luca and Erim, 1994). Le recrutement des motoneurones et la modulation de leurs fréquences de décharge au sein d'un même muscle serait alors stéréotypé ou rigide. Cette coordination de milliers de motoneurones *via* une unique commande permet un contrôle efficace au prix d'un coût computationnel faible (Henneman and Mendell, 1981). Cependant, un comportement flexible, en ce sens qu'il n'est pas stéréotypé, a déjà été observé (Basmajian, 1963; Formento et al., 2021). Ce comportement flexible des motoneurones proviendrait de plusieurs commandes nerveuses contrôlant les motoneurones d'un même muscle (Marshall et al., 2022). Ce contrôle moteur exploitant les nombreuses possibilités de commande est alors dit flexible. Malgré un demi-siècle de recherche sur le contrôle moteur, cette question de la flexibilité du contrôle moteur n'a pas encore trouvé consensus au sein de la communauté.

Les travaux de cette thèse se proposent de produire des connaissances fondamentales sur la flexibilité de la commande nerveuse au sein d'un muscle ou de muscles d'un même groupe musculaire.

Ce document est composé de quatre chapitres principaux. Le premier chapitre aura pour objectif de présenter une revue de littérature sur les problématiques et les théories du contrôle moteur. Il s'attachera particulièrement aux théories présentant une réduction des dimensions de contrôle. Le deuxième chapitre présentera les outils utilisés lors des études de ces travaux. Il insistera particulièrement sur la présentation des techniques de décomposition de l'EMG de surface en activité de motoneurones α spinaux. Le troisième chapitre exposera les trois études expérimentales effectuées dans le cadre de ces travaux de thèse. Enfin les résultats de ces études seront discutés dans un quatrième et dernier chapitre.

Chapitre 1 : Redondance du système musculosquelettique

Comprendre le contrôle du mouvement nécessite de faire le lien entre la cinématique du mouvement et l'activité des très nombreux neurones, plus d'un million, du système nerveux central. Ce lien est complexe à établir car même les mouvements les plus simples sont sous l'influence de multiples facteurs. La figure 1 montre, par exemple, l'ensemble des muscles et structures capables de produire des forces actives ou passives lors d'une simple extension ou flexion de genou.

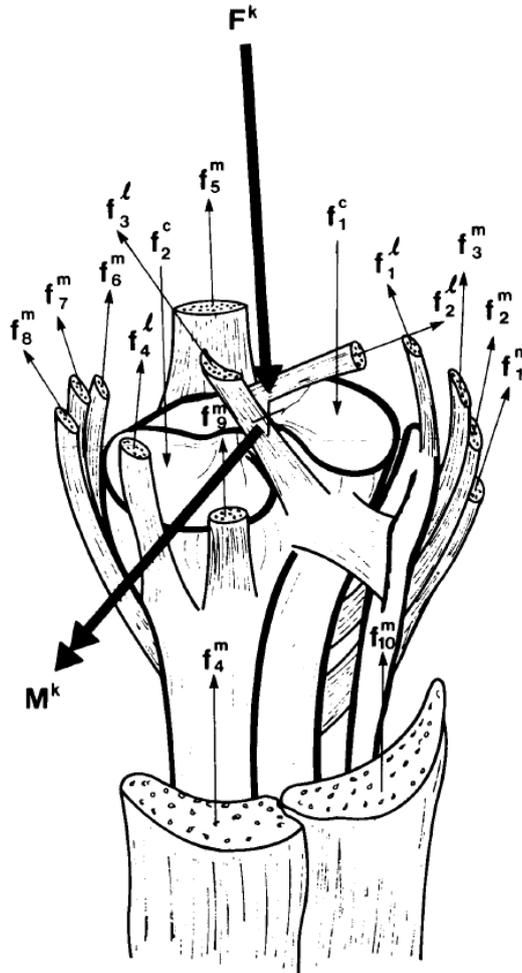


Figure 1 : Ensemble des forces au niveau de l'articulation du genou. Schéma en vue postérieure du tibia proximal droit et des structures support de force traversant le genou. Les forces musculaires de 10 muscles sont légendées par f_i^m avec $i \in \{1 \text{ à } 10\}$. Les forces supportées par les ligaments sont légendées par f_i^l avec $i \in \{1 \text{ à } 4\}$. Les deux forces des contacts des surfaces articulaires sont légendées par f_i^c avec $i \in \{1 ; 2\}$. F_k et M_k sont respectivement la force et le moment résultant entre les deux segments. D'après Crowninshield and Brand (1981).

Cette idée de multiples facteurs peut être vue comme un problème : comment choisir une commande motrice parmi les nombreuses solutions possibles ? Ce concept de

choix d'une solution pour une tâche motrice donnée renvoie à la notion de redondance musculaire (Bernstein, 1966). Cette idée peut aussi être vue comme une nécessité car elle permet de s'assurer de la faisabilité de la tâche quelques soient les contraintes associées. On parlera alors d'abondance (Latash and Zatsiorsky, 2016a).

1. Définition de la redondance

1.1. Le problème de Bernstein

Nikolai Bernstein était un neurophysiologiste russe et un pionnier de l'utilisation de systèmes permettant l'analyse du mouvement à l'aide de photographies faites sur une même plaque. Par exemple ; il a décrit la trajectoire des articulations du bras et des outils lors de la découpe de pièces de métal à l'aide d'un marteau et d'un burin par des forgerons professionnels (figure 2) (Bernstein, 1930).

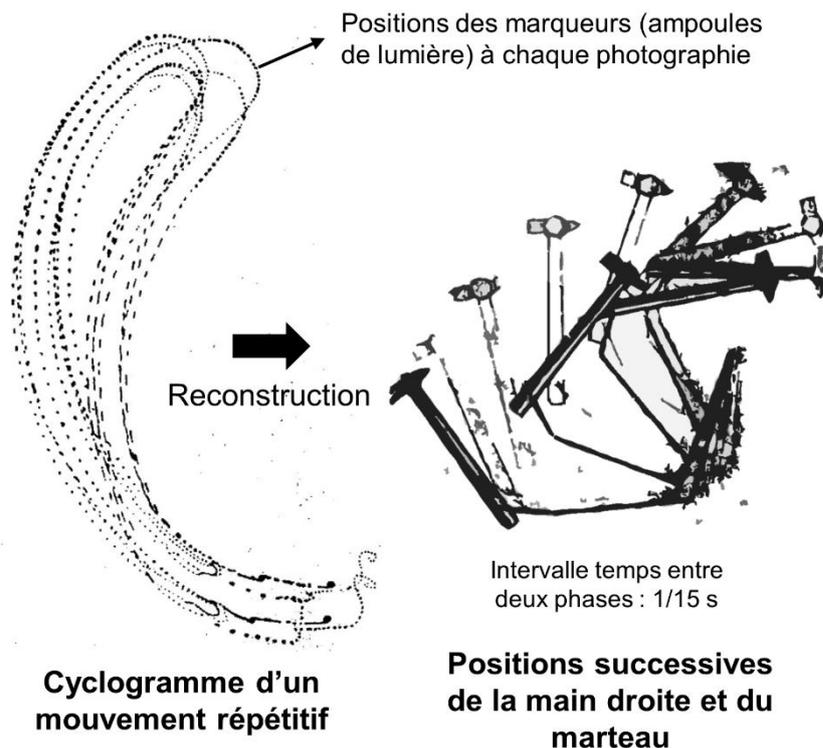


Figure 2 : Cyclogramme permettant l'étude des trajectoires articulaires. Des ampoules sont fixées au niveau de plusieurs articulations. Des photographies sont alors prises à intervalles réguliers sur la même plaque alors que le participant réalise un mouvement répétitif. Il est alors possible de reconstituer les différentes positions du membre et de l'outil, ici la percussion du marteau sur le burin. Adaptée de Bernstein (1966).

Chapitre 1 : Redondance du système musculosquelettique

Le forgeron pourrait utiliser différentes trajectoires du marteau et du bras pour réaliser la même tâche, c'est-à-dire taper avec force sur le burin. En effet, l'épaule, le coude et le poignet possèdent respectivement trois, un et deux degrés de liberté. Le coude et le poignet partagent également un degré de liberté supplémentaire. Les degrés de liberté traduisent ici les rotations possibles autour d'axes de direction orthogonale. Le problème de Bernstein renvoie aux nombreuses solutions permettant d'accomplir une même tâche alors qu'une solution est privilégiée (Latash and Zatsiorsky, 2016a). En effet, la trajectoire du marteau est relativement stable, ce qui indique que le système nerveux central favorise une solution.

Le problème de Bernstein est aussi appelé problème de la redondance motrice. La notion de redondance est applicable puisque le nombre de variables nécessaires pour décrire le système musculosquelettique est supérieur au nombre de variables nécessaires pour décrire les contraintes de la tâche (Bernstein, 1966). Par exemple, la position de la table du marteau est décrite par les trois coordonnées de l'espace alors que la configuration du bras permettant d'obtenir la position de la table du marteau est décrite par les sept angles autour des axes de rotation des articulations du bras (figure 3). Lorsque le degré de liberté pour décrire le système est supérieur au degré de liberté pour décrire les contraintes de la tâche, il y a une infinité de solutions possibles. Le corps humain est défini par 244 degrés de liberté ce qui est bien supérieur aux 6 degrés de liberté nécessaires pour positionner un segment corporel dans la position et direction désirées (Prilutsky and Zatsiorsky, 2002).

Au regard de ce problème, un enjeu majeur est de comprendre comment le système nerveux central sélectionne une solution, c'est-à-dire une coordination motrice, parmi toutes les solutions possibles. La notion de redondance implique l'inutilité des degrés de liberté surnuméraires. Ainsi, Bernstein formule le problème du contrôle moteur en posant la question suivante : comment le système nerveux élimine les degrés de liberté redondants (Latash and Zatsiorsky, 2016a) ?

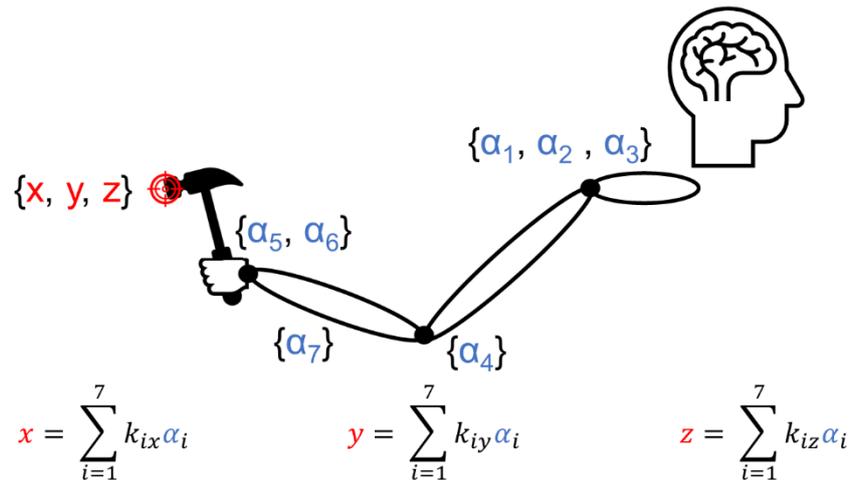


Figure 3 : Degrés de liberté d'un système. Pour frapper le burin, le forgeron peut mobiliser plusieurs articulations et leurs degrés de liberté : l'épaule est capable de rotation dans trois dimensions ($\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3$), le coude dans une dimension (α_4), le poignet dans deux (α_5, α_6) et le coude et le poignet partagent également un axe de rotation (α_7). Le fonctionnement du système est donc décrit par 7 variables. La table du marteau est décrite par les trois coordonnées de l'espace (x, y, z). Pour trouver la solution permettant de toucher le burin avec le marteau, il faut résoudre trois équations à sept inconnues, comme indiqué en bas de la figure, où les k_i sont des expressions permettant de lier les angles des articulations aux coordonnées de la table du marteau. Adaptée de Latash and Zatsiorsky (2016).

Dans le milieu du vingtième siècle, deux hypothèses sont avancées pour expliquer la résolution du problème de redondance. La première hypothèse est que le système nerveux central réduit le nombre de solutions en ajoutant des contraintes aux systèmes (Bernstein, 1966). Ces contraintes sont variées et peuvent simplement être de préserver l'intégrité du corps (par exemple de ne pas tomber). En effet, chaque segment du corps est lié mécaniquement au suivant par la troisième loi de Newton. Ainsi, produire une force pour soulever le marteau implique de produire une force au niveau du poignet qui la transfèrera à l'avant-bras... jusqu'au pied. Ces forces créées par réaction doivent être compensées pour ne pas générer de mouvements non-planifiés (Latash and Zatsiorsky, 2016b). La seconde hypothèse pour résoudre ce problème est l'approche par optimisation (Prilutsky and Zatsiorsky, 2002). Cette approche implique l'acceptation d'une fonction que l'on cherche à maximiser ou minimiser. Cette fonction peut représenter le coût énergétique (Nelson, 1983), la fatigue (Dul et al., 1984), le stress musculaire (Buchanan and Shreeve, 1996), ou encore la combinaison de plusieurs critères (Todorov, 2004). Cependant, cette approche ne permet pas de conclure que le système nerveux effectue des opérations

d'optimisation mais au mieux que son comportement peut être décrit par des méthodes d'optimisation.

1.2. La notion d'abondance

Le problème de la redondance motrice peut également être vu, non pas comme un problème mais une nécessité (Latash, 2012). Ces degrés de liberté redondants d'apparence pourraient être utiles, voire nécessaires, pour la production de mouvements adaptatifs. La notion d'abondance se différencie de la notion de redondance par l'utilité que l'on peut avoir des degrés de liberté surnuméraires. Une solution unique à un problème est par définition non adaptable alors que l'abondance de solutions permet cette adaptabilité. Le système nerveux pourrait, après avoir appliqué un certain nombre de contraintes à la tâche, privilégier un groupe de solutions équivalentes dans la résolution de la tâche (Latash and Zatsiorsky, 2016a). Le premier argument en faveur de cette théorie est l'expérience de Bernstein décrite plus haut. Les forgerons professionnels avaient une variabilité plus importante au niveau de la trajectoire de leurs articulations qu'au niveau de la trajectoire du marteau, permettant à cette dernière d'être relativement stable. Plusieurs solutions sont donc ici utilisées tant qu'elles sont équivalentes pour la performance de la tâche. Ainsi, le système nerveux central privilégierait des familles de solutions en fonction de leur impact sur les performances de la tâche. Cette théorie n'est donc pas incompatible avec les théories d'optimisation (Latash and Zatsiorsky, 2016a; Park et al., 2010). La sélection d'une famille de solutions permet alors la robustesse du mouvement même dans le cas où de nouvelles contraintes s'ajoutent (Latash et al., 2007; Latash and Zatsiorsky, 2016a), comme par exemple un déséquilibre, une fatigue musculaire ou une douleur. La notion de redondance ou d'abondance ne s'arrête cependant pas aux degrés de liberté des articulations. Chaque articulation est croisée par un grand nombre de muscles, permettant la mise en mouvement des articulations autour de leurs degrés de liberté.

2. Le système musculaire

2.1. Le producteur d'énergie mécanique

Les muscles striés squelettiques sont les organes responsables de la production de force, de puissance et *in fine* du mouvement. Ils sont constitués de cellules musculaires (fibres musculaires) regroupées en faisceaux. Un tissu conjonctif entoure l'ensemble du muscle, on le nomme épimysium, et un autre entoure chaque faisceau, le péri-mysium (Frontera and Ochala, 2015). Chaque fibre musculaire est une cellule polynucléée d'environ 100 μm de diamètre, et plus pour les personnes entraînées, et souvent de plusieurs cm de longueur contenant des centaines de myofibrilles (Frontera and Ochala, 2015). Ces myofibrilles sont des complexes protéiques constitués notamment de filaments fins d'actine et épais de myosine qui assurent la contraction (Huxley, 1957). D'autres protéines telle que la titine participent à la stabilité, à la régulation des forces produites par les myofibrilles (Herzog, 2014; Maruyama et al., 1981) et contribuent à la force passive. Ces protéines sont constitutives des sarcomères, plus petite unité contractile du muscle, eux-mêmes définis par deux lignes Z (Greising et al., 2012). Le déplacement des filaments d'actines par rapport au filaments de myosine change la longueur du sarcomère (Brenner and Eisenberg, 1986). La myosine, moteur moléculaire, permet une transformation de l'énergie chimique obtenue lors de l'hydrolyse de l'adénine triphosphate en énergie mécanique. On appelle ce phénomène la théorie des filaments glissants (Huxley, 1957; Huxley and Brown, 1967). L'ensemble de cette organisation est résumé dans la figure 4.

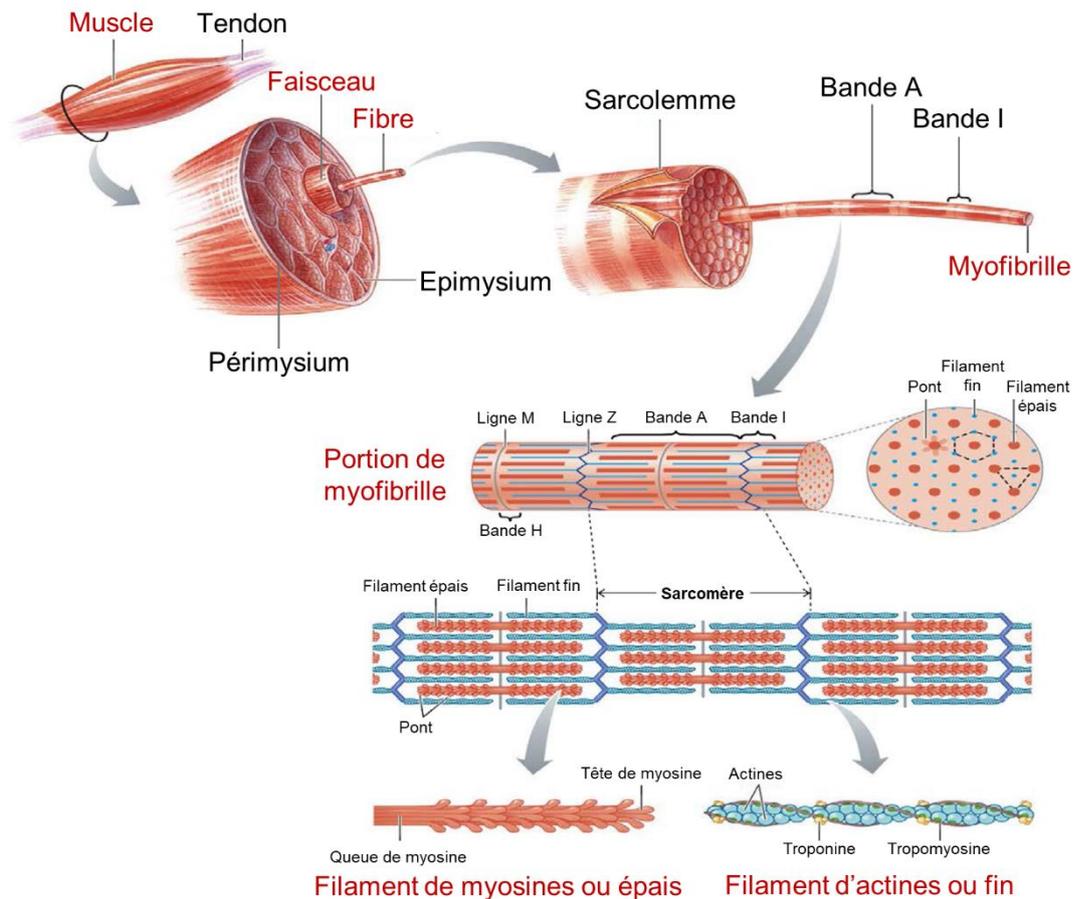


Figure 4 : La structure du muscle. La structure du muscle de l'échelle de l'organe à l'échelle des protéines est montrée. Adaptée de Frontera and Ochala (2015).

Par comparaison à un moteur mécanique, les muscles striés squelettiques sont des actionneurs particuliers des membres du corps. Premièrement, un muscle est un actionneur asymétrique puisqu'il ne peut pas produire une force dans les deux sens. Il ne peut que tirer ou résister à un étirement (Valero-Cuevas, 2016a). L'action du muscle sur l'articulation est également dépendante des lieux d'origine et d'insertion des tendons. Leurs localisations influencent le trajet du muscle, et donc sa distance par rapport au centre de l'articulation. Or, la distance la plus courte entre l'axe de rotation de l'articulation et la direction de force appliquée par le muscle, que l'on nomme bras de levier, a une influence sur la force produite (Pandy, 1999). Ces bras de levier peuvent donc évoluer au cours du mouvement. Un muscle peut aussi agir sur plusieurs articulations si ses lieux d'origine et d'insertion croisent plusieurs articulations. Toutes ces propriétés ajoutent des contraintes à l'élaboration d'une commande nerveuse cohérente. Si tous les muscles striés squelettiques ont le même fonctionnement, ils n'ont pas tous les mêmes propriétés. Ces propriétés sont

dépendantes de l'architecture du muscle et doivent alors être prises en compte par le système nerveux central dans l'élaboration d'un mouvement.

2.2. Relation architecture-fonction d'un muscle

L'architecture musculaire varie selon les muscles, et influence leurs actions sur le système squelettique. L'architecture d'un muscle s'apprécie selon l'agencement des fibres qui le composent (Biewener, 2016). Une fibre longue est composée, théoriquement de nombreux sarcomères en série, ce qui confère à cette fibre la capacité de se contracter à des vitesses plus élevées qu'une fibre plus courte (Gans and de Vree, 1987). Ainsi, les muscles avec de longues fibres favorisent une contraction produisant ou contrôlant de larges mouvements, là où la longueur des fibres changent de manière importante (Biewener, 2016). Au contraire c'est le nombre de sarcomères en parallèle qui détermine la capacité de production de force maximale. Le nombre de sarcomères en parallèle indique indirectement la masse contractile (Gans and de Vree, 1987). Lorsqu'il s'agit de muscles pennés, il est important de considérer l'angle formé entre les fibres et l'aponévrose. En effet, pour un volume donné, une augmentation de l'angle de pennation permet d'augmenter la masse contractile et donc la force maximale du muscle (Gans and de Vree, 1987). Les muscles pennés produisent donc des forces importantes (Biewener, 2016). Ces propriétés sont présentées dans la figure 5. Cette analyse des architectures peut être complétée par la taille du tendon associé à ces muscles (Biewener, 2016; Konow et al., 2012; Lichtwark and Wilson, 2005). La combinaison de ces deux facteurs confère à chaque muscle des caractéristiques singulières qui sont certainement prises en compte par le système nerveux central dans la sélection de la commande motrice.

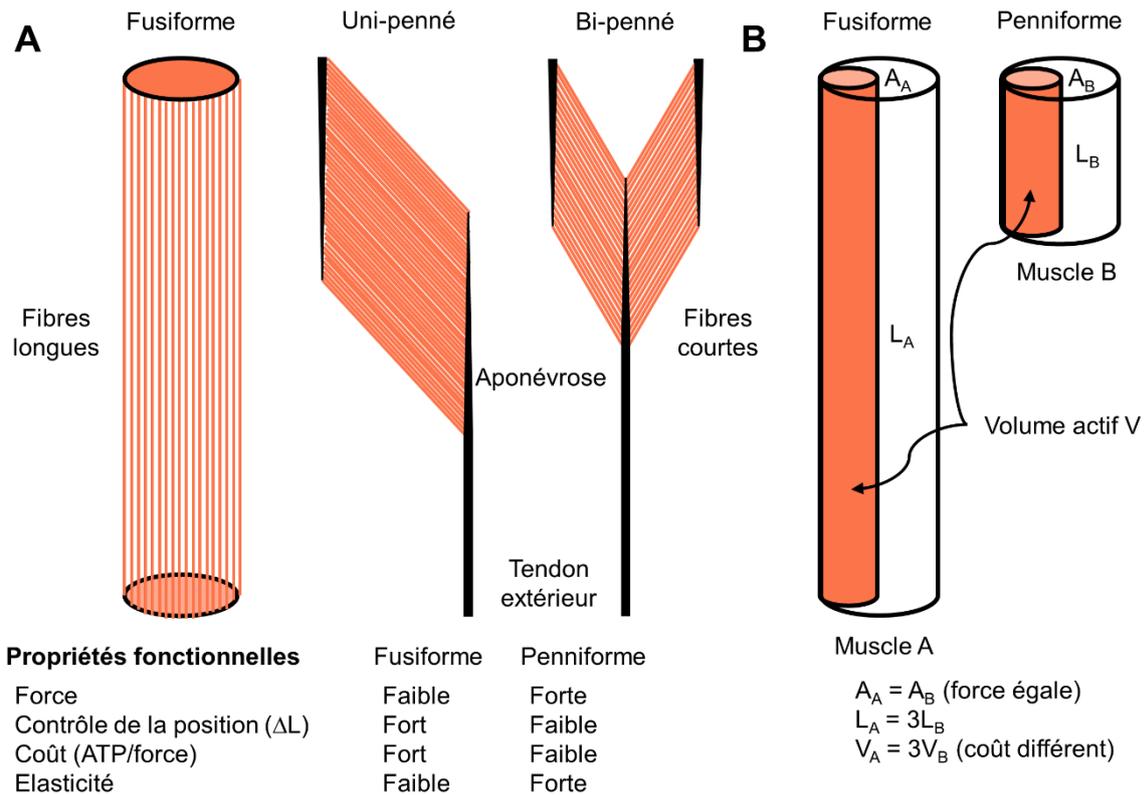


Figure 5 : Relation architecture et fonction du muscle. A) Présentation de différentes architectures musculaires en fonction de la direction des fibres par rapport à la direction du muscle. Les propriétés fonctionnelles d'une architecture fusiforme (direction des fibres et du muscle parallèle) et d'architecture penniforme (angle non nul entre la direction des fibres et du muscle) sont présentées. B) Comparaison du coût métabolique au développement d'une même force entre un muscle fusiforme et penniforme. A représente l'aire du volume actif, L la longueur du volume actif et V le volume actif. Adaptée de Biewener (2016).

Bien que leurs propriétés soient singulières, certains muscles partagent des fonctions communes. Par exemple au sein du *quadriceps*, le vaste latéral et le vaste médial produisent tous deux un moment d'extension de genou (Sandercock et al., 2018). Il est également possible de citer les deux gastrocnémiens dont l'action est similaire dans le plan sagittal. En effet, le gastrocnémiens latéral et le gastrocnémiens médial présentent une fusion de leurs tendons d'insertions, le tendon d'Achille (Szaro et al., 2009), tout en ayant une origine similaire pour ce plan d'action. Pourtant, les vastes et les gastrocnémiens présentent une distribution de l'activation déséquilibrée. Autrement dit, plus la capacité de production de force du muscle A est grande par rapport au muscle B, plus l'activation sera biaisée vers le muscle B (Crouzier et al., 2018; Hug et al., 2015). Cela suggère l'existence d'un couplage entre la commande nerveuse qu'un muscle reçoit et ses caractéristiques biomécaniques (ici sa capacité de production de force).

2.3. La redondance musculaire

Les muscles étant des actionneurs asymétriques, il faut théoriquement deux muscles par degré de liberté. Une estimation conservative du nombre de muscles striés squelettiques nous donne 630 muscles dans le corps humain. En divisant 630 par 244 degrés de liberté, on trouve donc 2,6 muscles en moyenne par degré de liberté (Prilutsky and Zatsiorsky, 2002). De plus, comme précisé précédemment, certains muscles agissent sur plusieurs articulations ou sur plusieurs degrés de liberté. Par exemple, les gastrocnémiens sont bi-articulaires et permettent de produire une flexion plantaire mais aussi une flexion du genou. Également, chez l'homme, les muscles ou compartiments musculaires des segments distaux produisent des moments articulaires sur quatre degrés de libertés en moyenne (Morecki et al., 1984). Si l'on suppose deux muscles par degré de liberté, il existe en théorie une infinité de solutions pour chaque moment articulaire puisqu'il est alors possible d'utiliser une infinité de combinaisons d'activation entre les deux muscles (Prilutsky and Zatsiorsky, 2002). L'espace des possibles est d'autant plus grand qu'il n'y a très rarement que deux muscles pour un degré de liberté.

Cet espace des possibles doit être estimé au regard de contraintes mécaniques et nerveuses. Ainsi, Kutch and Valero-Cuevas (2011) ont démontré que le nombre de solutions possibles est réduit drastiquement lorsque les contraintes mécaniques associées à chacun des muscles sont prises en compte. Pour cela, ils ont utilisé un modèle biomécanique de la jambe comprenant 14 groupes musculaires. Ils ont alors prédit la force produite au niveau du pied par l'activation maximale de chaque groupe musculaire. Par combinaison de ces forces, ils ont construit l'espace des forces pouvant être produites au niveau du pied pour une position précise. Ils ont ensuite déterminé les groupes musculaires nécessaires en fonction de l'espace de force réalisable (figure 6). Les résultats de leur simulation démontrent que l'espace robuste à la perte d'un seul muscle (c'est-à-dire inactivation d'un muscle dans leur modèle) est très petit au regard de l'espace initial. Des résultats similaires ont été obtenus, non pas sur un modèle biomécanique, mais sur un spécimen cadavérique de main. Pour cela, les origines tendineuses des sept muscles contrôlant l'index ont été fixées sur des moteurs. Ils ont alors retracé l'espace des forces possibles au niveau de l'extrémité du doigt et la vulnérabilité à la perte d'un muscle de cet espace. Ces résultats limitent alors la notion de redondance du système musculosquelettique.

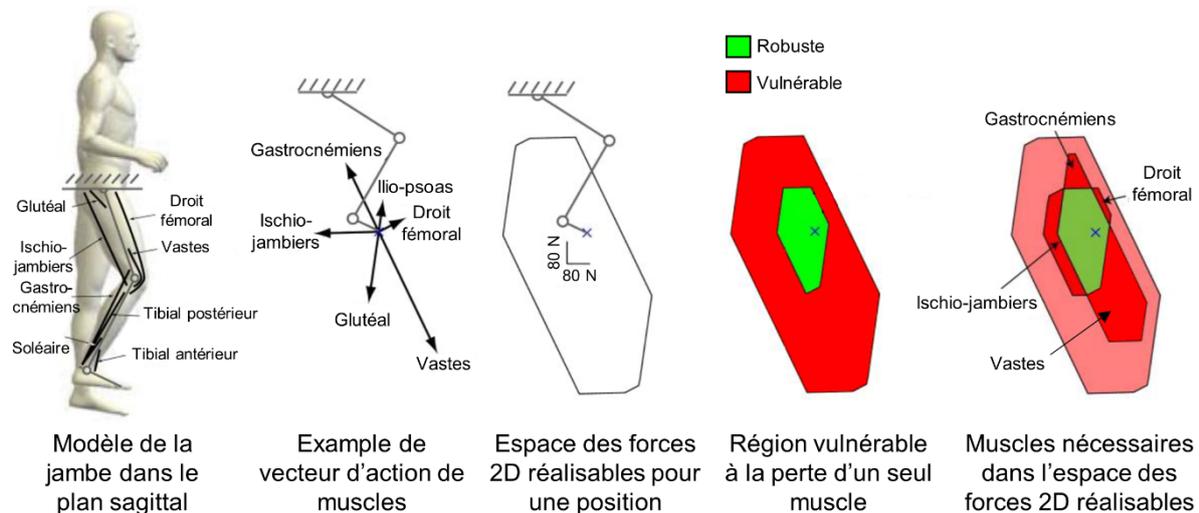


Figure 6 : Groupes musculaires nécessaires à la production d'une force à la pointe du pied. Les figures sont présentées de gauche à droite. Le modèle de la jambe utilisée comprend 14 groupes musculaires dont les principaux sont présentés à gauche. Ces muscles peuvent aussi être visualisés comme des vecteurs d'action au niveau de la pointe du pied. Ces vecteurs d'action permettent de visualiser un espace de forces réalisables. Les régions vulnérables à la perte d'un groupe musculaire sont alors représentées. Enfin ces régions vulnérables sont présentées en fonction de la perte d'un muscle spécifique. Adaptée de Kutch and Valero-Cuevas (2011).

Il est souvent admis que les muscles sont les unités de contrôle du système nerveux central, par exemple lors de cette étude de Kutch and Valero-Cuevas (2011). C'est en réalité plus complexe puisque chaque muscle est composé de nombreuses unités motrices. Le problème de la redondance motrice est donc théoriquement encore plus grand sauf s'il existe des contraintes nerveuses associées au contrôle de ces unités motrices.

3. Redondance à l'échelle de l'unité de contrôle

3.1. L'unité motrice est l'unité de contrôle du système musculosquelettique

Si la notion de redondance motrice est visible à l'échelle des coordinations motrices (distribution des forces entre les différents segments) et à l'échelle des coordinations musculaires (distribution des forces entre les muscles), elle l'est d'autant plus à l'échelle de l'unité motrice, considérée comme l'unité élémentaire du contrôle du mouvement par Sherrington (1925). Chaque unité motrice est constituée d'un motoneurone α et des fibres musculaires qu'il innerve, chaque fibre étant innervée par un seul motoneurone (figure 7) (Heckman and Enoka, 2012). La dépolarisation du motoneurone entraîne une dépolarisation de toutes fibres de l'unité motrice (Ermilov et al., 2007). Le nombre d'unités motrices par muscle varie d'une centaine à plusieurs

milliers, par exemple de 4150 pour le muscle droit latéral de l'œil, à 172 pour le premier muscle interosseux dorsal de la main (Enoka, 2008; Heckman and Enoka, 2012).

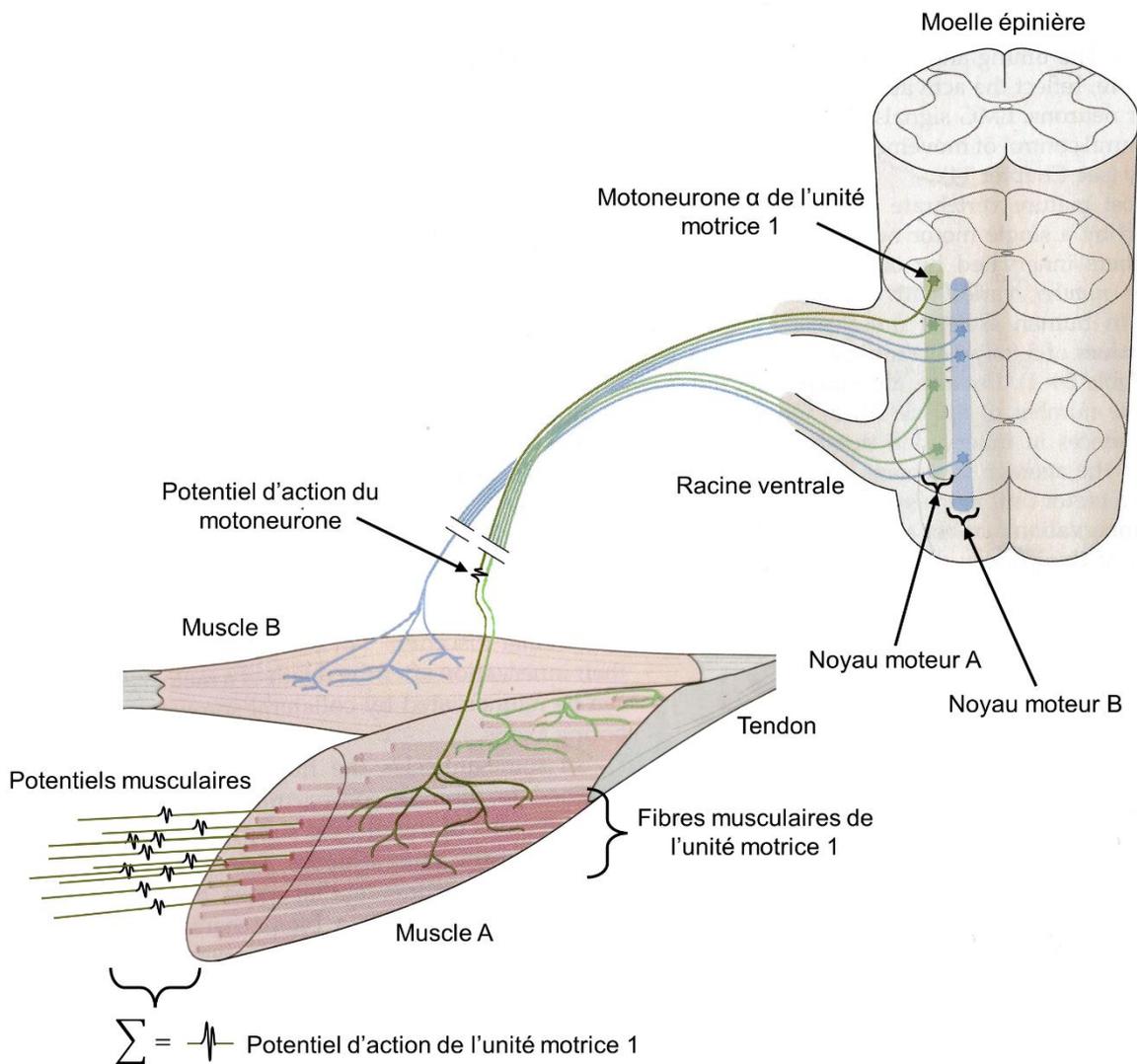


Figure 7 : L'unité motrice. Ce schéma présente trois unités motrices constituées du motoneurone α et des fibres musculaires innervées. Les unités motrices d'un même muscle sont souvent organisées en un noyau moteur étendu sur un à quatre segments de la moelle épinière. Chez un sujet sain, un potentiel d'action d'un motoneurone induit systématiquement un potentiel musculaire à la surface de chaque fibre musculaire. Adaptée de Kandel et al. (2013).

La force produite par un muscle est influencée par le nombre d'unités motrices recrutées (recrutement spatial) ainsi que la fréquence à laquelle elles sont recrutées (recrutement temporel) (Adrian and Bronk, 1929). Ce recrutement est fonction des entrées synaptiques reçues par le motoneurone. Ces entrées peuvent être ionotropiques ou neuromodulatoires (Binder et al., 1996). Les entrées ionotropiques

changent le potentiel membranaire du motoneurone en générant des potentiels post-synaptiques excitateurs (PPSE) ou inhibiteurs (PPSI) (figure 8) (Powers and Binder, 1995). Ces potentiels post-synaptiques sont générés par des canaux dont l'ouverture est fonction de la liaison avec un neurotransmetteur (Hille, 1984). La somme des PPSE et PPSI définit alors un nouveau potentiel membranaire à chaque instant. Ainsi, le motoneurone s'active si le potentiel membranaire dépasse un seuil, déclenchant la production d'un potentiel d'action par les canaux sodium voltage dépendant (figure 8) (Powers and Binder, 2001). Le maintien du potentiel membranaire au-dessus du seuil de recrutement déclenche alors des décharges répétées de potentiels d'action. Dans un état d'équilibre, la relation entre la somme des potentiels post-synaptiques et fréquence de décharge est linéaire sur une large variation de courant (Kernell, 1965). Les neuromodulations sont aussi déclenchées par des neurotransmetteurs mais activant des voies signalétiques intracellulaires (Hille, 1984). Les neuromodulations permettent alors de moduler l'excitabilité des motoneurones et ainsi les réponses aux entrées ionotropiques (Heckman and Enoka, 2012). Enfin, le seuil de recrutement ou la relation entre la force générée et la fréquence de décharge diffèrent entre unités motrices, selon leur type (Macefield et al., 1996).

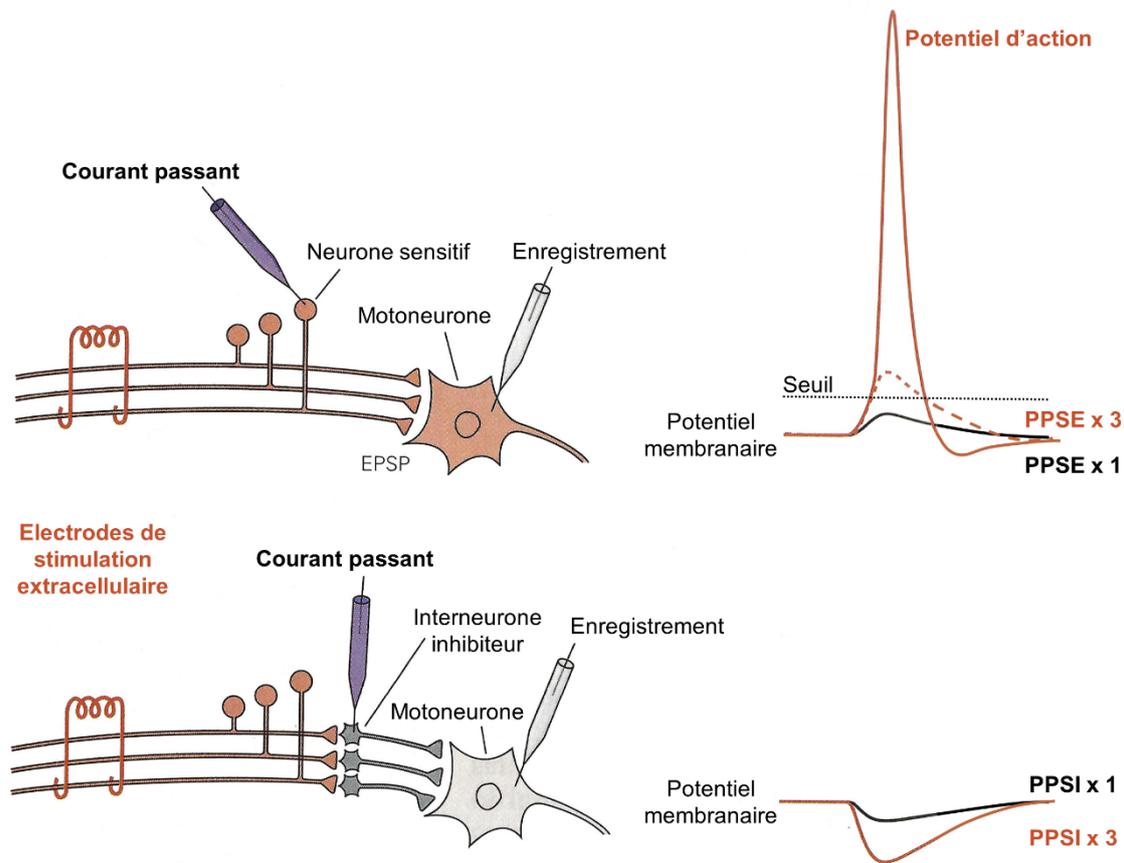


Figure 8 : Le recrutement des motoneurones dépend des entrées synaptiques reçues. Une installation expérimentale idéalisée est présentée à gauche. Un motoneurone est enregistré alors que celui-ci reçoit des entrées excitatrices de neurones sensitifs (haut) ou inhibitrices d'interneurones (bas). Le potentiel membranaire du motoneurone est alors montré si un des trois neurones ou interneurones est activé (trait noir) ou si les trois sont activés (trait rouge). Les trois potentiels post synaptiques excitateurs (PPSE) ayant été suffisants pour passer le seuil de recrutement et induire la décharge d'un potentiel d'action, le trait pointillé rouge représente le potentiel membranaire si aucun potentiel d'action n'avait été induit. Adaptée de (Kandel et al., 2013).

3.2. Les différents types d'unité motrice

Il est possible de catégoriser les unités motrices en plusieurs types selon leurs propriétés. À l'une des extrémités du spectre, on distingue les unités motrices de type I qui sont constituées d'un motoneurone α de faible diamètre innervant un faible nombre de fibres musculaires. Elles ont également une faible capacité de production de force mais sont peu fatigables, en privilégiant les voies métaboliques aérobie pour produire de l'ATP (Burke et al., 1973; Thomas et al., 1991). À l'autre extrémité du spectre, on trouve les unités motrices de type II qui sont constituées d'un motoneurone α d'un plus grand diamètre innervant un plus grand nombre de fibres musculaires. Elles ont également une forte capacité de production de force mais sont fatigables car elles privilégient les voies métaboliques anaérobies (Burke et al., 1973; Thomas et al.,

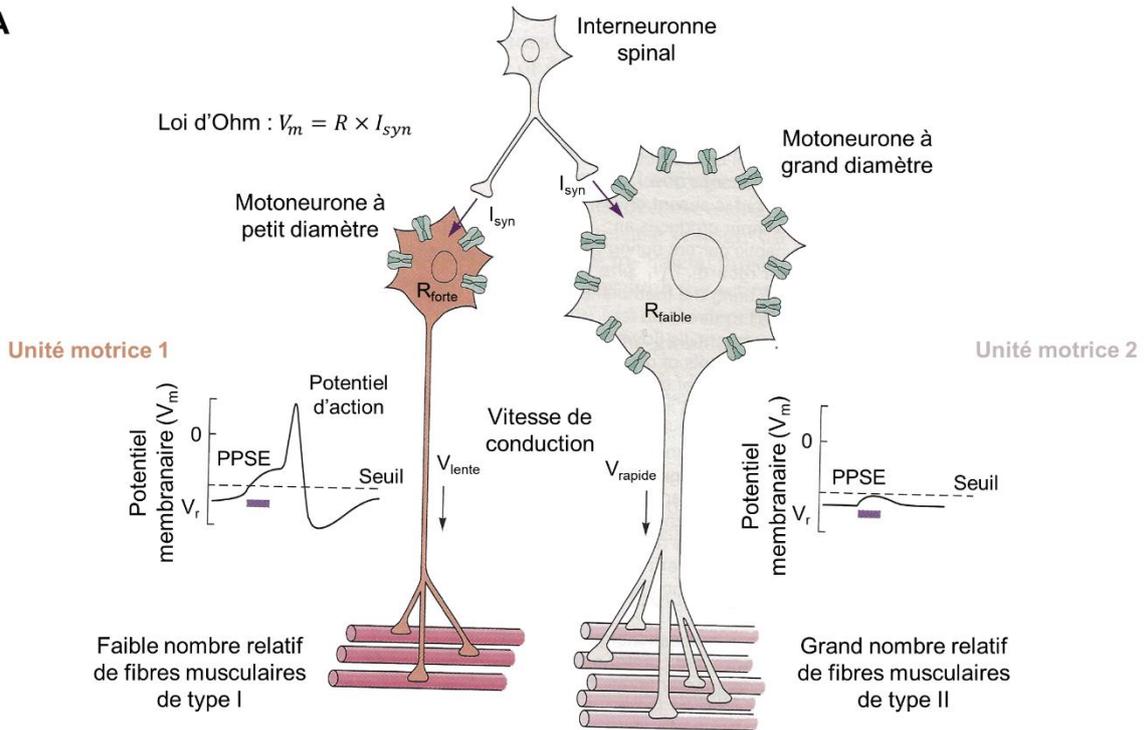
1991). Cette capacité de production de force s'explique par un nombre différent de myofibrilles entre les deux types mais également par la taille et la composition de ces myofibrilles. L'axone du motoneurone est d'un diamètre proportionnel à celui du corps cellulaire. Les motoneurones d'unités motrices de type II ont donc un axone de gros diamètre quand les motoneurones d'unités motrices de type I ont un axone de petit diamètre. Ainsi, les unités motrices de type II ont une vitesse de conduction axonale plus élevée que celle des unités motrices de type I (Bessou et al., 1965). Par exemple, pour le premier muscle lombical de la main, la vitesse de conduction est de 80 m.s^{-1} pour l'unité motrice dont le diamètre de l'axone est le plus gros contre 31 m.s^{-1} pour l'axone le plus petit. Il existe évidemment un *continuum* entre les extrêmes des deux types d'unités motrices (McNulty et al., 2000) mais les motoneurones et leurs fibres associées se trouveront alors à la même place de ce *continuum*. De plus, un motoneurone innerve toujours des fibres aux propriétés similaires (Kandel et al., 2013). Les caractéristiques de ces deux types d'unité motrices sont résumées dans la figure 9.

Une différence de diamètre de corps cellulaire entre deux motoneurones implique une différence de l'aire totale de la membrane. En conséquence, il existe un nombre différent de canaux permettant le transport d'ions entre les corps cellulaires selon leurs diamètres (Henneman, 1957). La résistance de la membrane de ces motoneurones est donc fonction du diamètre du corps cellulaire. Or, la loi d'Ohm indique que la tension (U) est égale au produit de l'intensité (I) du courant par la résistance (R) ($U = IR$). Ainsi, pour une même entrée synaptique (I_{syn}), le potentiel post synaptique aura plus ou moins de conséquence sur le potentiel membranaire de repos des motoneurones selon la résistance R . Ainsi l'impact du potentiel post synaptique sera fonction de la taille du motoneurone (figure 9A) (Henneman, 1957). Cela va amener Henneman (1979) à formuler le principe de taille qui postule que pour un groupe d'unités motrices recevant les mêmes entrées synaptiques et pendant une tâche triangulaire, les unités motrices vont être recrutées en fonction de leur taille, de la plus petite à la plus grande. Le recrutement spatial et le recrutement temporel ne sont pas indépendants au sein d'un groupe d'unités motrices recevant les mêmes entrées synaptiques à cause de ces mêmes propriétés de résistance (Binder et al., 1996). Ainsi, la fréquence de décharge de différentes unités motrices au cours d'une tâche triangulaire présente typiquement une organisation en « peau d'oignon ». L'organisation en « peau d'oignon » désigne le fait que les nouvelles unités motrices

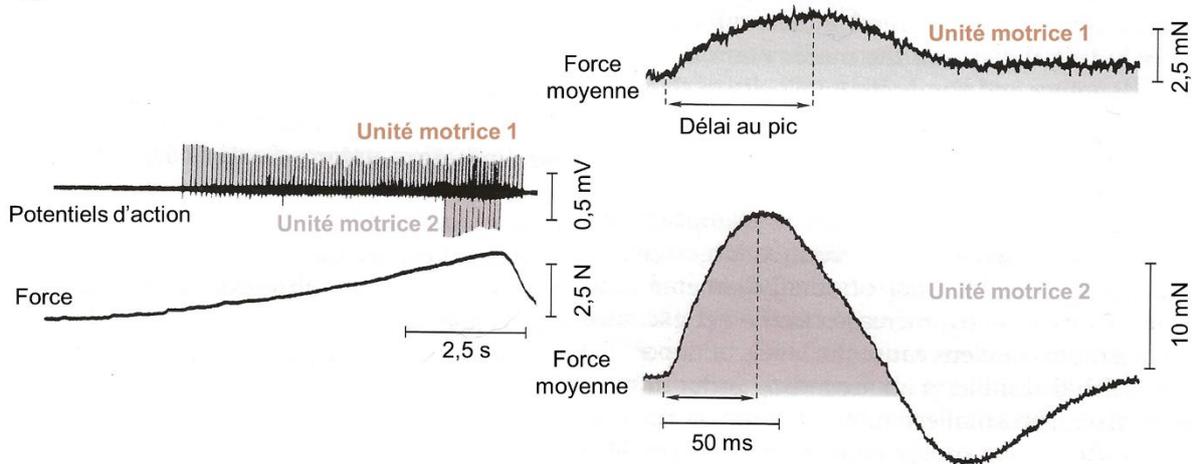
recrutées présentent des fréquences de décharge plus basses que les unités motrices recrutées plus tôt (de Luca et al., 1982). Sur un tracé des fréquences de décharge, cela prend l'apparence typique des couches de peau d'oignon (figure 9C). Cette organisation en « peau d'oignon » traduit des entrées synaptiques communes entre les unités motrices enregistrées (De Luca and Erim, 1994).

Chapitre 1 : Redondance du système musculosquelettique

A



B



C

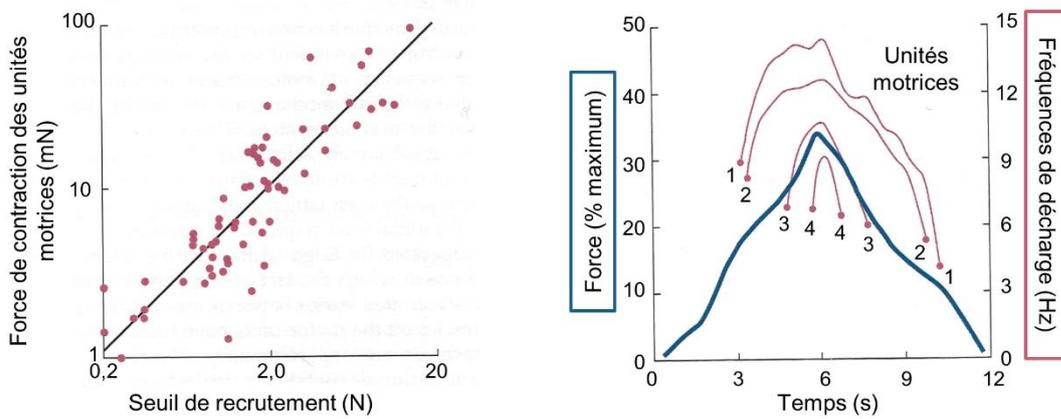


Figure 9 : Les types d'unité motrices. A) Les deux types d'unités motrices : l'unité motrice 1 (type I) et l'unité motrice 2 (type II). PPSE est l'acronyme de potentiel post-synaptique excitateur. B) Les différences dans le recrutement spatial et temporel lors d'une tâche triangulaire sont montrées dans les graphes à gauche. Ils montrent un EMG intramusculaire avec le niveau de force développé associé. Les graphiques de droite montrent la force moyenne développée par les unités motrice 1 et 2. On remarquera une différence de production de force et de délai temporel d'atteinte du pic. C) Le principe de taille d'Henneman est démontré à gauche. Le seuil de recrutement est le seuil de force à partir duquel l'unité motrice commence à décharger. À gauche, un graphique en peau d'oignon illustre que le recrutement spatial et le recrutement temporel ne sont pas indépendants. L'unité motrice 1 est recrutée avant la 4 et présente une fréquence de décharge plus élevée. Adaptée de Kandel et al. (2013).

Synthèse

Le système musculosquelettique est un système redondant ou abondant parce qu'il permet à de multiples solutions de réaliser une tâche. Cela est dû à la multiplicité des degrés de liberté des articulations, la multiplicité des muscles permettant le mouvement et la multiplicité des unités motrices contrôlant la contraction musculaire. Ce système est néanmoins soumis à des contraintes mécaniques et nerveuses réduisant l'espace de solutions possibles. Le système nerveux central pourrait alors privilégier une solution ou un groupe de solution à l'aide d'un processus d'optimisation du mouvement après avoir répondu aux différentes contraintes. Néanmoins, la combinaison de ses contraintes et de la redondance du système musculosquelettique suppose de très grandes capacités computationnelles du système nerveux central avant d'aboutir à un groupe de solutions possibles. Une réponse serait alors la réduction des dimensions de contrôle permettant un contrôle moteur plus simple.

Chapitre 2 : Réduction des dimensions de contrôle

Le système neuro-musculo-squelettique est un système redondant et complexe nécessitant de très grandes capacités computationnelles du système nerveux central. Une solution permettant de réduire la complexité du contrôle du mouvement serait de réduire les dimensions de contrôle et donc de diminuer le nombre de paramètres à contrôler. En considérant toujours l'unité motrice comme unité élémentaire de contrôle du mouvement (Sherrington, 1925), réduire le nombre de dimensions reviendrait alors à générer une commande commune à plusieurs unités motrices.

1. Notion d'entrée synaptique commune

1.1. Observation d'une commande commune

L'information transmise par le système nerveux central aux muscles se traduit par la modulation de la fréquence de décharge et du recrutement des motoneurones. Afin d'obtenir des informations sur le contrôle du mouvement, des travaux ont identifié l'activité des unités motrices *via* la décomposition du signal EMG mesuré par des électrodes intramusculaires (Lefever et al., 1982; Lefever and De Luca, 1982) ou de surface (Holobar et al., 2014). Par exemple, De Luca and Erim (1994) ont montré une corrélation forte ($r = 0.8$; $n = 6$) de la modulation de décharge entre plusieurs paires d'unités motrices (figure 10), quelle que soit la durée de la fenêtre d'analyse (entre 6s et 30s). Ce phénomène a été observé sur de multiples contractions et pour de multiples muscles (De Luca and Erim, 1994). Cette corrélation de l'activité de plusieurs unités motrices porte différents noms selon la méthode d'analyse. Ainsi, on parle de synchronisation (à court terme) de paires d'unités motrices lorsque l'on mesure la corrélation entre leurs trains de potentiel d'action (Semmler, 2002). On parlera de commande commune lorsque la corrélation est calculée sur la composante basse fréquence de leurs trains de potentiel d'action (De Luca and Erim, 1994). En outre, il est également possible de calculer la cohérence entre les trains de potentiel d'action de plusieurs unités motrices, ce qui revient à calculer une corrélation dans le domaine fréquentiel (Rosenberg et al., 1989). Toutes ces méthodes mesurent la corrélation de l'activité des unités motrices (et donc des motoneurones), et considèrent qu'une corrélation de ces activités résulte d'entrées synaptiques communes (Farina and Negro, 2015). En effet, l'observation d'une corrélation statistiquement significative

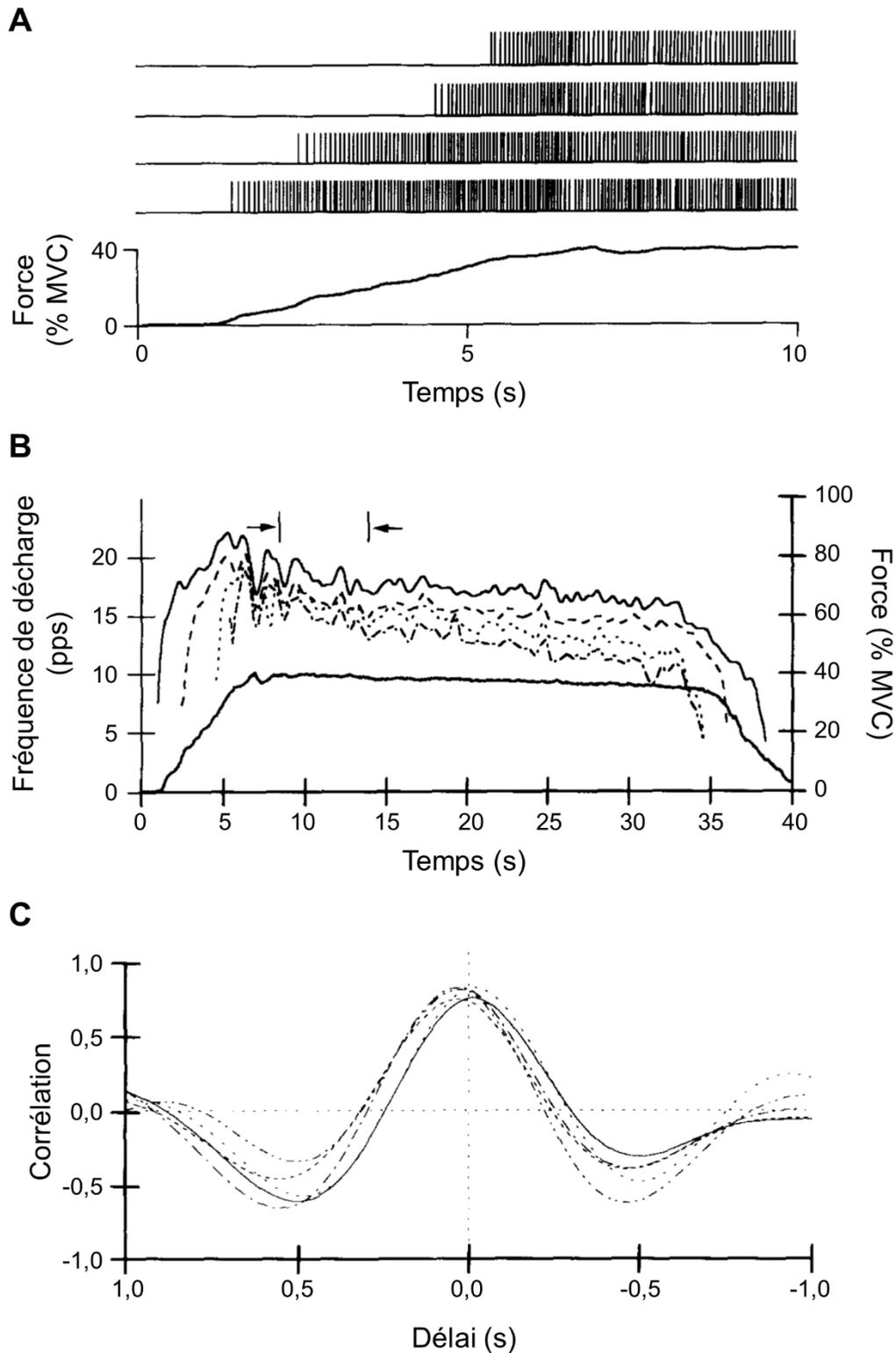


Figure 10 : Corrélation de l'activité de plusieurs unités motrices. A) Instants de décharge de quatre unités motrices au sein d'un muscle. La force produite est représentée en dessous. Uniquement 10s de contraction sont montrées pour plus de clarté. B) Fréquences de décharge des unités motrices présentées en A avec la force produite. La fréquence de décharge est filtrée avec une fenêtre de Hanning de 0.95s. C) Corrélations entre les fréquences de décharge filtrées au sein de la fenêtre marquée entre les deux flèches en B. Adaptée de De Luca and Erim (1994).

entre les trains de potentiels d'action ne peut être expliquée que par la présence d'une entrée synaptique commune (Rodriguez-Falces et al., 2017).

1.2. Les entrées synaptiques communes

Le niveau d'excitation des motoneurones α est fonction de la somme des entrées synaptiques excitatrices et inhibitrices. Les entrées synaptiques communes doivent être interprétées comme la portion de cette somme aboutissant à la même entrée nette pour toutes les unités motrices, à un facteur proportionnel près (De Luca and Erim, 1994; Farina and Negro, 2015). Il est important de préciser ici que l'on propose des hypothèses sur les entrées synaptiques à partir de mesures réalisées au niveau du motoneurone, et donc de la sortie axonale. Il faut donc interroger la nature de la relation entre l'entrée et la sortie des motoneurones. Un motoneurone ne transforme pas linéairement les entrées synaptiques (Binder et al., 1996). La fréquence de décharge d'un motoneurone est typiquement plus faible que celle de ces entrées synaptiques (<40 potentiels par seconde), son fonctionnement implique un sous échantillonnage (figure 11A) (Negro and Farina, 2011). Mais lorsque l'activité de plusieurs motoneurones est considérée, on atteint rapidement des conditions de linéarité dans la transformation des entrées synaptiques en fréquence de décharge des motoneurones (figure 11B) (Negro and Farina, 2011). Cette non-linéarité est alors un problème lorsqu'on s'intéresse à la corrélation de l'activité de paires d'unités motrices. Ce problème peut être atténué en évaluant la corrélation entre les oscillations à basse fréquence des taux de décharge des motoneurones (Negro and Farina, 2012).

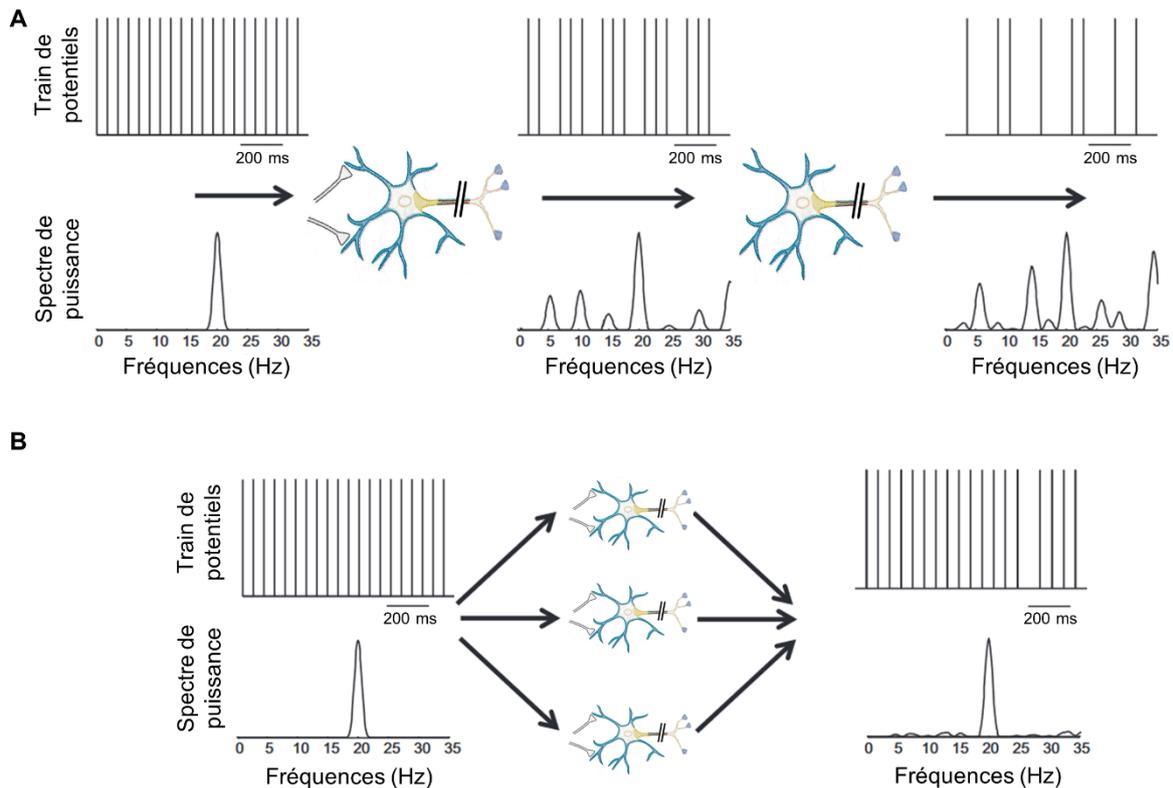


Figure 11 : Condition d'une transformation linéaire des entrées synaptiques. Simulation de la transmission d'un signal à 20 Hz via plusieurs motoneurones en série (A) ou en parallèle (B). A) Comme la fréquence de décharge des motoneurones est inférieure à celle des entrées synaptiques, la sortie des motoneurones est un sous échantillonnage des entrées. Les motoneurones en série présentent donc un signal contenant le composant spectral à 20 Hz ainsi que des harmoniques surnuméraires non présents dans le signal initial. Il y a alors modification de l'information à chaque transmission non linéaire remarquable à la modification du spectre de puissance. B) La combinaison de la sortie des motoneurones en parallèle présente un signal très proche du signal initial et ce uniquement avec trois neurones. Cela est dû au fait que le sous échantillonnage d'un motoneurone est compensé par les autres. L'information est alors transmise sans trop de modification par l'ensemble des motoneurones. Adaptée de Farina et al. (2014a).

À l'échelle d'un seul motoneurone, les entrées synaptiques indépendantes et communes ont des effets similaires sur le train de potentiels d'action. En revanche pour des groupes de motoneurones, l'influence relative des entrées synaptiques indépendantes et communes sur la force générée par le muscle diffère considérablement (Farina et al., 2014b). Les signaux d'activation envoyés au muscle correspondent à la somme des événements de décharge des unités motrices actives. La somme, de la même manière qu'une moyenne, atténue l'influence des composantes qui diffèrent de celles qui sont communes. Autrement dit, la transmission linéaire joue uniquement en faveur des entrées synaptiques communes. Par conséquent, les entrées synaptiques indépendantes reçues par chaque motoneurone

sont efficacement supprimées dans la commande nerveuse du muscle et exercent une faible influence sur la force générée par le muscle (figure 12). Enfin, ces entrées synaptiques communes sont transmises au muscle avec un gain qui peut varier selon les neuromodulations (Heckman et al., 2003). Ces neuromodulations sont des courants entrants persistants, dus à des signaux monoaminergiques¹ qui modulent l'excitabilité des motoneurones (Heckman et al., 2003). L'élimination des composantes indépendantes et la transformation linéaire des entrées communes permettent alors de contrôler la force produite par les unités motrices de manière efficace.

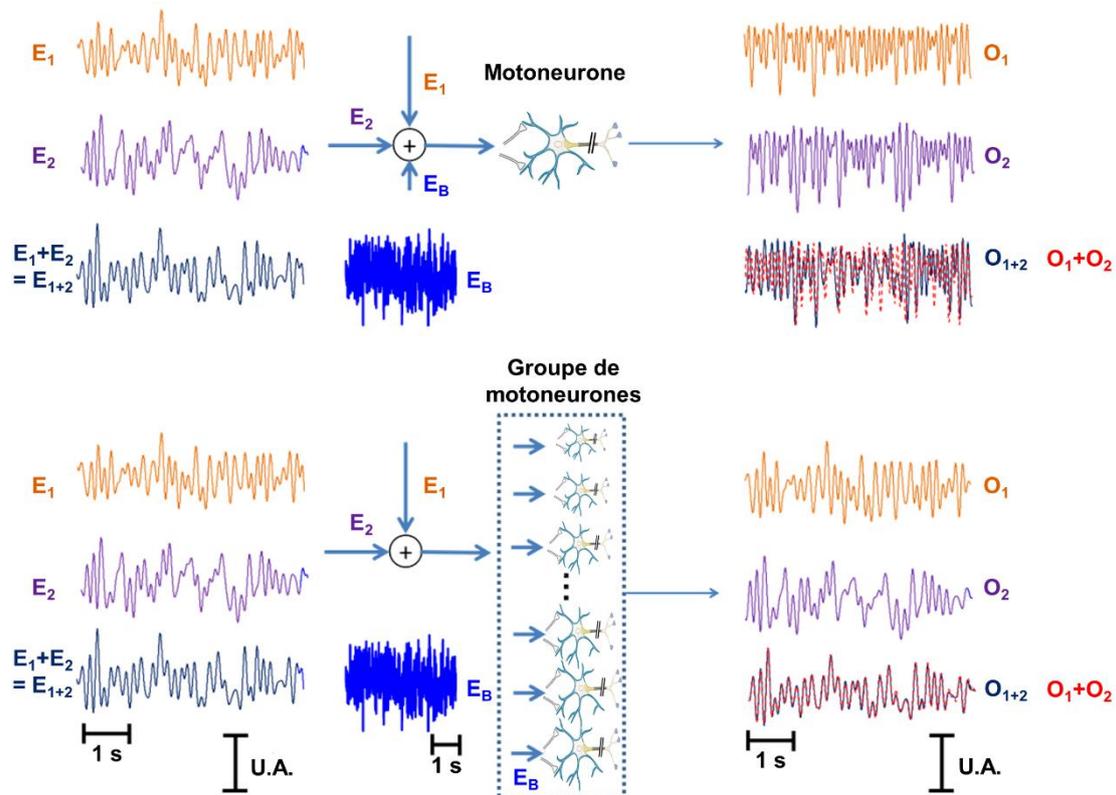


Figure 12 : Élimination des composantes indépendantes dans la transformation des entrées synaptiques par un groupe de motoneurones. Simulation d'un motoneurone ou d'un groupe de motoneurones recevant des signaux en entrée (E_1 ou E_2 , bande passante de 0 à 10 Hz ; E_B , bande passante de 0 à 50 Hz). Le signal d'entrée E_B est généré indépendamment pour chaque motoneurone. Les signaux de sortie sont alors représentés lorsque les signaux d'entrée sont E_1 et E_B (O_1), E_2 et E_B (O_2) ou E_1 et E_2 et E_B (O_{1+2}). E_{1+2} représente la somme du signal E_1 et E_2 . Les tracés rouges $O_1 + O_2$ représentent la somme du signal O_1 et O_2 dans chaque condition. Le groupe de motoneurones permet d'exclure le signal E_B en sortie comme on peut le remarquer en comparant les signaux d'entrées et de sorties. La transmission linéaire jouant uniquement en faveur des entrées synaptiques communes, la transmission d'entrées indépendantes est altérée. Adaptée de Farina and Negro (2015).

¹ Ces signaux monoaminergiques sont dus à des axones provenant du tronc cérébral et déchargeant de la sérotonine ou de la norépinephrine (Heckman et al., 2005). Ils induiraient notamment des courants entrants de Ca^{2+} permettant, par exemple, des décharges auto-entretenues, trahis par un dé-recrutement à un seuil plus faible que le recrutement (Heckman et al., 2005).

1.3. Le contrôle de la force

Les entrées synaptiques qui ne sont pas distribuées à l'ensemble des motoneurones sont atténuées, et n'ont donc pas ou peu d'effet sur la force (figure 12). Les motoneurones doivent donc recevoir des entrées synaptiques communes pour que la force soit efficacement modulée, notamment lors du maintien d'une contraction isométrique à un certain niveau de force (Farina and Negro, 2015).

La force produite peut être modélisée comme la convolution de la commande nerveuse vers le muscle par la force moyenne de contraction des unités motrices actives (Negro et al., 2009). La convolution par la force moyenne de contraction correspond à un filtrage passe-bas de la commande nerveuse. En conséquence, on s'attend à ce que seules les composantes à basse fréquence de la commande commune soient efficaces pour déterminer les caractéristiques de la force générée. Autrement dit, l'évolution dans le temps de la réponse mécanique, provoquée dans le muscle par chaque potentiel d'action, réduit la commande nerveuse efficace à une bande passante basse fréquence de la commande nerveuse totale (<10-12 Hz) (Baldissera et al., 1998; Mannard and Stein, 1973). Cela peut être vérifié par la haute correspondance entre la somme des activités des unités motrices identifiées expérimentalement (CST) filtrée et la force générée (figure 13) (Negro et al., 2009). La CST étant la mesure expérimentale qui se rapproche le plus de la commande nerveuse. On nomme alors, commande nerveuse efficace, la composante basse fréquence de la commande nerveuse (Farina et al., 2014b; Farina and Negro, 2015).

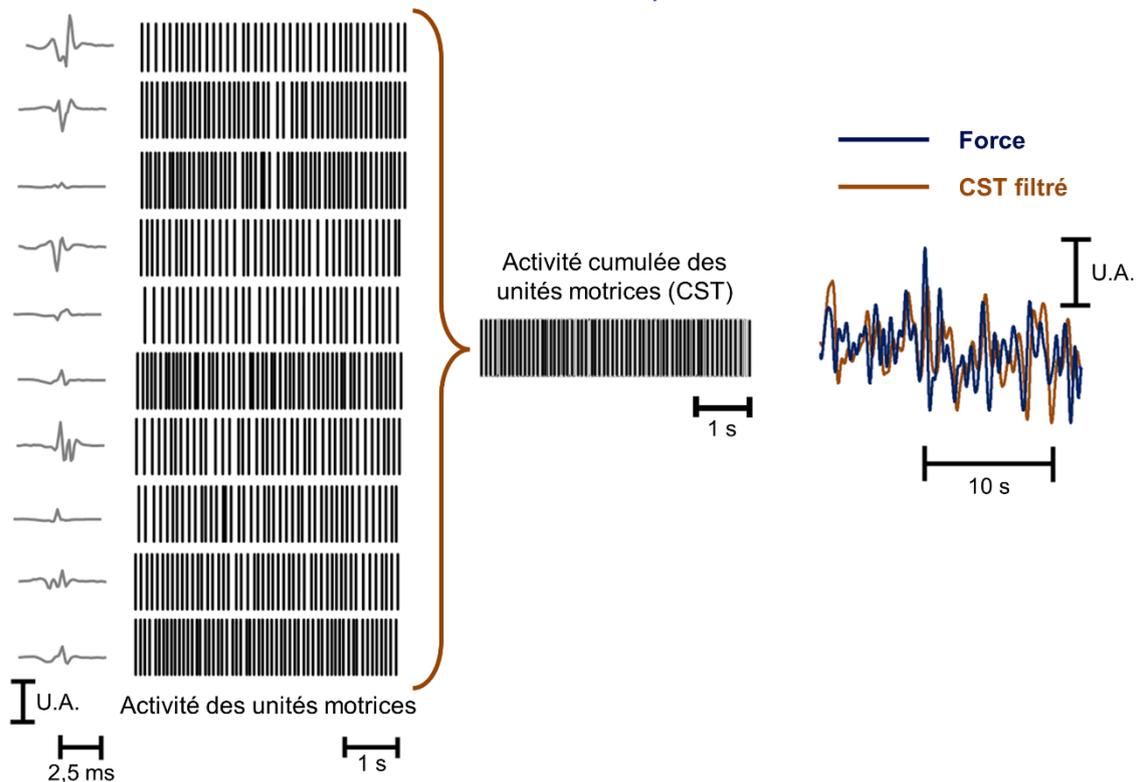


Figure 13 : La commande nerveuse efficace. 10 unités motrices ont été identifiées lors d'une contraction à 5% de MVC de l'abducteur du petit doigt de la main, seul contributeur à la force enregistrée. Le patron d'activité de chaque unité motrice ainsi que la forme des potentiels d'action associés sont représentés à gauche. La somme des activités est alors calculée (CST), filtrée avec un passe-bas à 10 Hz, puis comparée au signal de force. Adapté de Farina and Negro (2015).

Enfin, il est possible de dissocier les entrées synaptiques communes en, d'une part, une information pertinente pour le contrôle de la force, et d'autre part, en « bruit » (Farina and Negro, 2015). Ce « bruit », étant commun au groupe d'unités motrices, il ne sera pas atténué par la somme des activités (à la différence des entrées indépendantes). Toutefois, sa variance va être déterminante dans la précision du contrôle de la force (Farina and Negro, 2015). Ainsi, de larges oscillations du « bruit » commun par rapport au niveau des entrées communes détermineraient une grande part de la variabilité de la force (Farina et al., 2012; Negro et al., 2009).

1.4. Entrées synaptiques communes et comportement des unités motrices

Le système nerveux central régule la somme nette des entrées inhibitrices et excitatrices d'un groupe d'unités motrices pour contrôler la force produite par ces dernières. Ce contrôle d'un groupe d'unités motrices (que l'on oppose à un contrôle purement indépendant) est une condition nécessaire pour observer le principe de taille

d'Henneman (1979). Comme indiqué précédemment, la résistance membranaire du motoneurone, et donc sa taille, détermine le potentiel membranaire pour des courants entrants identiques. Ainsi, des motoneurones recevant des entrées synaptiques communes sont théoriquement activés en fonction de leurs seuils de recrutement respectifs. En outre, leurs différentes résistances aux courants entrants impliquent que ces unités motrices ne déchargeront pas à la même fréquence. Par exemple, les différences de longueur de la phase d'hyperpolarisation suite à la décharge d'un potentiel impliquent une différence des fréquences de décharge initiale lorsque les unités motrices s'activent (Kernell, 1979). En assumant implicitement ces entrées synaptiques communes, Henneman and Mendell (1981) ont proposé que ces propriétés intrinsèques contribuent à réduire la dimensionalité du contrôle en appliquant une règle « rigide » de contrôle (figure 14). Cela permet alors de libérer le système nerveux central de la tâche consistant à sélectionner les unités motrices à activer et la fréquence à laquelle elles doivent être activées. Ces groupes de contrôle peuvent néanmoins être de tailles et de compositions différentes selon les muscles et selon l'individu.

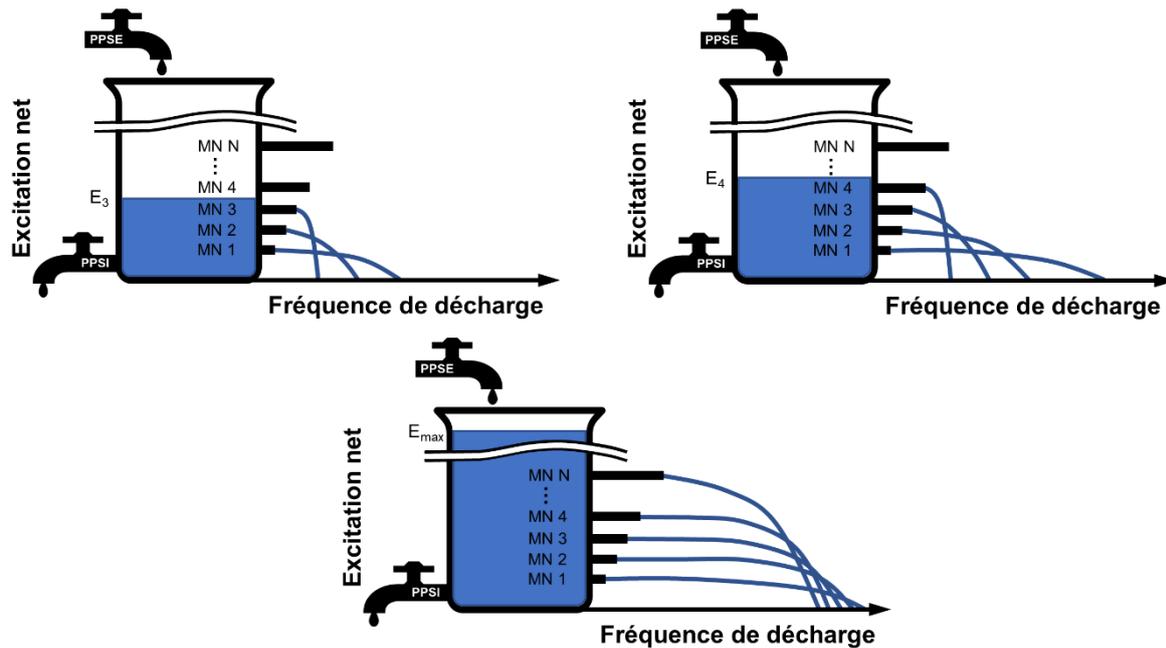


Figure 14 : Modèle du comportement des unités motrices recevant des entrées synaptiques communes. Le niveau d'eau correspond au niveau d'excitation net ou d'entrée synaptique partagée par le groupe de motoneurones. Ce niveau est fonction des entrées excitatrices induisant des potentiels post-synaptiques excitateurs (PPSE) ou des entrées inhibitrices induisant des potentiels post-synaptiques inhibiteurs (PPSI). En fonction du niveau d'excitation net, les unités motrices sont actives si leur seuil de recrutement est dépassé. Ce niveau permet de déterminer aussi la fréquence de décharge des unités motrices en fonction de la taille du motoneurone. La taille du motoneurone va également exercer une influence sur la fréquence de décharge au recrutement de l'unité motrice. Ainsi, pour le niveau d'excitation E_3 , seulement les trois premiers motoneurones déchargent à une certaine fréquence. Lorsque le niveau d'excitation passe à E_4 , un quatrième motoneurone commence à décharger alors que la fréquence de décharge des autres unités motrices augmente. Le niveau d'excitation maximum E_{max} permet alors de recruter tous les motoneurones à leur fréquence maximale physiologique. Adaptée de De Luca and Erim (1994).

2. Différences inter-muscles ou inter-individus

2.1. Différences inter-muscles

Le regroupement des unités motrices en module de contrôle peut être différent en fonction des muscles. Par exemple, les motoneurones peuvent être regroupés en fonction de leurs actions mécaniques (ter Haar Romeny et al., 1984) et/ou en fonction des compartiments musculaires (Keen and Fuglevand, 2004). Laine et al. (2015) ont investigué le niveau de commande commune entre le vaste latéral et médial tandis que Hug et al. (2021b) l'ont investigué pour le gastrocnémien latéral et médial. Pour rappel, ces deux paires de muscles sont composés de muscles partageant les mêmes fonctions principales. Dans ces deux études, le niveau de commande partagée par

ces paires de muscles a été estimé *via* des calculs de cohérence entre l'activité de leurs unités motrices respectives. Ces analyses ont été réalisées à partir de contractions isométriques, d'extension du genou ou de flexion plantaire de la cheville, à 10% et 30% de la force maximale volontaire. Laine et al. (2015) ont mis en évidence une cohérence significative dans la bande de fréquence 0-5 Hz, pour tous les sujets, concluant à une commande partagée entre les unités motrices des deux vastes (figure 15). Au contraire, les résultats de Hug et al. (2021b) ne montrent pas de cohérence significative dans cette même bande de fréquence entre les deux gastrocnémiens pour la plupart des sujets, suggérant un contrôle indépendant de ces muscles (figure 15). Ces résultats suggèrent un contrôle rigide des deux vastes, qu'il serait impossible de dissocier volontairement, comme suggéré par certains résultats expérimentaux (Hug et al., 2014). Étant donné le rôle majeur du vaste latéral et médial dans le contrôle de l'articulation fémoro-patellaire (Sheehan et al., 2012), le contrôle rigide des deux vastes pourrait être une stratégie permettant de réguler les contraintes internes de l'articulation (Alessandro et al., 2020) tout en réduisant la dimensionalité du contrôle. Au contraire, les deux gastrocnémiens seraient contrôlés de manière plus flexible, ce qui permettrait à ces muscles de pouvoir être contrôlés indépendamment dans des tâches nécessitant de réguler le moment de la cheville dans le plan frontal. En effet, bien que ces muscles ont la même fonction dans le plan sagittal (flexion plantaire et flexion de genou), ils ont une action différente dans le plan frontal (Lee and Piazza, 2008).

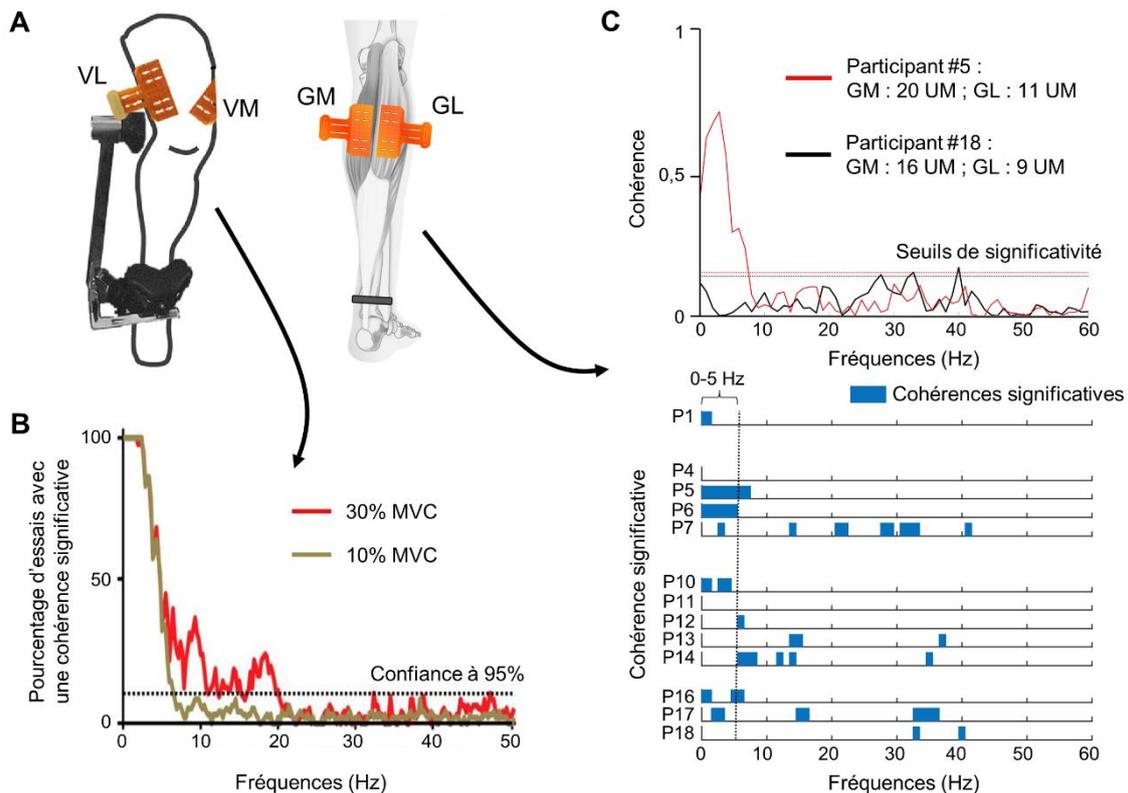


Figure 15 : Deux muscles partageant la même fonction peuvent ou non partager des commandes communes. La cohérence entre le vaste latéral (VL) et le vaste médial (VM) ou entre le gastrocnémien latéral (GL) et le gastrocnémien médial (GM) est montrée. A) Le placement des grilles HDsEMG sont montrées. B) Pourcentage des essais avec une cohérence significative entre VL et VM à 10 ou à 30% de MVC. Le seuil de confiance à 95% est affiché. C) Cohérence significative entre GM et GL en fonction des participants (bas). La fonction de cohérence est montrée pour les participants 5 et 18 avec le seuil de significativité correspondant (haut). Adaptée de Hug et al. (2021b) et Laine et al. (2015).

2.2. Différences inter-individuelles

Les études précédemment présentées mettent en évidence des différences inter-individuelles dans le niveau de cohérence entre les muscles testés, sans toutefois tester spécifiquement la robustesse de ces différences. En effet, conclure en l'existence de stratégies individuelles nécessite, entre autres, de tester la reproductibilité de ces différences interindividuelles dans le temps. Avrillon et al. (2021) ont quantifié la cohérence entre les deux vastes lors de deux séances expérimentales séparées d'environ 20 mois. De manière générale ils ont observé une excellente reproductibilité, avec notamment un des participants qui ne présentait pas de cohérence significative, et ce quelle que soit la session expérimentale (figure 16). Ce participant est donc un individu ne contrôlant pas les unités motrices de ses deux vastes avec la même commande.

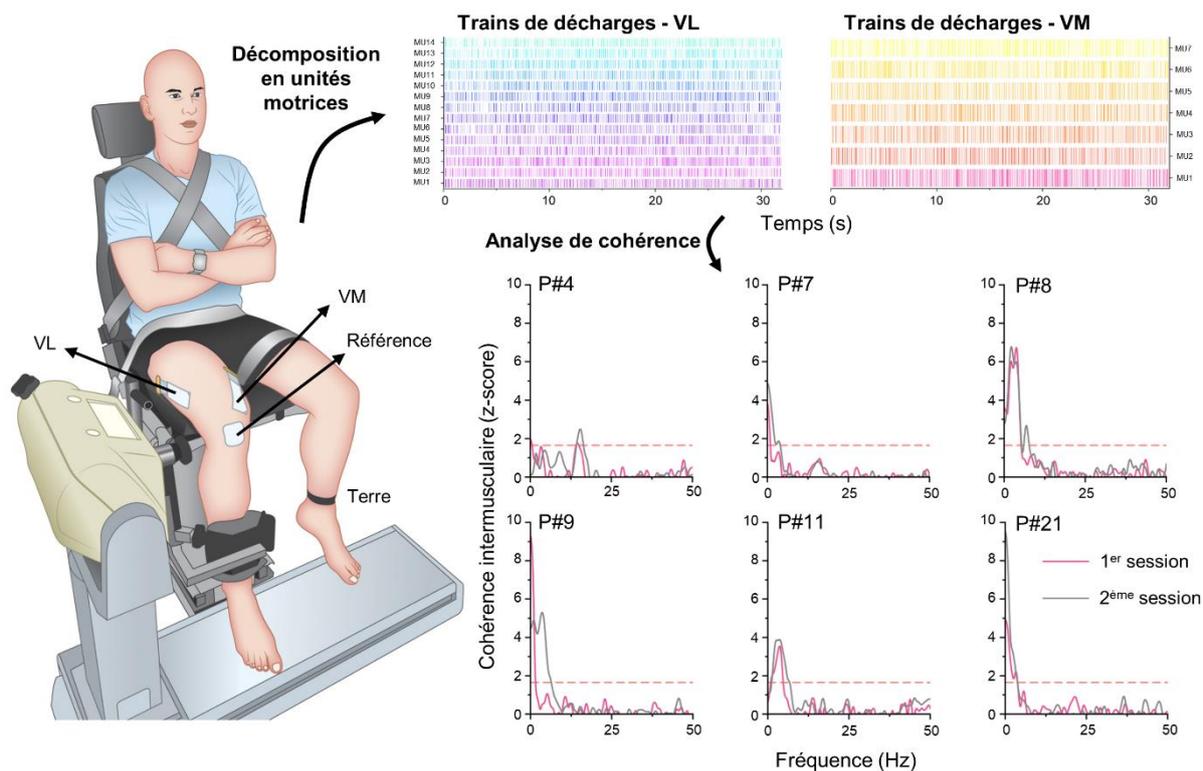


Figure 16 : Variabilité interindividuelle de la cohérence intermusculaire. Durant deux sessions expérimentales séparées de 20 mois environ, le signal EMG des vastes latéraux (VL) et médiaux (VM) a été décomposé en activité d'unités motrices pendant des contractions isométriques à 25% de contraction maximale volontaire. Les analyses de cohérence intermusculaire sont montrées pour les deux sessions. La ligne horizontale rouge indique le seuil de significativité à 1,65 puisque ce sont des z-score qui sont présentés. Le participant 4 ne présente pas de cohérence entre les deux vastes quelle que soit la session expérimentale. Adaptée de Avrillon et al. (2021).

Si elles sont d'origine physiologique, ces différences pourraient être dues à des différences d'exploration motrice, d'expérience et d'entraînement (Ting et al., 2015). Elles pourraient aussi être dues à des propriétés mécaniques du système musculosquelettique différentes aboutissant à des stratégies nerveuses différentes (Tytell et al., 2011).

Il est important de rappeler que les résultats présentés dans cette partie ont été obtenus à l'échelle du muscle, considérant que les entrées synaptiques sont communes à l'échelle d'un *pool* de motoneurones (Henneman and Mendell, 1981). En effet, il est communément admis que toutes les unités motrices d'un même muscle reçoivent les mêmes commandes. Ce contrôle à l'échelle du muscle a servi de base pour le développement de la théorie des synergies musculaires.

3. Notion de synergie

3.1. Théorie des synergies

La production du mouvement peut théoriquement être simplifiée par un contrôle modulaire. Le système nerveux central utiliserait alors un ensemble de synergies musculaires, c'est-à-dire l'activation cohérente dans l'espace et le temps d'un groupe de muscles, considéré comme un module (d'Avella and Bizzi, 2005). Une condition importante et préalable au concept de synergie est que les muscles du même module doivent recevoir une proportion de commandes nerveuses communes (figure 17) (d'Avella et al., 2003; Tresch and Jarc, 2009). Cependant, la covariation de l'activité musculaire évaluée à l'aide de l'EMG classique ne fournit pas de preuve d'une origine commune aux commandes nerveuses. Les limites de l'approche de l'EMG conventionnel pour l'estimation de la commande nerveuse sont bien décrites (Farina et al., 2014a, 2004). Parmi celles-ci, une source importante d'erreur dans l'interprétation de l'EMG est le « *cross-talk* », c'est-à-dire le signal enregistré sur un muscle qui est généré par un autre muscle voisin. Il a été montré que ce *cross-talk* induit une surestimation de la corrélation entre les signaux EMG (Germer et al., 2021). Cela signifie que les signaux EMG peuvent être corrélés sans que cela ne reflète une commande nerveuse commune. En outre, les synergies devraient être identifiées à une échelle différente. Jusqu'à présent, la plus petite unité d'analyse a été le muscle. Cependant, il est bien connu que le muscle n'est pas le niveau le plus bas du contrôle du mouvement. Au contraire, les motoneurones spinaux, en tant que "voies finales" du système neuromusculaire, sont les unités de contrôle nerveux vers les muscles (Sherrington, 1925).

De récents travaux proposent un changement de paradigme dans lequel les synergies seraient identifiées à l'échelle du motoneurone (Hug et al., 2023). Ainsi, les motoneurones seraient regroupés dans des modules fonctionnels contrôlés en fonction des entrées synaptiques communes qu'ils reçoivent. Ces modules de contrôle peuvent contenir des motoneurones innervant différents muscles et/ou une partie seulement des motoneurones innervant un muscle (figure 17). De la même manière que pour les synergies musculaires, ces groupes de motoneurones réduisent alors les dimensions de contrôle. En conséquence, le comportement de deux unités motrices serait indépendant si ces deux unités motrices proviennent de deux modules différents, et ceux, même si ces deux unités motrices appartiennent au même muscle. En revanche, leurs comportements suivraient le principe d'Henneman (1957) si ces

deux unités motrices proviennent du même module, et ceux, même si ces deux unités motrices appartiennent à deux muscles différents. La composition et le nombre de ces modules pourraient alors changer afin de s'adapter à diverses tâches motrices ou pour en apprendre de nouvelles (Hug et al., 2023).

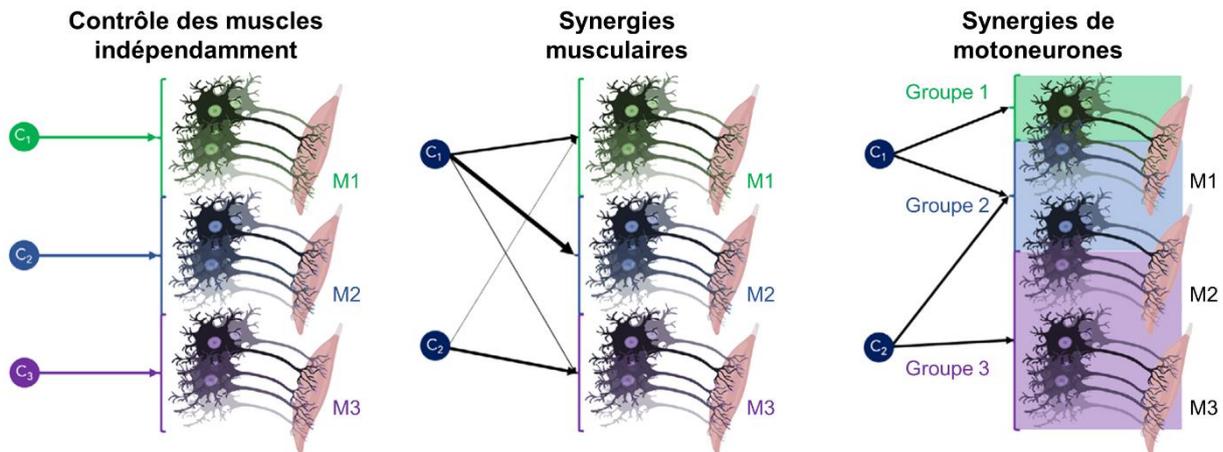


Figure 17 : Schématisation de trois théories de contrôle du mouvement. À gauche, chaque muscle est contrôlé indépendamment. Au milieu, le système nerveux central contrôle des modules comprenant plusieurs muscles recevant une proportion de commandes nerveuses communes. À droite, le système nerveux central contrôle des modules comprenant les motoneurones au sein d'un muscle ou de plusieurs muscles. Ainsi, la commande C_1 active le groupe 1 et 2 permettant de recruter une partie des motoneurones du muscle 2 et la totalité des motoneurones du muscle 1. Adaptée de Hug et al. (2023).

3.2. Évidences en faveur des synergies motoneuronales

Si le système nerveux central contrôle le mouvement *via* des groupes de motoneurones recevant les mêmes entrées synaptiques, il est alors possible de les mettre en évidence en utilisant les méthodes de corrélation ou de cohérence. Ainsi, Hug et al. (2022) ont identifié des groupes de motoneurones présentant une activité corrélée lors d'une tâche isométrique multi-segmentaire (Figure 18). Les participants devaient reproduire un vecteur de force sur une pédale alors que le signal HDsEMG était mesuré sur six muscles du membre inférieur. Ils ont alors calculé les corrélations entre l'activité de chacune des paires d'unités motrices identifiées (Del Vecchio et al., 2022). Les corrélations significatives ont permis la construction d'une matrice de corrélation. En positionnant deux unités motrices corrélées proche dans un espace, cette matrice de corrélation a ensuite servi de base pour la création d'une représentation spatiale du réseau de corrélation. Enfin des regroupements ont été déduits en fonction de cette représentation spatiale (figure 18). Les résultats et la procédure sont résumés dans la figure 18. Cette étude montre alors un contrôle d'un

petit nombre de groupes de motoneurones *via* des entrées communes. Elle montre également qu'il existe une inadéquation partielle entre ces groupes de motoneurones et l'anatomie des muscles.

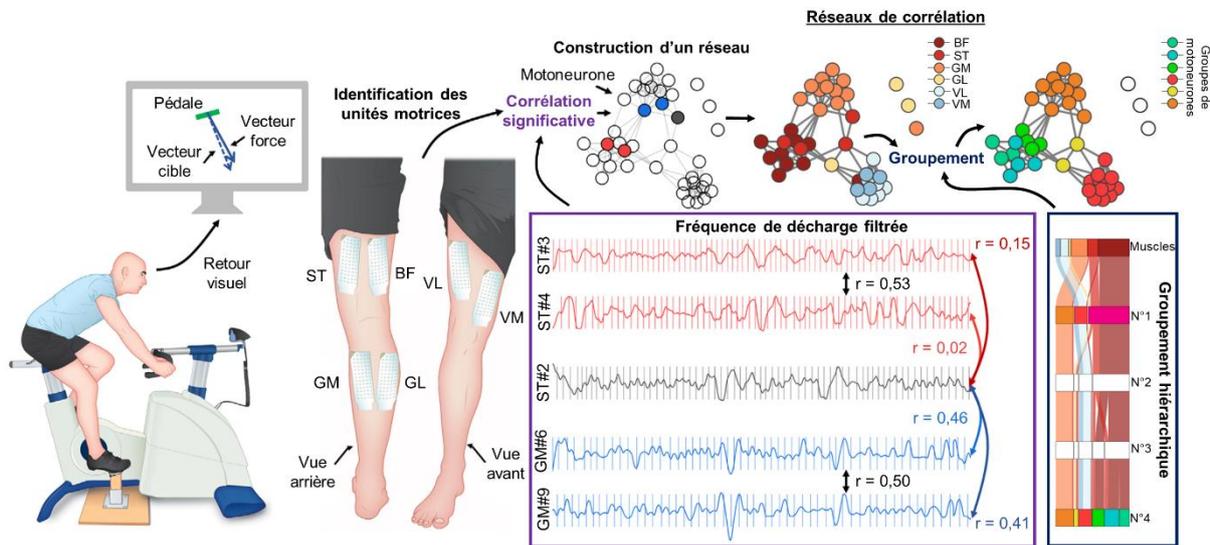


Figure 18 : Mise en évidence de groupes fonctionnels d'unités motrices. Les unités motrices identifiées lors d'une tâche pluri-articulaire de production de force isométrique ont été regroupées selon la corrélation de leurs fréquences de décharge filtrées (fenêtre de Hanning à 400 ms appliquée sur les vecteurs représentant les instants de décharge). La tâche consistait à reproduire la force produite à cet instant du cycle pendant un pédalage à 175 W. Les unités motrices sont issues des signaux du biceps fémoral (BF), du semi-tendineux (ST), des gastrocnémiens latéral (GL) et médial (GM) et des vastes latéral (VL) et médial (VM). Les motoneurones sont positionnés au sein d'un réseau en fonction des corrélations significatives. Le réseau de corrélation est ensuite utilisé pour estimer des groupes de motoneurones. Ces groupes sont alors des motoneurones dont la fréquence de décharge est corrélée entre eux. Ainsi, on remarque qu'un motoneurone appartenant au ST (fréquence de décharge noire) peut être dans un groupe de contrôle avec des motoneurones du GM (fréquence de décharge bleue), dans le groupe de motoneurones orange, sans que l'entièreté des motoneurones du ST soit dans ce même groupe (fréquence de décharge rouge). Adaptée de Hug et al. (2023 & 2022).

D'autres études récentes rapportent des résultats compatibles avec la théorie des synergies motoneuronales. Ainsi, Madarshahian et al. (2021) ou encore Tanzarella et al. (2021) montrent par exemple que des unités motrices d'un même muscle peuvent présenter des activités non corrélées. Aussi, chez le singe, à l'aide d'enregistrement intramusculaire et intra cortical, Marshall et al. (2022) ont montré que de multiples commandes expliquent mieux le comportement des unités motrices innervant un muscle qu'une commande unique. Ce comportement ne respectait plus le principe de taille sur des tâches où le niveau de force devait rapidement évoluer en sinusoïde. Enfin, plusieurs études montrent que ces modules peuvent s'étendre au sein de

plusieurs ensembles de motoneurones contrôlant des muscles différents (Laine et al., 2015; Tazarella et al., 2021).

Synthèse

Le système nerveux central réduirait les dimensions de contrôle du système musculosquelettique pour simplifier la production du mouvement. Cette réduction des dimensions de contrôle est matérialisée par la notion d'entrées synaptiques communes à un groupe d'unités motrices. Elle se mesure par la corrélation de la modulation de décharge des unités motrices. Ces entrées synaptiques communes seraient responsables du contrôle de la force produite. Ainsi, il est possible de comprendre le contrôle moteur par la théorie des synergies motoneuronales qui postule que les motoneurones sont contrôlés en groupe recevant la même commande, les modules. Les modules seraient partiellement découplés de l'anatomie dans le sens où ils pourraient regrouper des motoneurones de plusieurs muscles (c'est-à-dire de différents *pools*) et n'inclure que certains motoneurones d'un même muscle. Cette organisation de la commande en synergie motoneuronale permettrait de réduire la dimensionalité du contrôle tout en permettant un certain degré de flexibilité nécessaire pour adapter le mouvement aux contraintes de la tâche.

Chapitre 3 : Flexibilité de la commande motrice

Plusieurs études suggèrent un recrutement spécifique d'unités motrices de manière adaptée à la tâche demandée, exploitant les nombreux degrés de liberté du système musculosquelettique (Hodson-Tole and Wakeling, 2009; ter Haar Romeny et al., 1984). D'autres études suggèrent le recrutement volontaire d'unités motrices spécifiques et indépendantes (Basmajian, 1963; Desnedt and Gidiaux, 1981; Formento et al., 2021). Toutes ces études montrent alors un contrôle flexible des unités motrices qui s'oppose à un contrôle rigide *via* une commande unique. En effet, une commande commune implique un comportement des unités motrices selon le principe de taille d'Henneman (1957). Ce principe prévoit alors un recrutement stéréotypé, rigide et non adaptable. Si près d'un siècle de recherche soutient le contrôle rigide, le niveau de flexibilité de la commande motrice reste une question ouverte de part ces preuves expérimentales de contrôle flexible.

1. La compensation pendant un exercice fatigant

La fatigue musculaire est définie comme une réduction de la capacité de production de force volontaire induite par l'exercice (Gandevia, 2001). La production de force dépend évidemment des mécanismes contractiles au sein des fibres musculaires. Cependant, un changement à n'importe quel niveau dans la chaîne de processus nerveux permettant l'élaboration de la commande motrice peut également altérer la production de force. On nomme alors fatigue périphérique la fatigue due à des processus situés au niveau ou en position distale de la jonction neuromusculaire et fatigue centrale la fatigue due à des processus situés au niveau du système nerveux central (Taylor et al., 2016). Les mécanismes contribuant à la fatigue sont alors multiples (figure 19). Mosso (1906) a quantifié la fatigue en mesurant le déplacement d'un poids soulevé par l'index et a observé une réduction similaire dans le déplacement du poids pour des contractions volontaires répétées ou pour des contractions répétées provoquées par stimulation électrique. Les auteurs ont donc observé une réduction des capacités de production de force sans qu'elle soit due à une modification de la commande nerveuse. Carpentier et al. (2001) ont également observé que la force moyenne produite à chaque décharge augmente avec la fatigue pour les unités motrices à bas seuil tandis qu'elle diminue pour les unités motrices à haut seuil. Fuglevand et al. (1999) ont observé un déplacement de la relation force-fréquence des

unités motrices vers de plus hautes fréquences en condition de fatigue, indiquant qu'une fréquence de décharge plus élevée est associée à la production de la même force. Aussi, Sogaard et al. (2006) ont montré une diminution de la commande volontaire durant le maintien d'une contraction de basse intensité. On peut citer d'autres mécanismes influençant alors la commande nerveuse comme : l'augmentation de l'activité des afférences III et IV ou la diminution de l'activité des afférences Ia (Enoka et al., 2011; Gandevia, 2001; Taylor et al., 2016). Cette baisse de la commande volontaire a été mesurée lors de brèves contractions maximales au cours de contractions soutenues. Bien que la fatigue centrale ne puisse être mesurée que lors d'efforts maximaux, ces processus de fatigue sont probablement présents aussi bien lors de contractions faibles que fortes (Taylor and Gandevia, 2008). Cependant, il est difficile de tester l'influence de ces processus sur l'exécution d'une tâche sous-maximale lorsque la commande volontaire et la capacité de production de force des fibres musculaires changent continuellement. Parallèlement, lors de contractions sous maximales, certains facteurs permettent de poursuivre la tâche malgré la fatigue (Taylor et al., 2016). Par exemple, même s'ils participent à la diminution de la commande nerveuse, l'augmentation de l'activité des afférences III et IV facilitent la réponse circulatoire et ventilatoire à l'exercice (Amann et al., 2011). Cela assure un débit sanguin musculaire et un apport en oxygène adéquat, ce qui empêche la fatigue prématurée du muscle contracté. Aussi, l'augmentation de l'EMG de surface et des potentiels moteurs évoqués par stimulation trans-crâniale suggèrent une augmentation de l'excitation des motoneurones. Enfin, le système musculosquelettique étant redondant ou abondant, une redistribution de la commande nerveuse permettrait aussi le maintien des forces par le recrutement de fibres musculaires dont les propriétés contractiles n'ont pas été altérées.

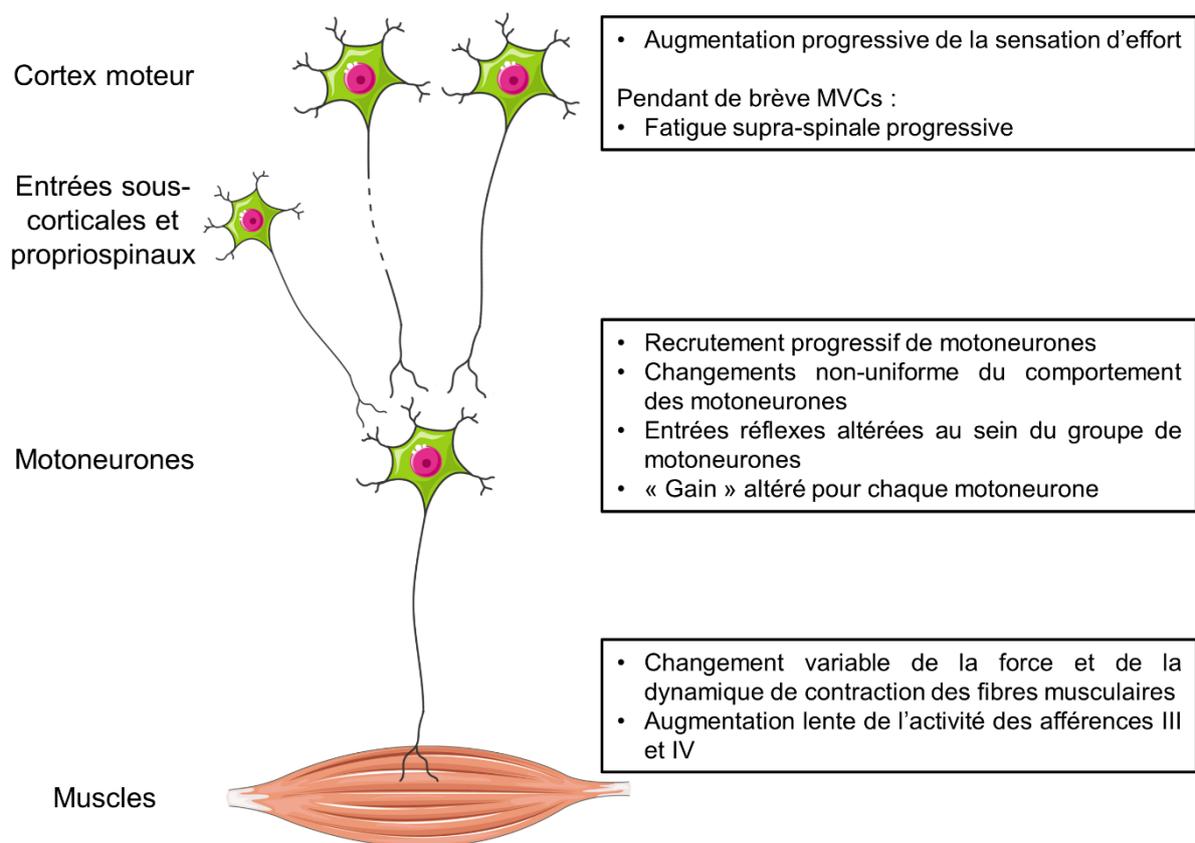


Figure 19 : Résumé des mécanismes à l'origine de la fatigue lors de contractions sous-maximales soutenues. MVC, contraction maximale volontaire. Adaptée de Taylor and Gandevia (2008).

Il existe des différences dans les processus de fatigue lors d'efforts maximaux ou sous maximaux (Taylor and Gandevia, 2008). Cependant, ce recrutement de nouvelles fibres musculaires ne peut être observé que lors d'efforts sous maximaux puisque lesdites fibres auraient déjà été recrutées lors d'efforts maximaux. Dans le cadre de cette thèse, nous nous arrêterons donc à la fatigue lors de contractions sous maximales.

1.1. À l'échelle du muscle

La compensation entre muscles lors d'une tâche fatigante a déjà été mise en évidence dans plusieurs études. Par exemple, Tamaki et al. (1998) ont enregistré l'activité EMG des trois chefs du *triceps surae* lors d'une tâche isométrique de maintien d'une force équivalente à 10% de la force maximale volontaire pendant 210 minutes (figure 20).

On remarque dans la figure 20 une alternance d'activité entre les deux gastrocnémiens ou entre le gastrocnémien médial et le soléaire. Dans cette même étude, les participants ont produit des contractions dynamiques répétitives à 10% de la force maximale volontaire. Durant cette tâche, les auteurs ont observé un signal EMG intégré diminuant significativement pour le gastrocnémien médial entre les premières et les dernières contractions. Cela semblait être compensé par une augmentation du signal EMG intégré pour le gastrocnémien latéral entre les premières et les dernières contractions. Une alternance d'activité similaire a été observée par Akagi et al. (2017) sur le même groupe musculaire.

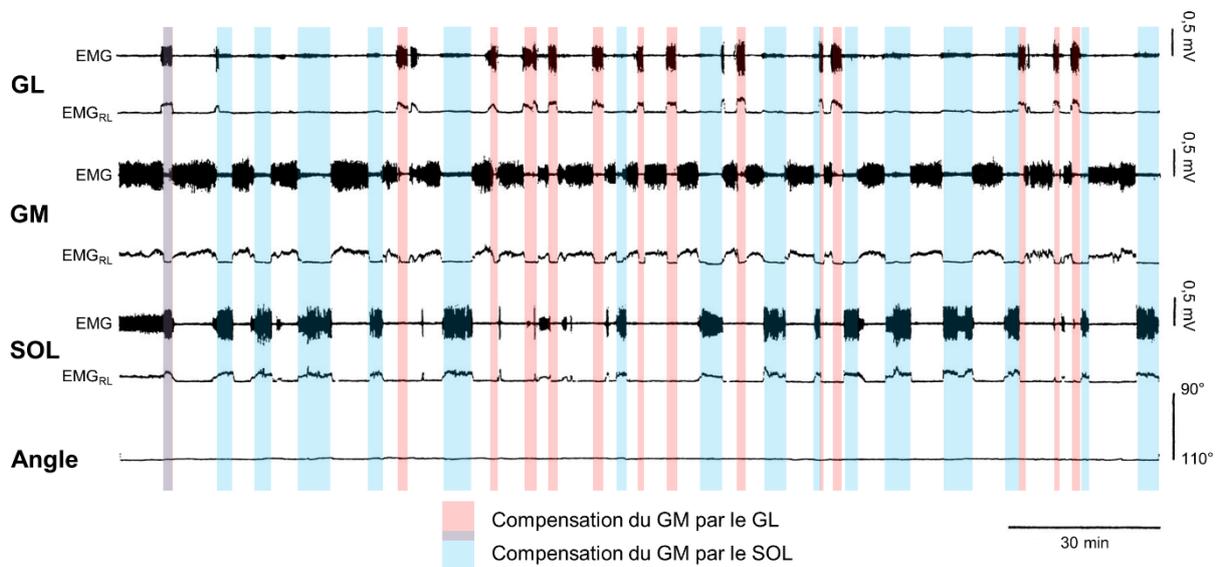


Figure 20 : Alternance d'activité EMG entre les chefs du triceps surae. Le signal EMG brut et l'EMG lissé et rectifié (EMG_{RL}) du gastrocnémien latéral (GL) et médial (GM) ainsi que du soléaire (SOL) sont enregistrés lors d'une contraction isométrique à 10% de force maximale volontaire. L'angle de la cheville est rapporté durant l'entièreté de la tâche, 90° étant la position neutre de la cheville. L'enregistrement dure 210 minutes. Les instants présentant une potentielle compensation du GM par le GL (rouge) ou du GM par le SOL (bleu) sont montrés. Adaptée de Tamaki et al. (1998).

D'autres études ont montré des résultats contradictoires sur un autre groupe musculaire. Kouzaki et al. (2002) ont enregistré l'activité EMG de trois chefs du *quadriceps* lors d'une tâche isométrique de maintien d'une force équivalente à 2.5% de la force maximale volontaire pendant 60 minutes. Les auteurs ont mesuré l'alternance d'activation musculaire en utilisant la dérivée de l'EMG intégré (figure 21A). La figure 21B représente alors le nombre moyen d'activité alternée au sein des trois paires de muscles pour chaque dizaine de minutes de la tâche. Si on remarque une activité alternée entre le droit fémoral et chacun des vastes, les deux vastes ne

présentent pas d'activité alternée. Ces observations ont été reproduites par Akima et al. (2012).

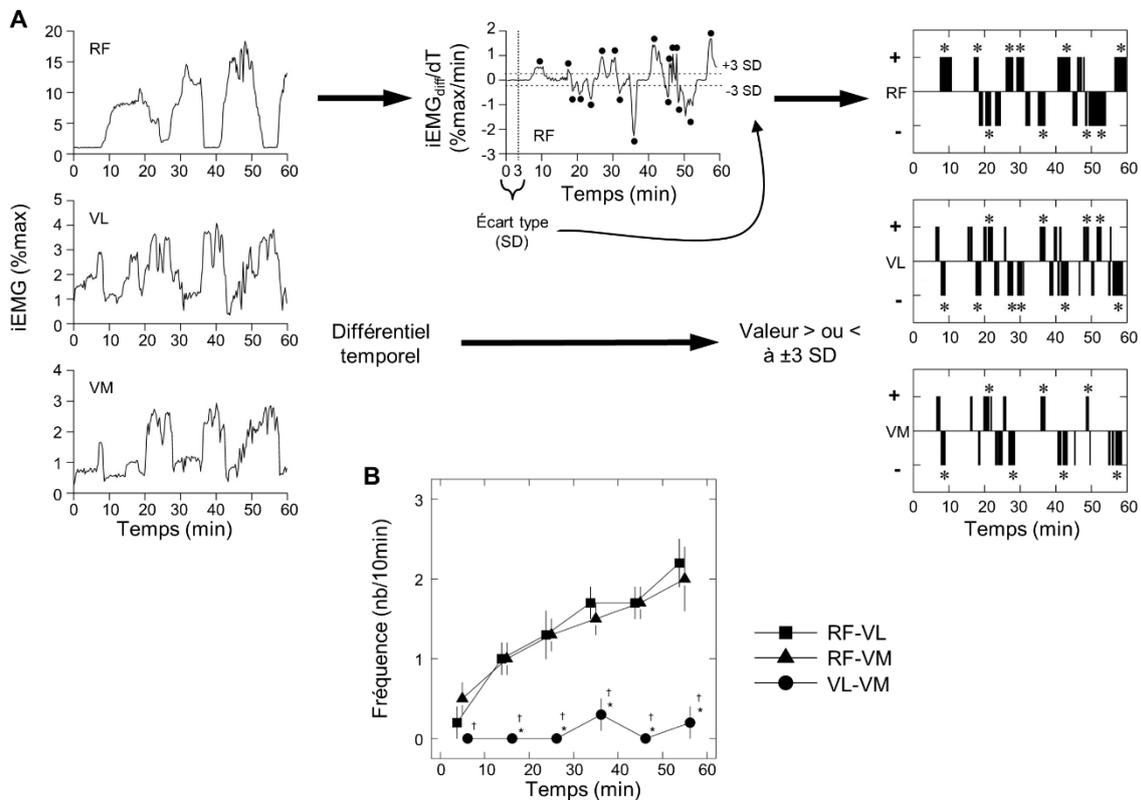


Figure 21 : Alternance d'activité EMG entre les chefs du quadriceps. A) Le signal EMG intégré (iEMG) du droit fémoral (RF), du vaste latéral (VL) et médial (VM) est représenté lors d'une contraction isométrique à 2,5% de force volontaire maximale pendant 60 minutes (gauche). La dérivée temporelle de chacun de ces signaux est alors calculée (centre, seulement les données du RF sont montrées). Tout instant où la dérivée est supérieure ou inférieure à 3 fois l'écart type est marqué respectivement d'un + ou d'un - et ce pour chaque muscle (droite). L'écart type en question est l'écart type de la dérivée lors des trois premières minutes de la tâche. B) Fréquence d'activité alternée entre les différents chefs, comptée toutes les 10 minutes. L'activité musculaire alternée entre les chefs a été définie comme le cas pour lequel les instants + et - ont été observés simultanément entre les muscles. Adaptée de Kouzaki et al. (2002).

Il est intéressant de rappeler ici que les unités motrices des deux gastrocnémiens ne partagent pas ou peu d'entrées synaptiques communes (Hug et al., 2021b), alors que les unités motrices des deux vastes partagent des entrées synaptiques communes (Laine et al., 2015). Un niveau élevé d'entrées communes entre les unités motrices des muscles peut donc représenter une contrainte nerveuse rendant moins probable (voire impossible) la redistribution de la commande nerveuse entre ces muscles. Cela expliquerait pourquoi la redistribution ne serait observée que sur les muscles dont les unités motrices partagent peu d'entrées synaptiques communes, par exemple les muscles du *triceps surae* dans les exemples précédents. À une autre échelle, on

pourrait alors aussi imaginer des compensations entre unités motrices, au sein d'un même muscle, si elles ne partagent pas les mêmes entrées synaptiques.

1.2. À l'échelle de l'unité motrice

Le comportement des unités motrices a été étudié lors de contraction fatigante. Les seuils de recrutement sont susceptibles d'être abaissés, notamment pour les unités motrices avec un seuil initialement haut (Carpentier et al., 2001). Néanmoins, l'ordre de recrutement des unités motrices ne semble pas être modifié (Adam and De Luca, 2003). De plus, au cours de tâches de maintien d'une force de faible intensité, de nouvelles unités motrices sont recrutées et les unités motrices actives peuvent être dérecrutées pendant une période, puis être activées à nouveau (Pascoe et al., 2014). Ce processus est appelé rotation ou substitution des unités motrices (Heckman and Enoka, 2012). Lorsque la rotation se produit au cours de contractions prolongées, les unités motrices à bas seuil déchargent pour des durées plus longues que les unités motrices à seuil élevé. Lorsque les unités motrices à bas seuil cessent d'être actives, elles récupèrent plus rapidement, minimisant ainsi le besoin de substitution par des unités à seuil plus élevé. Ces résultats suggèrent que même lorsque les unités motrices déchargent de façon intermittente, les petites unités motrices contribuent à la contraction pendant de plus longues périodes que les grandes unités motrices (Bawa and Murnaghan, 2009). Ces ajustements de seuil de recrutement sont attribués à des changements dans l'équilibre entre la force de la commande motrice centrale, les courants entrants persistants et l'inactivation de canaux voltage-dépendants. Ils ne sont pas considérés comme le résultat d'une stratégie de recrutement délibérée contrôlée par le système nerveux central (Westad, 2003).

Martinez-Valdes et al. (2020) ont étudié l'évolution de la fréquence de décharge des unités motrices au cours d'une contraction fatigante. La figure 22 présente un exemple représentatif de l'évolution de la fréquence de décharge des unités motrices du vaste médial. Ces auteurs ont montré deux phases distinctes dans la fréquence de décharge des unités motrices et de leurs propriétés contractiles. Dans la première phase, la fréquence de décharge des unités motrices diminue. Au contraire, la variabilité de la force reste constante. Lors de la deuxième phase, ces deux variables (fréquences et variabilités de la force) augmentent jusqu'à la fin de la contraction, c'est-à-dire l'échec à la tâche. Le point temporel marquant la séparation des deux phases, caractérisé par une cassure dans l'évolution de ces variables, prédit le temps jusqu'à épuisement. Les

propriétés contractiles des unités motrices évoluent également différemment au cours des deux phases, avec une augmentation de la force de contraction dans la première phase et une diminution dans la deuxième phase.

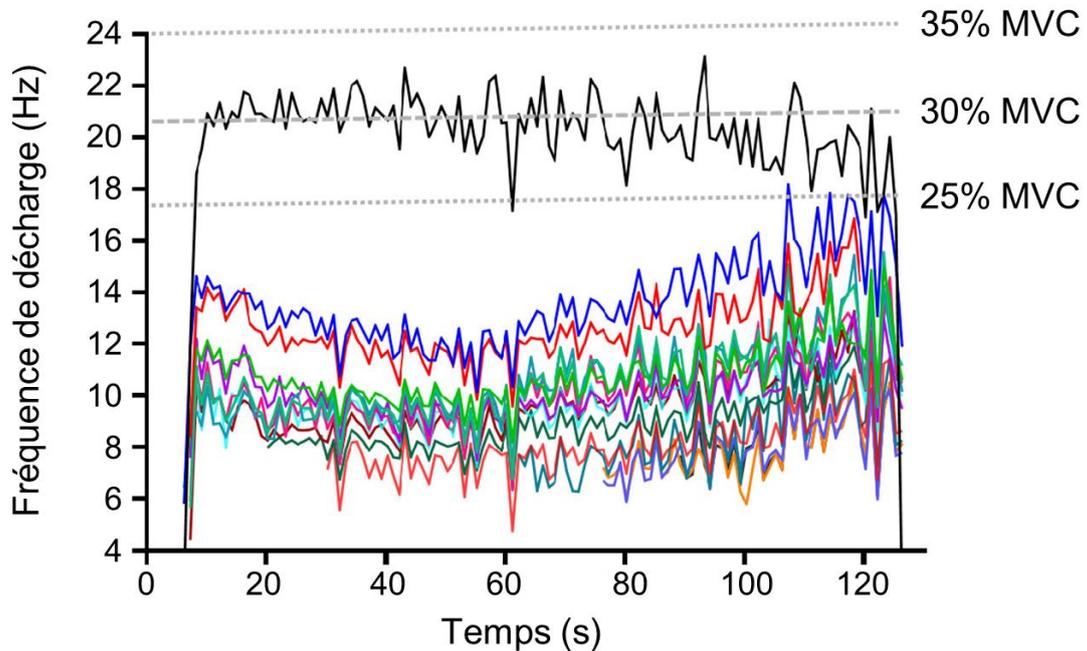


Figure 22 : Comportement des unités motrices au cours d'une contraction fatigante. Fréquence de décharge des unités motrices au cours du temps. Chaque unité motrice est représentée par une courbe de couleur différente. La force est représentée par la courbe noire. Adaptée de Martinez-Valdes et al. (2020).

Martinez-Valdes et al. (2020) ont alors suivi les mêmes unités motrices au cours de la contraction fatigante sans prendre en compte les unités motrices qui déchargeraient de manière intermittente. La compensation entre unités motrices n'est donc pas visible avec ces données. On observe, toutefois, des compensations entre certains muscles lors de ces mêmes contractions. Les compensations entre ces muscles pourraient être conditionnées à l'appartenance de leurs unités motrices, c'est-à-dire à des modules de contrôles différents rendant alors la commande rigide ou flexible. Les travaux de cette thèse se proposent de vérifier cette hypothèse.

2. Contrôle volontaire des unités motrices

2.1. Flexibilité du contrôle

Une des tâches dont la réussite dépend de la flexibilité de la commande, consiste à dissocier volontairement l'activité d'unités motrices, s'affranchissant donc d'un recrutement qui respecterait uniquement le principe de taille énoncé par Henneman (1957). Harrison et Mortensen (1962) ont présenté un recrutement et une activité maintenue, toutes deux volontaires, d'unités motrices au sein du tibial antérieur. Dans cette étude, l'activité des unités motrices était extraite d'un signal EMG intramusculaire lors de contraction à très faible intensité. Certains participants étaient alors capables de recruter et contrôler indépendamment jusqu'à six unités motrices différentes grâce à un retour visuel ou auditif de leurs activités. Les sujets étaient donc capables d'activer une unité motrice sans que les autres ne s'activent. D'autres études ont montré un contrôle indépendant d'unités motrices des muscles de la main (Basmajian, 1963; Kato and Tanji, 1972; Thomas et al., 1978) ou du biceps brachial (Illyés, 1977). Dans l'étude de Basmajian (1963), trois participants sur seize étaient même capables, après entraînement, de recruter volontairement quatre ou cinq unités motrices du muscle court abducteur du pouce, du tibial antérieur, du biceps brachial ou du muscle long extenseur des orteils lors de contraction à très faible intensité sans retour visuel ou auditif, et ce, toujours de manière indépendante aux autres unités motrices enregistrées. Ces résultats sont en contradiction avec le principe de taille puisque les unités motrices sont alors recrutées selon une commande volontaire et non selon leur taille. Cependant, les trois dimensions des forces n'ont pas été mesurées dans ces études. Les participants ont donc pu sélectionner différentes unités motrices en fonction de leurs avantages mécaniques en orientant les forces différemment (ter Haar Romeny et al., 1984). Il serait alors intéressant d'observer si ce contrôle volontaire est dissocié d'un changement de direction dans la production de force ou non. De récentes études ont tentées de reproduire ces résultats. Ainsi, Formento et al. (2021) ont proposé un protocole expérimental dans lequel des participants s'entraînaient à contrôler indépendamment trois unités motrices du biceps brachial lors de contraction isométrique, le coude ayant un angle contraint de 100° (figure 23). Ces auteurs ont développé une interface visuelle et auditive permettant de produire un retour en temps réel de l'activité des unités motrices (figure 23A). L'expérimentation commençait alors par une phase d'exploration de 30 minutes où chaque participant avait la possibilité de choisir trois unités motrices parmi celles identifiées. Cette phase était guidée par un

algorithme proposant spontanément des unités motrices ayant le potentiel pour un contrôle indépendant grâce à des analyses en composante principale. L'analyse en composante principale consistait en l'utilisation d'une matrice de factorisation non-négative sur les fréquences de décharge des unités motrices. Le choix des unités motrices était donc fait par le participant selon les unités motrices qu'il était théoriquement le plus capable de contrôler indépendamment. Une fois les trois unités motrices choisies, les participants devaient moduler leurs activités pour déplacer un curseur vers des cibles au sein d'un espace en deux dimensions. Cet espace était divisé en trois axes, dont les directions étaient séparées de 120° représentant l'activité des trois unités motrices. Ainsi, 6 cibles étaient disponibles : 3 cibles représentant l'activité unique de chaque unités motrices (T1, T2 et T3), 3 cibles représentant l'activité combinée de chaque paire d'unités motrices (T4) (figure 23A). Dès le premier jour, tous les participants étaient capables de contrôler indépendamment deux unités motrices. En moyenne, 95.6% et 79.2% des essais, avec pour objectif d'atteinte les cibles T1 et T2 respectivement, ont été réussis (figure 23B). Lorsqu'elle était sélectionnée, la cible T3 a été atteinte pour 50% des essais en moyenne (figure 23B). Les cibles T3 et T4 n'étaient pas immédiatement disponibles. Les participants devaient dépasser un seuil de trois essais réussis par minute avant que la cible T3 puis la cible T4 soient ajoutées. L'ordre de recrutement des unités motrices était alors très différent lors de ces tâches comparées à une contraction isométrique classique où il est nécessaire d'atteindre et de maintenir un niveau de force spécifique (figure 23C). Ce protocole expérimental a duré 6 jours au cours duquel les participants ont vu leurs performances s'améliorer jusqu'à aboutir au contrôle d'un clavier virtuel, à l'aide de ces trois unités motrices, afin d'écrire une phrase. La capacité des participants à activer et moduler volontairement l'activité des trois unités motrices sélectionnées suggère l'existence de plusieurs commandes nerveuses descendantes convergeant simultanément vers un seul muscle. On peut alors supposer que l'analyse en composante principale effectuée sur la fréquence de décharge des unités motrices a permis d'identifier des modules de contrôle différents.

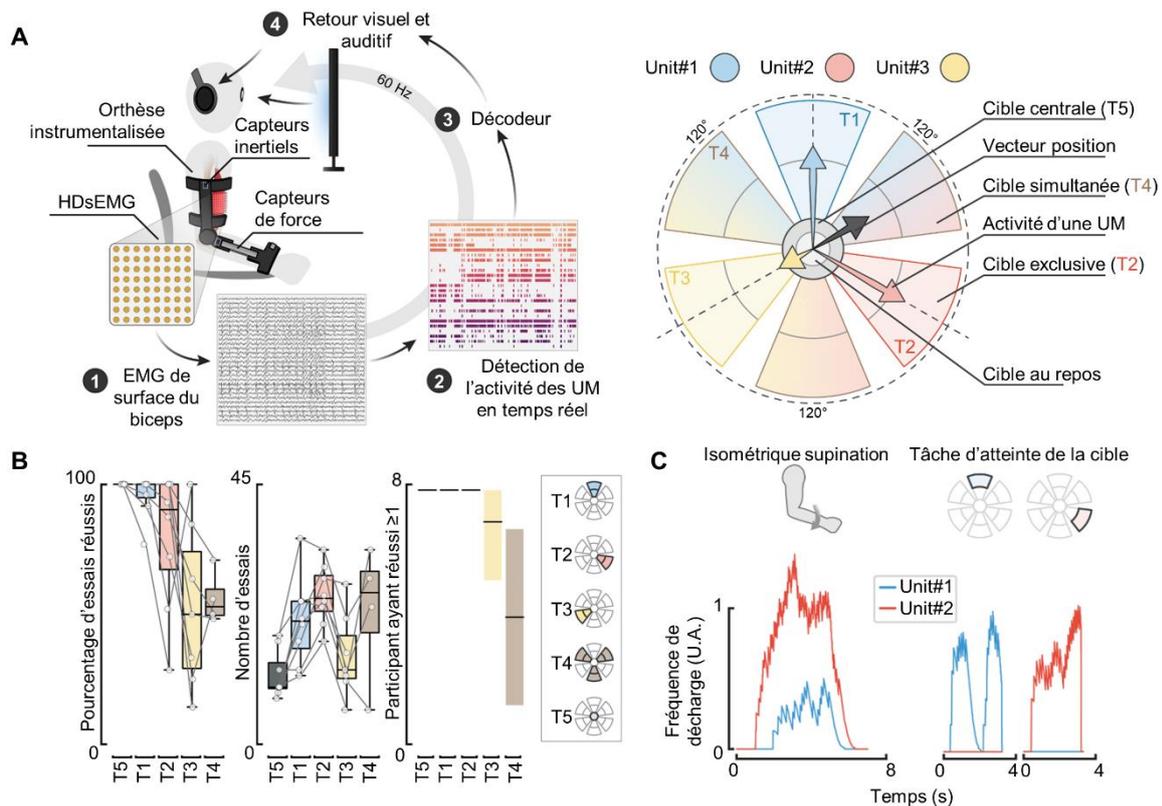


Figure 23 : Contrôle volontaire et indépendant de trois unités motrices. A) Une orthèse instrumentée permettant des contractions isométriques et la mesure des forces était posée sur les participants. Les signaux HDsEMG du biceps brachial ont permis l'identification en temps réel de l'activité des unités motrices. Un retour visuel et auditif de ces activités était alors fourni au sujet. Trois unités motrices ont été sélectionnées pour leur potentiel contrôle indépendant lors d'une phase d'exploration. Un espace en deux dimensions a alors été créé, caractérisé par trois axes dont les directions étaient séparées de 120°. Chaque axe représentait alors l'activité d'une unité motrice unique permettant d'obtenir un vecteur de position en fonction de l'activité combinée de chaque unité motrice sélectionnée. 6 cibles étaient alors disponibles : 3 cibles représentant l'activité unique de chaque unité motrice, 3 cibles représentant l'activité combinée de chaque paire d'unités motrices. B) Performance des participants lors du premier jour d'entraînement. Le graphe de gauche représente le pourcentage d'essais réussis pour chaque cible. Le graphe au centre représente le nombre d'essais effectués pour chaque cible. Le graphe de droite représente la valeur médiane et l'intervalle de confiance à 95% du nombre de participant ayant réussi au moins une fois chaque cible. C) Fréquence de décharge de l'unité motrice 1 et 2 lors d'une tâche de supination isométrique ayant pour cible un niveau de force (gauche) ou lors des tâches d'atteintes de cible (droite). On remarque alors que le principe de taille lors d'une tâche classique n'est pas respecté lors de la tâche d'atteintes de cible. Adaptée de Formento et al. (2021).

2.2. Résultats contradictoires

Si plusieurs études rapportent des résultats compatibles avec un recrutement flexible des unités motrices, des résultats contradictoires ont été obtenus par Bräcklein et al. (2022). Ces auteurs ont proposé une interface similaire permettant de rapporter l'activité en temps réel de deux unités motrices par la décomposition du signal

HDsEMG du tibial antérieur (figure 24A). Les participants devaient d'abord réaliser une flexion dorsale de la cheville à 10% de force maximale volontaire. À partir de la décomposition du signal EMG, quatre unités motrices ont été sélectionnées : deux unités motrices ayant un faible seuil de recrutement et deux unités motrices ayant un seuil de recrutement élevé (figure 24A et 24B). Les participants devaient ensuite déplacer un curseur vers des cibles au sein d'un espace en deux dimensions (figure 24A). La position de ce curseur était déterminée par la fréquence de décharge de deux unités motrices (abscisse pour l'unité motrice 1 et ordonnée pour l'unité motrice 2). Ces deux unités motrices étaient choisies parmi les quatre sélectionnées (figure 24A). Pour la condition 1, les deux unités motrices ayant un faible seuil étaient choisies. Pour la condition 2, les deux unités motrices ayant un seuil élevé étaient choisies. Enfin, pour la condition 3, les unités motrices avec, respectivement, le seuil le plus bas et le plus haut étaient choisies. Trois cibles étaient définies, une cible privilégiant l'activité de l'unité motrice au seuil de recrutement le plus bas parmi les deux (MU1), une cible privilégiant l'activité de l'unité motrice au seuil de recrutement le plus haut (MU2) et une cible demandant l'activation conjointe des deux unités motrices choisies (1&2) (figure 24A). Deux événements étaient alors mesurés : si l'angle de la cible était atteint ou si la cible était atteinte (figure 24A). Les résultats des cinq derniers jours d'entraînement à ces tâches sont alors présentés dans la figure 24C. Au cours de ces entraînements, un succès était comptabilisé lorsqu'au moins l'angle de la cible était atteint. 76%, 78% et 94% des essais réussis ayant pour cible MU1, l'ont été sans que l'unité motrice 2 ne soit activée une seule fois et ce pour les conditions 1, 2 et 3 respectivement. Au contraire, il n'y a eu que de 7%, 2% et 1% de toutes les tentatives réussies vers MU2 sans activer l'unité motrice 1 dans les conditions 1, 2 et 3 respectivement. Cela peut se lire par le taux d'atteinte de l'angle vers MU1 ou 1 & 2 alors que la cible prévue était MU2 (figure 24C ; 5.4+106% pour la condition 1, 6+127% pour la condition 2 et 8.9+195% pour la condition 3). Le trajet du curseur, et donc les fréquences de décharge, typiquement observées pour les unités motrices 1 et 2 sont représentées dans la figure 24D pour un participant représentatif. On peut alors voir que le principe de taille est respecté lors du recrutement mais plus lors du dé-recrutement. Ce changement d'ordre dans le dé-recrutement peut s'expliquer par les neuromodulations envoyées aux unités motrices. Il a été vu que ces neuromodulations peuvent être des courants entrants persistants abaissant le seuil de recrutement des unités motrices en augmentant leurs excitabilités (Heckman and Enoka, 2012). Ces

neuromodulations peuvent donc provoquer un auto-entretien de l'activité des unités motrices et un dé-recrutement à un niveau de force plus faible que le recrutement (Heckman et al., 2005). Cependant, les signaux engendrant les courants entrants persistants agissent de manière tellement diffuse qu'ils touchent probablement toutes les unités motrices du muscle en même temps (Johnson and Heckman, 2014). L'unité motrice 1 et 2 devraient donc être affectées de la même manière. L'influence des courants entrants persistants pourrait être focalisée par des inhibitions locales supprimant les effets de ces courants à certaines unités motrices (Heckman et al., 2008). Ces résultats suggèrent fortement que les sujets n'avaient pas tendance à trouver ou à opter pour une stratégie de contrôle qui repose sur un recrutement flexible des unités motrices. En revanche, la stratégie de contrôle établie semblait être basée sur des entrées synaptiques communes à la paire d'unités motrices, combinée à des changements intrinsèques de l'excitabilité des unités motrices dus à la neuromodulation et à l'inhibition. Le recrutement des paires d'unités motrices serait ainsi rigide mais le dé-recrutement flexible.

Il est intéressant de rappeler ici la notion des synergies motoneuronales. Le système nerveux contrôlant les unités motrices par groupe, ou module, deux unités motrices auront un comportement respectant le principe de taille seulement si elles partagent des entrées synaptiques. La différence entre les études de Bräcklein et al. (2022) et Formento et al. (2021) serait donc l'appartenance des unités motrices au même module dans le cas de la première étude et à des modules différents dans le cas de la deuxième étude. Pour vérifier cette hypothèse, une étude est nécessaire. Il faudrait ainsi vérifier la nécessité pour deux unités motrices d'appartenir à des modules différents afin de pouvoir les contrôler indépendamment. Les travaux de cette thèse se proposent de le vérifier.

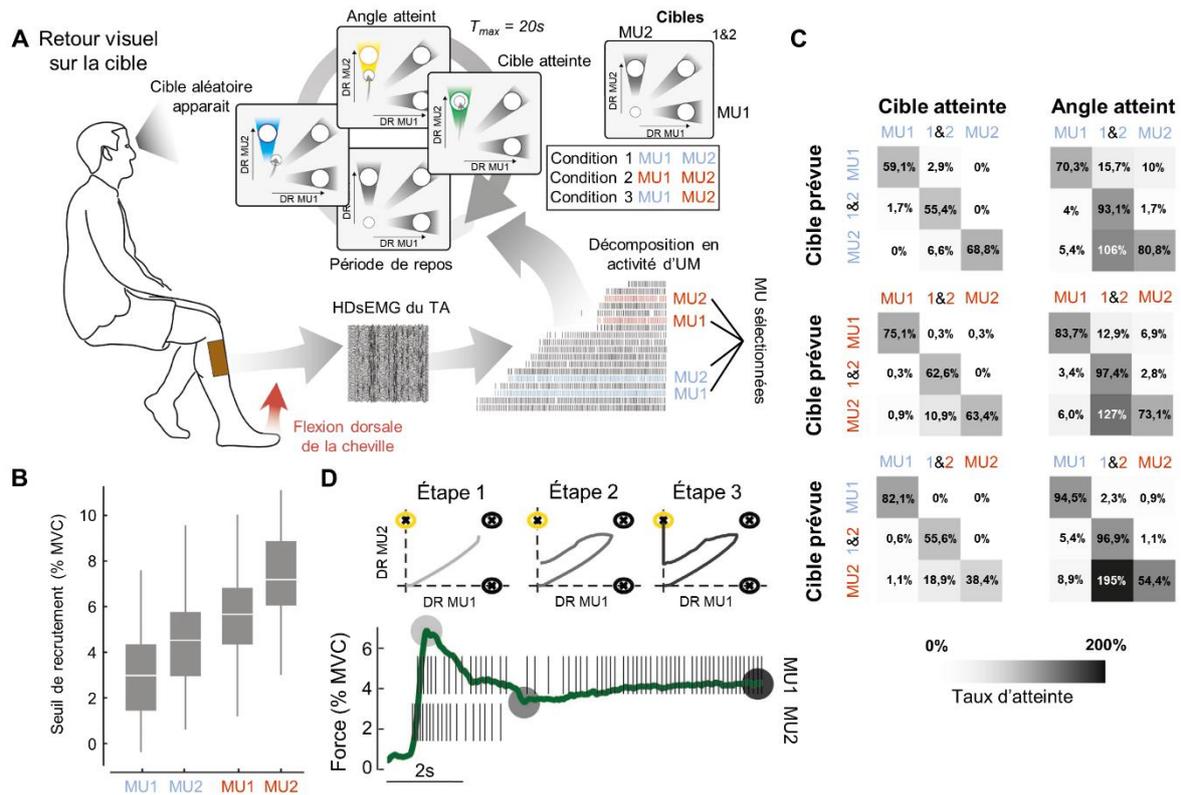


Figure 24 : Rigidité du contrôle volontaire des deux unités motrices. A) Les signaux HDsEMG du tibial antérieur (TA) sont décomposés en temps réel lors de flexion dorsale isométrique. 4 unités motrices sont choisies : 2 dont le seuil de recrutement est bas et 2 dont le seuil de recrutement est haut. Les participants ont alors un retour visuel de l'activité de deux unités motrices parmi les 4 via un curseur évoluant dans 2 dimensions. La position de ce curseur en abscisse et en ordonnée était déterminée par la fréquence de décharge de deux unités motrices respectivement. Trois cibles étaient définies, une cible privilégiant l'activité de l'unité motrice au seuil de recrutement le plus bas (MU1), une cible privilégiant l'activité de l'unité motrice au seuil de recrutement le plus haut (MU2) et une cible demandant l'activation conjointe des deux unités motrices choisies (1&2). Les participants devaient alors déplacer le curseur vers la cible à chaque essai. Trois conditions ont ainsi été définies : la première étant avec les deux unités motrices ayant un seuil de recrutement faible, la deuxième étant avec les deux unités motrices ayant un seuil de recrutement haut et la troisième étant avec l'unité motrice ayant le recrutement le plus bas et celle le plus haut parmi les unités motrices sélectionnées. B) Quartiles et valeur médiane des seuils de recrutement des quatre unités motrices sélectionnées. C) Les taux d'atteintes intentionnelles et involontaires des cibles et des angles sont indiqués pour les cibles d'intérêts MU1, MU2 et 1&2 au cours des 5 derniers jours d'entraînement pour tous les sujets. Les taux de réussite supérieurs à 100 % peuvent être atteints pour les réussites involontaires lorsque les sujets sont revenus sur la cible prévue avant la fin de l'essai. L'intensité de la couleur correspond au taux de réussite. D) Les trois étapes pour atteindre la cible MU2 pour un essai représentatif. La position du curseur dans l'espace est représentée (haut) ainsi que le patron de décharge des unités motrices et la force produite (bas). Le sujet a utilisé une approche en trois étapes pour réaliser la tâche cible : étape 1 : augmentation de la force pour recruter de manière ordonnée les deux unités motrices ; étape 2 : réduction de la force jusqu'à ce que l'unité motrice 1 cesse de décharger alors que le curseur est placé le long de l'axe vertical ; étape 3 : augmentation légère de la force à nouveau pour manœuvrer le curseur à l'intérieur de MU2. Les cercles gris marquent les valeurs de force caractéristiques de chaque étape. Adaptée de Bräcklein et al. (2022).

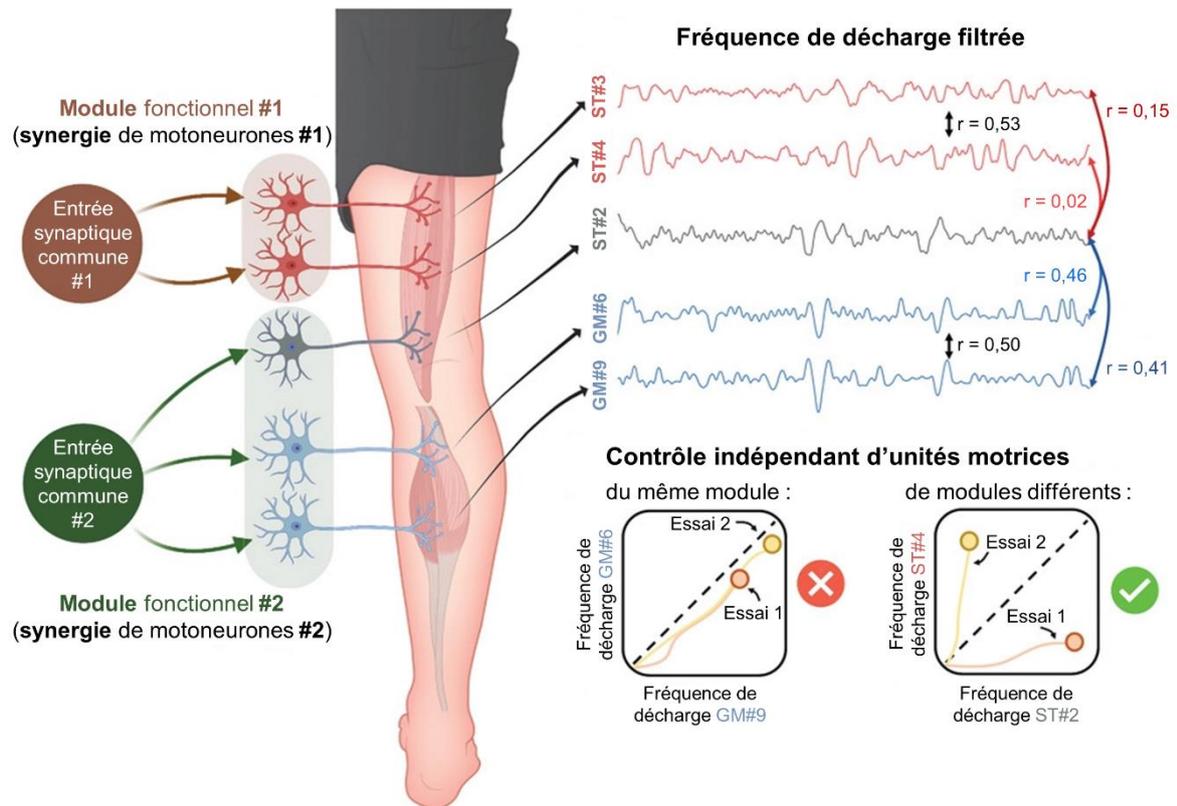


Figure 25 : Prédiction des résultats lors d'un contrôle indépendant d'unités motrices par le prisme de la théorie des synergies motoneuronales. Des unités motrices identifiées provenant du semi-tendineux (ST) ou du gastrocnémiens médial (GM) ont été regroupées en module de contrôle grâce à la corrélation croisée de leurs fréquences de décharge filtrées. On prévoit alors que les unités motrices provenant du même module, par exemple la 6^{ème} et la 9^{ème} unité motrice du GM, ne présenteront pas de contrôle indépendant. Au contraire, les unités motrices provenant de modules différents, par exemple la 2^{ème} et la 4^{ème} unité motrice du ST, présenteront un contrôle indépendant. Adaptée de Hug et al. (2023).

Synthèse

La réduction des dimensions de contrôle implique une rigidité de la commande des unités motrices partageant une commande commune. Cette rigidité implique le respect du principe de taille d'Henneman et devrait être visible lors de tâche particulière. Lors d'une contraction fatigante, une redistribution de la commande nerveuse permettrait le maintien des forces par le recrutement de fibres musculaires dont les propriétés contractiles n'ont pas été altérées. Cette redistribution n'a été observée que sur des muscles dont les unités motrices partagent peu d'entrées synaptiques communes selon d'autres études. De la même manière, le contrôle volontaire et indépendant d'unités motrices a été observé dans plusieurs études. Il semble cependant être limité lorsque les unités motrices partagent les mêmes entrées synaptiques. Ainsi, lors de ces tâches, la redistribution de la commande ou le contrôle indépendant d'unités motrices ne devrait être possible que pour des unités motrices appartenant à des modules différents et donc ayant une commande flexible entre eux. Les travaux de cette thèse se proposent alors de vérifier ces deux hypothèses.

Objectifs expérimentaux

La question de la flexibilité du contrôle des unités motrices est toujours ouverte. Plusieurs études suggèrent un comportement rigide des unités motrices, respectant le principe de taille d'Henneman (1957), ainsi qu'un partage des mêmes commandes nerveuses à l'échelle de toutes les unités motrices d'un muscle (De Luca and Erim, 1994; Henneman and Mendell, 1981). À l'opposé, certaines études suggèrent que les unités motrices innervant un même muscle ne partagent pas toutes les mêmes commandes, expliquant ainsi certaines divergences par rapport au principe de taille (Basmajian, 1963; Formento et al., 2021; Marshall et al., 2022). De la même manière, des compensations lors d'une contraction fatigante ont été observées mais uniquement entre certains muscles (Kouzaki et al., 2002; Tamaki et al., 1998), connus pour ne recevoir qu'un faible pourcentage de commandes nerveuses communes (Hug et al., 2021b). Il semble donc que la flexibilité du contrôle des unités motrices soit conditionnée à la présence d'une commande commune ou non.

L'objectif global de cette thèse est de mieux comprendre la flexibilité du contrôle des unités motrices innervant des muscles d'un même groupe musculaire lors de tâches mono-articulaires. Plus précisément, l'objectif est de déterminer les conditions nécessaires permettant au système nerveux central d'exploiter la redondance du système musculosquelettique. Pour ce faire, nous avons utilisé une technique de décomposition des signaux HDsEMG afin d'accéder à l'activité des unités motrices. Les travaux expérimentaux de cette thèse peuvent se diviser en deux parties. La première partie se propose d'étudier la flexibilité de la commande nerveuse lors d'une contraction soutenue fatigante. La deuxième partie se propose d'étudier la flexibilité du recrutement des unités motrices *via* un protocole expérimental permettant de contrôler leur activité en temps réel.

L'étude #1 interroge les phénomènes de compensation entre muscles au sein d'un groupe musculaire lors d'une tâche fatigante. Nous avons considéré la compensation comme une redistribution de la commande nerveuse entre les muscles. Elle devrait donc être limitée aux muscles dont les unités motrices ne partagent pas la même commande nerveuse. Plus précisément, nous avons testé l'hypothèse qu'une redistribution de la commande serait uniquement observée entre les muscles gastrocnémiens et donc qu'aucune redistribution ne serait observée entre les vastes.

Objectifs expérimentaux

L'étude #2 présente le développement d'un logiciel permettant l'identification en temps réel des unités motrices à partir de l'HDsEMG. Ce logiciel se base sur l'application d'un filtre sur des segments du signal EMG en cours d'enregistrement permettant de remonter à l'activité des unités motrices. Les performances de cette interface ont été décrites et validées en fonction des paramètres initiaux de décomposition des signaux. Cette interface a pour vocation d'être mise à disposition en accès libre (open source). Cette étude 2 était une étape nécessaire pour l'étude suivante portant sur le contrôle volontaire des unités motrices.

L'étude #3 examine le contrôle volontaire d'unités motrices au sein de différentes paires. Les paires d'unités motrices ont été choisies en fonction du niveau de commande commune entre ces unités motrices. Elle se base sur l'interface utilisateur validée dans l'étude #2 pour présenter des retours visuels de l'activité des unités motrices. Nous avons testé l'hypothèse que l'activité d'unités motrices qui ne partagent pas ou peu de commandes communes devrait pouvoir être dissociée volontairement. À l'inverse, l'activité de deux unités motrices partageant un haut niveau de commandes communes ne devrait pas pouvoir être dissociée volontairement.

Méthodes expérimentales

Dans chacune des études de cette thèse, les analyses se sont basées sur l'activité des unités motrices provenant de deux groupes musculaires : le *triceps surae* et le *quadriceps*. La comparaison de ces deux groupes musculaires est intéressante puisque le système nerveux central semble les contrôler de manière différente. Alors que le vaste médial et le vaste latéral semblent partager une proportion importante des commandes qu'ils reçoivent (Laine et al., 2015), les deux gastrocnémiens semblent être contrôlés de manière plus indépendante (Hug et al., 2021b). Une configuration expérimentale adaptée à chacun de ces groupes musculaires a été mise en place. Dans la suite de cette partie, nous ferons référence au protocole du *triceps surae*, au cours duquel les participants réalisaient des flexions plantaires, et au protocole du *quadriceps*, au cours duquel les participants réalisaient des extensions du genou.

1. Procédure expérimentale.

Lors des trois études, les expérimentations ont été réalisées sur la jambe droite pour chaque participant. Pour le protocole du *triceps surae*, les participants étaient assis sur un ergomètre (Biodex System 3 Pro, Biodex Medical, Shirley, NY) avec les hanches fléchies à 80° (0° étant la position neutre) et la jambe droite tendue. L'angle de la cheville était de 10° de flexion plantaire (0° étant le pied perpendiculaire à la jambe). Pour le protocole du *quadriceps*, les participants étaient assis sur le même ergomètre avec les hanches fléchies à 80° et le genou droit fléchi à 80° (0° étant une extension complète). Pour limiter les compensations entre les articulations, des sangles inextensibles ont été utilisées pour immobiliser le torse, le pelvis et la cuisse du côté droit. Le positionnement des participants est illustré sur la figure 26. Pour les deux protocoles, l'expérimentation commençait avec un échauffement standardisé. On demandait alors aux participants de produire cinq flexions plantaires ou cinq extensions du genou de 3 secondes à 50%, 60%, 70% et 80% puis trois contractions à 90% de la force maximale subjective. Après 1 à 2 minutes de repos, les participants produisaient des contractions maximales volontaires (MVC) de 3-4 secondes avec 60 secondes de récupération entre chacune. Le couple de force maximal durant la MVC était alors défini comme le maximum des moyennes locales sur une fenêtre glissante de 250 ms. La suite de la procédure expérimentale varie en fonction des études et est détaillée dans la partie matériels et méthodes de chaque étude de cette thèse. Durant

ces trois études, les différents retours visuels ont été affichés sur un écran. Le signal mécanique du couple de force était échantillonné à 2048 Hz en utilisant le même système d'acquisition que pour le signal électromyographique (EMG-Quattrocento, 400 voies amplificateur EMG ; OT Bioelettronica, Italy).

2. Electromyographie de surface.

Durant les travaux de cette thèse, les signaux HDsEMG du *triceps surae* ou du *quadriceps* ont été enregistrés. Pour chaque protocole, des grilles adhésives de 64 électrodes ont été utilisées [13x5 électrodes recouvertes d'or avec une électrode absente dans un coin et une distance inter-électrodes de 8 mm (ELSCH064NM2 ; SpesMedica, Italy ou GR08MM1305 OT Bioelettronica, Italy)]. Préalablement au placement des grilles, la peau des participants était rasée et nettoyée avec un gel abrasif (Nuprep, Weaver and company, USA). L'adhésion des grilles sur la peau se faisait au moyen d'une mousse bi-adhésive dont les cavités ont été remplies d'une crème conductrice pour faciliter le contact peau-électrode (SpesMedica, Battipaglia, Italy). Enfin, pour s'assurer du contact entre la peau et les électrodes au cours de l'expérimentation, une bande élastique de 10 cm de large était placée autour des électrodes. Une électrode bracelet humidifiée a également été placée autour de la cheville controlatérale pour servir de terre au système d'enregistrement.

Durant le protocole du *triceps surae*, les signaux EMG du gastrocnémiens latéral (GL) et médial (GM) ont été enregistrés. Les grilles étaient placées au centre de chaque muscle de sorte que la longueur de la grille soit le plus possible dans l'orientation connue des fibres musculaires. Pour la première étude, une grille a aussi été placée en regard du compartiment latéral du soléaire (SOL), juste en dessous de la jonction myotendineuse du GL. Durant le protocole du *quadriceps*, les signaux EMG du vaste latéral (VL) et médial (VM) ont été enregistrés. Les grilles étaient placées au centre de chaque muscle, le plus possible avec la même orientation que les fibres musculaires. Pour la première étude, une grille a aussi été placée en regard du muscle droit fémoral (RF) à environ 75% de la distance entre la partie supérieure de la patella à la partie antérieure et supérieure de l'os iliaque. Pour chaque expérimentation, une électrode de référence était placée sur la patella ou sur le tibia de la jambe étudiée (Kendall Medi-Trace, Canada). Le placement des électrodes est illustré pour chaque étude sur la figure 26.

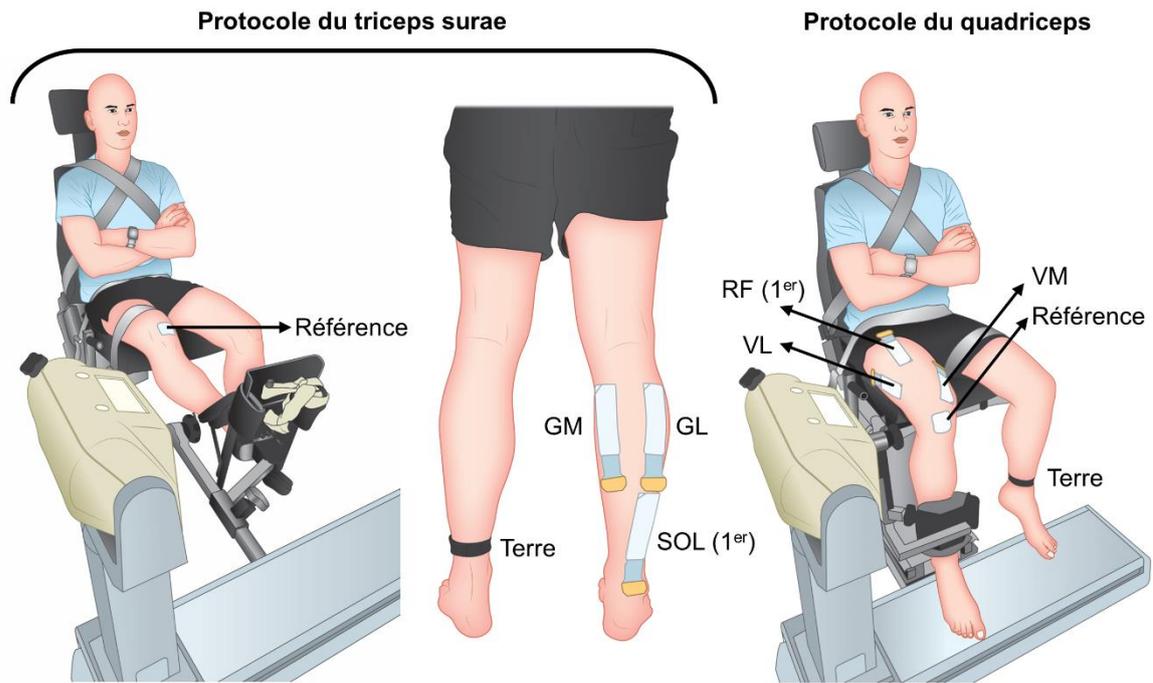


Figure 26 : Positionnement des participants et places des grilles HDsEMG. Le positionnement des participants pour les deux protocoles est montré. Le positionnement des grilles est également montré pour le vaste latéral (VL), le vaste médial (VM), le gastrocnémiens latéral (GL), le gastrocnémiens médial (GM), le droit fémoral (RF), le soléaire (SOL). Le chiffre entre parenthèse, à côté de la légende d'un muscle, indique si la grille a été posée dans une seule des trois études en spécifiant l'étude en question. Les électrodes de référence et de terre sont également affichées.

Le signal EMG était enregistré en mode monopolaire et filtré avec un filtre passe-bande de 10 à 500 Hz. Un système d'acquisition à 400 voies a permis l'enregistrement des signaux à une fréquence d'échantillonnage de 2048 Hz (EMG-Quattrocento, 400 voies amplificateur EMG ; OT Bioelettronica, Italy).

3. Décomposition du signal EMG en activité d'unités motrices.

3.1. Le signal électromyographique.

L'électromyographie est la mesure du signal électrique généré par un muscle lorsqu'il se contracte (Merletti and Muceli, 2019). Cette activité électrique provient des potentiels d'action qui se propagent le long des fibres musculaires actives. Comme vu précédemment, les fibres musculaires sont regroupées en unités motrices qui représentent l'unité de contrôle de la contraction. Chaque potentiel d'action émis par un motoneurone α active l'ensemble des fibres musculaires qu'il innerve. Le signal EMG est un signal interférentiel qui correspond à la somme des potentiels d'action des

unités motrices actives (Day and Hulliger, 2001) alors que la commande nerveuse produite pour activer le muscle (*neural drive*) correspond à la somme des potentiels d'action des motoneurones α qui innervent ce muscle (Figure 27).

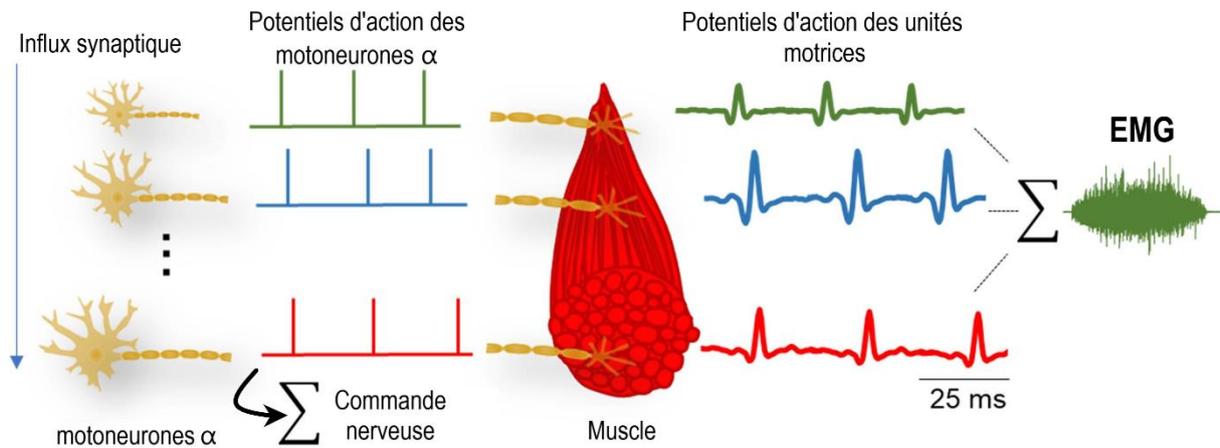


Figure 27 : De la commande nerveuse au signal EMG interférentiel. Chaque motoneurone a déchargé une série de potentiels d'action (gauche) qui sera transmis à chaque fibre musculaire innervée par ce motoneurone. Ces fibres musculaires déchargent alors et la somme de leurs potentiels musculaires constituent le signal EMG interférentiel. Le signal EMG enregistré correspond à la somme des potentiels d'action des unités motrices tandis que la somme des potentiels d'action des motoneurones α correspond à la commande nerveuse envoyée au muscle. Adaptée de Del Vecchio et al. (2020).

L'amplitude et les propriétés spectrales de l'EMG de surface sont souvent utilisées pour mesurer indirectement la commande nerveuse envoyée au muscle. Néanmoins, il est important de rappeler que ces paramètres sont influencés par des facteurs physiologiques et non physiologiques indépendants de la commande nerveuse, ce qui complique l'interprétation du signal EMG interférentiel (Farina et al., 2004). Parmi les facteurs qui impactent le signal EMG, nous pouvons citer le volume conducteur entre les électrodes et le muscle, la géométrie du muscle, la diaphonie musculaire ou encore l'annulation de phase (Farina et al., 2014a, 2004). Nous ne détaillerons pas davantage cet aspect puisque l'interprétation des résultats de nos travaux s'affranchissent de ces limites par la décomposition du signal EMG en activité d'unités motrices.

3.2. Décomposition des signaux électromyographiques.

La mesure directe de l'activité des unités motrices peut être faite *via* l'utilisation d'électrodes intramusculaires. Cette technique permet une mesure directe de l'activité d'unités motrices situées à proximité des électrodes insérées dans le muscle. Le train de potentiel d'action de chaque unité motrice enregistrée peut ainsi être identifié par

décomposition manuelle du signal, basée sur la reconnaissance de la forme des potentiels d'unité motrice (Basmajian, 1963; Martinez-Valdes et al., 2022). La limite de cette technique est sa sélectivité puisque très peu d'unités motrices peuvent être identifiées. En outre la décomposition manuelle s'avère difficile pour des niveaux de contraction élevés. Néanmoins, cette approche reste la technique de référence.

Une approche développée il y a une dizaine d'années permet de décomposer le signal EMG interférentiel mesuré par une matrice de plusieurs électrodes de surface en activité d'unités motrices (Holobar and Zazula, 2007). Cette approche mobilise des algorithmes de séparation aveugle de source (Chen et al., 2018; Farina et al., 2010; Holobar et al., 2014). L'HDsEMG permet l'acquisition de multiples signaux EMG spatialement différenciés permettant de discriminer les sources indépendantes contribuant au signal, qui sont, dans ce cas précis, l'activité des unités motrices (Farina et al., 2008a). Puisqu'il existe chez des sujets sains une relation de 1 pour 1 entre le potentiel d'action généré au sein du motoneurone α et le potentiel d'action d'unité motrice, cette approche fournit des informations sur la commande nerveuse envoyée aux muscles (Del Vecchio et al., 2017).

Dans nos travaux, nous avons mobilisé la méthode proposée par Negro et al. (2016), qui se décline en plusieurs étapes (Figure 28). En premier lieu, les signaux EMG monopolaires sont inspectés et les signaux présentant un faible ratio signal-bruit ou des artefacts sont exclus de l'analyse. En effet, ces algorithmes discriminant toutes les sources indépendantes du signal, et en premier lieu celles dont l'amplitude est la plus forte, un mauvais signal peut biaiser l'algorithme à trouver d'autres sources que l'activité des unités motrices. Le signal EMG subit ensuite une extension d'un facteur $\frac{1000}{m}$ (Holobar and Zazula, 2007), où m est le nombre de voies EMG incluses dans l'analyse. Cette extension permet d'augmenter la séparabilité d'un mélange convolutif, qui est ici le modèle permettant de décrire des signaux EMG (Negro et al., 2016). La moyenne du signal EMG est ensuite retranchée au signal puis ce dernier est « blanchi ». Cette opération consiste à réduire l'autocorrélation d'un signal en égalisant l'ensemble des valeurs de son spectre de puissance pour le rendre semblable à celui d'un signal de bruit blanc. Ces deux étapes d'extension et de blanchiment sont possibles grâce à la rareté des potentiels d'action en comparaison du taux d'échantillonnage (Negro et al., 2016). Un algorithme du point fixe est ensuite appliqué pour identifier les sources du signal EMG et donc l'activité des unités motrices. Les

Méthodes expérimentales

potentiels d'action des unités motrices sont considérés comme des éléments rares avec, pour rappel, 30-40 potentiels d'action par seconde au maximum en comparaison d'une fréquence d'échantillonnage de 2048 Hz. L'algorithme utilise alors une fonction de contraste appliquée itérativement sur le signal EMG blanchi pour estimer le niveau de rareté des éléments de la source identifiée. La boucle itérative est continuée tant que le niveau de rareté varie par rapport à la précédente itération, avec un seuil de tolérance fixé à 10^{-4} . L'objectif est d'obtenir une source indépendante de moins en moins dense en élément. L'initialisation de l'algorithme est située à l'instant où l'amplitude est la plus grande puisque c'est à cet endroit qu'il est le plus probable qu'une unité motrice ait déchargé. À ce stade, les sources estimées contiennent des hautes valeurs, considérées comme les potentiels d'action de l'unité motrice identifiée, et des basses valeurs, considérées comme des potentiels d'action d'autres unités motrices ou comme du bruit. Les valeurs sont alors catégorisées en deux classes (« potentiels d'action » et « bruit ») par une détection de maximums locaux ainsi qu'une classification en K-moyennes. Les valeurs dans la classe avec le centroïde le plus grand sont considérées comme les potentiels d'action de l'unité motrice identifiée. Un second algorithme est utilisé pour affiner l'estimation des trains de potentiels. Le filtre de l'unité motrice est itérativement recalculé (vecteur utilisé pour retrouver la source identifiée à partir des signaux EMG blanchi) et les étapes de détection de maximums locaux et de classification en K-moyennes sont répétées de telle sorte que le coefficient de variation de l'intervalle de temps entre deux potentiels d'action soit minimisé. En effet, la fréquence de décharge de l'unité motrice identifiée devrait être relativement stable lors d'une contraction à intensité constante comme celles effectuées lors de ces travaux de thèse. Enfin la qualité de l'estimation du train de potentiels d'action est déterminée en calculant le ratio entre les potentiels et le bruit (PNR) ou avec la valeur de la silhouette (SIL). Le PNR est défini comme la moyenne de la source identifiée aux instants de chaque potentiel estimé et la moyenne de la source identifiée aux instants où l'algorithme estime qu'il n'y a pas de potentiel (Holobar et al., 2014). On prend alors le logarithme décimal de cette valeur puis l'on multiplie par 10. La valeur SIL est définie comme la différence entre la somme des distances entre chaque point et le centroïde, au sein d'une classe, et la même somme calculée entre les classes (Negro et al., 2016). La valeur SIL est ensuite normalisée par la plus grande des deux sommes. Ces deux indices, PNR et SIL, se ressemblent et permettent d'estimer la fiabilité de l'identification. On définit alors un seuil à partir

duquel on peut considérer que l'estimation produite par l'algorithme est fiable. Ce seuil est souvent à 30 dB pour le PNR et à 0.9 pour le SIL (Martinez-Valdes et al., 2022).

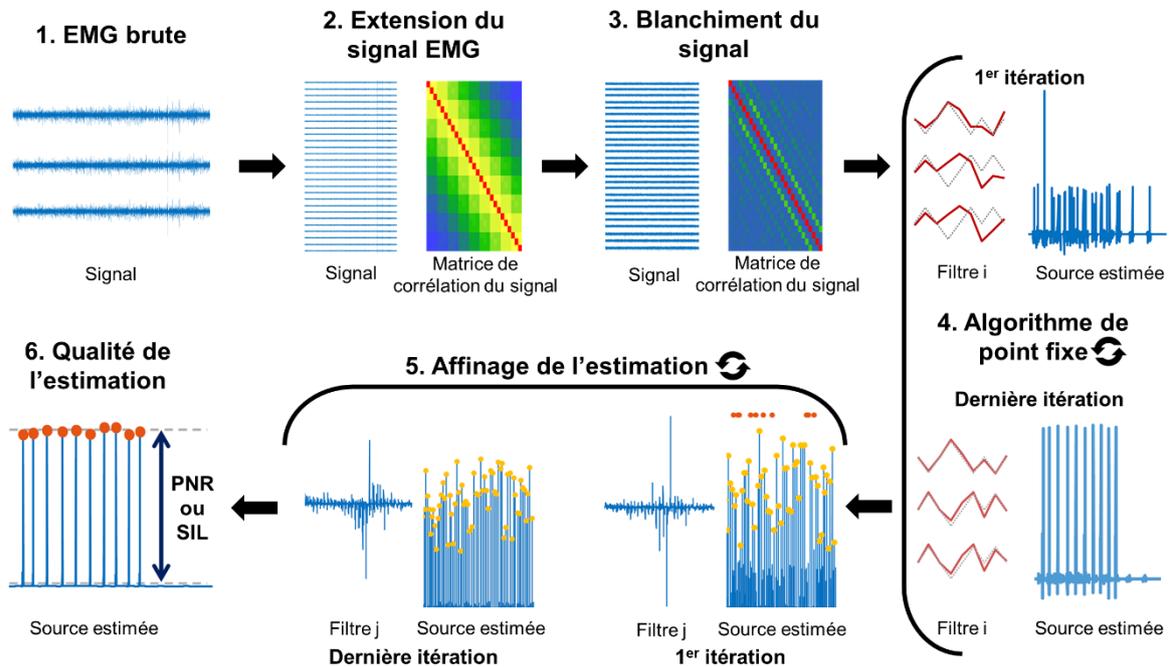


Figure 28 : La décomposition du signal EMG. Exemple représentatif sur un signal synthétique des opérations produites par l'algorithme de décomposition du signal EMG. 1) Signal synthétique produit par trois observations (trois voies EMG) de la somme de trois sources synthétiques. 2) Extension du signal synthétique (gauche), ici par un facteur 9 pour des raisons de clarté du graphe. La grille de corrélation correspondante est montrée à droite. 3) Blanchiment du signal synthétique (gauche) et sa grille de corrélation correspondante (droite). 4) Filtre (gauche) et source estimée (droite) par l'algorithme de point fixe. La première (haut) et la dernière itération (bas) sont affichées. Le filtre permet d'obtenir la source estimée par multiplication avec le signal blanchi et étendu. 5) Amélioration de l'estimation par minimisation du coefficient de variation de l'intervalle entre deux potentiels. Le filtre (gauche) et la source estimée (droite) sont affichés pour la première itération (droite) et la dernière itération (gauche). Les maxima considérés comme des potentiels sont représentés par une pastille jaune. Les potentiels qui devraient être considérés mais qui n'ont pas été détectés par l'algorithme sont matérialisés en orange. La source affichée ici est différente de celle affichée auparavant pour des raisons de pertinence d'exemple. 6) Le résultat final de l'estimation de la source est affiché. Les potentiels considérés par l'algorithme sont représentés par une pastille orange. La dernière étape consiste à calculer la valeur du PNR ou du SIL. Adaptée de Negro et al. (2016).

3.3. Édition manuelle des résultats.

Les filtres des unités motrices peuvent être recalculés grâce aux instants des potentiels d'action de chaque unité motrice. Il est donc possible de modifier un filtre en rajoutant ou en retirant manuellement des instants de décharge d'une unité motrice. Ce nouveau filtre peut ensuite être réappliqué aux signaux EMG afin de réestimer la source et ainsi

Méthodes expérimentales

les instants de décharges de l'unité motrice étudiée. Les résultats de l'algorithme de décomposition peuvent donc être encore améliorés par une édition manuelle des résultats (figure 29) (Del Vecchio et al., 2020; Hug et al., 2021a). L'édition consiste à ajouter des maximums locaux de la source que l'on considère comme étant des potentiels d'actions et à en enlever si on estime que l'algorithme a considéré à tort certains maximums locaux comme des potentiels d'action. Pour ce faire, l'opérateur se base sur la hauteur des maximaux locaux de la source estimée, sur la valeur de SIL ou de PNR mais aussi, d'après ses connaissances sur la physiologie des unités motrices, sur la régularité de l'intervalle entre deux potentiels ou sur les variations de force ou de la fréquence de décharge des autres unités motrices identifiées au même instant. Un article de consensus écrit par un groupe d'experts a récemment souligné la nécessité d'éditer manuellement les résultats de la décomposition automatique (Martinez-Valdes et al., 2022). Une critique fréquente de cette approche consiste à questionner l'impact de cette édition manuelle sur les résultats. En d'autres termes, cette étape d'édition manuelle conduit-elle aux mêmes résultats en fonction de l'investigateur et de son expérience ? Pour répondre à cette critique, nous avons mené une étude en parallèle de ma thèse dans laquelle les résultats d'une décomposition automatique de plusieurs signaux ont été communiqués à 8 expérimentateurs (dont je faisais partie) disposant d'une expérience plus ou moins importante de l'édition manuelle (Hug et al., 2021a). Chaque expérimentateur devait éditer manuellement les signaux. Les résultats ont mis en évidence une excellente concordance entre les opérateurs avec un taux de concordance médian de 99,6% pour 126 unités motrices en moyenne retenues après édition.

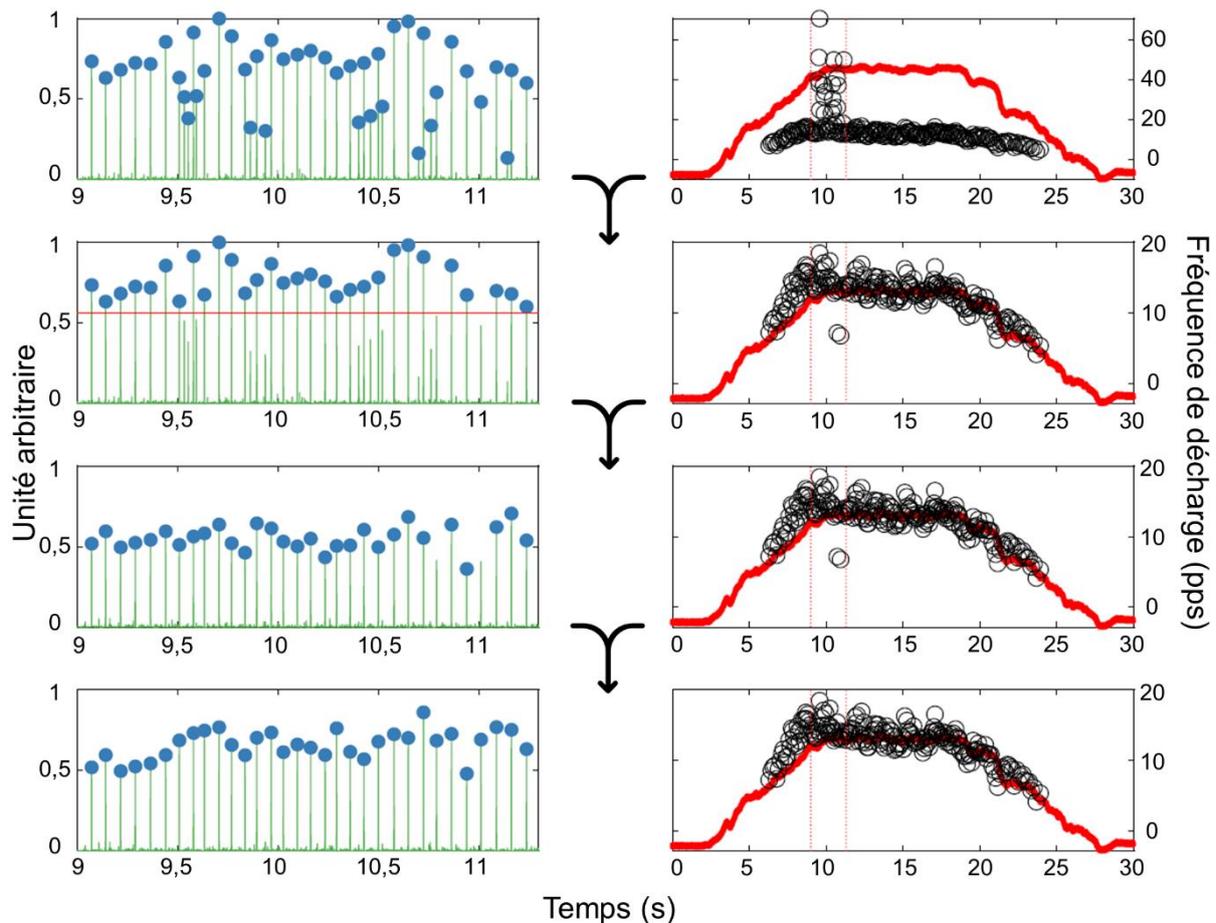


Figure 29 : Edition manuelle des trains de potentiels. La source estimée est représentée sur les graphes de gauche. Sur le graphe de droite, la fréquence de décharge instantané entre deux potentiels est représentée par des cercles noirs en potentiel par seconde tandis que la force produite est tracée en rouge. Le processus d'édition doit être lu de haut en bas. Des maximums locaux dans la source estimée ont été considérés à tort par l'algorithme comme des potentiels. Les pics sous un certain seuil sont alors retirés de l'analyse. Le filtre est recalculé à partir des potentiels restant puis réappliqué sur le signal. Il est ensuite possible d'ajouter les pics non considérés. Adaptée de Del Vecchio et al. (2020).

3.4. Limites de la technique.

La décomposition de l'EMG de surface en activité d'unité motrice est la seule technique permettant d'obtenir les activités uniques de neurones humain in vivo de manière non-invasive. Cependant, elle comporte quelques limites. En premier lieu, les algorithmes de décomposition sont biaisés vers certaines unités motrices. Les potentiels d'action de grande amplitude sont plus facilement identifiés par ces algorithmes (figure 30). En conséquence, les unités motrices les plus grosses ou celles situées très proches des électrodes seront identifiées en priorité. Aussi, on estime que cette approche détecte uniquement les unités motrices les plus superficielles. En effet, la profondeur de

détection effective des enregistrements de surface est de 1 à 2 cm, de sorte que l'HDsEMG fournit principalement des informations sur les portions superficielles des muscles (Merletti et al., 2008).

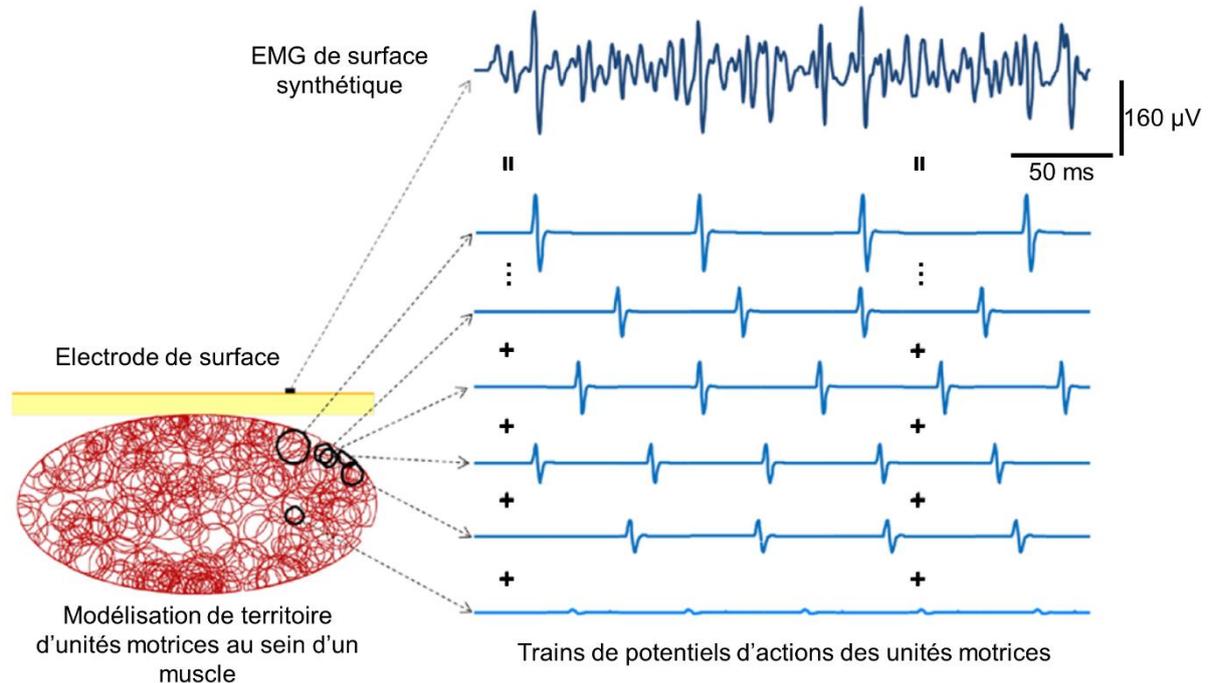


Figure 30 : Amplitude des potentiels d'action en fonction de leurs types et de leurs territoires. 500 unités motrices de différentes tailles ont été modélisées avec leurs territoires aléatoirement distribués dans la section transversale ellipsoïde d'un muscle simulé. Chaque unité motrice décharge entre 8 et 35 potentiels d'action par seconde. La somme de ces activités est montrée par le prisme d'une électrode de surface fictive. Pour plus de clarté, le train de potentiel d'action de seulement six unités motrices sur les 500 est affiché. Adaptée de Holobar et al. (2014).

Comme la forme des potentiels d'action est filtrée par le volume conducteur, l'augmentation du volume conducteur traversé permet également de réduire les phénomènes de « *cross-talk* ». L'EMG de surface est susceptible d'être parasité par les signaux EMG d'autres muscles proches de celui étudié. Il est donc théoriquement possible d'identifier l'activité d'une unité motrice appartenant à un autre muscle. Ce phénomène est néanmoins très peu probable compte tenu du fait que les unités motrices identifiées sont généralement situées très proches des électrodes de recueil. Il est tout de même possible de vérifier l'appartenance d'une unité motrice au muscle étudié. À partir du train de potentiel d'action et de l'EMG, la forme du potentiel d'action peut être estimée en moyennant le signal EMG sur des fenêtres calées sur l'instant de décharge de l'unité motrice (*spike-trigger averaging*). Ainsi, on peut calculer la forme du potentiel d'action d'une unité motrice, identifiée sur le muscle A, à partir des signaux

du muscle B. L'amplitude des potentiels d'action trouvée à partir des signaux du muscle A doit être bien plus grande qu'à partir des signaux du muscle B. Sinon on pourra conclure que l'unité motrice appartient en réalité au muscle B, mais qu'elle a été identifiée à partir des signaux du muscle A (figure 31).

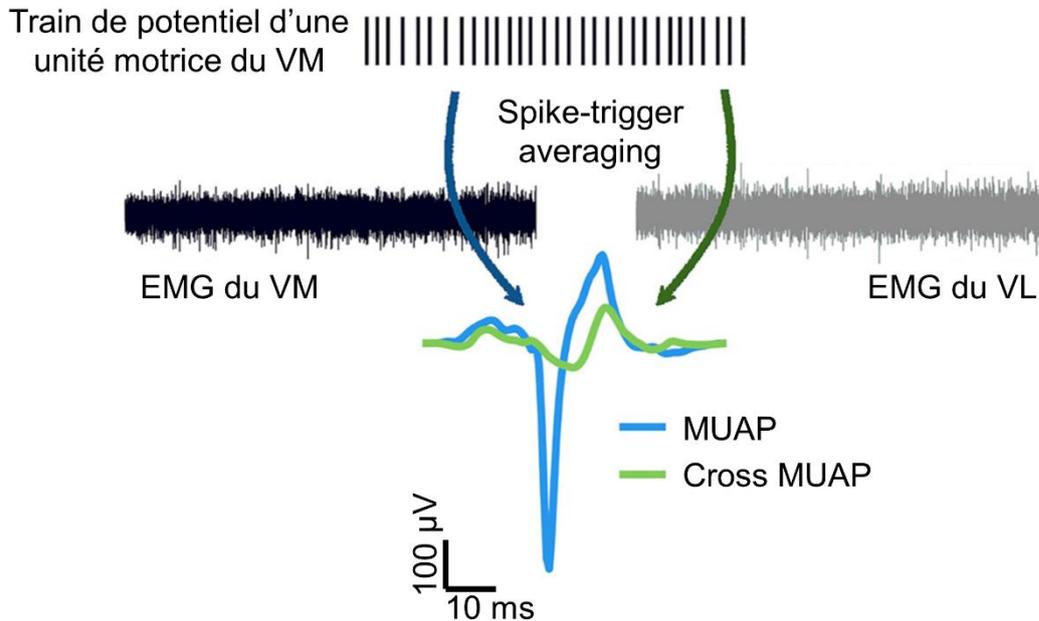


Figure 31 : Détection des unités motrices « cross-talk ». À partir du train de potentiel d'action et de l'EMG, la forme du potentiel d'action peut être estimée en moyennant le signal EMG sur des fenêtres calées sur l'instant de décharge de l'unité motrice (spike-trigger averaging). L'amplitude des potentiels d'action trouvée à partir des signaux du muscle VL est bien plus faible qu'à partir des signaux du muscle VM. Sinon on aurait pu conclure à un « cross-talk ». Adaptée de Germer et al. (2021).

Une autre critique possible de cette technique est le faible nombre d'unités motrices identifiées par rapport au nombre total d'unités motrices au sein d'un muscle. De plus, il faut préciser que, pour des hautes cibles de force, plus la contraction est intense, moins l'algorithme sera capable d'identifier un nombre important d'unités motrices (Del Vecchio et al., 2020). Cela peut être expliqué par une augmentation de la probabilité que deux potentiels soient synchrones ce qui complexifie le signal et sa décomposition. Toutefois, il est possible de positionner plusieurs grilles HDSEMG sur un même muscle pour multiplier les observations et ainsi augmenter les capacités de décomposition de l'algorithme. Des grilles HDsEMG plus larges et plus denses peuvent également permettre d'identifier un plus grand nombre d'unités motrices qui seront alors plus représentatives (Caillet et al., 2023).

Enfin, l'algorithme est plus ou moins efficace à décomposer le signal EMG en fonction de plusieurs paramètres. En premier lieu, le sexe a une influence sur les performances

Méthodes expérimentales

de l'algorithme avec moins d'unités motrices identifiées chez les femmes (Taylor et al., 2022). Les raisons pourraient être liées aux différences dans la composition des types d'unités motrices au sein des muscles cibles, à l'épaisseur du tissu adipeux sous-cutané ou encore à la taille de la section transversale du muscle. Ainsi, l'efficacité de l'algorithme est également fonction du muscle étudié notamment pour sa composition en différents types d'unités motrices, l'épaisseur du tissu adipeux sous-cutané entre le muscle et l'électrode ou encore par la distribution des territoires d'unités motrices au sein du muscle (Oliveira et al., 2022). Certains muscles, comme le gastrocnémien latéral, ont donc un signal EMG plus dur à décomposer. Cela peut s'observer sur la qualité de l'identification des unités motrices ou sur le nombre d'unités motrices identifiées (figure 32).

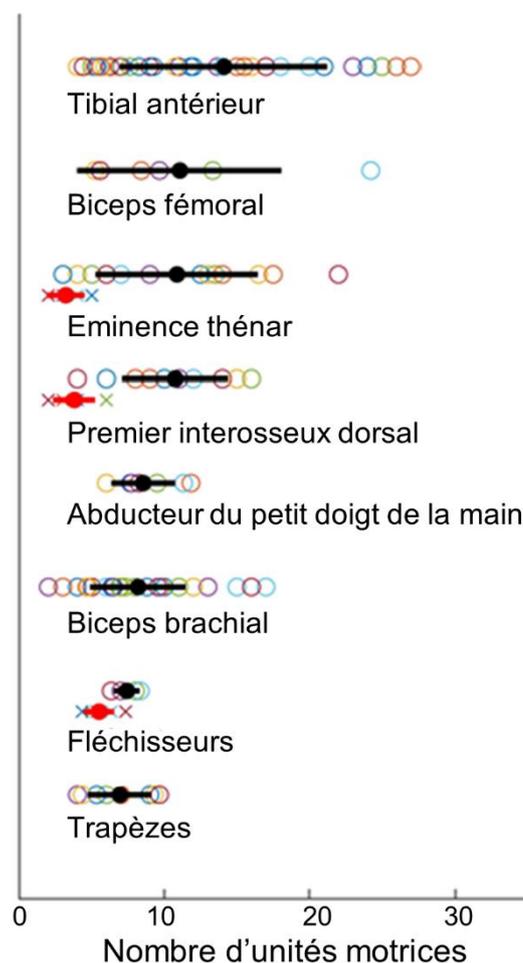


Figure 32 : Nombre d'unités motrices identifiées selon la provenance musculaire des signaux EMG. Les résultats sont montrés pour des contractions d'intensité inférieure à 20 % de MVC. La valeur moyenne est montrée par un point noir, l'écart type par une ligne noire et les données individuelles par les cercles de couleur. Des données pour les femmes sont également montrées pour certains muscles. La valeur moyenne est alors montrée par un point rouge, l'écart type par une ligne rouge et les données individuelles par des croix de couleur. Adaptée de Del Vecchio et al. (2020).

Aussi, l'algorithme se spécialise pour reconnaître les formes des potentiels d'action des unités motrices identifiées. Si cette forme change au cours de l'expérimentation, l'algorithme sera moins efficace pour reconnaître l'activité de l'unité motrice. Il est ainsi compliqué de faire des tâches impliquant un changement de la forme du potentiel d'action comme des tâches dynamiques ou avec de la fatigue (Martinez-Valdes et al., 2020). Ainsi, lors de l'étude #1, la décomposition a été exécutée deux fois, c'est-à-dire sur les premières et dernières 30 secondes de la contraction (figure 33A). Ensuite, les filtres d'unités motrices ont été appliqués itérativement sur le reste de la contraction en utilisant des fenêtres de temps courts (30 s) avec un chevauchement de 50 % jusqu'à ce que l'ensemble de la contraction de fatigue soit analysé. Cette procédure a été effectuée dans le sens avant et arrière, en commençant par les premières fenêtres de 30 secondes et les dernières fenêtres de 30 secondes, respectivement (figure 33B). Avant d'appliquer le filtre d'une unité motrice à la fenêtre de signal suivante, les trains de potentiels des unités motrices ont été visuellement inspectés et édités, et les filtres des unités motrices ont été recalculés sur la fenêtre de signal actuelle. Notre approche a permis d'identifier les unités motrices recrutées uniquement au début ou à la fin des contractions fatigantes. Cependant, en raison du suivi dans les deux directions, les unités motrices recrutées à la fois au début et à la fin de la contraction ont inévitablement été identifiées deux fois. Les trains de potentiels ont été considérés comme appartenant à la même unité motrice lorsqu'ils avaient en commun >30% des potentiels d'actions. Dans ce cas, le train de potentiels ayant le PNR le plus faible a été écarté (figure 33C). Seules les unités motrices qui présentaient un PNR >30 dB ont été retenues pour la suite de l'analyse (Holobar et al., 2014).

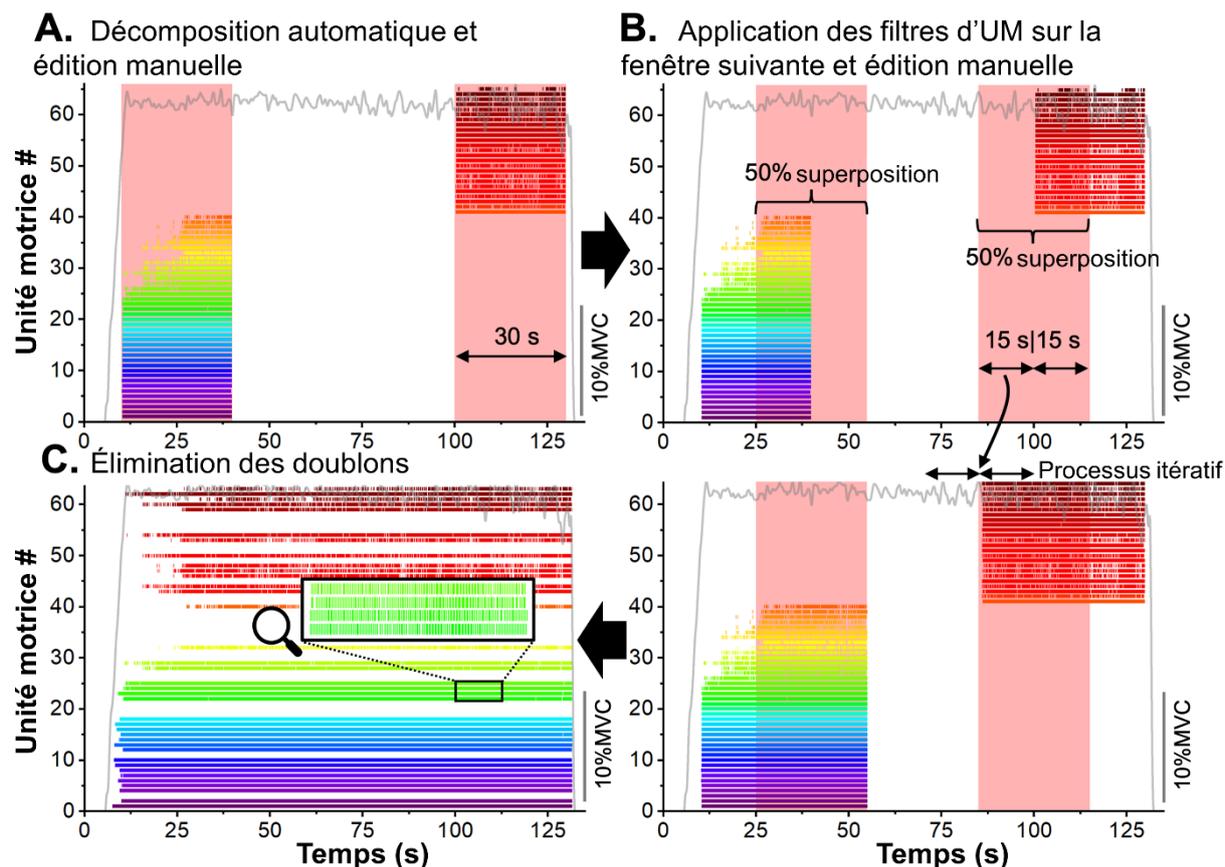


Figure 33 : Identification des unités motrices pendant la contraction fatigante soutenue. La décomposition automatique a d'abord été exécutée deux fois, c'est-à-dire sur les 30 premières et les 30 dernières secondes de la contraction (A). Ensuite, les filtres d'unités motrices ont été appliqués sur le reste de la contraction en utilisant des fenêtres temporelles courtes (30 s) avec un chevauchement de 50 % (B). Avant d'appliquer le filtre d'unité motrice à la fenêtre de signal suivante, les trains de potentiels des unités motrices ont été visuellement inspectés et édités, et les filtres d'unité motrice ont été recalculés sur la fenêtre de signal actuelle (B). Cette procédure itérative a été appliquée jusqu'à ce que l'ensemble de la contraction soutenue ait été analysée. En raison du double suivi, les unités motrices recrutées à la fois au début et à la fin de la contraction ont inévitablement été identifiées deux fois. Les trains de potentiels ont été considérés comme appartenant à la même unité motrice lorsqu'ils partageaient >30% des instants de décharge (C). Chaque couleur représente les instants de décharge d'une unité motrice et la ligne grise représente le couple normalisé. UM, unité motrice ; MVC, contraction volontaire maximale. Adaptée de Rossato et al. (2022).

Étude #1 : Commande commune et stratégie de coordination au cours d'une tâche fatigante

Introduction

La flexibilité du contrôle moteur peut être limitée par le niveau de commande commune entre les muscles. Elle pourrait permettre une redistribution de la commande nerveuse entre les muscles pour compenser ou prévenir l'altération des capacités fonctionnelles d'un ou plusieurs muscles. Un niveau élevé de commande commune a été rapporté entre des muscles du même groupe anatomique, comme le vaste latéral (VL) et le vaste médial (VM) (Laine et al., 2015). Cependant, ce niveau d'entrées synaptiques communes élevées entre les muscles n'est pas généralisable à toutes les paires de muscles. Par exemple, Hug et al. (2021b) ont observé une commande commune faible entre le gastrocnémien latéral (GL) et le gastrocnémien médial (GM) pendant une tâche isométrique de flexion plantaire. La conséquence fonctionnelle de ce niveau variable de commande commune entre les groupes de muscles et les individus est inconnue.

La fatigue musculaire est une réduction de la capacité de production de force volontaire maximale induite par l'exercice (Gandevia, 2001). Une caractéristique importante du contrôle des mouvements lors de tâches sous-maximales fatigantes est la capacité à compenser cette diminution de capacité de production de force pour maintenir une force constante (Kouzaki et al., 2002; Tamaki et al., 1998). La redondance du système neuromusculaire permet théoriquement une redistribution de la commande nerveuse entre les muscles. Cependant, un niveau élevé d'entrées synaptiques communes entre les muscles peut représenter une contrainte nerveuse limitant la redistribution de la commande nerveuse entre ces muscles.

L'objectif principal de cette étude était de déterminer 1) si la commande nerveuse est redistribuée entre les muscles d'un même groupe musculaire pendant une contraction isométrique fatigante, et, le cas échéant, 2) si l'occurrence d'une telle redistribution dépend du niveau initial (en l'absence de fatigue) d'entrées synaptiques partagées entre ces muscles.

Matériels et méthodes

Quatorze participants sportifs ont participé au protocole du *triceps surae* (moyenne \pm écart-type ; âge : $28,8 \pm 7,0$ ans, taille : $181,3 \pm 7,1$ cm, masse corporelle : $74,1 \pm 7,5$ kg) et 15 participants sportifs ont participé au protocole du *quadriceps* (âge : $27,7 \pm 6,3$ ans, taille : $181,2 \pm 7,6$ cm, masse corporelle : $74,8 \pm 7,6$ kg). Dix participants ont pris part aux deux protocoles. Les protocoles sont ceux décrits dans la section Méthodes expérimentales. Après avoir mesuré les MVC, les participants ont effectué quatre contractions trapézoïdales à 30 % de leur MVC. Après les contractions trapézoïdales, les participants ont effectué une contraction isométrique sous-maximale soutenue au cours de laquelle 30 % de leur MVC était maintenu, jusqu'à l'échec de la tâche. Le signal EMG de ces deux tâches a ensuite été décomposé en activités d'unités motrices.

L'analyse de la cohérence intermusculaire a été utilisée pour évaluer le niveau de commande commune entre les muscles (Baker et al., 1999). Cette analyse a été effectuée sur deux CST de taille égale, calculés comme la somme des temps de décharge de trois unités motrices choisies au hasard parmi les unités motrices identifiées. La cohérence dans la largeur de bande des basses fréquences (0-5 Hz) a été considérée comme un indice de la commande commune. Enfin, nous avons transformé les valeurs de cohérence en z-score (Laine and Valero-Cuevas, 2017). Cette analyse a été effectuée pendant le plateau des contractions trapézoïdales et au début et à la fin de la contraction de fatigue.

Pour estimer la commande nerveuse de chaque muscle pendant la tâche de fatigue, nous avons calculé le CST comme la somme des instants de décharge de toutes les unités motrices identifiées de ce muscle (Del Vecchio et al., 2019). Pour évaluer les compensations entre les muscles, nous avons calculé la corrélation pour chaque paire de CST sur des fenêtres non chevauchantes de 1 seconde. À partir de cette analyse, nous avons identifié le nombre de fenêtres avec une corrélation positive non significative ($r < 0,65$, déterminé par une méthode de *bootstrapping*).

Les analyses statistiques ont été effectuées dans Statistica v10 (Statsoft, Tulsa, OK). Pour évaluer la différence de cohérence entre les paires de muscles pendant les contractions trapézoïdales, nous avons utilisé une analyse de variance à un facteur (facteur inter-sujet : paires de muscles VL-VM, VL-RF, VM-RF, GL-GM, GL-SOL et GM-SOL). Nous avons utilisé le même test pour évaluer la différence dans le

pourcentage de fenêtres sans corrélation significativement positive. Enfin, nous avons utilisé le coefficient de corrélation de Pearson pour évaluer la relation entre les CST. Le cas échéant, des analyses post hoc ont été réalisées à l'aide du test de Bonferroni. Toutes les données sont rapportées sous forme de moyennes \pm écart-type.

Résultats

En observant les valeurs moyennes de z-score dans la bande de fréquence 0-5 Hz, nous avons trouvé un effet significatif des paires de muscles [F (5, 60) = 11.312; P < 0.001 ; figure 34]. Plus précisément, la cohérence moyenne était plus grande pour VL-VM (z-score : 4.44 ± 1.74) que pour toutes les autres paires de muscles : VL-RF (1.46 ± 0.43 ; P < 0.001), VM-RF (0.88 ± 0.35 ; P < 0.001), GL-GM (2.67 ± 1.54 ; P = 0.010), GL-SOL (2.05 ± 1.01 ; P < 0.001), et GM-SOL (2.13 ± 0.84 ; P < 0.001) (figure 34).

En considérant le pourcentage de fenêtre de 1 seconde sans corrélation significativement positive, il y avait un effet principal des paires de muscles [F (5, 72) = 26.779; P < 0.001 ; figure 35] avec VL-VM montrant moins de fenêtre sans corrélation positive ($26.6 \pm 13.9\%$) que n'importe quelles autres paires de muscles [VL-RF ($63.0 \pm 13.4\%$; P < 0.001), VM-RF ($65.6 \pm 16.5\%$; P < 0.001), GL-GM ($71.9 \pm 10.5\%$; P < 0.001), GL-SOL ($77.9 \pm 11.2\%$; P < 0.001), et GM-SOL ($75.4 \pm 11.5\%$; P < 0.001)]. Nous avons considéré l'absence de corrélation significativement positive comme la preuve d'un changement différentiel de la commande nerveuse entre les muscles.

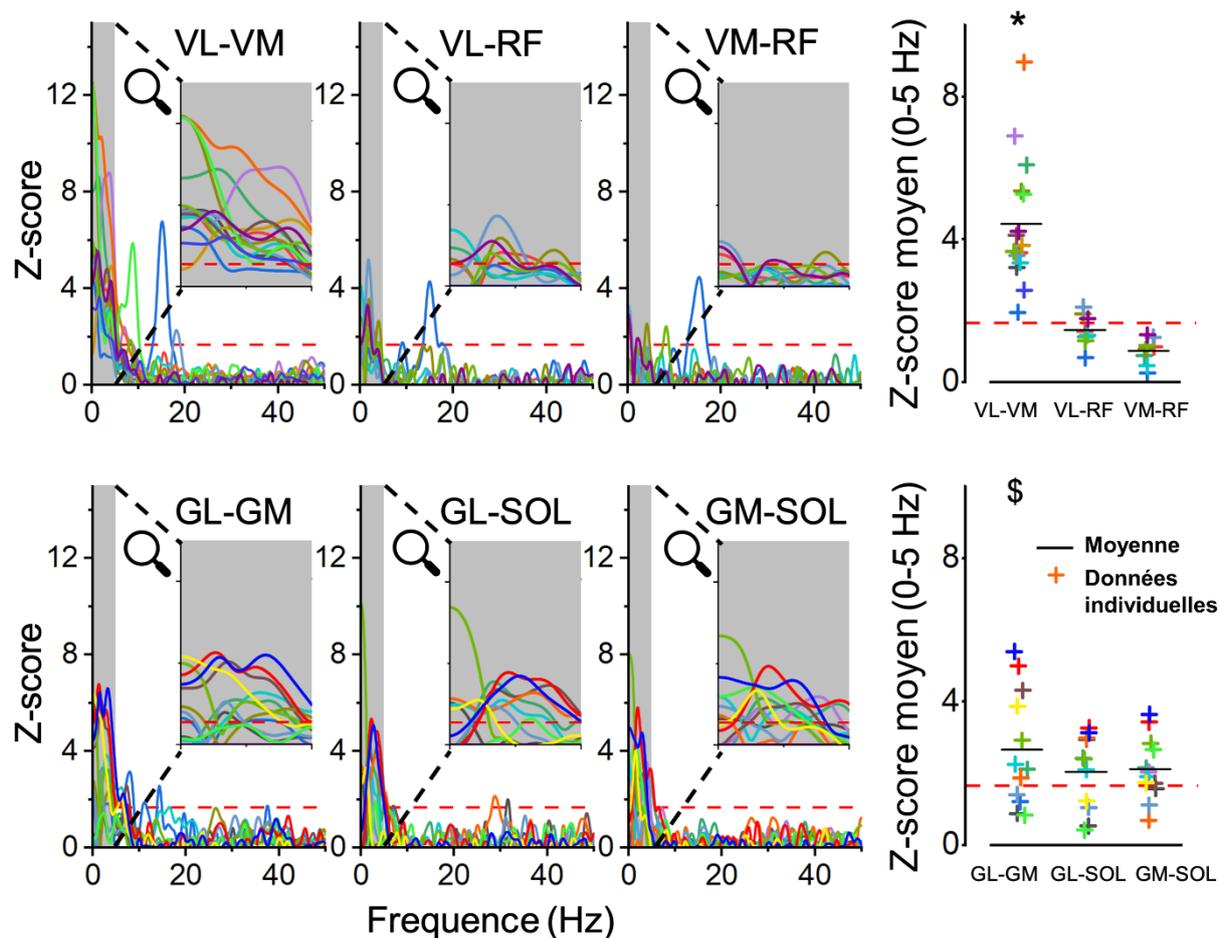


Figure 34 : Cohérence intermusculaire sans fatigue. La cohérence est représentée pour chaque paire de muscles. La cohérence a été calculée à partir de toutes les combinaisons (un maximum de 100 permutations aléatoires) de deux CST, chacun composé de trois unités motrices. Chaque couleur correspond à un participant. La ligne pointillée horizontale rouge indique le seuil significatif, qui est fixé à 1,65 (limite de confiance de 95 %). Sur chaque graphique, un agrandissement représente la cohérence entre 0 et 5 Hz. Les valeurs individuelles de la cohérence z-score moyenne entre 0 et 5 Hz sont également représentées pour chaque paire de muscles sur les panneaux de droite. Les valeurs moyennes sont représentées par une ligne noire. Chaque couleur indique un participant, le même code couleur étant utilisé dans toutes les figures. Une analyse de variance à un facteur a été utilisée pour évaluer la différence de cohérence entre les paires de muscles [facteur inter-sujet : vaste latéral-vaste médial (VL-VM), vaste latéral-droit fémoral (VL-RF), vaste médial-droit fémoral (VM-RF), gastrocnémien latéral-gastrocnémien médial (GL-GM), gastrocnémien latéral-soléaire (GL-SOL), et gastrocnémien médial-soléaire (GM-SOL)]. *Significativement plus élevé que toutes les autres paires de muscles ; \$significativement plus élevé que VM-RF.

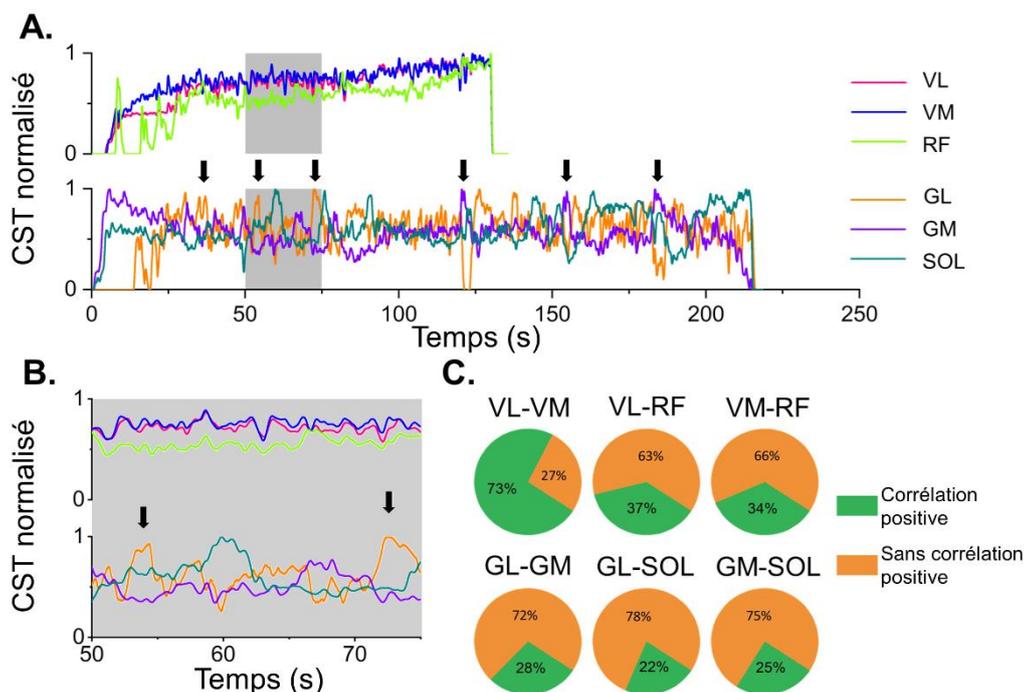


Figure 35 : Exemple de changements différentiels dans la commande nerveuse entre les muscles pendant la contraction fatigante. A) Le CST (normalisé à son maximum) pour chaque muscle d'un participant représentatif pour le quadriceps (en haut) et le triceps surae (en bas). Les flèches indiquent des exemples de changements différentiels dans les CST. B) Un zoom des signaux (zone grise sur A). Cet exemple montre clairement des fluctuations communes entre le vaste latéral (VL) et le vaste médial (VM), alors que des changements différentiels sont observés pour les autres paires de muscles. C) Pourcentage moyen de fenêtres de 1 s montrant une corrélation significativement positive ou non significativement positive dans les CST entre les muscles.

Conclusion

Dans cette étude, nous avons observé que le niveau d'entrées synaptiques communes entre le VL et le VM est plus élevé que celui observé pour les autres paires de muscles, y compris entre GL-GM. Nous avons également observé une forte corrélation de la commande nerveuse entre le VL et le VM pendant la contraction fatigante. Ceci n'a pas été observé pour GM et GL ou les autres paires de muscles, qui ont présenté des changements différentiels dans leurs commandes nerveuses pendant cette tâche de fatigue. Ces changements différentiels ont été mesurés grâce à des corrélations fenêtrées. Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent qu'un niveau moindre d'entrées synaptiques communes entre les muscles est associé à des stratégies de coordination plus flexibles pendant une tâche de fatigue.

RESEARCH ARTICLE

Control of Movement

Less common synaptic input between muscles from the same group allows for more flexible coordination strategies during a fatiguing task

Julien Rossato,¹ Kylie Tucker,² Simon Avrillon,^{3,4} Lilian Lacourpaille,¹ Aleš Holobar,⁵ and François Hug^{1,6,7}

¹Laboratory “Movement, Interactions, Performance” (UR 4334), Nantes Université, Nantes, France; ²School of Biomedical Sciences, The University of Queensland, Brisbane, Queensland, Australia; ³The Legs + Walking AbilityLab, Shirley Ryan AbilityLab, Chicago, Illinois; ⁴Department of Physical Medicine and Rehabilitation, Feinberg School of Medicine, Northwestern University, Chicago, Illinois; ⁵Faculty of Electrical Engineering and Computer Science, University of Maribor, Maribor, Slovenia; ⁶Institut Universitaire de France (IUF), Paris, France; and ⁷Université Côte d’Azur, LAMHESS, Nice, France

Abstract

This study aimed to determine whether neural drive is redistributed between muscles during a fatiguing isometric contraction, and if so, whether the initial level of common synaptic input between these muscles constrains this redistribution. We studied two muscle groups: triceps surae (14 participants) and quadriceps (15 participants). Participants performed a series of submaximal isometric contractions and a torque-matched contraction maintained until task failure. We used high-density surface electromyography to identify the behavior of 1,874 motor units from the soleus, gastrocnemius medialis (GM), gastrocnemius lateralis (GL), rectus femoris, vastus lateralis (VL), and vastus medialis (VM). We assessed the level of common drive between muscles in the absence of fatigue using a coherence analysis. We also assessed the redistribution of neural drive between muscles during the fatiguing contraction through the correlation between their cumulative spike trains (index of neural drive). The level of common drive between VL and VM was significantly higher than that observed for the other muscle pairs, including GL-GM. The level of common drive increased during the fatiguing contraction, but the differences between muscle pairs persisted. We also observed a strong positive correlation of neural drive between VL and VM during the fatiguing contraction ($r = 0.82$). This was not observed for the other muscle pairs, including GL-GM, which exhibited differential changes in neural drive. These results suggest that less common synaptic input between muscles allows for more flexible coordination strategies during a fatiguing task, i.e., differential changes in neural drive across muscles. The role of this flexibility on performance remains to be elucidated.

NEW & NOTEWORTHY Redundancy of the neuromuscular system theoretically allows for a redistribution of the neural drive across muscles (i.e., between-muscle compensation) during a fatiguing contraction. Our results suggest that a high level of common input between muscles (e.g., vastus lateralis and medialis) represents a neural constraint making it less likely to redistribute the neural drive across these muscles. In this way, redistribution was only observed across muscles that share little common synaptic input (e.g., gastrocnemius lateralis and medialis).

coherence; electromyography; motor neuron; motor units; neural drive

INTRODUCTION

The production of even a simple movement involves the activation of many motor units, most often from multiple muscles. Each motor unit comprises of a motor neuron and the muscle fibers it innervates. Motor neurons from the

same muscle generally receive a high proportion of common synaptic input (1). The strength of this common synaptic input can be estimated from the common fluctuations of motor unit discharge rates in a low-frequency bandwidth (i.e., “common drive”) (1–4). It is this common drive that mainly determines the control of muscle force (2, 5, 6). A



high level of common drive has also been reported between muscles from the same anatomical group, such as the lateral [vastus lateralis (VL)] and medial [vastus medialis (VM)] head of the quadriceps (7, 8). However, high common drive between muscles is not generalizable to all muscle pairs. For example, Hug et al. (10) observed minimal common drive between the lateral (GL) and medial gastrocnemius (GM) during an isometric heel raise task. Furthermore, the proportion of common drive between muscles varies across individuals (7, 10). The functional consequence of this variable level of common drive across muscle groups and individuals is unknown. Even though strong common drive between muscles such as VL and VM might be important to regulate internal joint stress (11), other muscles such as the two gastrocnemius muscles might need a more flexible control to comply with secondary goals, e.g., ankle stabilization (10). Also, flexibility in control, which comes with lower common input between muscles, might allow for a redistribution of neural drive across muscles to compensate or to prevent for the altered functional capacities of one or more muscles.

Muscle fatigue is an exercise-induced reduction in maximal voluntary force generation capacity (12). An important feature of movement control during fatiguing submaximal tasks is the ability to compensate for this decrease in force-generating capacity (due to factors such as altered muscle contractile properties) to maintain a constant force output. Because of the challenge of tracking motor unit activity during a sustained fatiguing contraction, little is known about the neural adaptations that occur within and between muscles during such tasks. Previous studies have reported changes in motor unit discharge characteristics during a fatiguing task, including a monotonic decrease in discharge rate (13–16) or an increase in discharge rate after an initial decrease (17). An increased common input to the motor neurons innervating the fatigued muscle has also been observed (15, 18, 19). In addition to these adaptations, redundancy of the neuromuscular system theoretically allows for a redistribution of the neural drive across muscles (i.e., compensation or differential changes). However, a high level of common input between muscles may represent a neural constraint making it less likely to redistribute the neural drive across these muscles. In this way, redistribution would be only observed across muscles that share little common synaptic input.

The primary aim of this study was to determine 1) whether neural drive is redistributed between muscles from the same muscle group during a fatiguing isometric contraction, and if so, 2) whether the occurrence of such a redistribution depends on the initial (prefatigue) level of synaptic input shared between these muscles. To address these aims, we also needed to determine whether the level of common synaptic input between muscles changes during the fatiguing task. We studied two muscle groups (triceps surae and quadriceps) that differ in the level of common input between their muscle heads. We used high-density surface electromyography (HDsEMG) with an algorithm that decomposes the interference EMG signal to identify the behavior of motor units from the soleus (SOL), GM, GL for the triceps surae and from the rectus femoris (RF), VL, and VM for the quadriceps. We estimated the level of common drive between different muscles within the same muscle groups using a coherence

analysis applied on groups of motor neurons. As coherence needs to be calculated on a relatively long-time window, we assessed the initial level of coherence during a series of submaximal contractions interspaced by rest periods to ensure the absence of fatigue. We hypothesized that the level of common synaptic input will be higher between VL and VM than between GM and GL and all the other muscle pairs, which include a monoarticular and a biarticular muscle, i.e., VL-RF, VM-RF, GM-SOL, and GL-SOL. These differences in common input will persist during the fatiguing contraction leading to greater redistribution of neural drive between muscles with the lower level of common input.

MATERIALS AND METHODS

Terminology

We considered the neural drive as the ensemble of motor neuron discharges, and this drive was estimated using the cumulative spike train (CST; sum of the motor unit discharge times) of a subset of motor neurons. Common drive was considered as the component of the neural drive that is shared between motor neurons, i.e., the common (correlated) fluctuations of motor unit discharge timings. Because groups of motor neurons exhibit a more linear transformation of the common input into correlation in output (i.e., common drive) than individual motor neurons (20), we considered the level of common drive to be representative of the level of common synaptic input.

Participants

Fourteen physically active participants were involved in the triceps surae protocol (means \pm standard deviation; age: 28.8 ± 7.0 yr, height: 181.3 ± 7.1 cm, body mass: 74.1 ± 7.5 kg) and 15 physically active participants were involved in the quadriceps protocol (age: 27.7 ± 6.3 yr, height: 181.2 ± 7.6 cm, body mass: 74.8 ± 7.6 kg). Among these participants, 12 and 13 were right-dominant for the quadriceps and triceps surae protocol, respectively. Ten participants were involved in both protocols. Of note, we failed to identify a sufficient number of motor units from the data collected from female participants during our pilot testing. Therefore, we only recruited males for this study. Participants had no recent history (<6 mo) of lower limb injury or pain. The ethical committee “CPP Sud-Est II” approved the study (CPP-MIP-012). Participants provided informed written consent.

Experimental Procedure

The right side of the body was tested for all participants and for both protocols. For the triceps surae protocol, participants sat on a dynamometer (Biodex System 3 Pro, Biodex Medical, Shirley, NY) with their hip flexed at 80° (0° = neutral position) and their right leg fully extended (Fig. 1). Their ankle angle was set to 10° of plantarflexion (0° being the foot perpendicular to the shank). For the quadriceps protocol, participants sat on the same dynamometer as used for the triceps surae protocol, with their hips flexed at 80° and the knee of their right leg flexed at 80° (0° = full extension) (Fig. 1). To limit compensations across joints, inextensible straps were used during both tasks to immobilize the torso, pelvis, and thigh on the test side.

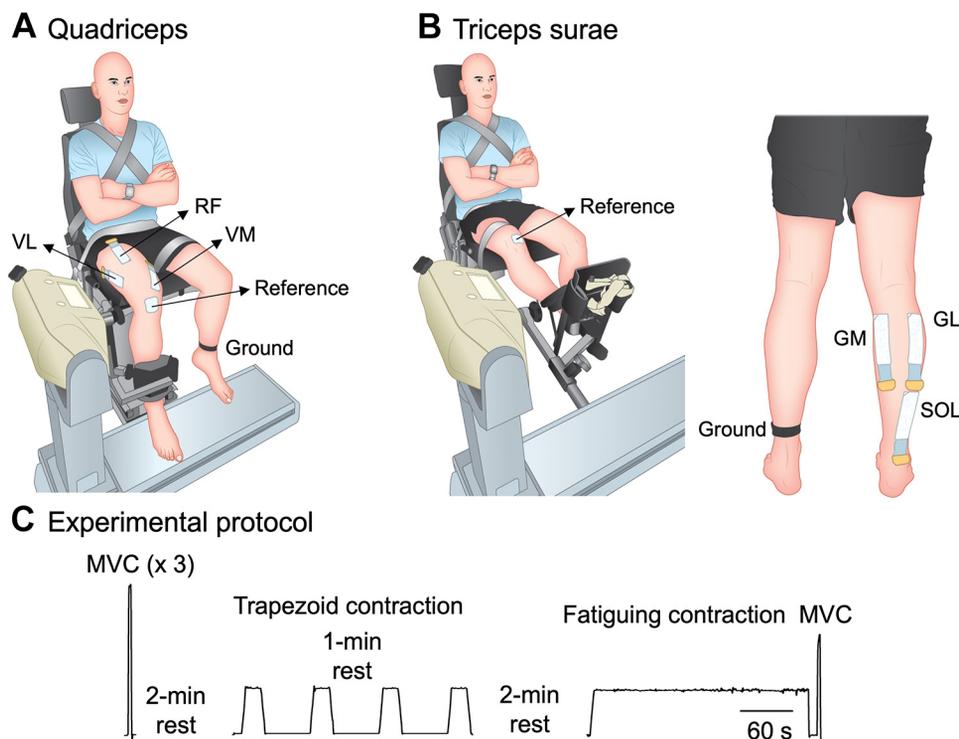


Figure 1. Experimental setup and protocol. *A* and *B*: the experimental setup for the knee extension and the plantarflexion task, respectively. *C*: the protocol (see METHODS for more information). GL, gastrocnemius lateralis; GM, gastrocnemius medialis; MVC, maximal voluntary contraction; RF, rectus femoris; SOL, soleus; VL, vastus lateralis; VM, vastus medialis.

For both the triceps surae and quadriceps protocol, the experiment began with a standardized warm up, which included five 3-s isometric plantar flexion or knee extension contractions at 50%, 60%, 70%, and 80%, and three 3-s contractions at 90% of the participants' subjective maximal torque. Then, after 1–2 min of rest period, participants performed three maximal voluntary contractions (MVC) for 3–4 s, with 60-s of rest in between. Peak MVC torque was considered as the maximal value obtained from a moving average window of 250 ms. Then, after a short familiarization period (<2 min), during which we ensured that participants were able to match submaximal torque levels, participants performed three trapezoid contractions at 25% of their peak MVC torque followed by four trapezoid contractions at 30% of their peak MVC torque. For the purpose of this study, only the contractions at 30% were analyzed. Each of these trapezoid contractions involved a 5-s ramp-up, a 20-s plateau, and a 5-s ramp-down phase and was separated by 60 s of rest.

After the trapezoid contractions and a 2-min rest period, the participants performed a sustained submaximal isometric contraction during which 30% of their peak MVC torque was maintained, until task failure (Fig. 1C). Verbal encouragement was provided to the participants throughout the task. Task failure was defined at the instant when the torque decreased by >3.3% from the required target (i.e., 1% MVC) for 5 s or when the task was voluntarily stopped by the participant (21). A maximal contraction was performed 10 s after the task failure to verify that a decrease in peak MVC torque occurred, confirming the presence of fatigue. Of note, this maximal contraction was not performed by the first five participants of the knee extension protocol. As the time to task failure of four of these participants fell within the 95% confidence interval (CI) of the average time to task failure and the

time to task failure of the other participant was only 2 s shorter than the lower bound of the 95% CI, we assumed that the level of fatigue was adequate in these five participants.

During the aforementioned tasks, feedback from the target and torque output was displayed on a monitor. The mechanical signal (torque) was digitized at 2,048 Hz using the same acquisition system as that used for HDsEMG (EMG-Quattrocento; 400-channel EMG amplifier, OT Bioelettronica, Italy).

High-Density Surface Electromyography Recordings

EMG signals were recorded from SOL, GM, GL (triceps surae protocol) and RF, VL, VM (quadriceps protocol). Two-dimensional adhesive grids of 64 electrodes [13 × 5 electrodes with one electrode absent on a corner, gold-coated, inter-electrode distance: 8 mm; (ELSCHO64NM2; SpesMedica, Italy or GR08MM1305 OT Bioelettronica, Italy)] were placed over each muscle. B-mode ultrasound (Aixplorer, Supersonic Imagine, France) was used to locate the muscles' borders and to align the grid with the main fascicle direction for GM, GL, VL, and VM. The grid intended to measure the lateral region of the SOL was placed below the myotendinous junction of GL. The grid intended to measure the RF was placed at ~75% on the line from the superior part of the patella to the anterior spina iliaca superior. The position of the electrodes is depicted in Fig. 1. Before placement of the grids, the skin was shaved, and then cleaned with an abrasive pad and alcohol. The adhesive grids were held on the skin using semidisposable biadhesive foam layers. The skin-electrode contact was made by filling the cavities of the adhesive layers with conductive paste (SpesMedica, Battipaglia, Italy). A reference electrode (Kendall Medi-Trace, Canada) was positioned over the patella of the right limb. A strap

electrode dampened with water was placed around the contralateral ankle (ground electrode). A 10-cm wide elastic band was placed over the electrodes to ensure good contact between the electrodes and the skin throughout the experiment (not shown in Fig. 1).

The EMG signals were recorded in monopolar mode, were bandpass filtered (10–500 Hz), and were digitized at a sampling rate of 2,048 Hz using a multichannel HDsEMG acquisition system (EMG-Quattrocento, 400 channel EMG amplifier; OT Bioelettronica, Italy).

Motor Unit Identification and Tracking

The HDsEMG signals were decomposed into motor units discharge times using the convolutive blind source separation method (22, 23) implemented in the DEMUSE tool software (v5.01; The University of Maribor, Slovenia). First, the monopolar EMG signals were bandpass filtered between 20 and 500 Hz with a second-order Butterworth filter and were visually inspected for noise and artifacts. Channels that exhibited noise or artifacts were excluded from further analysis. The accuracy of this decomposition procedure was verified in previous studies using experimental (22) or simulated signals (24).

For the trapezoid contractions, the automatic decomposition was performed on one contraction, generally the contraction that exhibited the highest interference EMG amplitude. After visual inspection and manual editing of the motor unit spike trains to check for false positives and false negatives (9, 25), the obtained motor unit filters were reapplied on the three other contractions (26). For the sustained fatiguing contraction, the automatic decomposition was first run twice, i.e., over the first and the last 30 s of the contraction (Fig. 2A). Then, the motor unit filters were iteratively applied on the rest of the contraction using short time windows (15 s) with 50% overlapping until the whole fatiguing contraction was analyzed. This procedure was performed in the forward and backward direction, starting from the first 30-s and last 30-s windows, respectively. Before applying the motor unit filter to the next signal window, the motor units spike trains were visually inspected and edited, and the motor unit filters were recalculated on the current signal window (Fig. 2B). Our approach ensured that motor units that were recruited only at the beginning or only at the end of the fatiguing contractions were identified. However, as a result of the tracking in both directions, motor units that were recruited both at the beginning and the end of the

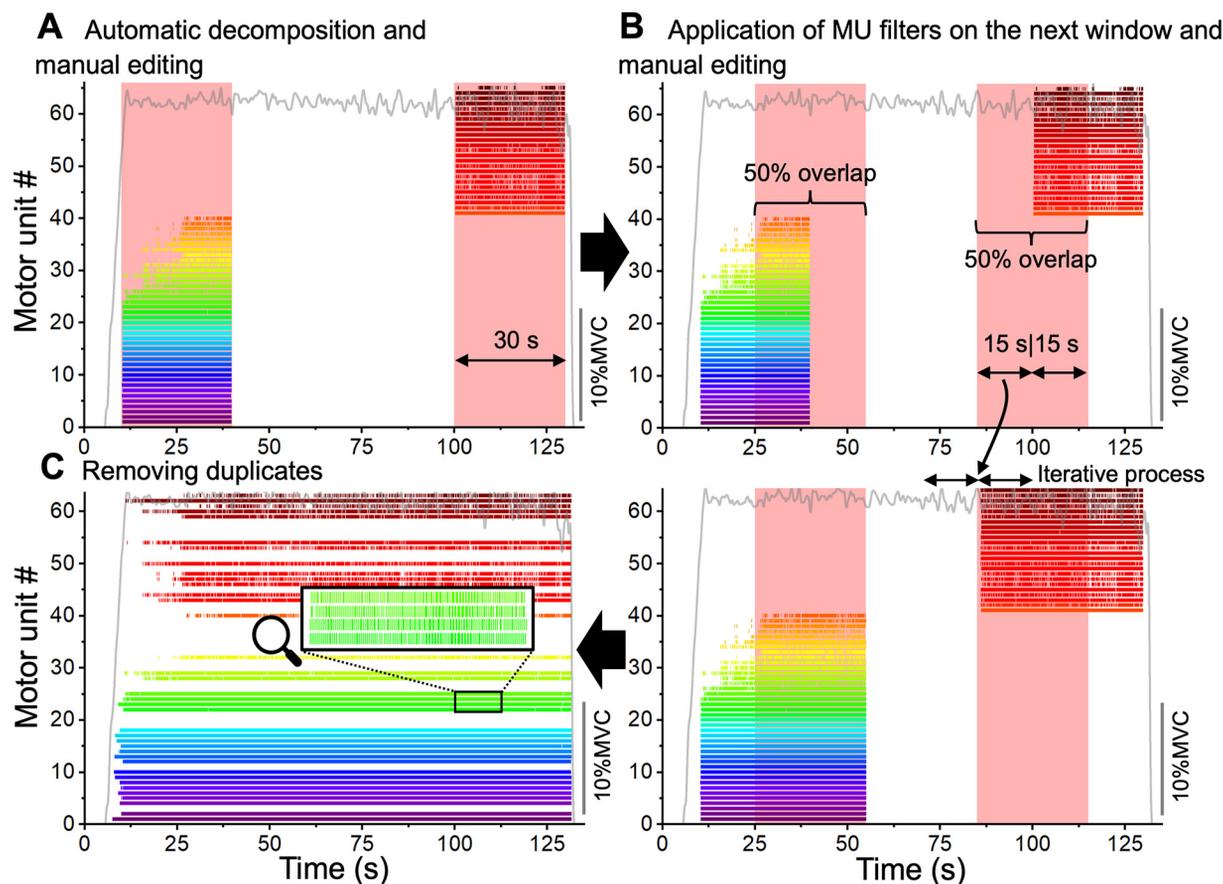


Figure 2. Identification of motor units during the sustained fatiguing contraction. The automatic decomposition was first run twice, i.e., over the first and the last 30 s of the contraction (A). Then, the motor unit filters were applied on the rest of the contraction using short-time windows (15 s) with 50% overlapping (B). Before applying the motor unit filter to the next signal window, the motor units spike trains were visually inspected and edited, and the motor unit filters were recalculated on the current signal window (B). This iterative procedure was applied until the whole fatiguing contraction was analyzed. As a result of the tracking, motor units that were recruited both at the beginning and the end of the contraction were inevitably identified twice. Spike trains were considered to belong to the same motor unit when they shared $>30\%$ of the discharge times (C). Each color represents the discharge timing of a motor unit and the gray line represents the normalized torque. MU, motor unit; MVC, maximal voluntary contraction.

contraction were inevitably identified twice. Spike trains were considered to belong to the same motor unit when they shared >30% of the discharge times. In this case, the spike train with the lowest pulse-to-noise ratio (an index of accuracy); (24) was discarded (Fig. 2C). Only the motor units that exhibited a pulse-to-noise ratio >30 dB were retained for further analysis (8, 24). The same operator (J.R.) analyzed all the data, and each motor unit spike train was systematically checked for reliability by an experienced operator (F.H.). Of note, manual edition of the motor unit spike trains has been shown to be highly reliable across operators (9).

We ensured that each identified motor unit originated from the target muscles on which the grid was placed and did not originate from cross talk from a neighboring muscle. To this aim, the motor unit discharge times were used to spike trigger average of all the other HDsEMG signals (GM, GL, and SOL, or VL, VM, and RF) (27). Specifically, we calculated the maximal peak-to-peak amplitude of the motor unit action potentials extracted by spike trigger averaging across all channels of each HDsEMG grid. If the maximal peak-to-peak amplitude of a motor unit was higher in one of the muscles from where this unit was not originally identified, this was considered as a cross talk unit, and it was then omitted from the analysis (10, 25). This analysis was performed for both the trapezoid contractions and the fatiguing contraction.

We calculated the mean discharge rate of each motor unit during the plateau of the trapezoid contractions and during both the first and the last 30 s of the fatiguing task. Interspike intervals > 200 ms were discarded.

Common Drive between Muscles

Between-muscle coherence analysis was used to assess the level of common drive between muscles (28). To compute coherence, the magnitude-squared coherence was calculated using the Welch's averaged periodogram with nonoverlapping windows of 1 s. This analysis was performed on two equally sized cumulative spike trains (CST) calculated as the sum of discharge times from three motor units randomly selected from the identified motor units. It is important to note that the level of coherence depends on the number of motor units considered in the analysis (6). Therefore, to be able to compare muscle pairs, we considered the same number of motor units ($n = 3$) to calculate the CST of each muscle. All the unique combinations of three motor units were tested up to a maximum of 100 random permutations (7, 25). We considered the pooled coherence of these 100 random permutations for further analysis. The coherence within the low-frequency bandwidth (0–5 Hz) was considered as an index of the common drive. We transformed the coherence values to a standard z -score as done in previous studies (25, 29)

$$\text{COH } z \text{ score} = \sqrt{2L} \times \text{atanh}\sqrt{\text{COH}} - \text{bias},$$

where COH is coherence, L is the number of time segments used for the coherence analysis (e.g., for 30 s, $L = 30$ as the analysis was performed on 30 windows of 1 s), and bias is the mean COH z -score between 250 and 500 Hz where no coherence is expected.

This analysis was performed during the torque plateau of the trapezoid contractions and at the beginning and the end of the fatiguing contraction. Of note, we considered the initial level of coherence to be that assessed during the trapezoid contractions rather than that assessed at the beginning of the fatiguing task. This is because it is likely that some fatigue would be experienced over the first 30 s of the fatiguing task, and we required data from a nonfatiguing condition. As a pause in discharges can affect the calculation of the coherence, motor units were discarded from the analysis when they exhibited pause(s) in discharges >500 ms. To ensure that sufficient time window was achieved for the trapezoid contractions, a manual optimization was conducted to either remove motor units that exhibited pauses or discarding portions of signal (i.e., CST).

When considering the torque plateau of the trapezoid contractions, the between-muscle coherence analysis was performed on 50 ± 1 s for VL-VM, 48 ± 3 s for VL-RF, 46 ± 6 s for VM-RF, 47 ± 7 s for GL-GM, 45 ± 8 s for GL-SOL, and 49 ± 4 s for GM-SOL. We limited the time window to a maximum of 50 s to facilitate the comparison between participants and muscle pairs. For the torque-matched fatiguing contraction, a 30-s time window was selected at the beginning and at the end of the contraction. For the main analysis, we considered all of the motor units identified in each of these windows (beginning and end). We also performed a secondary analysis on the same motor units between the two windows. Of note, the window corresponding to the end of the contraction did not include the last 5 s of the contraction as quality of the decomposition dramatically decreased during this period, with numerous merged motor units.

Change in Neural Drive during the Fatiguing Contraction

To estimate the neural drive to each muscle during the fatiguing task, we computed the CST as the sum of the discharge times of all the identified motor units of that muscle (25). This CST was convoluted with a Hanning window of 400 ms (2). Of note, as the number of active motor units could change during the fatiguing contraction, the CST reflected the change in both rate coding and recruitment. To assess differential changes in neural drive between muscles, we first assessed the correlation for each pair of low-pass filtered CSTs from the entire contraction (i.e., GL-GM, GM-SOL, GL-SOL, VL-VM, VL-RF, and VM-RF). A second analysis was performed by calculating the correlation for each pair of low-pass filtered CSTs from nonoverlapping windows of 1 s. From this analysis, we identified the number of windows with nonsignificant positive correlation (<0.65). The value 0.65 corresponds to the 95 percentiles (one-tailed test at $P = 0.05$) of the distribution of the correlation coefficients generated with randomly permuted versions of the motor unit spike trains. Specifically, a random spike train was generated for each motor unit by bootstrapping (random sampling with replacement) the interspike intervals (27). This ensured that the random spike train had the same number of spikes and the same discharge rate (mean and standard deviation) as that of the original motor units. We performed this analysis on 1,000 iterations for a one 1-s window of 10 participants

(five participants for GL-GM and five participants for VL-VM). The percentage of nonsignificant positive correlations was calculated for each participant. Finally, we assessed the correlation between low-pass filtered CSTs during the first and the last 30 s of the fatiguing contraction.

Statistical Analysis

Statistical analyses were performed in Statistica v10 (Statsoft, Tulsa, OK). A Shapiro–Wilk’s test was used to test for a normal distribution. If normality was not verified, data were transformed with a root square function except for correlation between CSTs during the whole fatiguing contraction for which an arcsine function was used. A Student *t* test for independent samples was used to assess the difference in the time to task failure between tasks. We assessed the difference in MVC torque with repeated-measures ANOVA (within-subject factor: time, between-subject factor: task). Difference in discharge rates was assessed with a one-way ANOVA (between-subject factor: muscle) for the trapezoid contraction and with a repeated-measures ANOVA for the fatiguing contraction (within-subject factor: time, between-subject factor: muscle). To assess the difference in coherence between muscle pairs during the trapezoid contractions, we used a one-way ANOVA (between-subject factor: muscle pair). We used the same test to assess the difference between muscle pairs in the correlation between CSTs or in the percentage of windows without a significant positive correlation. We assessed differences in coherence (from CST or interference EMG) between the beginning (first 30 s) and the end (last 30 s) of the fatiguing contraction using a repeated-measures ANOVA (within-subject factor: time; between-subject factor: muscle pair). Finally, we used the Pearson’s correlation coefficient to assess the relationship between the CSTs. When appropriate, post hoc analyses were performed using the Bonferroni test. All data are reported as means ± standard deviation, and the level of significance was set at $P \leq 0.05$. 95% CI are reported for significant results. If normality was not verified, 95% CI was calculated using bootstrap (wBoot in R; v 3.4.3, Vienna, Austria).

RESULTS

Performance Data

The time to task failure at 30% of MVC was significantly shorter for the isometric knee extension task than the isometric plantarflexion task [110.4 ± 29.3 s vs. 322.8 ± 157.3 s; t value = -4.955 , $df = 27$, $P < 0.001$; 95% CI (-300.3 to -124.4 s)]. When considering the MVC torque measured at the beginning of the protocol and immediately after the fatiguing task, there was a main effect of time [$F(1,22) = 110.12$; $P < 0.001$], a main effect of task [$F(1,22) = 63.036$; $P < 0.001$], and a significant interaction between time and task [$F(1,22) = 6.104$; $P = 0.022$]. Specifically, MVC torque was significantly lower after the fatiguing task for both knee extension [$-19.8 \pm 8.0\%$; $P < 0.001$; 95% CI (-73.1 to -35.9 N·m)] and plantarflexion [$-23.5 \pm 12.2\%$; $P < 0.001$; 95% CI (-49.4 to -18.0 N·m)].

Motor Unit Discharge Characteristics

In total, 1,881 motor units were identified. The cross talk analysis revealed that seven out of these motor units (all from VL) likely originated from crosstalk from neighboring muscles. Consequently, these motor units were discarded, and the analyses were performed on 1,874 motor units (quadriceps: 995; triceps surae: 879). The average number of decomposed motor unit per muscle and condition is depicted on Table 1. The entire data set (raw and processed data) is available at <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.15273906>.

The mean motor unit discharge rate was calculated over the torque plateau of the trapezoid contractions, and over the 30-s window at the beginning and at the end of the fatiguing contraction (Table 1). For the trapezoid contraction, a significant main effect of muscle was observed [$F(5, 78) = 7.924$; $P < 0.001$]. Specifically, discharge rate was lower for SOL than VM [95% CI (-2.8 to 0.5 pps)], RF [95% CI (-4.6 to -2.2 pps)], GL [95% CI (-4.6 to -1.6 pps)], and GM [95% CI (-4.0 to -1.0 pps)]; all P values < 0.046] and lower for VL than RF [$P = 0.014$; 95% CI (-3.1 to -1.1 pps)]. No other differences were identified (all P values > 0.12).

When considering mean motor unit discharge rate during the fatiguing contraction, there was a significant main effect

Table 1. Result of the HDsEMG decomposition

	Trapezoid Contraction			Fatiguing Contraction					
	Total	Mean/Participant	Discharge Rate, pps	Total	Mean/Participant	Discharge Rate, pps All units		Discharge Rate, pps Matched units	
						Beginning	End	Beginning	End
VL	238	15.9 ± 5.6	10.4 ± 1.4 [§]	260	17.3 ± 9.4	9.8 ± 1.5*	9.7 ± 1.6*	9.8 ± 1.5*	9.8 ± 1.6*
VM	168	11.2 ± 2.3	10.9 ± 1.2*	210	14 ± 4.3	10.1 ± 1.1*	9.6 ± 1.2*	10.1 ± 1.1*	9.9 ± 1.2*
RF	62	4.1 ± 2.4	12.6 ± 1.5*	57	3.8 ± 2.6	11.4 ± 2.2*	10.6 ± 1.9*	11.4 ± 2.2*	11.3 ± 2.3*
GL	122	8.7 ± 4.5	12.1 ± 2.0*	86	6.1 ± 4.1	10.5 ± 1.7*	9.8 ± 1.3*	10.5 ± 1.7*	10.1 ± 1.3*
GM	263	18.8 ± 10.1	11.5 ± 2.1*	222	15.9 ± 8.1	9.9 ± 0.9*	9.5 ± 1.3*	9.9 ± 0.9*	9.5 ± 1.0*
SOL	102	7.3 ± 4.7	9.0 ± 1.7	84	6.0 ± 4.1	7.6 ± 0.8	7.7 ± 0.8	7.6 ± 0.8	7.7 ± 0.8

The total and the mean number of decomposed motor units is presented for the trapezoid contraction or the fatiguing contraction. For the fatiguing contraction, the number of unique motor unit identified, which discharged > 10 s over the fatiguing task is presented. The mean discharge rate was calculated during the plateau of the trapezoid contractions and during the first and last 30 s of the fatiguing task (mean value depicted in this table). Discharge rate is also depicted for motor units that were identified both at the beginning and at the end of the contraction (matched units). GL, gastrocnemius lateralis; GM, gastrocnemius medialis; HDsEMG, high-density surface electromyography; RF, rectus femoris; SOL, soleus; VL, vastus lateralis; VM, vastus medialis. *Significant difference for comparison with SOL; [§]significant difference for comparison with RF.

of muscle [$F(5, 71) = 6.879$; $P < 0.001$]. Specifically, regardless of the time period (beginning or end of the contraction), discharge rate was lower for SOL than all the other muscles (all $P < 0.007$). No other differences were identified (all P values > 0.31). There was also a significant main effect of time [$F(1, 71) = 8.066$; $P = 0.006$] showing a lower discharge rate at the end (9.5 ± 1.6 pps) than at the beginning of the fatiguing task [9.9 ± 1.8 pps; 95% CI (-0.7 to -0.1 pps)] regardless of the muscle. There was no significant interaction between muscle and time [$F(5, 71) = 1.152$; $P = 0.34$]. Of note, when considering the same units between the beginning and the end of the fatiguing contraction, we observed a significant main effect of muscle [$F(5, 71) = 7.895$; $P < 0.001$] with lower discharge rate of SOL than all the other muscles. There was neither a significant main effect of time [$F(1, 71) = 2.057$; $P = 0.16$] nor an interaction between muscle and time [$F(5, 71) = 0.507$; $P = 0.77$].

Between-Muscle Coherence

The between-muscle coherence was first calculated during the plateau of the trapezoid contractions (Fig. 3). After discarding the motor units that were recruited intermittently, we

retained all the participants with at least three motor unit per muscle (see METHODS). Using this criterion, there was sufficient data to perform the coherence analysis on between 8 and 15 participants with between 3 and 15 motor units per muscle (per participant) (Table 2). When considering the mean value of z-score in the bandwidth 0–5 Hz, we found a significant main effect of muscle pair [$F(5, 60) = 11.312$; $P < 0.001$; Fig. 3]. Specifically, the mean coherence was higher for VL-VM (z-score: 4.44 ± 1.74) than for all the other muscle pairs: VL-RF [1.46 ± 0.43 ; $P < 0.001$; 95% CI (1.29 – 4.68)], VM-RF [0.88 ± 0.35 ; $P < 0.001$; 95% CI (1.87 – 5.26)], GL-GM [2.67 ± 1.54 ; $P = 0.010$; 95% CI (0.27 – 3.27)], GL-SOL [2.05 ± 1.01 ; $P < 0.001$; 95% CI (0.86 – 3.93)], and GM-SOL [2.13 ± 0.84 ; $P < 0.001$; 95% CI (0.81 – 3.81)]. A higher value was also found for GL-GM than for VM-RF [$P = 0.043$; 95% CI (0.03 – 3.57)]. Of note, the same differences were observed when considering the peak instead of the mean coherence in the bandwidth 0–5 Hz (results not shown here).

Then, we calculated the between-muscle coherence over a 30-s window located at the beginning and at the end of the fatiguing contraction (Fig. 4). We retained all the

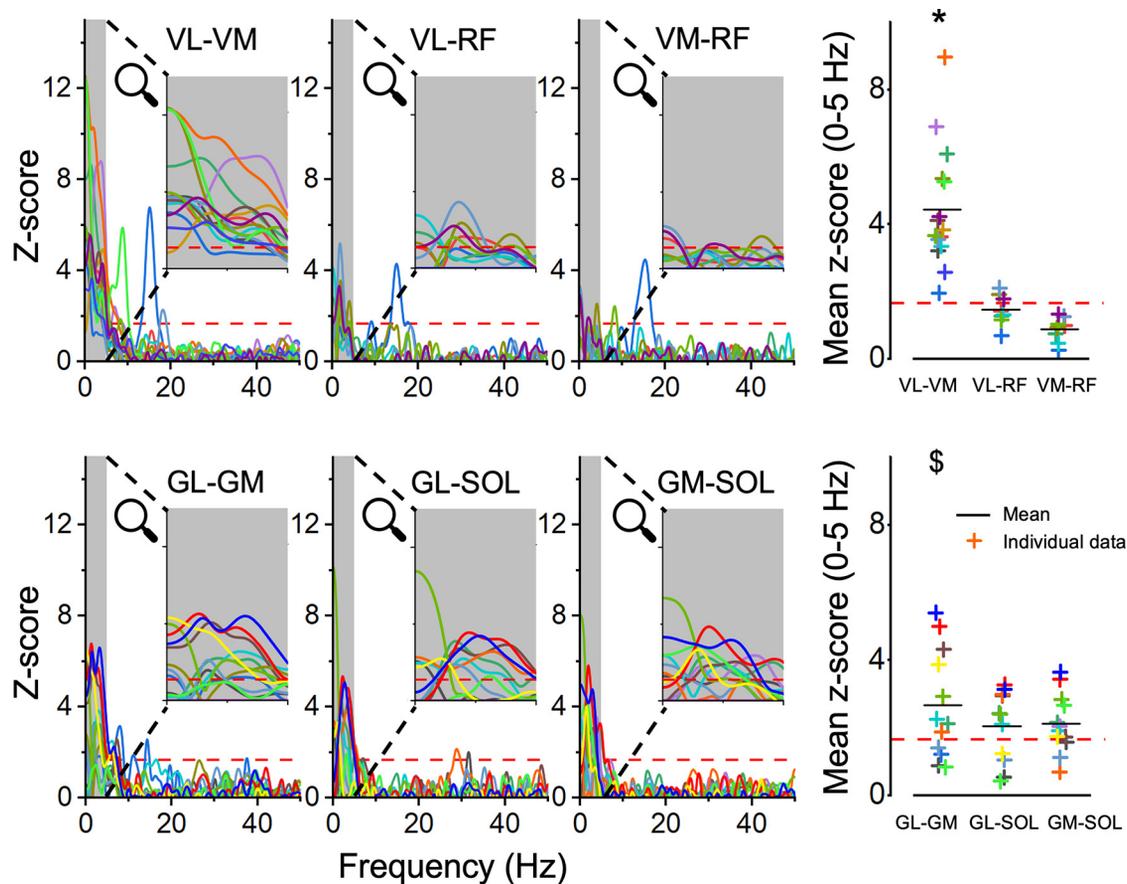


Figure 3. Between-muscle coherence without fatigue. The pooled coherence function is depicted for each muscle pair. Pooled coherence was calculated from all the combinations (a maximum of 100 random permutations) of two cumulative spike trains, each composed by three motor units. Each color corresponds to one participant. The red horizontal dashed line indicates the significant threshold, which is set at 1.65 (95% confidence limit). On each graph, a magnified *inset* depicts the coherence between 0 and 5 Hz. Individual values of the mean z-score coherence between 0 and 5 Hz are also depicted for each pair of muscle on the *right* panels. The mean values are represented by a black line. Each color indicates a participant, with the same color code being used in all the figures. A one-way ANOVA was used to assess the difference in coherence between muscle pairs [between-subject factor: vastus lateralis-vastus medialis (VL-VM), vastus lateralis-rectus femoris (VL-RF), vastus medialis-rectus femoris (VM-RF), gastrocnemius lateralis-gastrocnemius medialis (GL-GM), gastrocnemius lateralis-soleus (GL-SOL), and gastrocnemius medialis-soleus (GM-SOL)]. *Significantly higher than all the other muscle pairs; \$significantly higher than VM-RF.

Table 2. Numbers of participants and motor units used for the calculation of between-muscle coherence

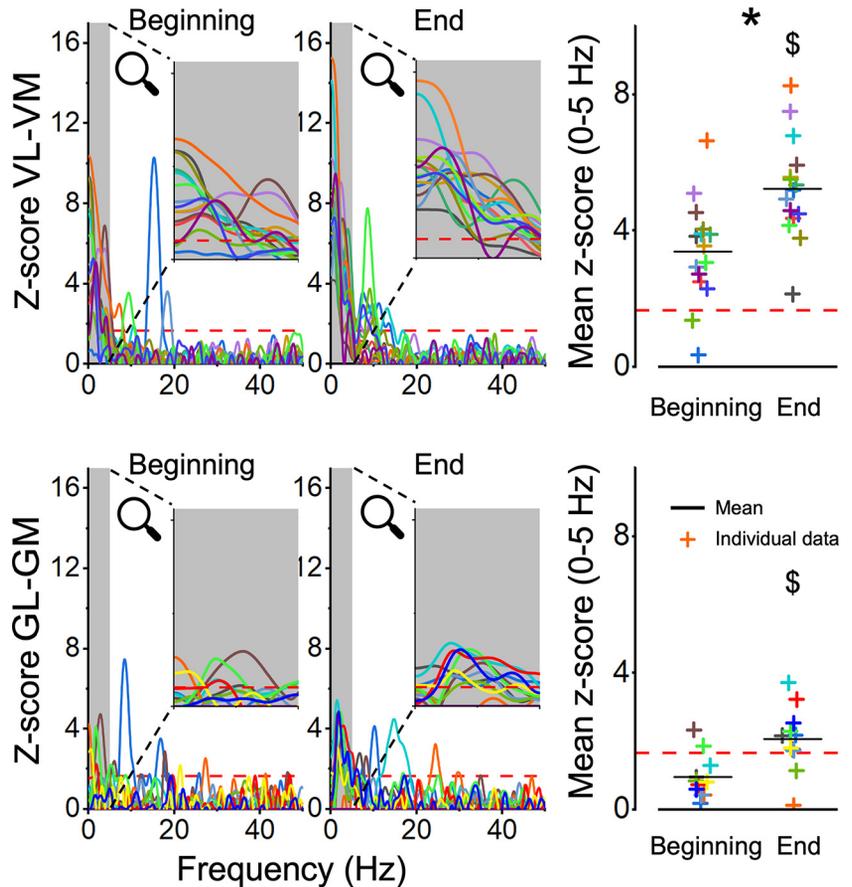
Muscle Pair	No. of Participants	No. of Motor Units Per Muscle	
<i>Trapezoid contraction</i>			
VL-VM	15	13.0 ± 4.4	8.7 ± 1.9
VL-RF	8	13.3 ± 4.2	4.6 ± 1.2
VM-RF	8	9.3 ± 1.7	4.6 ± 1.2
GL-GM	12	7.4 ± 3.3	13.8 ± 6.9
GM-SOL	12	13.4 ± 7.3	6.3 ± 2.3
GL-SOL	11	7.8 ± 3.1	6.3 ± 2.4
<i>Fatiguing contraction—all units</i>			
VL-VM	15	Beginning: 10.3 ± 5.2 End: 14.0 ± 7.3	Beginning: 5.9 ± 2.5 End: 7.9 ± 3.3
GL-GM	11	Beginning: 4.4 ± 2.4 End: 4.8 ± 2.6	Beginning: 10.4 ± 6.4 End: 10.6 ± 5.2
<i>Fatiguing contraction—matched units</i>			
VL-VM	15	10.3 ± 5.2	5.9 ± 2.5
GL-GM	9	4.3 ± 2.4	9.7 ± 5.4

The number of participants and the number of motor units per muscle included in analysis is reported for each muscle pair. The number of motor units per muscle is provided in the same order as that for the muscle pair, i.e., first muscle in the left column and second muscle in the right column. GL, gastrocnemius lateralis; GM, gastrocnemius medialis; RF, rectus femoris; SOL, soleus; VL, vastus lateralis; VM, vastus medialis.

participants with at least three motor unit per muscle for both the beginning and the end of the fatiguing contraction. Because there were insufficient RF and SOL motor units identified across participants to run this analysis, results are reported only for VL-VM and GL-GM (Table 2). There was a significant main effect of muscle pair on the mean value of z-score in the bandwidth 0–5 Hz [$F(1, 24) = 43.388$; $P < 0.001$; Fig. 4], with a higher coherence for VL-VM (4.31 ± 1.46) than for GL-GM [1.50 ± 0.96 ; 95% CI (1.92–

3.68)], regardless of the time period. There was also a significant main effect of time [$F(1, 24) = 29.791$; $P < 0.001$], showing higher values at the end (3.89 ± 2.01) than at the beginning of the fatiguing task [2.35 ± 1.68 ; 95% CI (0.99–2.09)], regardless of the muscle pair. There was no significant interaction between muscle pair and time [$F(1, 24) = 1.879$; $P = 0.18$]. Correlation between CST calculated at the beginning and the end of the fatiguing contraction led to the same result. There was a main effect of muscle pair with higher value for VL-VM

Figure 4. Between-muscle coherence during the fatiguing contraction. The pooled coherence function was calculated over the first (beginning) and the last (end) 30 s of the contraction and from all the combinations (a maximum of 100 random permutations) of two cumulative spike trains, each composed by three motor units. Data from all units are shown in this figure; data from matched units between the beginning and the end of the contraction are depicted in the main document. Each color corresponds to one participant. The red horizontal dashed line indicates the significant threshold, which is set at 1.65 (95% confidence limit). On each graph, a magnified inset depicts the coherence between 0 and 5 Hz. The individual values of the mean z-score coherence between 0 and 5 Hz are also depicted for each pair of muscle on the right panels. The mean values are represented by a black line. Each color indicates a participant, with the same color code being used in all the figures. A repeated-measures ANOVA was used to assess the difference in coherence between the beginning (first 30 s) and the end (last 30 s) of the fatiguing contraction [within-subject factor: time; between-subject factor: vastus lateralis–vastus medialis (VL-VM) and gastrocnemius lateralis–gastrocnemius medialis (GL-GM)]. *Significant main effect of muscle-pair; \$significant main effect of time (for more details the reader should refer to the main text).



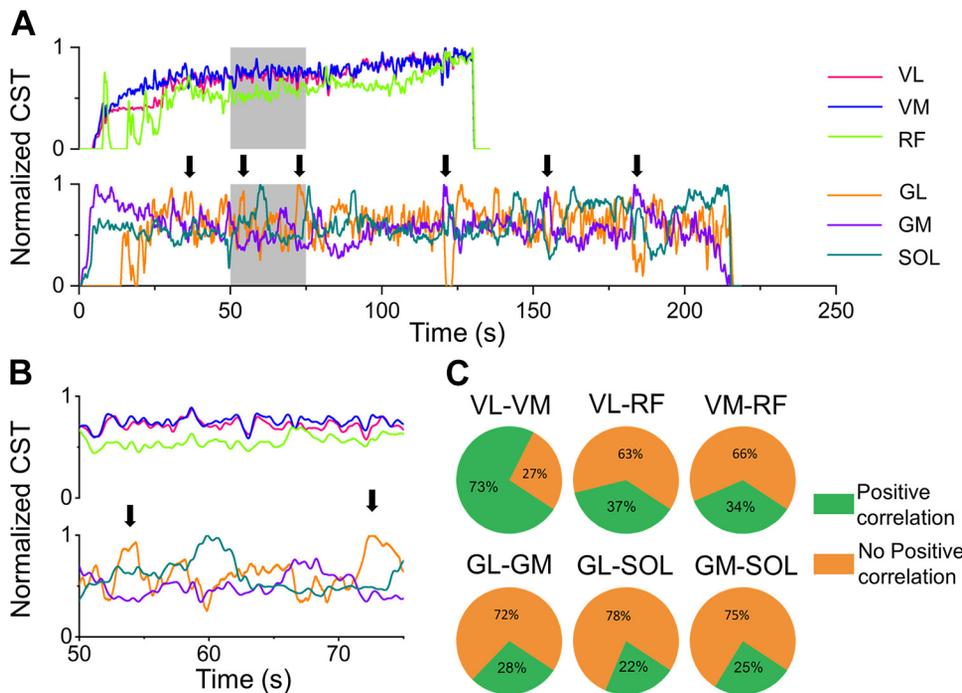


Figure 5. Example of the differential change in neural drive across muscles during the fatiguing contraction. **A:** the cumulative spike train (normalized to its maximum) for each muscle of a representative participant for both the quadriceps (*top*) and the triceps surae (*bottom*). Arrows indicate examples of differential changes in the cumulative spike trains. **B:** a zoomed portion of the signals (gray area on **A**). This example shows clear common fluctuations between vastus lateralis (VL) and vastus medialis (VM) neural drive, while differential changes are observed for the other muscle pairs. **C:** group data of the mean percentage of 1-s windows showing a significant and a nonsignificant positive correlation in cumulative spike train between muscles.

[$F(1, 24) = 90.265$; $P < 0.001$; 95% CI (0.57–0.89)], and a main effect of time [$F(1, 24) = 4.766$; $P = 0.039$; 95% CI (0.02–0.26)] with higher value at the end, regardless of the muscle pair. There was no significant interaction between muscle pair and time [$F(1, 24) = 1.250$; $P = 0.27$].

Of note, we also calculated the coherence on the same units between the beginning and the end of the contraction (Table 2). There was a significant interaction between muscle pair and time [$F(1, 22) = 4.690$; $P = 0.041$]. In addition of the difference between muscle pairs, which persisted regardless of the time period (all P values < 0.001), VL-VM exhibited higher coherence at the end of the contraction (5.25 ± 1.44) than at the beginning [3.40 ± 1.45 ; $P < 0.001$; 95% CI (0.90–2.80)], whereas no significant difference was found for GL-GM (end: 1.69 ± 0.92 , beginning: 1.00 ± 0.64 ; $P = 0.71$).

When the coherence analysis was performed on interference EMG signals during the fatiguing contraction, there was a significant main effect of time [$F(1, 24) = 4.3246$; $P = 0.048$], showing higher values at the end (mean z -score 0–5 Hz: 1.15 ± 1.18) than at the beginning of the fatiguing task [0.54 ± 0.63 ; 95% CI (0.24–1.06)]. However, in contrast to the results obtained from the motor unit analysis, there was no significant main effect of muscle pair [$F(1, 24) = 2.702$; $P = 0.11$] meaning that this analysis did not reveal difference in common drive across the six muscle pairs. No interaction between time and muscle pair [$F(1, 24) = 0.826$; $P = 0.37$] was found. Of note, the level of coherence in the 0–5 Hz bandwidth was lower than 1.65 (significance threshold) in 82.7% of the cases.

Correlation between the Cumulative Spike Trains

To assess differential change in neural drive between muscles during the torque-matched fatiguing contraction, we first calculated the correlation between low-pass filtered

CSTs during the whole contraction (individual examples in Fig. 5, all individual data in Supplemental Figs. S1 and S2; all Supplemental figures are available at <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.15273906>). In contrast to the coherence analysis, all the identified motor units were considered in this analysis, leading to an overall larger number of units as depicted in Table 1. This analysis was performed on 15 participants for VL-VM and GL-GM, on 14 participants for VL-RF and VM-RF, and on 12 participants for GM-SOL and GL-SOL. The lower number of participants for the pairs including SOL or RF is explained by the inability to identify motor units in these muscles in some participants. A significant main effect of muscle pair [$F(5, 75) = 13.636$; $P < 0.001$] was found, with a higher coefficient of correlation for VL-VM ($r = 0.82 \pm 0.12$) than for VL-RF [$r = 0.33 \pm 0.41$; $P = 0.001$; 95% CI (0.27–0.73)], VM-RF [$r = 0.35 \pm 0.37$; $P = 0.002$; 95% CI (0.28–0.68)], GL-GM [$r = 0.09 \pm 0.33$; $P < 0.001$; 95% CI (0.55–0.93)], GL-SOL [$r = 0.01 \pm 0.37$; $P < 0.001$; 95% CI (0.60–1.02)], and GM-SOL [$r = -0.10 \pm 0.42$; $P < 0.001$; 95% CI (0.65–1.14)]. Correlation for GM-SOL was lower than that for VL-RF [$P = 0.044$; 95% CI (–0.73 to –0.09)] and VM-RF [$P = 0.030$; 95% CI (–0.75 to –0.13)]. There were no other significant differences between muscle pairs (all P values > 0.27).

Of note, when considering all muscle pairs, there was a significant positive correlation between the mean coherence (0–5 Hz) calculated during the trapezoid contractions and the correlation between the CSTs during the fatiguing task ($r = 0.41$, $P = 0.001$). However, no significant correlation was found when considering each muscle pair separately (all P values > 0.15), except for GL-SOL ($r = 0.64$, $P = 0.032$).

Then, we calculated the percentage of the 1-s windows with significant and nonsignificant positive correlation between CSTs. We considered nonsignificant positive correlation as evidence of differential change in neural drive

between muscles. There was a main effect of muscle pair [$F(5, 72) = 26.779; P < 0.001$] with VL-VM showing less windows with nonsignificant positive correlation ($26.6 \pm 13.9\%$) than all the other muscle pairs, i.e., VL-RF [$63.0 \pm 13.4\%; P < 0.001$; 95% CI (-51.8 to -21.0%)], VM-RF [$65.6 \pm 16.5\%; P < 0.001$; 95% CI (-54.5 to -23.6%)], GL-GM [$71.9 \pm 10.5\%; P < 0.001$; 95% CI (-61.4 to -29.2%)], GL-SOL [$77.9 \pm 11.2\%; P < 0.001$; 95% CI (-67.8 to -34.8%)], and GM-SOL [$75.4 \pm 11.5\%; P < 0.001$; 95% CI (-64.9 to -32.7%)]. There were no other significant differences between muscle pairs (all P values > 0.26).

DISCUSSION

In this study, we observed that the level of common input between the VL and VM is higher than that observed for the other muscle pairs, including GL-GM. These differences persisted during the torque-matched contraction maintained until task failure. We also observed a strong correlation of neural drive between VL and VM during the fatiguing contraction. This was not observed for GM and GL or the other muscle pairs, which exhibited differential changes in neural drive during this fatiguing task. Taken together, these results suggest that less common synaptic input between muscles is associated with more flexible coordination strategies during a fatiguing task, i.e., differential changes in neural drive between muscles. The role of this flexible control on performance during fatiguing tasks remains to be elucidated.

We assessed the degree of common drive between motor neurons from different muscles using a coherence analysis. Using this approach, we observed significantly larger common drive between VL and VM than between the other muscle pairs. This is in accordance with previous studies, which reported a high level of common drive between VL and VM (7, 8) and conversely a minimal level of common drive between GM and GL (10). However, these previous studies did not use the same approach to calculate the coherence, making it complicated to make direct comparisons between them, and thus between muscle groups. Our study is the first to provide strong evidence that the level of common drive is higher for VL-VM than GL-GM, and also varies across muscle heads from the same group. In addition, it is the first study to assess the common drive between the vastii and the RF muscle. Specifically, we observed a low level of common drive between the vastii and the RF muscle and between the gastrocnemii and the SOL muscle. Lower common drive between these muscles is likely explained by their different functions (implying different anatomical features such as insertion, architecture), which requires independent control, and thus independent synaptic input, for some motor tasks. However, it is more difficult to explain the low level of common drive found between GL and GM as these two muscles share the same two main functions, i.e., plantarflexion and knee flexion. More independent synaptic input may be needed for a more flexible control to comply with secondary goals such as ankle joint stabilization. Indeed, there is evidence that GM and GL may produce different ankle torques in the frontal plane (30) and that they are differentially activated during standing balance based on their respective mechanical advantage (31). It suggests that reducing the number of effectively controlled degrees of freedom through

shared inputs to different pools of motor neurons (muscles), as suggested by the synergy theory (32), may not apply to all anatomically synergist muscles. Besides these physiological interpretations, this difference in the level of common drive between muscle pairs was a prerequisite to test our hypothesis that lower common synaptic input allows for more flexible coordination strategies during a torque-matched fatiguing contraction.

To ensure that fatigue occurred during the limit-time to task failure, we compared the MVC torque measured before and immediately (10 s) after the task. The significant decrease in MVC ($-19.8 \pm 8.0\%$ and $-23.5 \pm 12.2\%$ for knee extension and plantarflexion, respectively) makes us confident that fatigue occurred. Of note, we also observed a higher number of motor units identified at the end than at the beginning of the fatiguing task for VM (11.5 ± 4.2 vs. 14.0 ± 4.3), GM (13.1 ± 8.5 vs. 15.9 ± 8.1), and SOL (4.4 ± 4.0 vs. 5.9 ± 4.2). This observation aligns with our current understanding on the change in motor unit recruitment during fatigue (17, 33, 34), where a modification in discharge rate and the recruitment of additional motor units are thought to compensate for a decrease in muscle contractile efficiency to maintain a constant force output.

We tested the hypothesis that differential changes in the neural drive across muscles during a fatiguing task would more likely occur between muscles that share a low level of initial (prefatigue) common synaptic input. To test this hypothesis, we first estimated the common synaptic input for each muscle pair during nonfatiguing contractions using a coherence analysis, and we verified that differences between muscle pairs persisted in the presence of fatigue. Indeed, common synaptic input could have been modified in the presence of fatigue. For example, strong common drive between muscles could have been decreased to allow for compensation between muscles. We also identified motor units during a torque-matched fatiguing contraction maintained until task failure and we considered the CST as an index of the neural drive. Correlation was calculated between CST on different time windows to assess differential changes in neural drive. Because of the challenge of tracking motor unit activity during a fatiguing contraction, little is known about the neural adaptations during fatiguing contractions. Martinez-Valdes et al. (17) reported similar behavior between VL and VM motor units during a torque-matched task maintained until task failure, which aligns with our results showing a strong correlation between the CST of VL and VM. However, our results diverge partially from those of Martinez-Valdes et al. (17) who observed a decrease in discharge rate until $\sim 40\%$ of the endurance time followed by an increase in discharge rate until task failure. Based on the change in CST during the fatiguing task (Supplemental Figs. S1 and S2) and the change in discharge rate of individual motor units (data not shown), this change from decreasing neural drive to increasing neural drive was only observed in half of our participants. We do not have any explanation for this discrepancy between the studies, with the exception that individual variability is known to exist in motor unit discharge characteristics. Further work is required to understand this individual variability.

In contrast to the VL and VM, we observed that the neural drive to other muscle pairs exhibited more independent

behavior as illustrated by the higher percentage of windows without positive correlation between CSTs (see RESULTS). The inability to dissociate the neural drive between VL and VM may be due to their high level of common synaptic input systematically reported in previous work (7, 8) and in the present study. Even though it is unknown whether independent synaptic input to each muscle can be produced in the short-term, this strategy—if possible—was not chosen by the central nervous system in our steady force, fatiguing task. Of note, using interference EMG, previous work provided evidence that VL and VM activation cannot be voluntarily dissociated during short submaximal isometric contractions, whereas RF activation can be dissociated from that of VL and VM (35). Given the important role of VL and VM in the control of the patellofemoral joint (36), the maintenance of this high common drive during the fatiguing task might be an important strategy to regulate internal joint stresses (11). In contrast, motor units from other muscle pairs exhibited independent behavior with differential changes and—in some instances—clear compensations between muscles, e.g., GM and GL (Fig. 5). This independent behavior is in line with previous results obtained with interference EMG showing compensation between anatomically defined synergist muscles [VL-RF and VM-RF (37); GL-GM, GL-SOL, and GM-SOL (38, 39)]. However, these compensations have been identified during tasks performed at very low intensity, i.e., $\leq 10\%$ of MVC (38, 39), with no compensation observed at $>5\%$ MVC in Kouzaki et al. (37). These discrepancies may be explained by the inability for interference EMG to provide direct insight into changes in neural drive (40), especially during a fatiguing contraction (41). The lower sensitivity of interference EMG to address the aims of our study is further confirmed by our additional analysis showing no difference in coherence between muscle pairs when assessed using global EMG.

Our results are in line with our hypothesis that redistribution of neural drive is observed only between muscles that share an initial low level of synaptic input. Interestingly, the time to task failure was 66% shorter for the isometric knee extension than the isometric plantarflexion task. Even though it is tempting to explain this difference by the flexible control (differential changes in neural drive) across the three heads of the triceps surae, our data set does not allow us to draw such a conclusion. Indeed, other parameters could contribute to this difference, such as the change in motor unit recruitment characteristics during the fatiguing task or the lower content of slow twitch fiber in the quadriceps ($\sim 40\%$ of type I fibers for RF, $\sim 40\%$ for VL, and $\sim 50\%$ for VM) than in the triceps surae ($\sim 90\%$ for SOL, $\sim 50\%$ for GL, and $\sim 50\%$ for GM) (42).

An increase in within-muscle coherence as fatigue occurs has been consistently reported in previous studies (15, 18, 19) and was observed in our study (results not shown as not related to our aims). Here, we extended this observation to between-muscle coherence showing an increase in the coherence with fatigue. Of note, when considering the correlation between CST, which considered all MUs that were contributing to the recorded signal, including those with intermittent firings, we also observed a main effect of time with higher value at the end, regardless of the muscle pair. To the best of our knowledge, this is the first study showing

such a result from analysis of individual motor units. Using interference EMG, previous work reported contradictory results with either a decrease (43), an increase (44–46), or no change (47) in coherence between muscles with fatigue. These discrepancies might be due to the limitation of interference EMG at inferring neural connectivity (25, 27) as discussed earlier. Even though the magnitude of coherence is positively correlated with the discharge rate of the motor units (48, 49), we observed a significant decrease in the discharge rate with fatigue, which is therefore unlikely to explain the increase in coherence observed at the end of the fatiguing task. We therefore believe that the increase in coherence between muscles is more likely explained by physiological mechanisms rather than methodological considerations. In this way, the increase in common drive may be explained by an increase in the excitation drive that may in turn increase the number of shared projections to the motor neuron pools, and thus the proportion of common synaptic input (18). This explanation is supported by the fact that more motor units were identified at the end than at the beginning of the fatiguing contraction for VM, GM, and SOL. Of note, we cannot exclude that the increase in common drive did arise from change in motor neuron excitability or neuromodulation that would have modified the transformation of the common synaptic input into correlation in output (i.e., common drive). It is important to note that the increase in coherence was only moderate, and that differences between muscle pairs persisted, despite fatigue, during these contractions.

In addition of the common drive that we assessed, muscles receive independent drive, i.e., muscle-specific drive (7, 8). Even though our approach did not allow us to quantify the proportion of common and independent drive, it is very likely that the proportion of independent drive received by VL and VM would be much less than that received by the other muscles. The fact that the differences between muscle pairs persisted with fatigue provides evidence of the robustness of the common drive. It suggests that the common drive between muscles originate from structural connections, hardwired in anatomical circuits, such as premotor interneurons that project to multiple motor neuron pools (50). It is possible that the fact that VL and VM are always coactivated would increase neural connection between their motor neuron pools as proposed by the Hebbian theory (51).

This study requires consideration of two main methodological aspects. First, tracking motor units during a fatiguing contraction is a methodological challenge mainly because of the change in the shape of motor unit action potentials (17). In the present study, we tackled this methodological limitation by decomposing the HDSEMG signals at both the beginning and at the end of the fatiguing contraction. Then, we iteratively applied updated motor unit filters over short-time windows (10–15 s) during which the shape of motor unit action potentials was not expected to vary. Using this time-consuming process, we are confident about the reliability of the decomposition. First, we retained motor units with a pulse-to-noise ratio >30 dB. Second, we observed an increase in coherence at the end of the fatiguing contraction, which could have not been observed if decomposition errors (noise) would have increased with fatigue. Even though our approach allowed us to identify motor units that were recruited at the beginning and/or the end of the fatiguing

task, it is important to note that it did not allow us to identify motor units that were only active between these two periods (which may display different characteristics).

Another important consideration is the relatively small number of identified motor units over the total number of active units. However, the condition of pure transmission of common input to the neural drive to the muscle requires a relatively small number of motor units (5). This is further confirmed by previous studies reporting a high level of common drive in the low-frequency bandwidth within each motor neuron pool (7, 10). We are therefore confident that we identified a representative sample of motor units and that our main conclusions are robust.

Finally, as indicated in the METHODS section, only males were recruited for this study as we failed to identify a sufficient number of motor units from female participants during our pilot testing. The great challenge of decomposing HDsEMG signals in females has been acknowledged in previous work (9, 52, 53). Given the evident sex differences in muscle fatigability (54), we acknowledge that our results cannot be extended to a female population.

SUPPLEMENTAL DATA

Supplemental Figs. S1 and S2: <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.15273906>.

GRANTS

François Hug is supported by a fellowship from the Institut Universitaire de France (IUF). Aleš Holobar is supported by the Slovenian Research Agency Projects J2-1731 and Program Funding P2-0041.

DISCLOSURES

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

AUTHOR CONTRIBUTIONS

J.R., K.J.T., L.L., A.H., and F.H. conceived and designed research; J.R. performed experiments; J.R., A.H., and F.H. analyzed data; J.R., K.J.T., S.A., L.L., and F.H. interpreted results of experiments; J.R. and S.A. prepared figures; J.R. and F.H. drafted manuscript; J.R., K.J.T., S.A., L.L., A.H., and F.H. edited and revised manuscript; J.R., K.J.T., S.A., L.L., A.H., and F.H. approved final version of manuscript.

ENDNOTE

At the request of the authors, readers are herein alerted to the fact that additional materials related to this manuscript may be found at <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.15273906>. These materials are not a part of this manuscript and have not undergone peer review by the American Physiological Society (APS). APS and the journal editors take no responsibility for these materials, for the website address, or for any links to or from it.

REFERENCES

- Negro F, Yavuz UŞ, Farina D. The human motor neuron pools receive a dominant slow-varying common synaptic input. *J Physiol* 594: 5491–5505, 2016. doi:10.1113/JP271748.
- De Luca CJ, Erim Z. Common drive in motor units of a synergistic muscle pair. *J Neurophysiol* 87: 2200–2204, 2002. doi:10.1152/jn.00793.2001.
- De Luca CJ, Erim Z. Common drive of motor units in regulation of muscle force. *Trends Neurosci* 17: 299–305, 1994. doi:10.1016/0166-2236(94)90064-7.
- Farina D, Castronovo AM, Vujaklija I, Sturma A, Salminger S, Hofer C, Aszmann O. Common synaptic input to motor neurons and neural drive to targeted reinnervated muscles. *J Neurosci* 37: 11285–11292, 2017. doi:10.1523/JNEUROSCI.1179-17.2017.
- Farina D, Merletti R, Enoka RM. The extraction of neural strategies from the surface EMG: an update. *J Appl Physiol* (1985) 117: 1215–1230, 2014. doi:10.1152/jappphysiol.00162.2014.
- Farina D, Negro F. Common synaptic input to motor neurons, motor unit synchronization, and force control. *Exerc Sport Sci Rev* 43: 23–33, 2015. doi:10.1249/JES.000000000000032.
- Avrillon S, Del Vecchio A, Farina D, Pons JL, Vogel C, Umehara J, Hug F. Individual differences in the neural strategies to control the lateral and medial head of the quadriceps during a mechanically constrained task. *J Appl Physiol* (1985) 130: 269–281, 2021. doi:10.1152/jappphysiol.00653.2020.
- Laine CM, Martinez-Valdes E, Falla D, Mayer F, Farina D. Motor neuron pools of synergistic thigh muscles share most of their synaptic input. *J Neurosci* 35: 12207–12216, 2015. doi:10.1523/JNEUROSCI.0240-15.2015.
- Hug F, Avrillon S, Del Vecchio A, Casolo A, Ibanez J, Nuccio S, Rossato J, Holobar A, Farina D. Analysis of motor unit spike trains estimated from high-density surface electromyography is highly reliable across operators. *J Electromyogr Kinesiol* 58: 102548, 2021. doi:10.1016/j.jelekin.2021.102548.
- Hug F, Del Vecchio A, Avrillon S, Farina D, Tucker K. Muscles from the same muscle group do not necessarily share common drive: evidence from the human triceps surae. *J Appl Physiol* 130: 342–354, 2021. doi:10.1152/jappphysiol.00635.2020.
- Alessandro C, Barroso FO, Prashara A, Tentler DP, Yeh H-Y, Tresch MC. Coordination amongst quadriceps muscles suggests neural regulation of internal joint stresses, not simplification of task performance. *Proc Natl Acad Sci USA* 117: 8135–8142, 2020. doi:10.1073/pnas.1916578117.
- Gandevia SC. Spinal and supraspinal factors in human muscle fatigue. *Physiol Rev* 81: 1725–1789, 2001. doi:10.1152/physrev.2001.81.4.1725.
- Carpentier A, Duchateau J, Hainaut K. Motor unit behaviour and contractile changes during fatigue in the human first dorsal interosseus. *J Physiol* 534: 903–912, 2001. doi:10.1111/j.1469-7793.2001.00903.x.
- Garland SJ, Enoka RM, Serrano LP, Robinson GA. Behavior of motor units in human biceps brachii during a submaximal fatiguing contraction. *J Appl Physiol* (1985) 76: 2411–2419, 1994. doi:10.1152/jappphysiol.1994.76.6.2411.
- McManus L, Hu X, Rymer WZ, Suresh NL, Lowery MM. Fatigue increases beta-band coherence between the firing times of simultaneously active motor units in the first dorsal interosseous muscle. *J Neurophysiol* 115: 2830–2839, 2016. [Erratum in *J Neurophysiol* 119: 2001, 2018]. doi:10.1152/jn.00097.2016.
- Vila-Chã C, Falla D, Correia MV, Farina D. Adjustments in motor unit properties during fatiguing contractions after training. *Med Sci Sports Exerc* 44: 616–624, 2012. doi:10.1249/MSS.0b013e318235d81d.
- Martinez-Valdes E, Negro F, Falla D, Dideriksen JL, Heckman CJ, Farina D. Inability to increase the neural drive to muscle is associated with task failure during submaximal contractions. *J Neurophysiol* 124: 1110–1121, 2020. doi:10.1152/jn.00447.2020.
- Castronovo AM, Negro F, Conforto S, Farina D. The proportion of common synaptic input to motor neurons increases with an increase in net excitatory input. *J Appl Physiol* 119: 1337–1346, 2015. doi:10.1152/jappphysiol.00255.2015.
- Contessa P, Adam A, De Luca CJ. Motor unit control and force fluctuation during fatigue. *J Appl Physiol* 107: 235–243, 2009. doi:10.1152/jappphysiol.00035.2009.
- Farina D, Negro F, Muceli S, Enoka RM. Principles of motor unit physiology evolve with advances in technology. *Physiology (Bethesda)* 31: 83–94, 2016. doi:10.1152/physiol.00040.2015.
- Vila-Chã C, Falla D, Farina D. Motor unit behavior during submaximal contractions following six weeks of either endurance or strength

- training. *J Appl Physiol* 109: 1455–1466, 2010. doi:10.1152/jappphysiol.01213.2009.
22. **Holobar A, Minetto MA, Botter A, Negro F, Farina D.** Experimental analysis of accuracy in the identification of motor unit spike trains from high-density surface EMG. *IEEE Trans Neural Syst Rehabil Eng* 18: 221–229, 2010. doi:10.1109/TNSRE.2010.2041593.
 23. **Marateb HR, McGill KC, Holobar A, Lateva ZC, Mansourian M, Merletti R.** Accuracy assessment of CKC high-density surface EMG decomposition in biceps femoris muscle. *J Neural Eng* 8: 066002, 2011. doi:10.1088/1741-2560/8/6/066002.
 24. **Holobar A, Minetto MA, Farina D.** Accurate identification of motor unit discharge patterns from high-density surface EMG and validation with a novel signal-based performance metric. *J Neural Eng* 11: 016008, 2014. doi:10.1088/1741-2560/11/1/016008.
 25. **Del Vecchio A, Germer CM, Elias LA, Fu Q, Fine J, Santello M, Farina D.** The human central nervous system transmits common synaptic inputs to distinct motor neuron pools during non-synergistic digit actions. *J Physiol* 597: 5935–5948, 2019. doi:10.1113/JP278623.
 26. **Francic A, Holobar A.** On the reuse of motor unit filters in high density surface electromyograms recorded at different contraction levels. *IEEE Access* 9: 115227–115236, 2021. doi:10.1109/ACCESS.2021.3104762.
 27. **Germer CM, Farina D, Elias LA, Nuccio S, Hug F, Vecchio AD.** Surface EMG crosstalk quantified at the motor unit population level for muscles of the hand, thigh, and calf. *J Appl Physiol* 131: 808–820, 2021. doi:10.1152/jappphysiol.01041.2020.
 28. **Baker SN, Kilner JM, Pinches EM, Lemon RN.** The role of synchrony and oscillations in the motor output. *Exp Brain Res* 128: 109–117, 1999. doi:10.1007/s002210050825.
 29. **Laine CM, Valero-Cuevas FJ.** Intermuscular coherence reflects functional coordination. *J Neurophysiol* 118: 1775–1783, 2017. doi:10.1152/jn.00204.2017.
 30. **Lee SSM, Piazza SJ.** Inversion–eversion moment arms of gastrocnemius and tibialis anterior measured in vivo. *J Biomech* 41: 3366–3370, 2008. doi:10.1016/j.jbiomech.2008.09.029.
 31. **Héroux ME, Dakin CJ, Luu BL, Inglis JT, Blouin J-S.** Absence of lateral gastrocnemius activity and differential motor unit behavior in soleus and medial gastrocnemius during standing balance. *J Appl Physiol* 116: 140–148, 2014. doi:10.1152/jappphysiol.00906.2013.
 32. **d'Avella A, Bizzi E.** Shared and specific muscle synergies in natural motor behaviors. *Proc Natl Acad Sci USA* 102: 3076–3081, 2005. doi:10.1073/pnas.0500199102.
 33. **Enoka RM, Baudry S, Rudroff T, Farina D, Klass M, Duchateau J.** Unraveling the neurophysiology of muscle fatigue. *J Electromyogr Kinesiol* 21: 208–219, 2011. doi:10.1016/j.jelekin.2010.10.006.
 34. **McManus L, Hu X, Rymer WZ, Lowery MM, Suresh NL.** Changes in motor unit behavior following isometric fatigue of the first dorsal interosseous muscle. *J Neurophysiol* 113: 3186–3196, 2015. doi:10.1152/jn.00146.2015.
 35. **Hug F, Hodges PW, van den Hoorn W, Tucker K.** Between-muscle differences in the adaptation to experimental pain. *J Appl Physiol* (1985) 117: 1132–1140, 2014. doi:10.1152/jappphysiol.00561.2014.
 36. **Sheehan FT, Borotikar BS, Behnam AJ, Alter KE.** Alterations in in vivo knee joint kinematics following a femoral nerve branch block of the vastus medialis: implications for patellofemoral pain syndrome. *Clin Biomech* 27: 525–531, 2012. doi:10.1016/j.clinbiomech.2011.12.012.
 37. **Kouzaki M, Shinohara M, Masani K, Kanehisa H, Fukunaga T.** Alternate muscle activity observed between knee extensor synergists during low-level sustained contractions. *J Appl Physiol* 93: 675–684, 2002. doi:10.1152/jappphysiol.00764.2001.
 38. **Akagi R, Fukui T, Kubota M, Nakamura M, Ema R.** Muscle shear moduli changes and frequency of alternate muscle activity of plantar flexor synergists induced by prolonged low-level contraction. *Front Physiol* 8: 708, 2017. doi:10.3389/fphys.2017.00708.
 39. **Tamaki H, Kitada K, Akamine T, Murata F, Sakou T, Kurata H.** Alternate activity in the synergistic muscles during prolonged low-level contractions. *J Appl Physiol* 84: 1943–1951, 1998. doi:10.1152/jappphysiol.1998.84.6.1943.
 40. **Dideriksen JL, Enoka RM, Farina D.** Neuromuscular adjustments that constrain submaximal EMG amplitude at task failure of sustained isometric contractions. *J Appl Physiol* (1985) 111: 485–494, 2011. doi:10.1152/jappphysiol.00186.2011.
 41. **Dimitrova NA, Dimitrov GV.** Interpretation of EMG changes with fatigue: facts, pitfalls, and fallacies. *J Electromyogr Kinesiol* 13: 13–36, 2003. doi:10.1016/s1050-6411(02)00083-4.
 42. **Johnson MA, Polgar J, Weightman D, Appleton D.** Data on the distribution of fibre types in thirty-six human muscles. *J Neuro Sci* 18: 111–129, 1973. doi:10.1016/0022-510x(73)90023-3.
 43. **Watanabe T, Saito K, Ishida K, Tanabe S, Nojima I.** Fatigue-induced decline in low-frequency common input to bilateral and unilateral plantar flexors during quiet standing. *Neurosci Lett* 686: 193–197, 2018. doi:10.1016/j.neulet.2018.09.019.
 44. **Danna-Dos Santos A, Poston B, Jesunathadas M, Bobich LR, Hamm TM, Santello M.** Influence of fatigue on hand muscle coordination and EMG-EMG coherence during three-digit grasping. *J Neurophysiol* 104: 3576–3587, 2010. doi:10.1152/jn.00583.2010.
 45. **Semmler JG, Ebert SA, Amarasena J.** Eccentric muscle damage increases intermuscular coherence during a fatiguing isometric contraction. *Acta Physiol (Oxf)* 208: 362–375, 2013. doi:10.1111/apha.12111.
 46. **Wang L, Lu A, Zhang S, Niu W, Zheng F, Gong M.** Fatigue-related electromyographic coherence and phase synchronization analysis between antagonistic elbow muscles. *Exp Brain Res* 233: 971–982, 2015. doi:10.1007/s00221-014-4172-x.
 47. **Wang L-J, Xiao-Ming Y, Shao Q-N, Wang C, Yang H, Huang S-J, Niu W-X.** Muscle fatigue enhance β band EMG-EMG coupling of antagonistic muscles in patients with post-stroke spasticity. *Front Bioeng Biotechnol* 8: 1007, 2020. doi:10.3389/fbioe.2020.01007.
 48. **de la Rocha J, Doiron B, Shea-Brown E, Josić K, Reyes A.** Correlation between neural spike trains increases with firing rate. *Nature* 448: 802–806, 2007. doi:10.1038/nature06028.
 49. **Thompson CK, Johnson MD, Negro F, Mcherson LM, Farina D, Heckman CJ.** Exogenous neuromodulation of spinal neurons induces beta-band coherence during self-sustained discharge of hind limb motor unit populations. *J Appl Physiol* 127: 1034–1041, 2019. doi:10.1152/jappphysiol.00110.2019.
 50. **Levine AJ, Hinckley CA, Hilde KL, Driscoll SP, Poon TH, Montgomery JM, Pfaff SL.** Identification of a cellular node for motor control pathways. *Nat Neurosci* 17: 586–593, 2014. doi:10.1038/nn.3675.
 51. **Hebb DO.** *The Organization of Behavior: A Neuropsychological Theory.* New York: Wiley, 1949.
 52. **Del Vecchio A, Holobar A, Falla D, Felici F, Enoka RM, Farina D.** Tutorial: analysis of motor unit discharge characteristics from high-density surface EMG signals. *J Electromyogr Kinesiol* 53: 102426, 2020. doi:10.1016/j.jelekin.2020.102426.
 53. **Lulic-Kuryllo T, Thompson CK, Jiang N, Negro F, Dickerson CR.** Neural control of the healthy pectoralis major from low-to-moderate isometric contractions. *J Neurophysiol* 126: 213–226, 2021. doi:10.1152/jn.00046.2021.
 54. **Hunter SK, Critchlow A, Enoka RM.** Influence of aging on sex differences in muscle fatigability. *J Appl Physiol* 97: 1723–1732, 2004. doi:10.1152/jappphysiol.00460.2004.

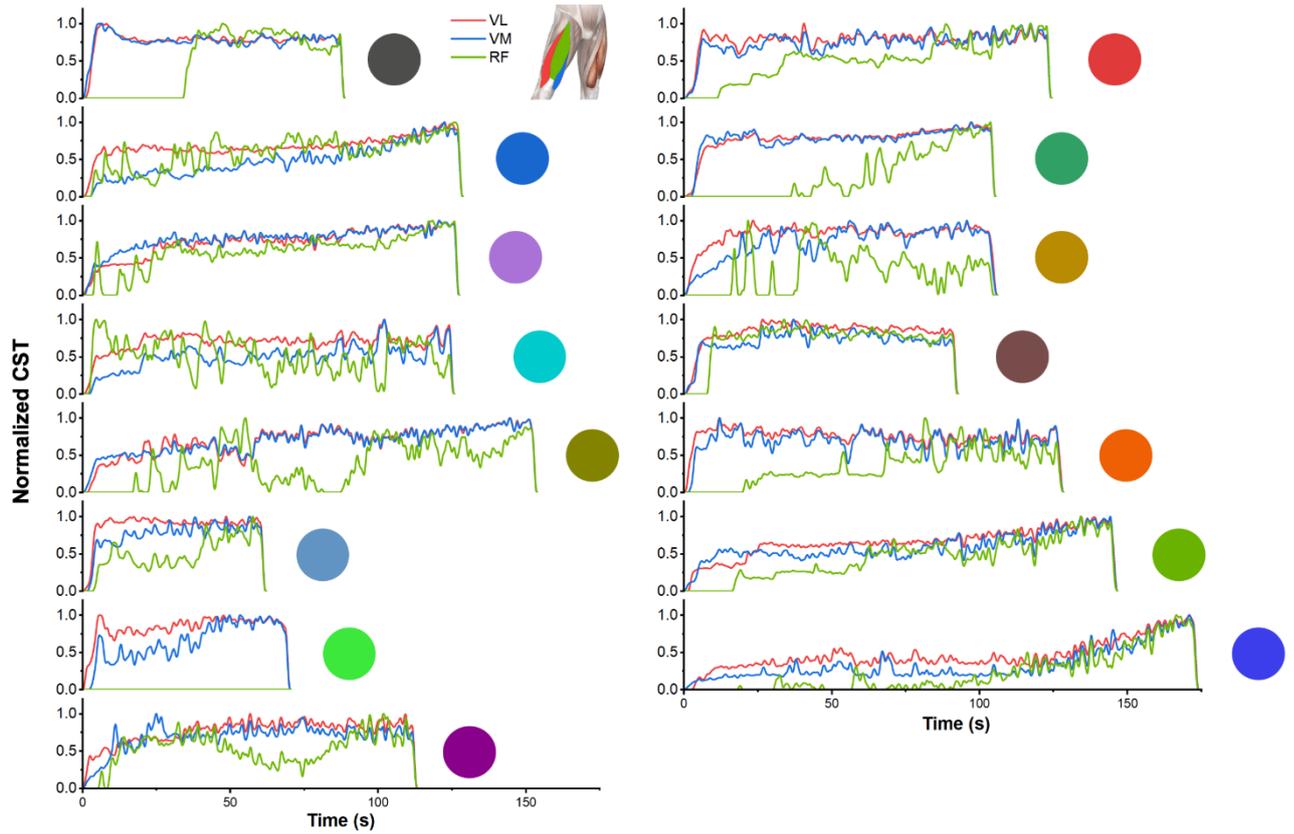


Figure S1. Differential change in neural drive across muscles of the quadriceps during the fatiguing contraction. Each graph represents a participant and depicts the cumulative spike train (normalized to its maximum) for each muscle. Coloured discs indicate for which participant the data is exposed. There is a missing cumulative spike train for the rectus femoris muscle of one participant, which is explained by our inability to decompose enough motor units from that muscle/participant.

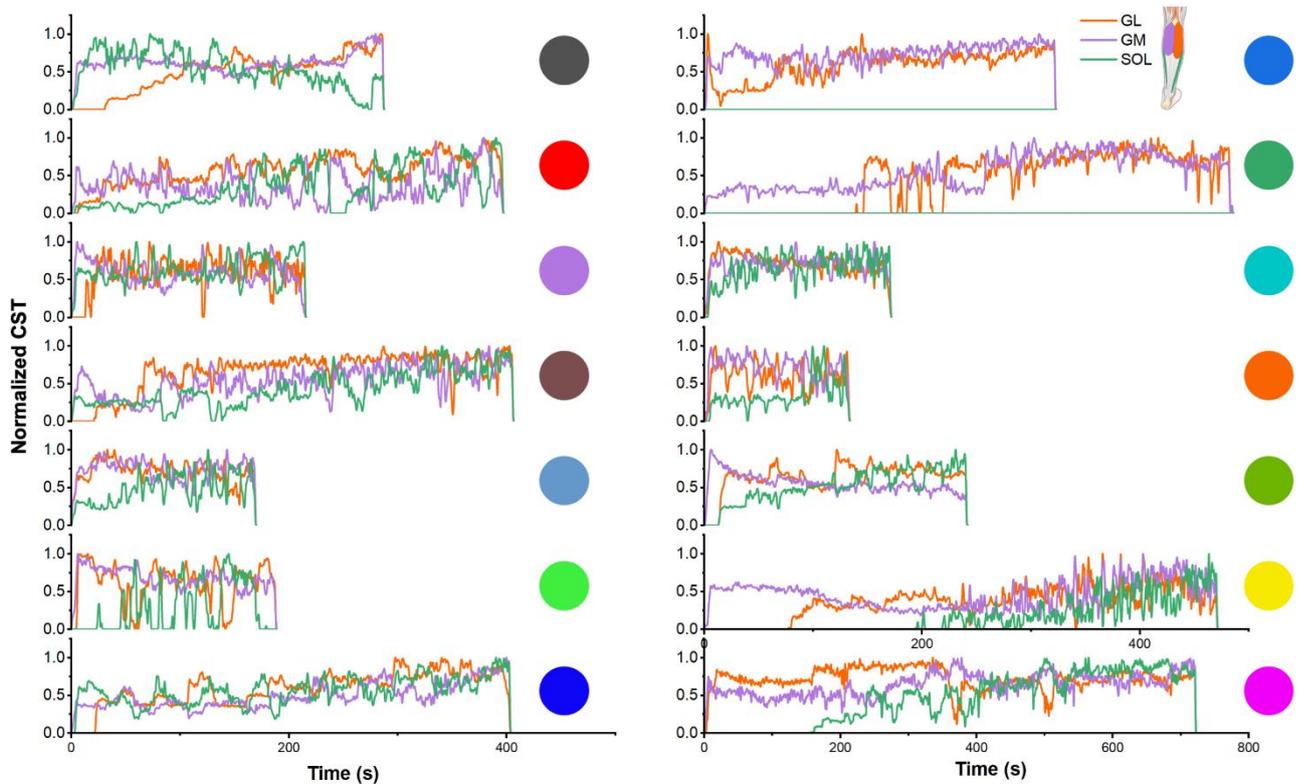


Figure S1. Differential change in neural drive across muscles of the triceps surae during the fatiguing contraction. Each graph depicts the cumulative spike train (normalized to its maximum) for each muscle of each participant. Coloured discs indicate for which participant the data is exposed. There are missing cumulative spike trains for the soleus muscle of some participants, which is explained by our inability to decompose enough motor units from that muscle/participant.

Étude #2 : I-Spin live, un logiciel libre basé sur la séparation aveugle de source pour décoder l'activité des motoneurones α spinaux en temps réel

Introduction

L'identification des instants de décharge d'une population d'unités motrices fournit des informations directes sur le contrôle nerveux (Enoka, 2019; Farina and Negro, 2015). L'activité de ces unités motrices peut être évaluée en utilisant des électrodes intramusculaires pendant des contractions d'intensités relativement faibles (Lefever and De Luca, 1982) et en séparant les trains de potentiels qui se chevauchent à l'aide d'un algorithme d'appariement de formes (McGill et al., 2005). Le développement récent d'électrodes intramusculaires à haute densité (Chung et al., 2023; Farina et al., 2008b; Muceli et al., 2022, 2015) a conduit à l'utilisation de nouveaux algorithmes d'identification de l'activité des unités motrices (Buccino et al., 2020; Pachitariu et al., 2023; Rey et al., 2015; Steinmetz et al., 2021). Ces algorithmes tirent parti de l'enregistrement du même potentiel d'action sur plusieurs électrodes afin d'extraire ce potentiel d'action du reste du signal (Chung et al., 2023; Marshall et al., 2022). En outre, des algorithmes de séparation aveugle de source ont été proposés pour inverser le modèle génératif des signaux EMG et identifier les trains de potentiels des unités motrices à partir des signaux EMG interférentiels (Chen et al., 2018; Farina et al., 2016; Holobar et al., 2014; Holobar and Zazula, 2007; Negro et al., 2016). L'avantage de cette approche est qu'elle peut être utilisée sur des signaux enregistrés à l'aide de grilles d'électrodes de surface à haute densité (Holobar and Zazula, 2007; Negro et al., 2016) ou d'électrodes intramusculaires à haute densité (Chen et al., 2018; Muceli et al., 2022; Negro et al., 2016). Cependant, la plupart des implémentations actuelles de cette approche ne permettent pas une identification en temps réel de l'activité des unités motrices, ce qui limite certaines applications.

Des études récentes ont montré la possibilité d'identifier des unités motrices en temps réel en adaptant l'algorithme de séparation aveugle des sources (Barsakcioglu et al., 2021; Bräcklein et al., 2022; Chen et al., 2021, 2020; Formento et al., 2021; Zheng and Hu, 2022). Ces études ont utilisé une approche en deux étapes : premièrement, une phase d'entraînement, qui consiste à identifier de manière itérative une matrice de

filtres d'unités motrices à partir des signaux EMG enregistrés pendant une contraction 'contrôle' ; deuxièmement, l'application de ces filtres sur des segments courts de signaux EMG pour identifier les potentiels d'unités motrices en temps réel pendant une contraction qui possède des caractéristiques similaires à celles de la contraction 'contrôle'. À l'heure actuelle, l'identification en temps réel des unités motrices n'est utilisée que par quelques équipes de recherche spécialisées et les algorithmes ne sont pas toujours mis à la disposition du public. En outre, les performances des algorithmes de décomposition en temps réel n'ont pas été rapportées.

Nous avons développé un logiciel libre permettant de visualiser l'activité d'un ou plusieurs motoneurones en temps réel, à partir de l'enregistrement d'EMG de surface à haute densité. Nous avons testé les performances de ce logiciel sur des données collectées au cours de tâches isométriques sur plusieurs muscles (muscles gastrocnémiens latéraux et médiaux, chef latéral et médial du quadriceps). Plus précisément, nous avons déterminé l'influence du muscle enregistré sur la performance de l'algorithme. Nous avons également mesuré la précision du retour visuel en temps réel de l'activité des motoneurones en calculant le degré de concordance entre les trains de potentiels des motoneurones identifiés en temps réel et ceux identifiés classiquement après une édition manuelle.

Matériels et méthodes

Le logiciel a été codé comme une application MATLAB (version 2021a, The MathWorks, Inc, USA). Il permet d'enregistrer et de traiter les signaux provenant d'une à quatre grilles de surface comportant jusqu'à 64 électrodes. L'identification en temps réel de l'activité des motoneurones nécessite tout d'abord la décomposition d'une contraction initiale et l'obtention d'une matrice filtre d'unités motrices. Ceci est décrit dans la section Méthodes expérimentales. Les filtres d'unités motrices sont ensuite appliqués sur de courts segments de signaux EMG au cours d'une contraction test pour identifier l'activité des unités motrices en temps réel. L'algorithme utilisé pour identifier l'activité des unités motrices est basé sur celui proposé par Barsakcioglu et al. (2021) et Negro et al. (2016).

Quatre formes de retour visuel peuvent être affichées au participant : un tracé de tous les instants de décharge des unités motrices pour un muscle donné, un quadrant affichant les trains de potentiels cumulés (CST) de deux groupes d'unités motrices pour un muscle donné, un quadrant affichant la fréquence de décharge de deux unités

Étude #2

motrices, et les fréquences de décharge lissées de toutes les unités motrices identifiées pour un muscle donné.

Pour tester l'algorithme, huit volontaires physiquement actifs ont participé au protocole du *triceps surae* (moyenne \pm écart-type ; âge : $28,3 \pm 5,0$ ans, taille : $181,3 \pm 4,8$ cm, masse corporelle : $77,4 \pm 17,9$ kg) et huit volontaires physiquement actifs ont participé au protocole du *quadriceps* (âge : $30,6 \pm 6,0$ ans, taille : $181,5 \pm 4,8$ cm, masse corporelle : $78,0 \pm 16,5$ kg). Deux d'entre eux ont participé aux deux protocoles. Les protocoles sont ceux décrits dans la section Méthodes expérimentales. Après avoir mesuré les MVC, les participants ont effectué trois contractions isométriques trapézoïdales à 20 % de la MVC (appelées contractions 'contrôles'). Les filtres des unités motrices ont été identifiés à partir de ces contractions, puis appliqués en temps réel pour estimer l'activité de chaque unité motrice au cours de trois contractions trapézoïdales supplémentaires (appelées contractions 'test'). Au cours de ces contractions 'test', les instants de décharge des unités motrices et le couple de force produit étaient affichés en temps réel sur un moniteur à destination des participants. Pour évaluer la précision de l'identification en temps réel des trains de potentiels des unités motrices, nous avons comparé les trains de potentiels des unités motrices identifiés en temps réel avec ceux obtenus après édition manuelle. La précision de la décomposition en temps réel a été évaluée pour chaque motoneurone en calculant la sensibilité, la précision, le taux de faux négatifs et le degré de concordance entre le train de potentiels édité manuellement (à postériori) et le train de potentiels identifié en temps réel, comme suit :

$$\text{Degré de concordance} = \frac{VP}{VP + FP + FN}$$

Où VP (vrai positif) est le nombre de potentiels identifiés à la fois dans les trains de potentiels en temps réel et édités, FP (faux positif) est le nombre de potentiels identifiés uniquement dans le train de potentiels en temps réel et FN (faux négatif) est le nombre de potentiels identifiés uniquement dans le train de potentiels édité.

Pour évaluer la précision du retour visuel fourni par le logiciel, nous avons mesuré l'erreur quadratique moyenne (RMSE) entre le chemin tracé par la fréquence de décharge des unités motrices estimé en temps réel et le chemin estimé à partir du train de potentiels des unités motrices édité manuellement.

Toutes les données sont rapportées sous forme de moyennes \pm écart-type.

Résultats

Nous avons évalué la précision des trains de potentiels d'unités motrices identifiés en temps réel par rapport à leur version éditée manuellement (Figure 36). Il convient de noter que certaines unités motrices n'ont pas été identifiées pendant les contractions tests, soit parce qu'elles n'ont pas été recrutées, soit parce qu'elles étaient fusionnées avec des unités motrices nouvellement recrutées. En conséquence, nous avons perdu 4 ± 4 unités motrices provenant du GM. Les valeurs de sensibilité, de précision, les taux de faux négatifs et les degrés de concordance sont indiqués dans la figure 36. Les degrés de concordance pour les vastes et gastrocnémiens sont les suivant : VL : $0,82 \pm 0,20$; VM : $0,75 \pm 0,18$; GL : $0,88 \pm 0,08$ et GM : $0,81 \pm 0,18$.

Pour le retour visuel des fréquences de décharge, l'erreur quadratique moyenne (RMSE) entre la fréquence en temps réel et sa version éditée était constamment inférieure à deux potentiels par seconde pour toutes les unités motrices (figure 37). La RMSE était de $1,4 \pm 1,5$ pps pour le VL, $1,8 \pm 1,5$ pps pour le VM, $1,7 \pm 1,1$ pps pour le GL et $1,1 \pm 1,1$ pps pour le GM (figure 37). Dans l'ensemble, ces faibles valeurs de RMSE nous assurent que le retour visuel en temps réel reflète avec précision la variation de l'activité de l'unité motrice.

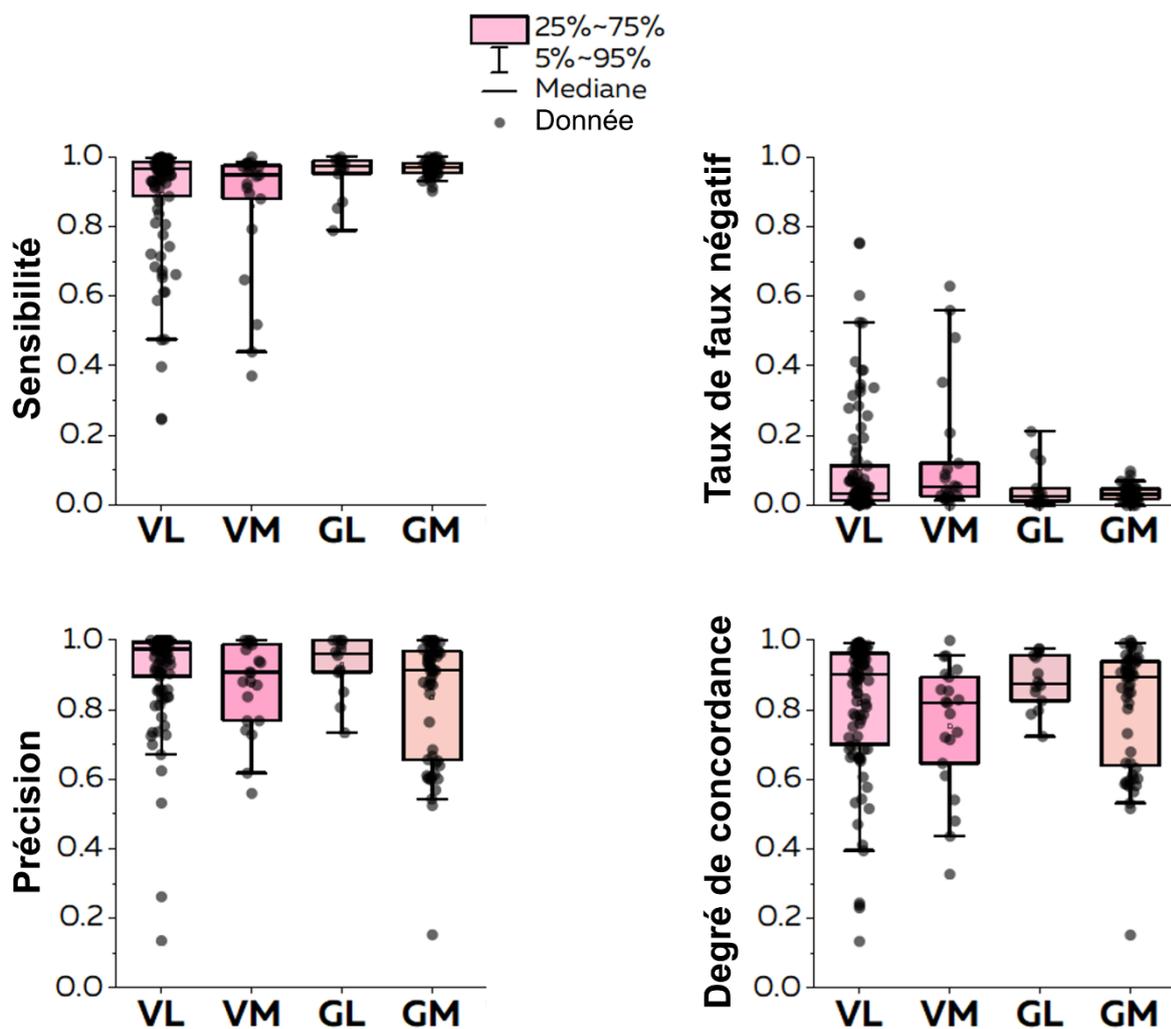


Figure 36 : Précision de la décomposition de l'EMG en temps réel. Nous avons comparé les trains de potentiels des unités motrices identifiées en temps réel avec leur version éditée manuellement à 20% de la MVC. Nous avons calculé la sensibilité, la précision, le taux de faux négatifs et le degré de concordance pour chaque unité motrice. Chaque point représente une unité motrice, chaque boîte représente les 25e et 75e percentiles de la distribution des valeurs, chaque barre représente les 5e et 95e percentiles de la distribution des valeurs, et chaque ligne représente la médiane. VL : vaste latéral, VM : vaste médial, GL : gastrocnémien latéral, GM : gastrocnémien médial.

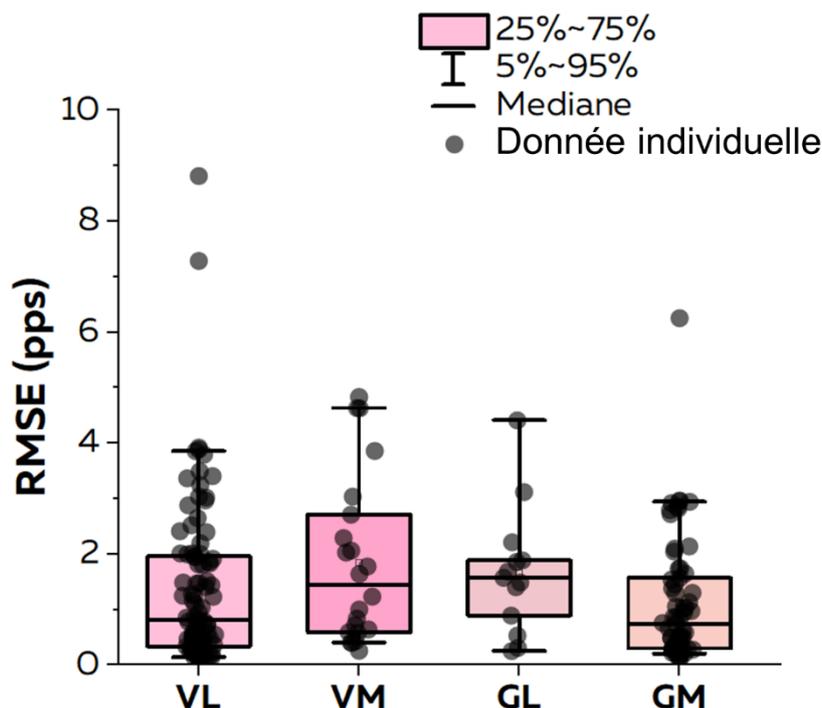


Figure 37 : Précision du retour visuel basé sur les fréquences de décharge des unités motrices. Après avoir effectué la décomposition de l'EMG en temps réel, nous avons affiché en retour visuel la fréquence de décharge des unités motrices ou l'activité sommée de groupes d'unités motrices. Nous avons estimé la précision du retour visuel en calculant l'erreur quadratique moyenne (RMSE) entre les fréquences de décharge estimées à partir des trains de potentiels des unités motrices identifiés en temps réel et de leur version éditée manuellement. Chaque point représente une unité motrice, chaque boîte représente les 25e et 75e percentiles de la distribution des valeurs, chaque barre représente les 5e et 95e percentiles de la distribution des valeurs, et chaque ligne représente la médiane. VL : vaste latéral, VM : vaste médial, GL : gastrocnémien latéral, GM : gastrocnémien médial.

Conclusion

Cette étude présente un logiciel libre basé sur la séparation aveugle des sources pour décoder l'activité des motoneurones α spinaux en temps réel. Nous avons démontré que les fréquences de décharge des unités motrices ont été estimées avec précision à partir de la décomposition de l'EMG en temps réel, avec un degré de concordance médian au-dessus de 0.8 pour chaque muscle. De plus, le retour visuel affiché au participant avait des valeurs de RMSE inférieures à deux potentiels par seconde. Dans l'ensemble, ce logiciel libre fournit des outils aux scientifiques pour concevoir des paradigmes expérimentaux dans lesquels les participants peuvent moduler leur commande nerveuse en temps réel à l'aide d'un retour visuel.

I-Spin live: An open-source software based on blind-source separation for decoding the activity of spinal alpha motor neurons in real-time

5

Julien ROSSATO¹, François HUG^{2,3}, Kylie TUCKER³, Lilian LACOURPAILLE¹,
Dario FARINA⁴ and Simon AVRILLON^{4*}

10 ¹ Nantes Université, Laboratory “Movement, Interactions, Performance” (UR 4334), Nantes, France

² Université Côte d'Azur, LAMHESS, Nice, France

³ The University of Queensland, School of Biomedical Sciences, Brisbane, QLD, Australia

⁴ Department of Bioengineering, Faculty of Engineering, Imperial College London, London, United Kingdom.

15

* Corresponding author

Dr. Simon Avrillon

20 Sir Michael Uren Hub
Imperial College London
86 Wood Ln

London W12 0BZ

E-mail address: s.avrillon@imperial.ac.uk

25 ORCID: 0000-0002-2226-3528

Running title: Real-time decomposition of EMG signals into motor unit activity

30

Supplemental data availability: The entire data set (raw and processed data) codes, and a user manual of the software are available at <https://github.com/simonavrillon/I-Spin>

Disclosures

35 DF is inventor of a patent (Neural Interface. UK Patent application no. GB1813762.0. August 23, 2018) and of a patent application (Neural interface. UK Patent application no. GB2014671.8. September 17, 2020), which are partly related to the methods and applications of this work. All other authors have no financial or other relationships that might lead to a conflict of interest.

40 **Abstract**

Decoding the activity of individual neural cells during natural behaviours allows neuroscientists to study how the nervous system generates and controls movements. Contrary to other neural cells, the activity of spinal motor neurons can be determined non-invasively (or minimally invasively) from the decomposition of electromyographic (EMG) signals into motor unit
45 discharge activities. For some interfacing and neuro-feedback investigations, EMG decomposition needs to be performed in real-time. Here, we introduce an open-source software that performs real-time decoding of spinal motor neurons using a blind-source separation approach for multichannel EMG signal processing. Separation vectors are identified for each motor unit from a baseline contraction and then re-applied in real-time during test contractions.
50 In this way, the discharge activity of multiple motor units can be provided as visual feedback in real-time. We provide a complete framework with guidelines and examples of recordings to guide researchers who aim to study movement control at the motor neuron level. We tested the software on multiple muscles (lateral and medial gastrocnemius muscles, lateral and medial heads of the quadriceps, tibialis anterior), using either grids of surface electrodes or
55 intramuscular electrodes arrays. We assessed how the muscle, or variation of contraction intensity between the baseline contraction and the test contraction impacts the accuracy of the real-time decomposition. This open-source interface provides a set of tools for neuroscientists to design experimental paradigms where participants can receive neurofeedback in real-time on the output of the spinal cord circuits.

60

Keywords: electromyography, neural drive, motor units, real-time decomposition

Introduction

65 Motor units are the “final common path” of the neuromuscular system. They transduce the neural signals that originate from supraspinal centres, spinal circuits, and sensory systems into force (1). Each action potential propagating along the axon of an alpha motor neuron elicits action potentials in all the innervated muscle fibres. As such, the hundreds of muscles fibres belonging to each motor unit will amplify the discharge activity of spinal motor neurons, and
70 their dispersion within the muscle will facilitate the discrimination of single motor neuron discharge activity. Decoding the discharge characteristics of a population of motor units provides direct information about the neural control of movement (2, 3). Researchers classically identify a few motor units during relatively weak contractions using concentric needles or fine wire recording electrodes (4) and separating the overlapping spike trains with a template-
75 matching algorithm (5). Recent developments of intramuscular (6-9) and surface (3, 10) electromyographic (EMG) electrode arrays facilitate both a larger recording zone (i.e., the area from which motor unit action potentials will be recorded), and the recording of the same motor unit action potential across multiple channels. In conjunction with this hardware advance, the development of novel EMG decomposition software/programs such as spike-sorting (11-14)
80 and blind source separation (15-19) algorithms enable a far greater number of individual motor units to be decoded from each recording (7-10).

Blind source separation algorithms invert the generative model of EMG signals and identify motor units spike trains from interference EMG signals (16-20). In short, this class of algorithms retrieves the spike trains by optimizing a set of separation vectors, i.e., motor unit
85 filters based on the action potentials of each motor unit recorded across an array of electrodes, which maximizes the sparseness of the spike trains (16-20). However, most of the current implementations of this approach rely on offline processing, which restricts its ability to be used for neurofeedback and human interfacing technologies.

Recent studies have reported real-time capabilities of motor unit identification by adapting the
90 offline blind source separation algorithm (21-25). These studies used a two-step approach: 1) the separation vector for each motor unit is identified with offline decomposition during the training phase; and 2) the same vectors are applied in real-time to new EMG recordings. The real-time identification of motor units is only used by a few specialized research teams and there are no publicly available algorithms for this task. In addition, the accuracy and boundary
95 capabilities of online decomposition have not been systematically tested. Such information is

necessary to better design experimental paradigms demonstrating, for example, the neural constraints on human movement generation and control (22).

100 Here, we provide an open-source software that can be used to visualise and track motor unit discharge activities in real-time. We document the software capability boundaries on data collected during isometric contractions of varying force levels; from multiple muscles (lateral and medial gastrocnemius muscles, lateral and medial heads of the quadriceps, tibialis anterior) with either grids of surface electrodes or intramuscular arrays of electrodes. The accuracy of real-time identification of motor neuron discharge activity was determined from the rate of agreement calculated between the motor neuron spike trains identified in real-time and those
105 identified offline after manual editing. Of note, we did not assess the capabilities of the software with simulated signals because the approach we used for identifying motor neurons has previously been validated for offline analysis (18, 21) . Data, codes, and a user manual are available at <https://github.com/simonavrillon/I-Spin>.

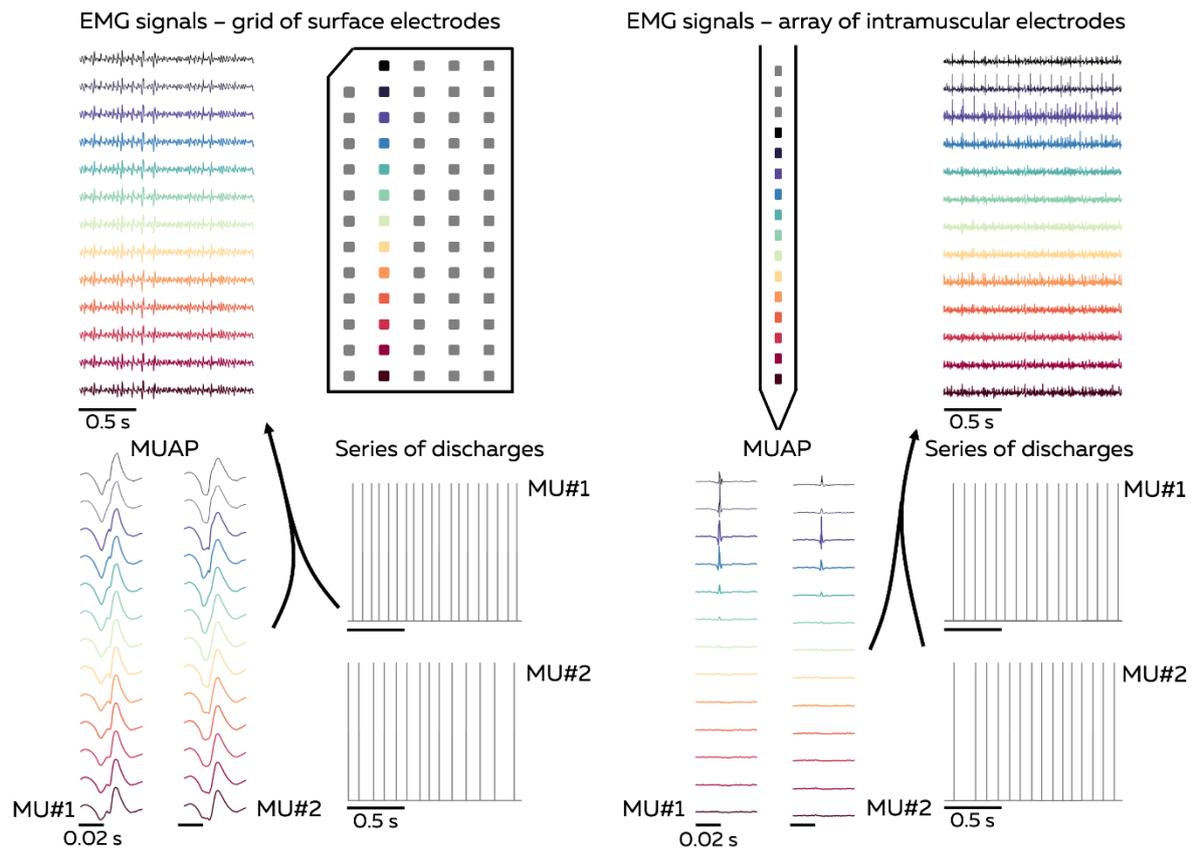
110 **Materials and methods**

Overview of the approach

An EMG signal represents the sum of trains of action potentials from all the active motor units within the recorded muscle volume (Figure 1A). During stationary conditions, e.g., isometric contractions, the train of motor unit action potentials can be modelled as the convolution of series of discrete delta functions, representing the discharge times, and motor unit action potentials (Figure 1A). The EMG decomposition with blind source separation consists of inverting the generative model of EMG signals by estimating the series of discharge times for each active motor unit (15-17). When EMG signals are recorded with an array of electrodes, the shape of the recorded potential of each motor unit differs across electrodes. This is due to 1) the varying conduction velocity of action potentials among the muscle fibres, and 2) the location/depth of the muscle fibres that belong to each motor unit relatively to the electrodes, which impact the low pass filtering effect of the tissue on the recorded potential. Therefore, the EMG signals recorded with an array of electrodes can be considered as an instantaneous mixture of the original motor unit spike trains and their delayed version.

125 Increasing the number and spatial distribution of recording electrodes increases the likelihood that each motor unit will have a unique motor unit action potential profile (shape), i.e., a temporal and spatial profile that differs from all the other active motor unit within the recorded volume (10, 26). The uniqueness of motor unit action potential profiles is necessary for the blind source separation to accurately estimate the motor unit discharge times. Our software uses a fast independent component analysis (fastICA) to optimize the separation vector (the motor unit filter) for each motor unit (Figure 1B; (18, 19, 21)).

A. EMG generative model



B. EMG decomposition with blind-source separation

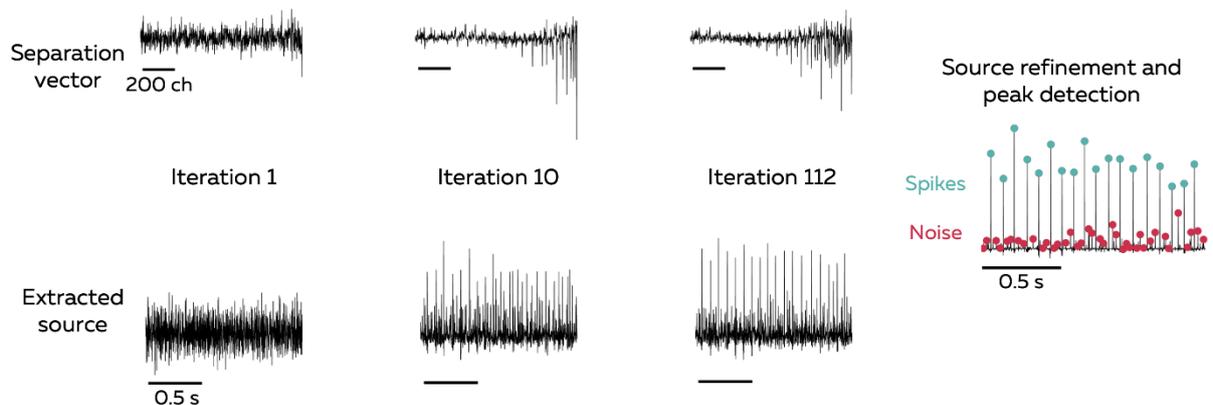


Figure 1. Overview of the approach. During isometric contractions, electromyographic (EMG) signals can be considered as the sum of all action potentials that originate from the muscle fibres of all the active motor units that lie within the electrodes recording zone. Each of these spike trains are the convolution of a series of discharge times with the recorded profile of motor unit action potentials (MUAP). (A) The shape of the recorded action potentials differs across electrodes when recorded with an array of surface or intramuscular electrodes. The EMG signal and each individual MUAP profile depends on the position of the electrode, as highlighted by the different colours. (B) Decomposing EMG signals consists of solving the inverse problem, that is to estimate the discharge times of the active motor units from the EMG signals. Our software uses a fast independent component analysis (fasICA) to optimize a set of separation vector for each motor unit. To this end, a separation vector is iteratively optimized to maximize the sparseness of the source. At the end of this step, the source is refined, and a K-mean

145 classification is applied to separate the high peaks, the motor unit spikes, from the low peaks (other motor units and noise).

Overview of the software

150 The software was coded as a MATLAB app (version 2021a, The MathWorks, Inc, USA). It allows researchers to record and process signals from one to four grids of surface electrodes or intramuscular arrays with up to 64 channels. Of note, the current version has been developed to interface with only one commercialised multichannel EMG system (EMG-Quattrocento, 400 channel EMG amplifier; OT Bioelettronica, Italy). However, the blind source separation algorithm in the code can be used with all the systems recording EMG signals with grids of surface electrodes or intramuscular arrays of electrodes. As the accuracy of the algorithm relies on the consistency of motor unit filters, it is recommended to record these EMG signals during stationary conditions - e.g., isometric contractions – to limit changes in muscle geometry or position/orientation of the active muscle fibres relative to the electrodes (27, 28). The framework to perform real-time identification of motor neuron activity has four steps. First, a segment of EMG signals is recorded while participants perform a contraction at the requested intensity such that a mask is manually generated to remove channels with artifacts or low signal-to-noise ratio. This mask is then used for the rest of the experimental session. Second, the force offset is measured and removed before performing MVC. The measured MVC is used to standardize all the submaximal isometric contractions. Third, a baseline contraction is performed at a force level close to the intensity of the testing task and the separation vectors (motor unit filters) are identified using offline blind source separation of the EMG signals. Fourth, the separation vectors are applied over incoming segments of EMG signals during a test contraction to identify motor unit discharge activity in real-time. The algorithm used to identify motor units discharge activity is based on that proposed by Negro et al. (18) and Barsakcioglu et al. (21).

175 Four forms of feedback can be displayed to the participant: a raster plot of the discharge times for each motor unit of a given muscle, a quadrant displaying the cumulative spike trains (CST) of two groups of motor units for a given muscle, a quadrant displaying the firing rate of two motor units, and the smoothed discharge rates of all the identified motor units for a given muscle.

Electromyographic Recordings

The accuracy and boundary capabilities of the online EMG decomposition algorithm was tested on a series of experimental data collected from five different muscles, with either a high-density
180 grid or an intramuscular array of electrodes.

EMG signals were recorded from the gastrocnemius medialis and lateralis (GM and GL; triceps surae protocol) or the vastus medialis and lateralis (VM and VL; quadriceps protocol) with two-dimensional adhesive grids of 64 electrodes [13 × 5 electrodes with one electrode absent on a corner, gold-coated, interelectrode distance: 8 mm; (GR08MM1305, OT Bioelettronica, Italy)].
185 Surface EMG signals were recorded from the tibialis anterior with a two-dimensional adhesive grid of 64 electrodes [13 × 5 electrodes with one electrode absent on a corner, gold-coated, interelectrode distance: 4 mm; (GR04MM1305, OT Bioelettronica, Italy)]. Before the placement of the grids, the skin was shaved and cleaned with an abrasive gel (Nuprep, Weaver and company, USA). The adhesive grids were held on the skin using semidisposable biadhesive
190 foam layers. The cavities of the adhesive layers were filled with conductive paste to facilitate the skin-electrode contact (SpesMedica, Italy). A 10-cm wide elastic band was wrapped over the electrodes to ensure good contact between the electrodes and the skin throughout the experiment. An intramuscular linear array of 16 electrodes on a thin-film (platinum coated, interelectrode distance: 1mm) was inserted into the tibialis anterior in one participant at an
195 approximate angle of 30°. The insertion was guided with a portable ultrasound probe (Butterfly IQ+, Butterfly Network, USA). A reference was positioned over the tibia of the right limb (triceps surae protocol), over the patella of the right limb (quadriceps protocol), or over the medial malleolus (Tibialis Anterior protocol). A strap electrode dampened with water was placed around the ankle (ground electrode). The EMG signals were recorded in monopolar
200 mode and digitized together with the torque signal at a sampling rate of 2048 Hz for the grids of surface electrodes and 10240 Hz for the intramuscular array of electrodes (EMG-Quattrocento, 400 channel EMG amplifier; OT Bioelettronica, Italy).

Experimental procedure

205 Eight physically active male volunteers (mean ± standard deviation; age: 28 ± 5 yr, height: 181 ± 5 cm, body mass: 77 ± 18 kg) participated in the triceps surae protocol, and eight physically active male volunteers (age: 31 ± 6 yr, height: 181 ± 5 cm; body mass: 78 ± 16 kg) participated in the quadriceps protocol; with data recorded using a pair of surface grid electrode. Two

individuals participated in both the triceps surae and quadriceps protocols. Five physically
210 active male volunteers (age: 26 ± 4 yr; height: 174 ± 7 cm; body mass: 66 ± 15 kg) participated
in the tibialis anterior protocol, with data recorded using a surface grid electrode; and one
physically active volunteer (age: 30 yr, height: 176 cm, body mass: 70 kg) participated in the
tibialis anterior protocol with an intramuscular array of electrodes.

We specifically recruited males as: i) it is well known within the field that a greater number of
215 motor units can be decomposed from the signals of males compared to females (although the
reasons for this discrepancy are yet to be well established, (29); and ii) we required a large
number of motor units to test the accuracy of real-time identification. None of the participants
reported lower limb injury or pain in the 6 months prior to testing. Ethical committees approved
the study (triceps surae and quadriceps protocols: CERNI – Nantes Université, n°04022022;
220 tibialis anterior protocol: Imperial College London, no. 18IC4685). All participants provided
their informed written consent before the beginning of the experiment.

The right side of the body was tested for all participants and for all protocols. For the triceps
surae protocol, participants sat on a dynamometer (Biodex System 3 Pro, Biodex Medical,
USA) with their hip flexed at 80° , 0° being the neutral position, and their right leg fully
225 extended. Their ankle angle was set to 10° of plantarflexion, 0° being the foot perpendicular to
the shank. For the quadriceps protocol, participants sat on the dynamometer with their hips
flexed at 80° and the knee of their right leg flexed at 80° , 0° being the full extension.
Inextensible straps were tightened during both tasks to immobilize the torso, pelvis, and thigh
on the test side. For the tibialis anterior protocol, participants sat on a chair while their foot was
230 fixed onto the pedal of a dynamometer (OT Bioelettronica, Italy) coupled with a load cell (CCT
Trasnducer sas, italy) and positioned at 30° in the plantarflexion direction (0° being the foot
perpendicular to the shank). The foot was fixed to the pedal with inextensible straps positioned
around the proximal phalanx, metatarsal and cuneiform. Force signals were recorded using the
same acquisition system as for the HD-EMG recordings (EMG-Quattrocento; OT
235 Bioelettronica, Italy).

All experiments began with a standardized warm up, which included five 3-s isometric plantar
flexion or knee extension contractions at 50%, 60%, 70%, and 80%, and three 3-s contractions
at 90% of the participants' subjective maximal torque. Then, after 2 min of rest, participants
performed three maximal voluntary contractions (MVC) for 3–4 s, with 60-s of rest in between.

240 Peak MVC torque was considered as the maximal value obtained from a moving average window of 250 ms.

For the triceps surae and quadriceps protocols, participants performed three trapezoid isometric contractions at 40% of the MVC (referred to as baseline contractions) to identify motor unit filters offline. Each of these contractions involved a 5-s ramp-up, a 20-s plateau, and a 5-s ramp-down phase and was separated by 60 s of rest. The separation vectors were identified offline from these contractions and then applied in real-time to estimate the firing activity of each motor unit during three additional trapezoid contractions (referred to as the online task). Each of these additional trapezoid contractions involved a 5-s ramp-up, a 30-s plateau and a 5-s ramp-down phase and was separated by 60 s of rest. To test the effect of variations in contraction intensity between the online task and the baseline contraction used to identify the separation vectors, each plateau was a random concatenation of three 10-s plateaus at 35%, 40%, or 45% of the MVC. During these online tasks, feedback of motor unit discharge times and torque output was displayed in real-time on a monitor to the participants. To test the effect of contraction intensity on the accuracy of real-time identification of motor unit discharge activity; the procedure was repeated with a baseline intensity of 20% MVC. During the last three trapezoidal contractions, each plateau was a random concatenation of three 10-s plateaus at 15%, 20% or 25% of the MVC.

For the tibialis anterior protocol with grids of surface electrodes, participants performed a trapezoid contraction at 20% of the MVC, involving a 10-s ramp up, a 60-s plateau, and a 10-s ramp down phase. The separation vectors were identified from this contraction and then applied in real-time over a second identical contraction. The same procedure was repeated for the tibialis anterior protocol with an intramuscular array of electrodes, with contractions involving a ramp up phase of 2-s, a plateau of 20-s, and a ramp down phase of 2-s.

265 **Data processing**

Identification of separation vectors (motor unit filters) with offline EMG decomposition

The monopolar EMG signals collected during the baseline contractions were extended with an extension factor of $\frac{1000}{m}$ (15), where m is the number of channels free of any noise or artifact. The signals were then demeaned and whitened. A fixed-point algorithm was applied to identify the sources of the EMG signals, i.e., the motor unit spike trains (Figure 1B). Motor unit spike

trains can be considered as sparse sources with most samples being 0 (i.e., absence of spikes) and a few samples being 1 (i.e., spikes). In this algorithm, a contrast function was iteratively applied to estimate a separation vector (the motor unit filter) that maximized the level of sparsity of the identified source. Convergence was reached when the level of sparsity did not vary when compared to the previous iteration, with a tolerance fixed at 10^{-4} . At this stage, the estimated source contained high peaks (i.e., the spikes from the identified motor unit) and low peaks from other motor units and noise. High peaks were separated from low peaks and noise using peak detection and K-mean classification with two classes: 'spikes' and 'noise' (Figure 1B). The peaks from the class with the highest centroid were considered as the spikes of the identified motor unit. A second algorithm refined the estimation of the discharge times by iteratively recalculating the separation vector and repeating the steps with peak detection and K-mean classification until the coefficient of variation of the inter-spike intervals was minimized. The accuracy of each estimated spike train was assessed by computing the silhouette (SIL) value between the two classes of spikes identified with K-mean classification (18). When the SIL exceeded a predetermined threshold (see below), the motor unit filter was saved for the real-time decomposition, together with the centroids of the 'spikes' and 'noise' classes (Figure 2A).

Even though a SIL value of 0.9 is generally used for offline decomposition (18), we purposely decreased this threshold to 0.8 for the triceps surae and quadriceps experiments. We made this choice such that we maximised the number of motor units for testing the online decomposition capabilities. It is important to note that the spike trains from all of these retained units were visually checked for false positives and false negatives. The spike trains with no clear separation between the spikes and the noise were removed by the investigator. For the remaining motor units, manual editing was then performed by the investigator. The manual editing consisted in the following steps: i) identifying and removing the spikes of low quality (i.e., close to the noise level), ii) re-calculating the motor-unit filter and re-applying it over a portion of the signal, and iii) adding the new spikes recognized as motor unit firings.

For the tibialis anterior experiments, the SIL value was set at 0.9. Visual checking and manual edition of the spike trains were performed using the same process as for the triceps surae and quadriceps experiments.

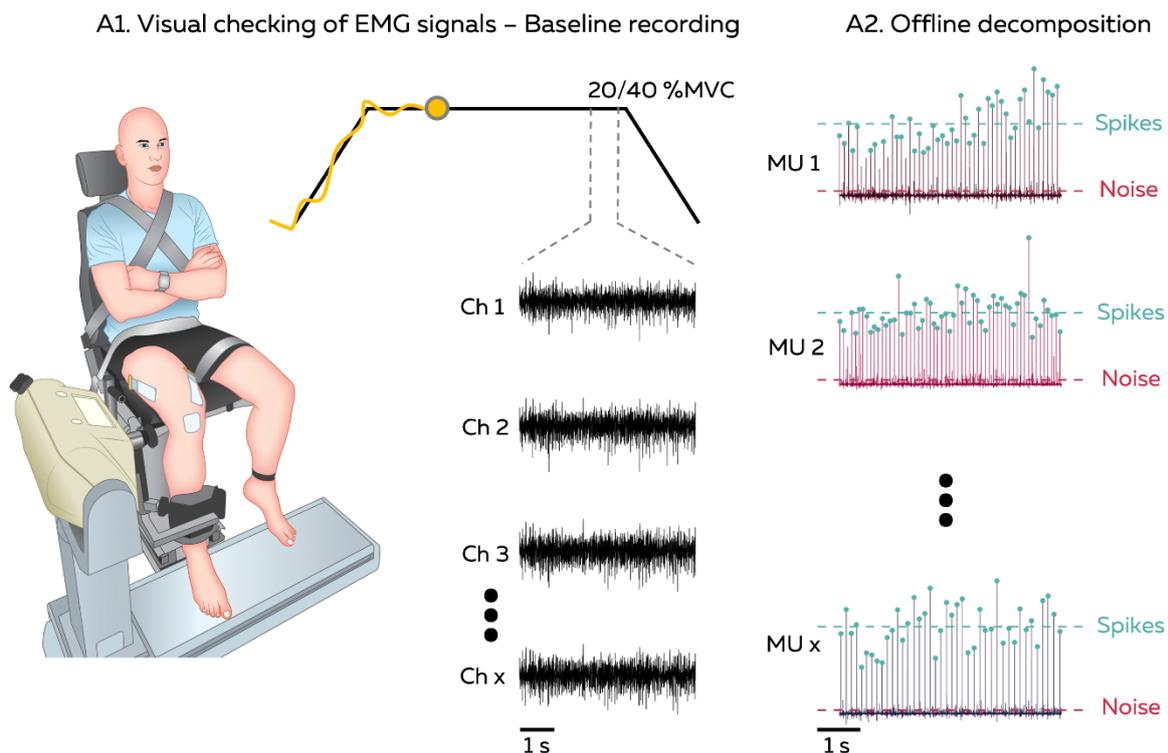
300

Real-time identification of motor neuron activities

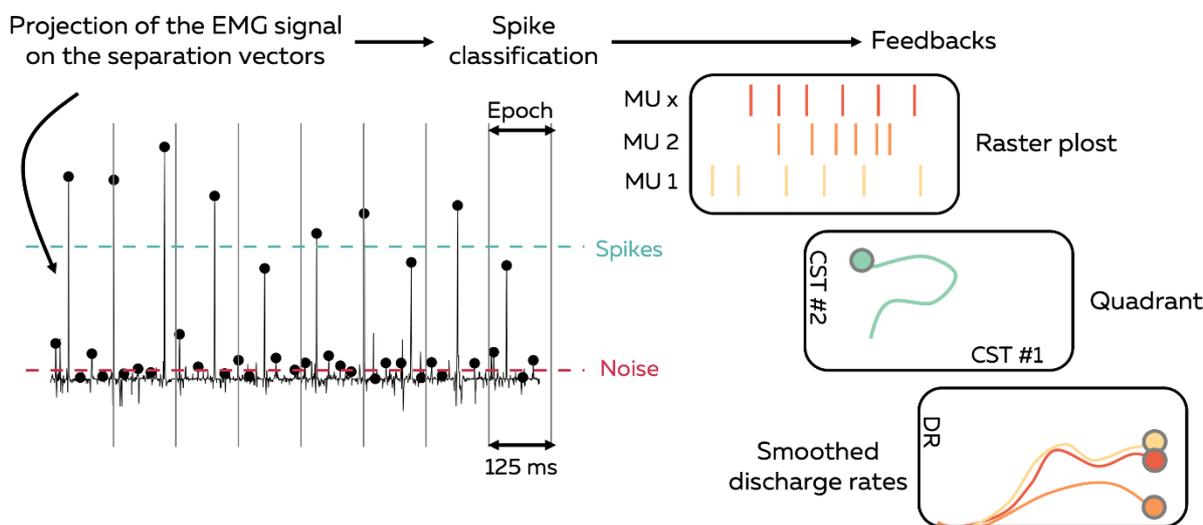
EMG signals were transmitted by packages of 256 data points for the surface grid recordings
305 (125 ms with a sampling frequency of 2048 Hz) or 1280 data points for the intermuscular array
recordings (125 ms with a sampling frequency of 10240 Hz). The mask determined from the
baseline contractions was applied to remove the channels with noise or artifacts and the data
was extended using the same extension factor as for the baseline contraction (see the section on
EMG decomposition above). The matrix of separation vectors identified during the baseline
310 contraction was applied over the extended EMG signal. Local peaks were identified for each
motor unit using the MATLAB function “islocalmax” with a minimal separation of 25 ms
between peaks to limit the number of false positives (Figure 2B). These peaks were considered
as spikes when their distance from the centroid of the ‘spike’ class was shorter than the distance
from the centroid of the ‘noise’ class (Figure 2B). Both centroids were identified from the
315 offline decomposition made on the baseline contraction.

We calculated the CST of each muscle as the sum of the spikes of all the identified motor
neurons over a moving window of eight consecutive epochs of 125 ms (total duration = 1s).
Similarly, we calculated the discharge rate of individual motor neurons as the sum of the spikes
over a moving window of eight consecutive epochs of 125 ms. To increase the smoothness of
320 the online biofeedback, CSTs or individual discharge rates were averaged over a moving
window of four consecutive values, corresponding to a window of 500 ms. While the
calculation of the discharge rates and the smoothing of the position of the cursor led to a total
delay of 1350 ms, the biofeedback was updated every 125 ms. This means that a change in
discharge rate was perceptible by the participant through the biofeedback with a minimal delay.

A. Baseline contraction to initialize the real time decomposition



B. Online EMG decomposition



325

330

335

Figure 2. Overview of the online electromyographic (EMG) decomposition approach. (A1) The participants performed submaximal isometric contractions while tracking a visual target that displayed the level of force/torque exerted over the dynamometer. During this contraction, EMG signals were recorded with either high-density grids of surface electrodes (as shown for quadriceps) or arrays of intramuscular electrodes (not shown). (A2) An offline EMG decomposition was performed to optimize a separation vector for each motor unit and estimate the centroids of the ‘spikes’ and ‘noise’ classes using K-mean classification. (B) During the online EMG decomposition, the extended EMG signals recorded over 125-ms segments were projected on the separation vectors, and the peaks were detected using the function ‘islocalmax’. Each peak is classified as a spike or as noise depending on the distance separating them from each centroid. At the end of this process, the motor unit firing activity is translated

as a visual feedback to the participant, in the form of a raster plot, a quadrant, or the smoothed discharge rates of all the identified motor units.

Computational time

340 The computational time depends on the number of identified motor units during the baseline contraction, the number of peaks sorted during each epoch, and the number of EMG channels retained for the analysis. We considered the computational time for the decomposition as the time between the reception of the EMG signals by the computer and the estimation of the discharge times of all the identified motor units. We considered the computational time for the
345 feedback as the time between the decomposition of the EMG signals and the update of the online feedback. The computational times were calculated on a laptop equipped with an Apple M1 Max chip and 64 GB of RAM.

Accuracy of the real-time identification of motor unit firing activity

350 To assess the accuracy of the real-time identification of motor unit spike trains, we compared the motor unit spike trains identified in real-time with those obtained after manual edition. The manual edition was performed offline as described above (29, 30).

The accuracy of the real-time decomposition was assessed for each motor unit by computing the sensitivity, the precision, the false negative rate, and the rate of agreement between the
355 manually edited spike train (offline) and the spike train identified in real-time, as follows:

$$\text{Rate of agreement} = \frac{TP}{TP + FP + FN}$$

Where TP (true positive) is the number of spikes identified in both the real-time and edited spike trains, FP (false positive) is the number of spikes only identified in the real-time spike train and FN (false negative) is the number of spikes only identified in the edited spike train.

360 To assess the accuracy of the biofeedback provided by the software, we measured the root mean square error (RMSE) between the path drawn by the smoothed discharge rate of motor units estimated in real-time and the path estimated from the manually edited motor unit spike trains.

Results

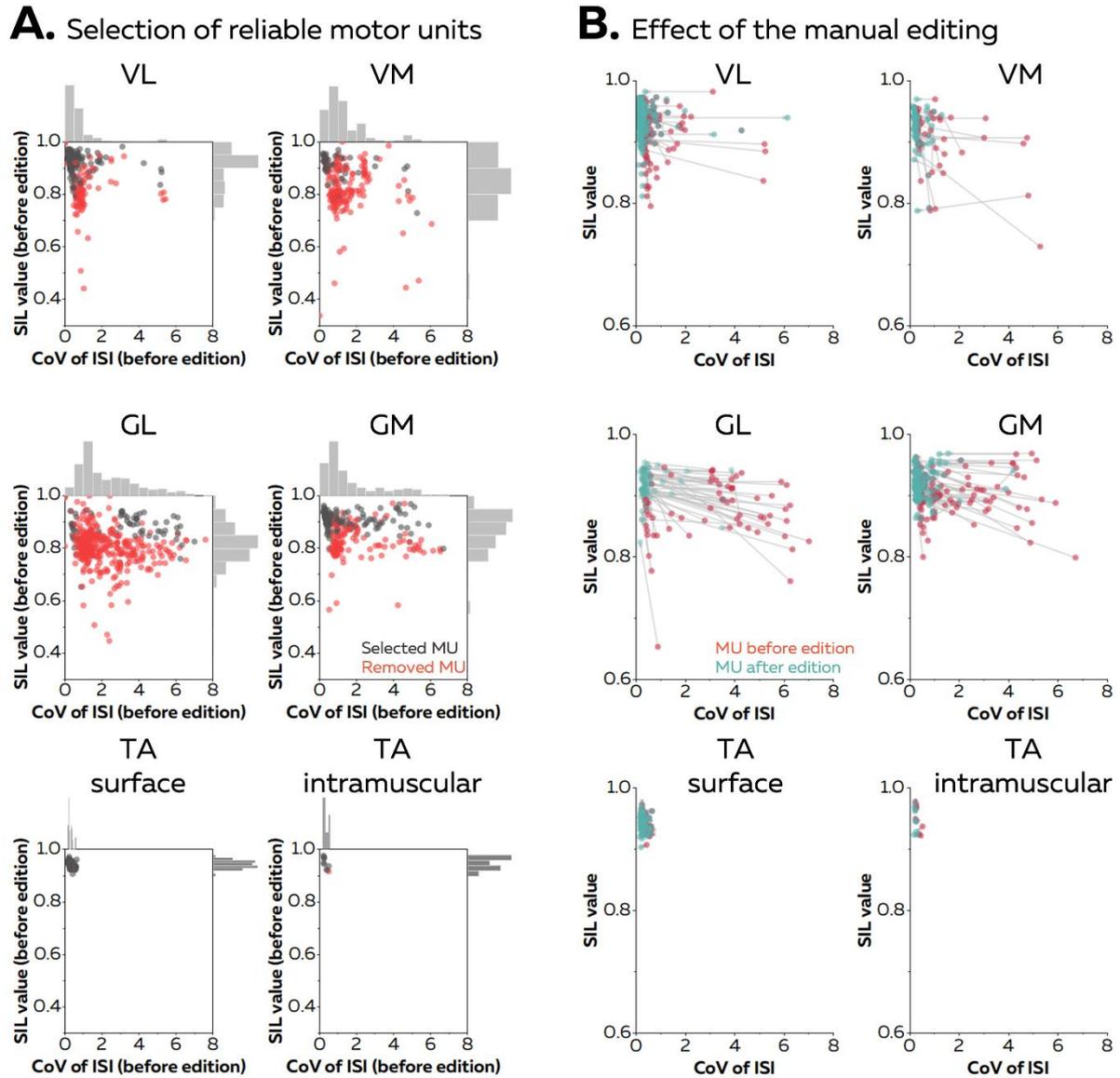
Offline EMG decomposition of the baseline contraction and manual editing

365 After the completion of the isometric baseline contractions, the recorded EMG signals were decomposed over 150 iterations, which took approximately 5 min per grid of electrodes. When considering the baseline contractions performed at 20% MVC, on average 20 ± 9 (VL), 14 ± 5 (VM), 25 ± 11 (GL), and 19 ± 9 (GM) motor units per participant were identified with a $SIL > 0.8$. Their silhouette values calculated before any manual editing were 0.89 ± 0.05 for VL, 370 0.83 ± 0.04 for VM, 0.82 ± 0.03 for GL, and 0.87 ± 0.04 for GM. After manual editing, a significant number of motor units was removed as their spike train showed no clear separation between the spikes and the noise: 6 ± 5 motor units were removed for VL, 10 ± 5 motor units for VM, 21 ± 12 motor units for GL, and 6 ± 5 motor units for GM (Figure 3A). The remaining motor units exhibited a silhouette value of 0.91 ± 0.04 , 0.89 ± 0.06 , 0.89 ± 0.03 , and $0.90 \pm$ 375 0.02 for VL, VM, GL, and GM, respectively (Figure 3A). The manual editing of the remaining motor unit spike trains improved the quality of the sources used to estimate the motor unit filters as the silhouette value increased by 0.02 ± 0.02 for VL, 0.02 ± 0.02 for VM, 0.03 ± 0.03 for GL, and 0.02 ± 0.01 for GM (Figure 3B).

When considering the baseline contraction performed at 40% of MVC, on average 17 ± 6 (VL), 380 15 ± 5 (VM), 29 ± 13 (GL), and 13 ± 4 (GM) motor units were identified by automatic decomposition, with 12 ± 8 (VL), 3 ± 3 (VM), 5 ± 6 (GL), and 4 ± 3 (GM) motor units remaining after manual editing (Figure 3A). The silhouette value of the selected motor units reached 0.91 ± 0.03 for VL, 0.89 ± 0.05 for VM, 0.87 ± 0.02 for GL, and 0.88 ± 0.03 for GM (Figure 3A). The manual editing of the motor unit spike trains led to an increase in the silhouette values of 385 0.01 ± 0.01 (VL), 0.03 ± 0.04 (VM), 0.04 ± 0.02 (GL), and 0.03 ± 0.02 (GM) (Figure 3B).

The above results highlight that the motor units kept for the online EMG exhibit a silhouette value well above 0.8. For the TA experiments, we chose to set a threshold at 0.9 for the minimal silhouette for the offline decomposition to significantly decrease the burden of visual checking and manual editing. On average, we identified 15 ± 4 motor units with a silhouette value of 0.94 390 ± 0.01 during the baseline contraction performed with grids of surface electrodes placed over the TA muscle. We identified 10 motor units with an average silhouette value of 0.95 ± 0.02 during the baseline contraction performed with the intramuscular array of electrodes inserted into the TA (Figure 3A). Only one motor unit was removed from each dataset after manual editing. It is noteworthy that manual editing did not change the silhouette value for any of the

395 motor unit, either recorded with the grid of surface electrodes or the intramuscular array (Figure 3B).



400 **Figure 3. Effect of the manual editing on the quality of motor unit (MU) filters.** Once the participants completed the baseline contraction, we ran an automatic offline decomposition over 150 iterations. As described in the method section, we set a threshold for the silhouette value (SIL) at 0.8 to maximize the number of identified motor units for the vastus lateralis (VL), vastus medialis (VM), gastrocnemius lateralis (GL) and gastrocnemius medialis (GM). Then, the operator removed all the motor units for which the spikes were not clearly separated from the noise (red scatters in A). The remaining motor units were manually edited by the operator (black scatters in A). For the tibialis anterior, the SIL value was set at 0.9. (B) The manual editing consisted of removing false positives and adding the false negatives, before updating the motor unit filter. The effect of this step on the SIL value and the coefficient of variation of the inter-spike intervals (CoV of ISI, without units) is shown on the right panel. The red scatters are the motor units before editing and the green scatters are the motor units after editing. These scatters are connected with a grey vector to show the changes in SIL value and CoV of ISI.

405

410

Computational time of online decomposition and visual feedback

On average, the time between the reception of an epoch of EMG signals and the identification
415 of the spikes was 4.9 ± 3.0 ms for data collected with high-density grids of surface electrodes.
To estimate the computational time per motor unit, we performed a linear regression between
the number of identified motor units and the computational time per epoch using data from all
the experiments made with high-density surface electrodes. The slope of the linear fit, i.e., the
computational time per motor unit, was 0.37 ms (Figure 4A). Across all the experiments, the
420 maximal computational time was 13.1 ms for 26 identified motor units. Of note, when
considering the experiment made with intramuscular arrays of electrodes, the computational
time reached 32.0 ms for 9 identified motor units. This was longer than that observed for the
same number of identified motor units using high-density surface electrodes (5.2 ms; Figure
4B).

425 We then calculated the additional computational time to display visual feedback in the form of
a raster plot or smoothed discharge rates of all the identified motor units. On average, we
observed computational times of 8.6 ± 5.7 ms and 11.2 ± 7.6 ms for raster plots and smoothed
discharge rates, respectively. The computational time per motor unit was 0.74 ms and 0.99 ms
for raster plots and smoothed discharge rates, respectively (Figure 4C and 4D). Of note, the
430 computational time for the quadrant plot made from the activity of two motor units reached
 14.8 ± 0.0 ms on average. It is noteworthy that the computational times for experiments with
grids of electrodes or intramuscular arrays of electrodes was similar regardless of the type of
visual feedback (Figure 4B). Overall, as the total computational time was constantly shorter
than the duration of an epoch of EMG signals, the visual feedback was always updated during
435 the recording of the next epoch of EMG signals. Therefore, the only delay was the
incompressible recording time per epoch of signals, i.e., 125 ms.

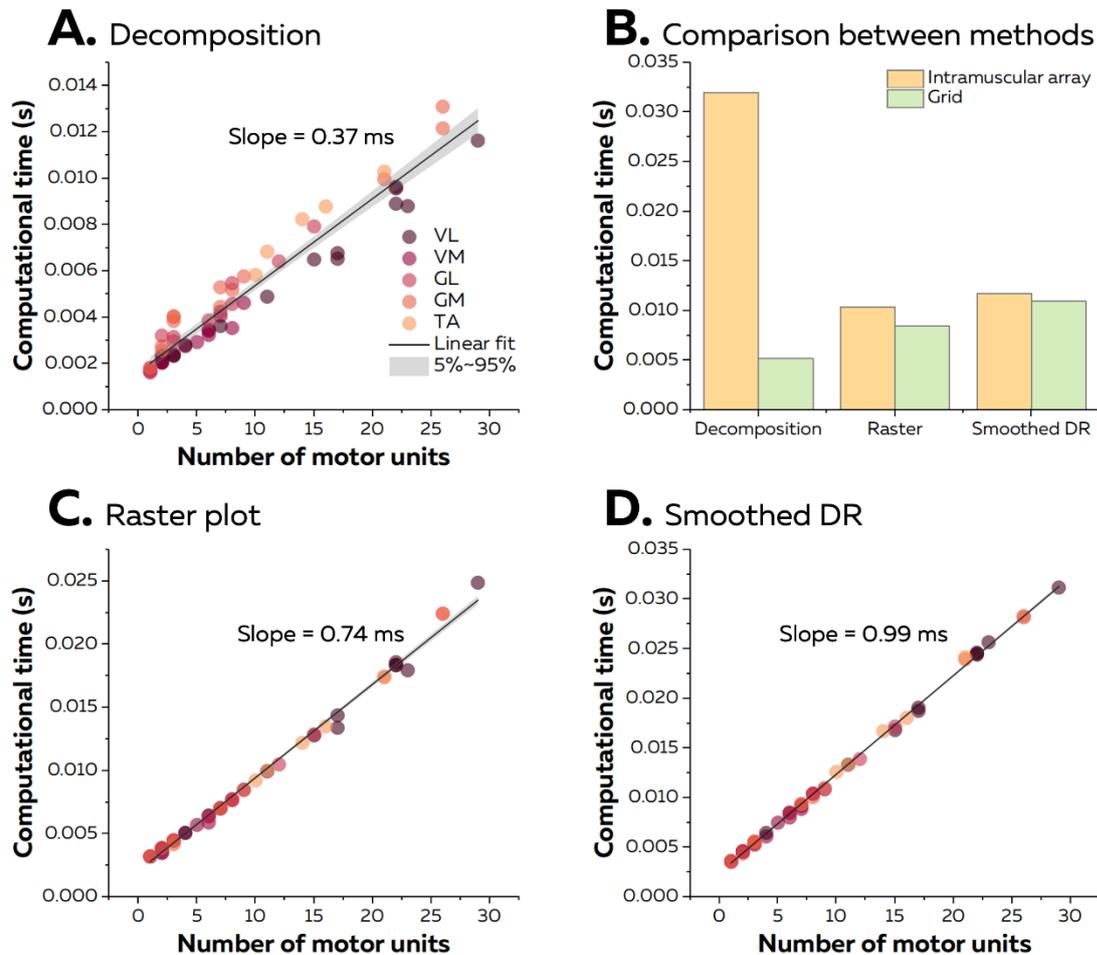
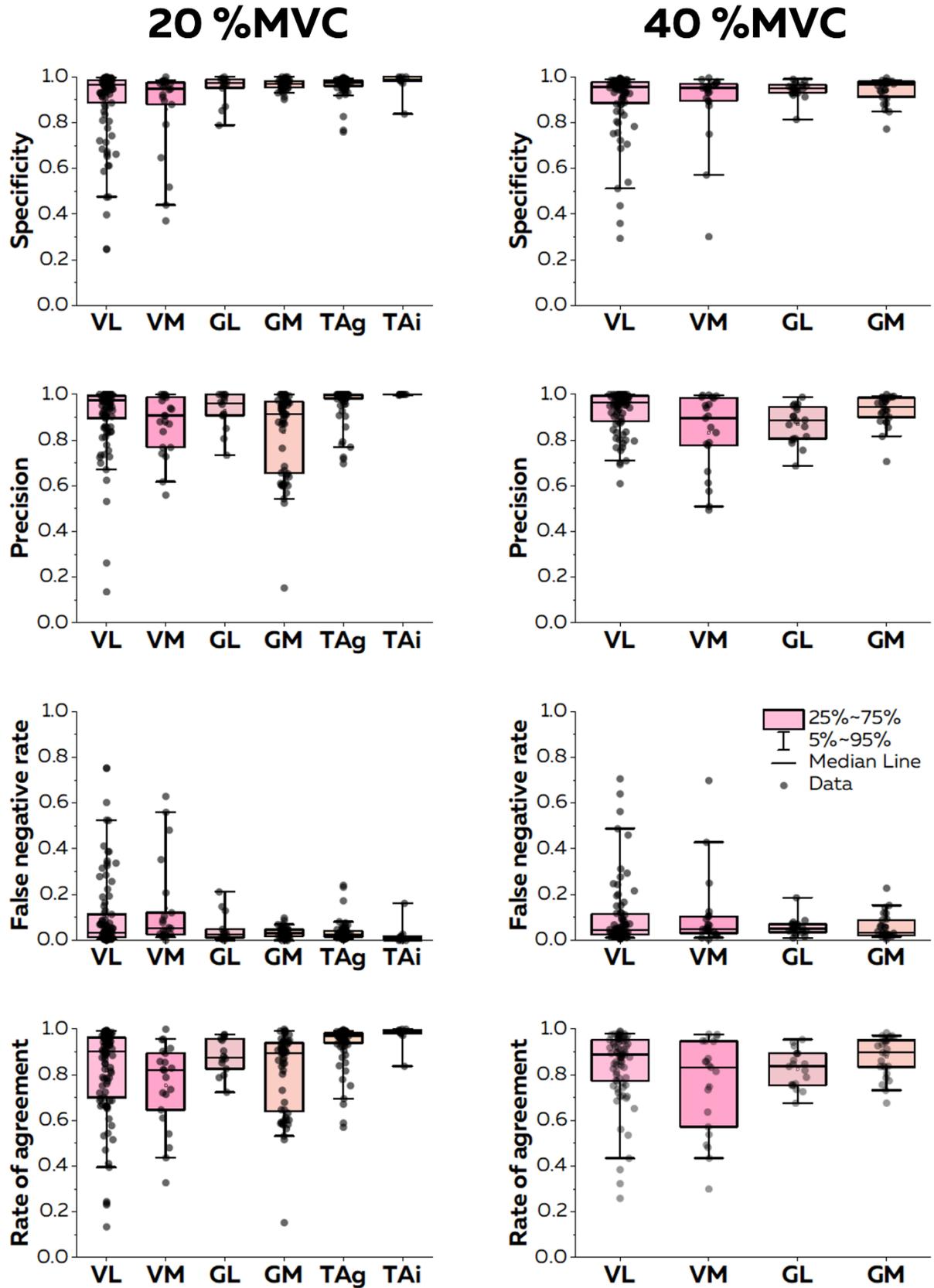


Figure 4. Computational time of the online EMG decomposition. (A) We considered the computational time for the decomposition as the time between the reception of the EMG signals and the identification of the spikes for all the motor units. We computed the linear regression between the number of identified motor units and the computational time to estimate the computational time per motor unit. Each scatter represents one decomposition, and the colour scheme depends on the muscle. (B) As the sampling frequency differed between recordings with high-density grids and intramuscular arrays of electrodes, we compared the computational times for both techniques with the same number of identified motor units (i.e., 9). (C) and (D) After the decomposition, the motor unit discharge activity was translated into a visual feedback, either in the form of a raster plot or the smoothed discharge rates (DR) for all the identified motor units. As for the decomposition, we normalized the computational time per motor unit using a linear regression.

450 Accuracy of the real-time identification of motor unit firing activity

We assessed the accuracy of the motor unit spike trains identified in real time using their manually edited version as reference (Figure 5). It is noteworthy that some motor units present in the baseline contractions were not identified during the online contractions, either because they were not recruited, or because they were merged with newly recruited motor unit(s). At 455 20% of MVC, the number of missed units was between 0 (TA intramuscular array) and 4 ± 4 (GM) and at 40% of MVC between 1 ± 1 (GM) and 4 ± 5 (GL).

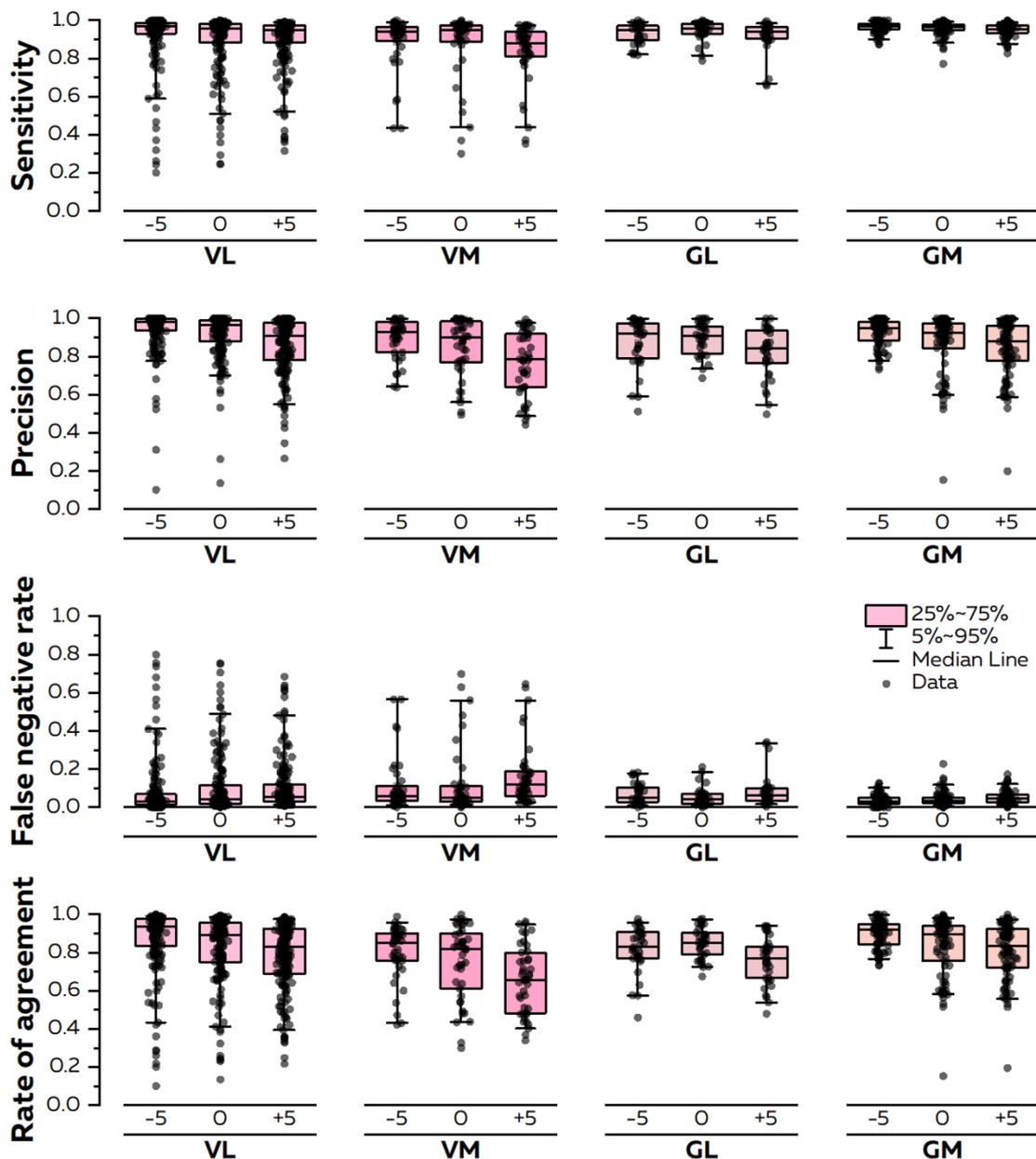
For the sake of clarity, we only reported in this section the rates of agreements for each intensity and muscle. Values of sensitivity, precision, and rates of false negatives are reported in Figure 5. The highest rate of agreement was observed for the TA muscle (0.94 ± 0.09 with the grid and
460 0.97 ± 0.05 with the intramuscular array). Those values were lower for the vastii (VL: 0.82 ± 0.20 ; VM: 0.75 ± 0.18) and gastrocnemii muscles (GL: 0.88 ± 0.08 ; GM: 0.81 ± 0.18). When considering the contractions performed at 40% of MVC, the rate of agreement was 0.84 ± 0.16 for VL, 0.75 ± 0.21 for VM, 0.82 ± 0.08 for GL, and 0.88 ± 0.09 for GM (Figure 5).



465 **Figure 5. Accuracy of the online EMG decomposition.** We compared the motor unit spike trains automatically identified in real-time with their manually edited version. We calculated the sensitivity, the precision, the false negative rate, and the rate of agreement for each motor unit. Each scatter is an individual motor unit, each box represents the 25th and 75th percentiles of the distribution of values, each

470 bar represents the 5th and 95th percentiles of the distribution of values, and each line is the median. VL: Vastus Lateralis, VM: Vastus Medialis, GL: Gastrocnemius Lateralis, GM: Gastrocnemius Medialis, TAG: tibialis anterior recorded with a high-density grid of electrodes, and TAI: tibialis anterior recorded with an intramuscular array of electrodes.

475 For the triceps surae and quadriceps experiments, we also asked the participants to match force targets set at -5% (i.e., 15% and 35% of MVC for 20% and 40% of MVC conditions) and at +5% (i.e., 25% and 45% of MVC for 20% and 40% of MVC conditions). These contractions aimed to test the robustness of the separation vectors to changes in contraction intensity, i.e., in the number of active motor units generating the EMG signal. Results in terms of sensitivity, precision, false negative rate and rate of agreements are displayed on Figure 6.



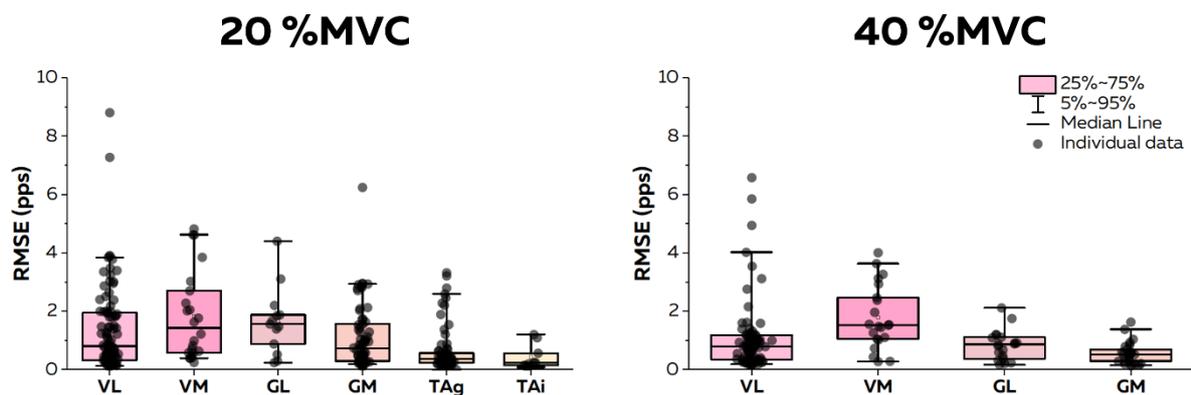
480

Figure 6. Accuracy of the online EMG decomposition with variations of contraction intensity. We compared the motor unit spike trains automatically identified in real-time with their manually edited version while the contraction intensity was 5% below the level of the target (-5), at the level of the target (0) and 5% above the level of the target (+5). We calculated the sensitivity, the precision, the false negative rate, and the rate of agreement for each motor unit. Each scatter is an individual motor unit, each box represents the 25th and 75th percentiles of the distribution of values, each bar represents the 5th and 95th percentiles of the distribution of values, and each line is the median. VL: Vastus Lateralis, VM: Vastus Medialis, GL: Gastrocnemius Lateralis, GM: Gastrocnemius Medialis.

490 Accuracy of the real-time biofeedback

Because the accuracy of the raster plot feedback is directly related to the accuracy of the estimation of the discharge times reported in the previous section, here we only focus on the accuracy of the smoothed discharge rates (Figure 2). It can either be displayed in a quadrant, with a cursor moving within a two-dimensional space according to the discharge rates of two motor units, or in a streamed way with one cursor for each identified motor units.

At 20% of MVC, the root mean squared error (RMSE) between the real time smoothed discharge rate and its edited version was consistently below two pulses per second for all the motor units (Figure 7). The lowest RMSE was observed with the TA muscle (0.64 ± 0.77 pps and 0.44 ± 0.43 with grids and intramuscular arrays of electrodes). RMSE was 1.4 ± 1.5 for VL, 1.8 ± 1.5 for VM, 1.7 ± 1.1 for GL, and 1.1 ± 1.1 pps for GM. At 40% of MVC, the RMSE reached 1.1 ± 1.2 for VL, 1.8 ± 1.1 for VM, 0.8 ± 0.5 for GL, and 0.6 ± 0.4 pps for GM. Overall, these RMSE ensures us that the biofeedback accurately reflects the variation in motor unit discharge activity.



505 **Figure 7. Accuracy of the biofeedback based on the motor unit smoothed discharge rates.** After completing the online EMG decomposition, we converted the motor unit discharge times into biofeedback based on the firing activity of individual motor units or groups of motor units. We estimated the accuracy of the biofeedback by calculating the root mean squared error (RMSE) between the smoothed discharge rates estimated from the motor unit spike trains identified in real-time and from their manually edited version at 20% of MVC and 40% of MVC. Each scatter is an individual motor

unit, each box represents the 25th and 75th percentiles of the distribution of values, each bar represents the 5th and 95th percentiles of the distribution of values, and each line is the median. VL: Vastus Lateralis, VM: Vastus Medialis, GL: Gastrocnemius Lateralis, GM: Gastrocnemius Medialis, TAg: tibialis anterior recorded with a high-density grid of surface electrodes, and TAI: tibialis anterior recorded with an intramuscular array of electrodes.

Discussion

This study introduces an open-source software based on blind source separation for decoding the activity of alpha motor neurons in real-time. We first presented the full framework, from the initialisation of the real time decoding using an offline decomposition of EMG signals with fastICA, to the real-time feedback. We demonstrated that: i) the computational time to decompose the EMG signals in real-time is low, i.e., 0.37 ms per motor unit when high-density EMG electrodes are used, ii) the highest accuracy of the real time decoding is observed with intramuscular arrays comparing to grids of surface electrodes, iii) the highest accuracy of the real time decoding is observed for the tibialis anterior relatively to the other muscles, iv) the smoothed motor unit discharge rates displayed to the participant is accurately estimated from real time EMG decomposition, with a RMSE value lower than 2 pulses per second. Overall, this open-source software provides a set of tools for neuroscientists to design experimental paradigms where participants can receive neurofeedback in real-time on the output of the spinal cord circuits.

There are processing assumptions for the blind-source separation algorithm to accurately identify motor unit discharge times from multichannel EMG signals. Among them, the most important is the uniqueness of the distribution of motor unit action potentials across electrodes (that defines the separation vector) among all the other active motor units within the recording volume (10, 26). One way to satisfy this condition is to increase the selectivity of the electrodes to record the discharge activity of only a few motor units from a small volume of muscle (4). It is clear from Figure 1A that a motor unit action potential can only be detected across three or four electrodes along the array of intramuscular electrodes, while a motor unit action potential can be observed across many electrodes with grids of surface electrodes. Therefore, the likelihood of having overlapping motor unit action potentials is lower, which explains why the rate of agreement of motor units identified from intramuscular arrays of electrodes is much higher than with single channel wire electrodes or grids of surface electrodes (7, 8). A second way to increase the percentage of discriminable motor units among all the active motor units in

545 the recording volume is to increase the spatial sampling of their activity using multiple electrodes (3, 10, 17, 26). This has led to the growth of EMG recording systems with high-density grids of surface electrodes (3), which compensate for the lack of specificity of motor unit action potential profiles that are recorded when using a pair of traditional bipolar EMG electrodes (31).

550

Another necessary condition for EMG decomposition using the blind-source separation algorithm is the consistency of the motor unit filters across time. An obvious reason inducing changes in motor unit filters would be the displacement of the electrodes relatively to the source. Such drifts also exist with intracortical arrays and can be corrected with appropriate methods that track waveforms across electrodes (13). However, the geometry of the muscle tissue is much more variable than that of the cortical tissue, especially during movements. For example, muscle bellies become bulkier while shortening (32), increasing the distance between the surface electrodes and the deep sources. In addition, the pennation angle of muscle fibres can change with contraction intensity (33), modifying the direction of the propagation of motor unit action potentials along the fibres relatively to the position of the electrodes. All these factors impact the recorded motor unit action potential profiles across electrodes, which in turn will reduce the capacity to discriminate the same motor unit from the EMG signal (28, 34, 35). For these reasons, we recommend applying our approach during isometric contractions with a stable level of force, as even large changes in force during isometric contractions can impact the orientation of the muscle fibres relatively to the skin within muscles (36).

The first step of the algorithm consists of identifying motor unit separation vectors from EMG signals with fastICA (18, 21, 37). Classically, metrics such as the Pulse to Noise ratio (38) or the silhouette value (18) are used to assess the reliability of the identified motor units by estimating the distance between the spikes and the noise. Here, we purposely lowered the threshold classically recommended for offline decomposition (i.e., 0.9 in (18)) to maximize the number of identified units (Figure 3A). It is noteworthy that such approach must be associated with an extensive manual editing to remove the discharge times incorrectly selected and to add missing spikes (29, 30). This necessary step precedes the update of the motor unit filter with all the detected spikes (39), leading to an increase in the silhouette value and a decrease in the coefficient of variation of the interspike intervals (Figure 3B). Alternatively, one could speed

575

up the processing flow by setting a higher threshold for the silhouette value. This would decrease the burden of manual editing at the cost of decreasing the number of identified motor units. However, it is important to note that using more stringent criteria does not preclude the manual editing, even for motor units with a high silhouette value (see motor units 1 and 2 in Figure 2).

The second step of the algorithm consists of identifying motor units discharge times in real time by projecting extended segments of EMG signals into separation vectors (motor unit filters) to estimate motor unit pulse trains (Figure 2B; (21, 23)). This method was effective at identifying motor unit discharge times, with rates of agreement >0.75 , regardless of the contraction intensity and muscle (Figure 5). It is noteworthy that the performance was particularly high for the recordings made with an intramuscular array of electrodes on a thin film (rate of agreement of 0.97 ± 0.05 , Figure 5). As mentioned above, the better performance of blind source separation on multichannel intramuscular EMG has already been reported with offline analyses (7, 8, 19). This is explained by the higher spatial selectivity of the electrodes (4), the larger bandwidth of the signal (31), and the higher robustness of the motor unit filter as the signal is less affected by the geometric changes of the volume conductor. Conversely, precision and rates of agreements were lower for motor units identified over the vastii and gastrocnemii muscles when compared to the TA muscle (Figure 5). Even though the reason for this between-muscle difference is unclear, it is possible that the specific activation level of the vastii and gastrocnemii muscles varied more than that of TA between the baseline and test contractions, because of muscle redundancy leading to multiple coordination strategies possible to perform knee flexion or plantarflexion. For example, a decrease in activation would decrease the height of the peaks of the estimated sources, potentially classified in the noise class during the online decomposition (23). Conversely, an increase in activation may activate motor units spatially close to those observed during the baseline contraction, corrupting their pulse train with merged sources (16, 17). This explanation is in line with the lower rate of agreement observed when participants tracked a force target 5% of the MVC higher than the level of the baseline contraction (Figure 6). One way to cope with these changes would consist of dynamically updating the motor unit filters and the centroids of the ‘spikes’ and ‘noise’ classes (23). While appealing, this approach is also computationally demanding, with computational times significantly higher than those observed in this study (23). We propose in our software to update the motor unit filters and the centroids of the ‘spikes’ and ‘noise’ classes during the resting

610 periods. In addition, it is recommended that the operator displays the motor unit pulse trains and identified discharge times between contractions to check for decomposition accuracy across the session.

Overall, the main purpose of our software is to display to the participant a real-time visual
615 feedback based on the activity of individual motor units or populations of motor units. The root-mean square error of the smoothed discharge rates was constantly below two pulses per second, with values as low as 0.44 ± 0.43 pps for the TA muscle recorded with intramuscular electrode arrays. Thus, the movement of the cursors accurately represented the variations in motor unit discharge activity to the participant. Operators could thus use such capabilities to interact with
620 a virtual environment, such as typing on a keyboard with a cursor moved by modulating motor unit discharge rates (24). In the field of motor control, neuroscientists may train participants to selectively activate individual motor units (22), testing the concept of rigid versus flexible motor control (22, 24, 40), or movement augmentation (41). Generally, we hope that this open-source software will open perspectives for neuroscientists to design experimental paradigms
625 that takes advantage of online EMG decomposition to study the neural control of movements at the motor neuron level.

References

- 630 1. C. S. Sherrington, Remarks on some aspects of reflex inhibition. *Proc Biol Sci* **97**, 519-545 (1925).
2. R. M. Enoka, Physiological validation of the decomposition of surface EMG signals. *J Electromyogr Kinesiol* **46**, 70-83 (2019).
3. D. Farina, F. Negro, S. Muceli, R. M. Enoka, Principles of Motor Unit Physiology Evolve With Advances in Technology. *Physiology (Bethesda)* **31**, 83-94 (2016).
- 635 4. R. S. LeFever, C. J. De Luca, A procedure for decomposing the myoelectric signal into its constituent action potentials--Part I: Technique, theory, and implementation. *IEEE Trans Biomed Eng* **29**, 149-157 (1982).
5. K. C. McGill, Z. C. Lateva, H. R. Marateb, EMGLAB: an interactive EMG decomposition program. *J Neurosci Methods* **149**, 121-133 (2005).
- 640 6. D. Farina, K. Yoshida, T. Stieglitz, K. P. Koch, Multichannel thin-film electrode for intramuscular electromyographic recordings. *J Appl Physiol (1985)* **104**, 821-827 (2008).
7. S. Muceli *et al.*, Accurate and representative decoding of the neural drive to muscles in humans with multi-channel intramuscular thin-film electrodes. *J Physiol* **593**, 3789-3804 (2015).
- 645 8. S. Muceli *et al.*, Blind identification of the spinal cord output in humans with high-density electrode arrays implanted in muscles. *Science advances* **8**, eabo5040 (2022).
9. B. Chung *et al.*, Myomatrix arrays for high-definition muscle recording. *bioRxiv* 10.1101/2023.02.21.529200, 2023.2002.2021.529200 (2023).
- 650 10. A. H. Caillet *et al.*, Larger and denser: an optimal design for surface grids of EMG electrodes to identify greater and more representative samples of motor units. *bioRxiv* 10.1101/2023.02.18.529050, 2023.2002.2018.529050 (2023).
11. H. G. Rey, C. Pedreira, R. Quian Quiroga, Past, present and future of spike sorting techniques. *Brain Res Bull* **119**, 106-117 (2015).
- 655 12. A. P. Buccino *et al.*, SpikeInterface, a unified framework for spike sorting. *Elife* **9** (2020).
13. N. A. Steinmetz *et al.*, Neuropixels 2.0: A miniaturized high-density probe for stable, long-term brain recordings. *Science* **372** (2021).
- 660 14. M. Pachitariu, S. Sridhar, C. Stringer, Solving the spike sorting problem with Kilosort. *bioRxiv* 10.1101/2023.01.07.523036, 2023.2001.2007.523036 (2023).
15. A. Holobar, D. Zazula, Multichannel Blind Source Separation Using Convolution Kernel Compensation. *IEEE Transactions on Signal Processing* **55**, 4487-4496 (2007).
16. A. Holobar, D. Farina, Blind source identification from the multichannel surface electromyogram. *Physiol Meas* **35**, R143-165 (2014).
- 665 17. D. Farina, A. Holobar, Characterization of Human Motor Units From Surface EMG Decomposition. *Proceedings of the Ieee* **104**, 353-373 (2016).
18. F. Negro, S. Muceli, A. M. Castronovo, A. Holobar, D. Farina, Multi-channel intramuscular and surface EMG decomposition by convolutive blind source separation. *J Neural Eng* **13**, 026027 (2016).
- 670 19. M. Chen, X. Zhang, P. Zhou, Automatic Multichannel Intramuscular Electromyogram Decomposition: Progressive FastICA Peel-Off and Performance Validation. *IEEE Trans Neural Syst Rehabil Eng* **27**, 76-84 (2019).
20. A. Holobar, D. Zazula, Gradient Convolution Kernel Compensation Applied to Surface Electromyograms. **4666**, 617-624 (2007).
- 675

21. D. Y. Barsakcioglu, M. Bracklein, A. Holobar, D. Farina, Control of Spinal Motoneurons by Feedback From a Non-Invasive Real-Time Interface. *IEEE Trans Biomed Eng* **68**, 926-935 (2021).
- 680 22. M. Bräcklein *et al.*, The control and training of single motor units in isometric tasks are constrained by a common input signal. *Elife* **11** (2022).
23. C. Chen, S. Ma, X. Sheng, D. Farina, X. Zhu, Adaptive real-time identification of motor unit discharges from non-stationary high-density surface electromyographic signals. *IEEE Trans Biomed Eng* 10.1109/TBME.2020.2989311 (2020).
- 685 24. E. Formento, P. Botros, J. M. Carmena, A non-invasive brain-machine interface via independent control of individual motor units. *bioRxiv* 10.1101/2021.03.22.436518, 2021.2003.2022.436518 (2021).
25. Y. Zheng, X. Hu, Real-time isometric finger extension force estimation based on motor unit discharge information. *J Neural Eng* 10.1088/1741-2552/ab2c55 (2019).
- 690 26. D. Farina, F. Negro, M. Gazzoni, R. M. Enoka, Detecting the unique representation of motor-unit action potentials in the surface electromyogram. *J Neurophysiol* **100**, 1223-1233 (2008).
27. V. Glaser, A. Holobar, Motor Unit Identification From High-Density Surface Electromyograms in Repeated Dynamic Muscle Contractions. *IEEE Trans Neural Syst Rehabil Eng* **27**, 66-75 (2019).
- 695 28. A. S. Oliveira, F. Negro, Neural control of matched motor units during muscle shortening and lengthening at increasing velocities. *J Appl Physiol (1985)* **130**, 1798-1813 (2021).
29. A. Del Vecchio *et al.*, Tutorial: Analysis of motor unit discharge characteristics from high-density surface EMG signals. *J Electromyogr Kinesiol* **53**, 102426 (2020).
- 700 30. F. Hug *et al.*, Analysis of motor unit spike trains estimated from high-density surface electromyography is highly reliable across operators. *J Electromyogr Kinesiol* **58**, 102548 (2021).
31. L. H. Lindstrom, R. I. Magnusson, Interpretation of myoelectric power spectra: A model and its applications. *Proceedings of the IEEE* **65**, 653-662 (1977).
- 705 32. R. D. Herbert, B. Bolsterlee, S. C. Gandevia, Passive changes in muscle length. *J Appl Physiol (1985)* **126**, 1445-1453 (2019).
33. T. Fukunaga, Y. Kawakami, S. Kuno, K. Funato, S. Fukashiro, Muscle architecture and function in humans. *J Biomech* **30**, 457-463 (1997).
- 710 34. D. Farina, R. Merletti, R. M. Enoka, The extraction of neural strategies from the surface EMG. *J Appl Physiol (1985)* **96**, 1486-1495 (2004).
35. V. Glaser, D. Farina, A. Holobar, Simulations of high-density surface electromyograms in dynamic muscle contractions. *Conference proceedings : ... Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society. IEEE Engineering in Medicine and Biology Society. Annual Conference* **2017**, 3453-3456 (2017).
- 715 36. M. Ito, Y. Kawakami, Y. Ichinose, S. Fukashiro, T. Fukunaga, Nonisometric behavior of fascicles during isometric contractions of a human muscle. *J Appl Physiol (1985)* **85**, 1230-1235 (1998).
- 720 37. M. Chen, P. Zhou, A Novel Framework Based on FastICA for High Density Surface EMG Decomposition. *IEEE Trans Neural Syst Rehabil Eng* **24**, 117-127 (2016).
38. A. Holobar, M. A. Minetto, D. Farina, Accurate identification of motor unit discharge patterns from high-density surface EMG and validation with a novel signal-based performance metric. *J Neural Eng* **11**, 016008 (2014).

- 725 39. A. Holobar, M. A. Minetto, A. Botter, F. Negro, D. Farina, Experimental analysis of accuracy in the identification of motor unit spike trains from high-density surface EMG. *IEEE Trans Neural Syst Rehabil Eng* **18**, 221-229 (2010).
40. N. J. Marshall *et al.*, Flexible neural control of motor units. *Nat Neurosci* **25**, 1492-1504 (2022).
- 730 41. J. Eden *et al.*, Principles of human movement augmentation and the challenges in making it a reality. *Nat Commun* **13**, 1345 (2022).

Étude #3 : Le niveau de flexibilité du contrôle des unités motrices dépend du niveau de commande nerveuse qu'elles partagent

Introduction

Le contrôle du mouvement est souvent étudié à l'échelle du muscle. Cependant, l'unité de contrôle du mouvement est l'unité motrice (Lidell and Sherrington, 1925). L'unité motrice, composée d'un motoneurone α et des fibres musculaires innervées par ce dernier, est la voie finale du système nerveux central aboutissant à la contraction musculaire. Décoder l'activité des unités motrices permet d'obtenir des informations directes sur le contrôle du mouvement (Enoka, 2019; Farina and Negro, 2015). Des techniques permettent de mesurer l'activité des unités motrices en décomposant les signaux EMG intramusculaires ou de surface à haute densité (Farina et al., 2016). En décodant l'activité des unités motrices à partir d'un signal EMG intramusculaire, Harrison et Mortensen (1962) ont montré qu'un contrôle indépendant de plusieurs unités motrices était possible lorsqu'un retour visuel ou auditif des instants de décharge était proposé aux participants. Formento et al. (2021) ont observé des résultats similaires au sein d'un autre muscle après avoir entraîné pendant plusieurs jours des participants à contrôler trois unités motrices provenant du biceps brachial. Les participants étaient alors capables de recruter ces unités motrices indépendamment ou même de recruter des combinaisons de deux unités motrices. Ces résultats démontrent un niveau de flexibilité qui peut exister dans le contrôle des unités motrices.

À l'opposé, de nombreuses études montrent un comportement rigide des unités motrices. Avec les mêmes méthodes et un protocole comparable à celui de Formento et al. (2021), Bräcklein et al. (2022) ont obtenu des résultats contradictoires. Ces chercheurs ont montré une incapacité des participants à recruter indépendamment deux unités motrices au sein du tibial antérieur. Ils ont interprété ce résultat par la présence d'entrées synaptiques partagées entre ces unités motrices. Effectivement, on observe souvent une commande commune distribuée entre les unités motrices d'un même muscle (De Luca and Erim, 1994). Celle-ci est mesurée par la corrélation des composantes basses fréquences de leur fréquence de décharge. Ces entrées synaptiques communes seraient nécessaires pour faciliter le contrôle de la force

Étude #3

(Farina and Negro, 2015). L'observation d'une commande commune à l'échelle du muscle suggère alors un niveau de flexibilité faible dans le contrôle des unités motrices d'un même muscle. De par le principe de taille (Henneman, 1957), ces entrées synaptiques communes contraignent l'ordre de recrutement et la modulation des fréquences de décharges des unités motrices. Ce comportement a souvent été observé sur les fréquences de décharge des unités motrices lors de contraction isométrique à intensité constante : la représentation graphique de ces fréquences était alors en « peau d'oignon » (de Luca et al., 1982; De Luca and Erim, 1994). Néanmoins, le recrutement indépendant observé dans plusieurs études (Formento et al., 2021; Harrison and Mortensen, 1962) remet en question l'idée que toutes les unités motrices d'un même muscle (*pool*) reçoivent les mêmes commandes.

Le principe de taille ayant été validé par de nombreuses études, l'observation de recrutement indépendant ne peut être expliquée que par la présence de plusieurs commandes. Ainsi, Marshall et al. (2022) ont étudié des enregistrements intracorticaux et intramusculaires chez un macaque lors de tâche de modulation de force. Le comportement des unités motrices enregistrées ne pouvait alors être expliqué que par la présence de multiples commandes nerveuses au sein d'un même muscle. De plus, des micro-stimulations de sites de la même région corticale aboutissaient à des recrutements d'unités motrices différentes. Bien qu'en contradiction avec la vision classique d'une commande commune pour un muscle, ces observations sont en faveur d'une flexibilité du contrôle des unités motrices. Un nouveau cadre théorique a été proposé pour concilier ces deux types d'observations. Hug et al. (2023) ont proposé le concept de synergies motoneuronales, qui peut être résumé en quatre postulats : 1) les unités motrices sont groupées fonctionnellement (au sein de synergies) selon les entrées synaptiques communes qu'elles reçoivent; 2) ces synergies ne sont pas définies à l'échelle d'un muscle mais peuvent être une partie des unités motrices d'un muscle et/ou contenir des unités motrices de muscles différents ; 3) ces synergies sont des modules utilisés par le système nerveux central afin de réduire les dimensions de contrôle du mouvement ; 4) dissocier l'activité d'unités motrices n'est possible que si ces unités motrices appartiennent à des synergies différentes.

L'objectif de cette étude était de vérifier ce quatrième postulat. En d'autres termes, notre objectif était de tester l'hypothèse que le contrôle indépendant d'unités motrices est uniquement possible lorsque les unités motrices ne partagent pas les mêmes

commandes nerveuses. Pour répondre à cette question nous avons utilisé le logiciel développé dans l'étude 2. Nous avons sélectionné des paires d'unités motrices et affiché leur fréquence de décharge en temps réel dans un espace en deux dimensions. Le participant devait alors explorer cet espace en modulant l'activité de ces deux unités motrices. Nous avons considéré le gastrocnémien latéral (GL) et le gastrocnémien médial (GM). Nous avons sélectionné des paires d'unités motrices provenant soit uniquement du GM, sachant que les unités motrices de ce muscles ont en général un haut niveau de commande commune (Hug et al., 2021b), soit respectivement du GL et du GM, puisque ces muscles sont connus pour partager peu de commandes nerveuses (Hug et al., 2021b). Pour chaque paire d'unités motrices identifiées lors de cette étude, nous avons calculé des indices de flexibilité en nous basant sur des indices proposés par Marshall et al. (2022), puis nous avons testé la relation entre cette flexibilité et le niveau de corrélation initiale entre les unités motrices.

Il est important de rappeler ici que cette étude va être complétée par des données provenant d'autres muscles, comme le VL qui semblent être contrôlés par plusieurs synergies (Del Vecchio et al., 2023).

Matériels et méthodes

Cinq participants ont participé au protocole (moyenne \pm écart-type ; âge : $26,4 \pm 5,9$ ans) décrit dans la section Méthodes expérimentales. Après avoir mesuré les MVC, les participants ont effectué une contraction isométrique trapézoïdale de 30s à 15, 20 ou 25% de la MVC (contraction 'entraînement'), en fonction de notre capacité à identifier des unités motrices du GL. Les filtres des unités motrices ont été identifiés à posteriori à partir de cette contraction, puis appliqués en temps réel pour estimer l'activité de chaque unité motrice au cours des tâches suivantes. Les algorithmes de décomposition du signal HDsEMG sont décrits dans la section Méthodes expérimentales et dans l'étude 2 pour la décomposition en temps réel. La première tâche consistait en 10 contractions de 15s à la même intensité que la contraction 'entraînement', sans qu'un retour visuel ne soit fourni sur l'activité des unités motrices (contractions de référence). Pour les tâches suivantes, une paire d'unités motrices a été choisie et leurs activités déplaçaient un curseur au sein d'un espace 2D représentant la fréquence de décharge de l'unité motrice 1 en fonction de la fréquence de décharge de l'unité motrice 2 (figure 38B). Les paires d'unités motrices ont été choisies en fonction de la corrélation de leurs fréquences de décharge lors de la

Étude #3

contraction 'entraînement', étant l'indice d'une commande commune. Les quatre tâches suivantes (contractions 'test') ont alors été répétées pour chaque paire d'unités motrices testée : 1) les participants avaient trois sessions de 60 secondes dont l'objectif était d'explorer l'espace 2D tout en maintenant le même niveau de force ; 2) les participants avaient pour objectif de reproduire 10 contractions de 15s avec la contrainte supplémentaire de conserver le curseur dans une région définie par une droite ayant un angle de 30° avec un des deux axes et passant par l'origine ; 3) les participants devaient reproduire la tâche 2 mais avec la région cible définie sur l'autre axe ; 4) les participants devaient reproduire la tâche 2 ou 3 mais avec la région cible définie aléatoirement sur l'un ou l'autre des axes pour chacune des dix contractions. En premier résultat, seule cette dernière tâche (4) est analysée.

Nous avons estimé le pourcentage de temps passé dans les régions cibles. Pour les contractions de référence, cette valeur était le pourcentage de temps, parmi les 10 contractions de 15s, où le curseur 2D était positionné dans l'une ou l'autre des régions définies durant les tâches test 2) ou 3). Il est important de noter que les participants n'avaient pas de consigne pour la position du curseur au moment des contractions de référence. Le pourcentage de temps passé dans les régions cibles pour les contractions de référence nous a permis de mesurer si le curseur passait déjà du temps dans les régions cibles et ce afin d'interpréter correctement les valeurs pour les contractions tests. Pour ces contractions tests, la valeur était le pourcentage de temps, parmi les 10 contractions de 15s, où le curseur 2D était positionné dans l'une ou l'autre des régions définies durant les tâches tests 2) ou 3), lorsque la force cible était respectée. Enfin, pour les unités motrices testées pendant les contractions tests, cette valeur était le pourcentage de temps, parmi les 10 contractions de 15s et tant que la force produite était bien celle demandée, où le curseur 2D était positionné dans la région présentée comme cible au participant.

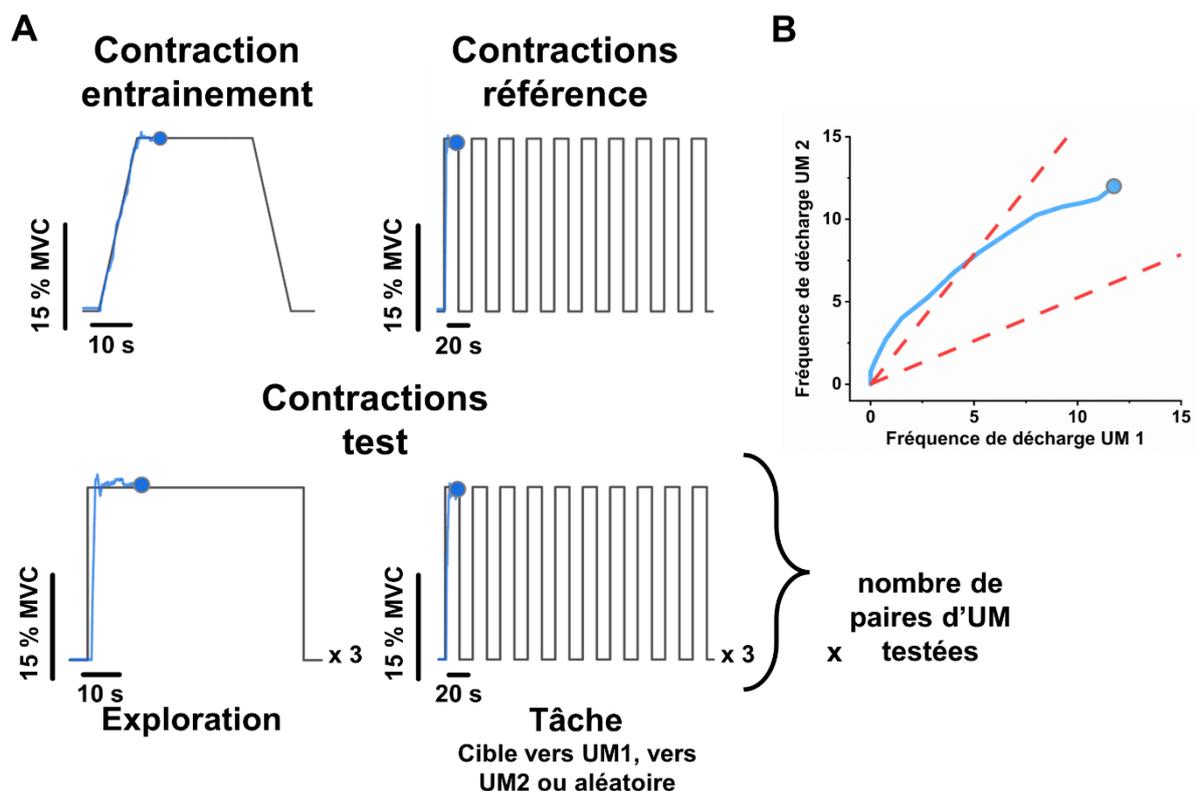


Figure 38 : Protocole expérimental suivi lors de l'étude. A) Présentation des différentes tâches effectuées par les participants. L'intensité choisie était fonction de notre capacité à identifier des unités motrices du gastrocnémien latéral. La contraction entraînement était composée d'une montée de 10s, un plateau de 30s et une descente de 10s. Les contractions de référence étaient composées de 10 plateaux de 15s où le participant ne devait se concentrer que sur la cible de force. Les contractions tests pour chaque paire d'unités motrices testée étaient composées de 3 explorations de l'espace 2D de 60s et de 3 tâches de 10 plateaux de 15s où le participant devait, en plus de rester sur la cible de force, garder le curseur dans la région cible. B) Représentation des deux régions cibles au sein de l'espace 2D.

Afin d'interpréter les corrélations entre unités motrices lors des contractions entraînements, nous avons opté pour une analyse conservatrice où nous n'avons interprété que la significativité des corrélations et non la valeur de leurs coefficients. Pour calculer le seuil de significativité, nous avons généré à partir des données expérimentales, des échantillons aléatoires de trains de potentiels par une méthode de *bootstrapping* (Hug et al., 2022; Levine et al., 2022). Nous avons défini le seuil comme étant le 99^{ème} percentile de la distribution des corrélations entre ces trains de potentiels filtrés. Pour nos données, la valeur seuil de significativité était alors de $r = 0,29$.

Pour évaluer la flexibilité de la commande nerveuse, nous avons utilisé les indices de « dispersion » et de « déplacement » proposés par Marshall et al. (2022). Si deux unités motrices partagent les mêmes commandes nerveuses, le comportement des

Étude #3

deux unités motrices va être lié puisque contraint par les mêmes sources. Ainsi, la somme des activités des deux unités motrices, ou un équivalent sous la forme de la norme du curseur au sein de l'espace 2D, dépend de l'intensité de la commande nerveuse. Cette somme ou norme devrait donc être toujours expliquée par la même contribution de chaque unité motrice. Si la contribution respective de chaque unité motrice change pour la même somme d'activité ou norme, ce qui se traduit par un point de l'espace 2D différent, nous pouvons conclure à des commandes indépendantes permettant une flexibilité du contrôle des unités motrices. La distance entre deux points du curseur possédant la même norme peut donc être interprétée comme une flexibilité du contrôle des deux unités motrices (figure 39A). L'indice de dispersion est alors défini comme suivant :

$$d = \min_{\tau_1, \tau_2} \left(\max_{t_1, t_2 \in \Omega} \|r_{t_1 + \tau_1} - r_{t_2 + \tau_2}\| \right), \Omega = \{t : \|r_t\|_1 - \lambda < \epsilon\}$$

Où λ est la norme étudiée, τ_1 et τ_2 sont des décalages temporels, r est les coordonnées du curseur et ϵ est une constante. En d'autres termes, l'indice de dispersion identifie les instants où la contribution de chaque unité motrice est la plus différente (la distance entre deux points est maximale) pour la même somme d'activité (la même norme du curseur). La valeur maximale de cet indice a été retenue pour chaque paire d'unités motrices sur l'ensemble des tâches tests. L'indice de déplacement se base sur un raisonnement similaire à celui de l'indice de dispersion. Pour deux unités motrices partageant les mêmes commandes nerveuses, une augmentation de la fréquence de décharge d'une unité motrice devrait aussi indiquer une augmentation de la fréquence de décharge de la deuxième. Le curseur au sein de l'espace 2D devrait donc se déplacer le long d'une dimension (figure 39B). L'indice de déplacement se calcule en plusieurs étapes. Tout d'abord, on calcule la plus grande variation positive des fréquences de décharge entre le temps t et t' :

$$\Delta r^+(t, t') = \max(0, r_{1,t} - r_{1,t'}, r_{2,t} - r_{2,t'})$$

Si r_t et $r_{t'}$ sont dans un dimension, alors soit $\Delta r^+(t, t')$, soit $\Delta r^+(t', t)$ est égale à zéro. Dans le cas contraire, $\Delta r^+(t, t')$ représente la plus grande augmentation de fréquence et $\Delta r^+(t', t)$, la plus grande diminution. On calcule alors l'écart par rapport à une évolution au sein d'une dimension par :

$$D(t, t') = \min(\Delta r^+(t, t'), \Delta r^+(t', t))$$

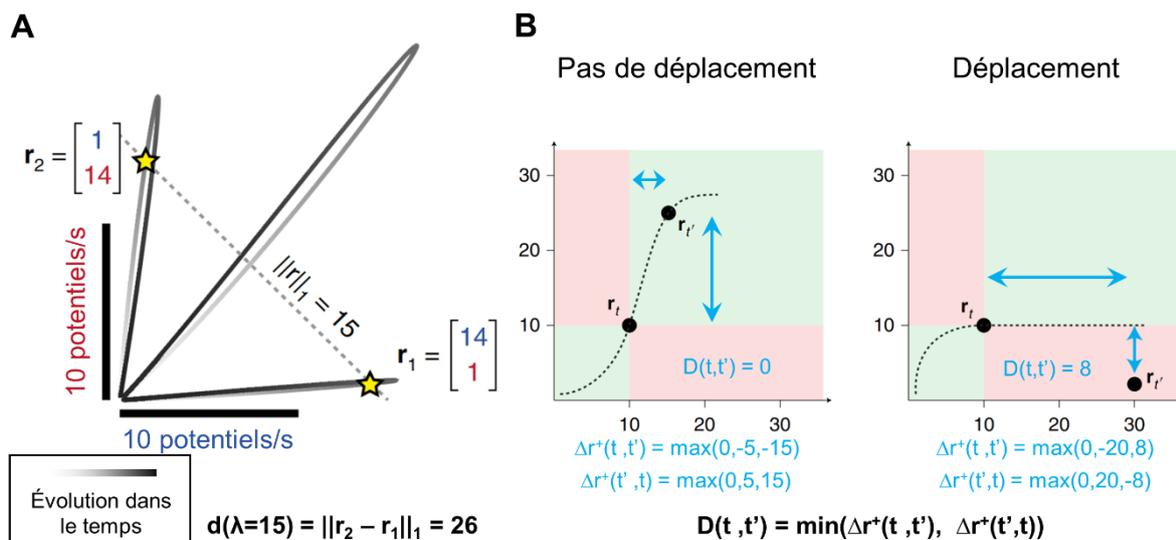


Figure 39 : Indice estimant la flexibilité du contrôle des unités motrices. A) Illustration de l'indice de dispersion pour deux unités motrices fictives. Pour chaque contraction, la trajectoire prise par le curseur 2D est modifiée volontairement par le participant. Pour deux points de même norme $\|r\| = 15$, la distance maximale entre r_1 et r_2 est 26. L'indice, pour $\lambda = 15$ est donc de 26. On retient alors la distance maximale pour l'ensemble des λ possibles. B) Illustration de l'indice de déplacement pour deux unités motrices fictives. Pour chaque contraction, la plus grande variation positive des fréquences de décharges entre deux temps t et t' est calculée. Cette variation entre t' et t ou entre t et t' doit être égale à 0 si ces unités motrices ont une activité de décharge au sein d'une même dimension. Adaptée de Marshall et al. (2022).

Cette étude n'étant pas terminée, nous avons fait des analyses statistiques exploratoires. Pour évaluer le lien entre la significativité des corrélations des unités motrices lors de la contraction entraînement avec les différents indices calculés lors des tâches tests ou avec le pourcentage de temps passé dans les régions cibles, des tests de Student ont été utilisés. Ces tests ont été produits à l'aide de R (USA) et son interface graphique R studio (USA). Toutes les données sont rapportées sous forme de moyennes \pm écart-type.

Résultats

Les résultats des contractions entraînement, de référence et test ont été édités manuellement avec parfois une suppression des unités motrices dont le PNR était inférieur à 30 dB. Lors des contractions entraînement, $14,0 \pm 2,1$ unités motrices ont été identifiées par participant. Pour chaque participant, deux ou quatre paires d'unités motrices ont été testées. Après édition manuelle, $10,7 \pm 3,3$ unités motrices par participant ont été retenues pour les contractions tests puisque certaines unités motrices n'ont pas pu être décomposées correctement en temps réel. Pour chaque

Étude #3

contraction 'test', on a alors obtenu $57,5 \pm 32,8$ paires d'unités motrices. La figure 40 présente des exemples représentatifs du déplacement du curseur au cours de la contraction de référence et de la contraction test. On remarque alors une activité totalement dissociée pour la paire d'unité motrice provenant de muscles différents (figure 40A). À l'inverse, lorsque l'on regarde les paires d'unités motrices provenant du même muscle, le participant ne parvient pas à dissocier les deux activités (figure 40A).

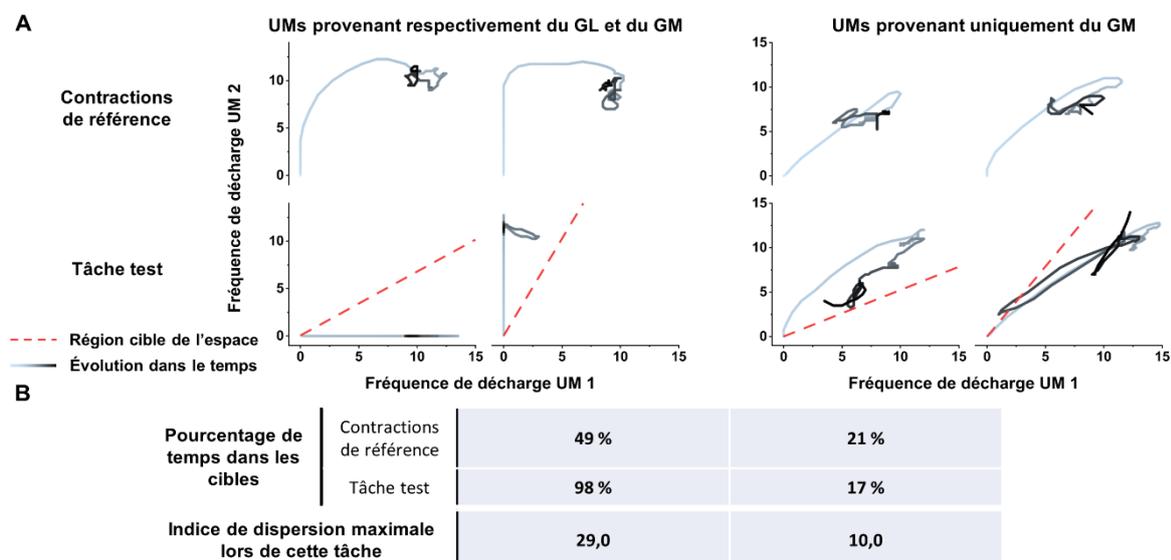


Figure 40 : Exemple de l'évolution des fréquences de décharge des unités motrices sélectionnées lors des contractions de référence et des tâches tests. A) La fréquence de décharge des deux unités motrices sélectionnées est représentée dans un espace 2D pour deux contractions parmi les dix des contractions références ou de la tâche test. Les unités motrices choisies provenaient respectivement du gastrocnémien latéral (GL) et du gastrocnémien médial (GM) à gauche, ou uniquement du GM à droite. Les régions cibles sont représentées par l'espace entre la droite en pointillé rouge et l'axe à 30° de cette droite. B) Pourcentage de temps dans les cibles pour les contractions de référence ou pour les contractions de la tâche test représentée. Les indices de dispersion maximaux obtenus durant ces contractions de la tâche test sont également représentés.

Nous avons testé 14 paires d'unités motrices pour lesquelles nous avons calculé le temps passé dans les cibles au cours des contractions tests. Nous avons également calculé la corrélation pour chacune de ces paires d'unité motrice lors de la contraction entraînement et catégorisé ces corrélations comme étant soit significative, soit non significative. Ainsi, nous avons déterminé deux groupes, c'est à dire un groupe composé de paires d'unités motrices qui partageait des entrées synaptiques communes et un groupe composé de paires d'unités motrices qui ne partageaient pas (ou peu) d'entrées synaptiques communes. La figure 42 présente les pourcentages de temps passé dans les régions cibles pour chacun des deux groupes d'unités motrices. Le pourcentage de temps passé dans les cibles était significativement plus élevé pour

les paires d'unités motrices qui ne partageaient pas (ou peu) d'entrées synaptiques en commun ($p = 0.03$). Cette figure révèle aussi que la totalité des paires d'unités motrices du groupe qui ne partageaient pas (ou peu) d'entrées synaptiques en commun provenaient de chacun des muscles, c'est-à-dire de GM et GL.

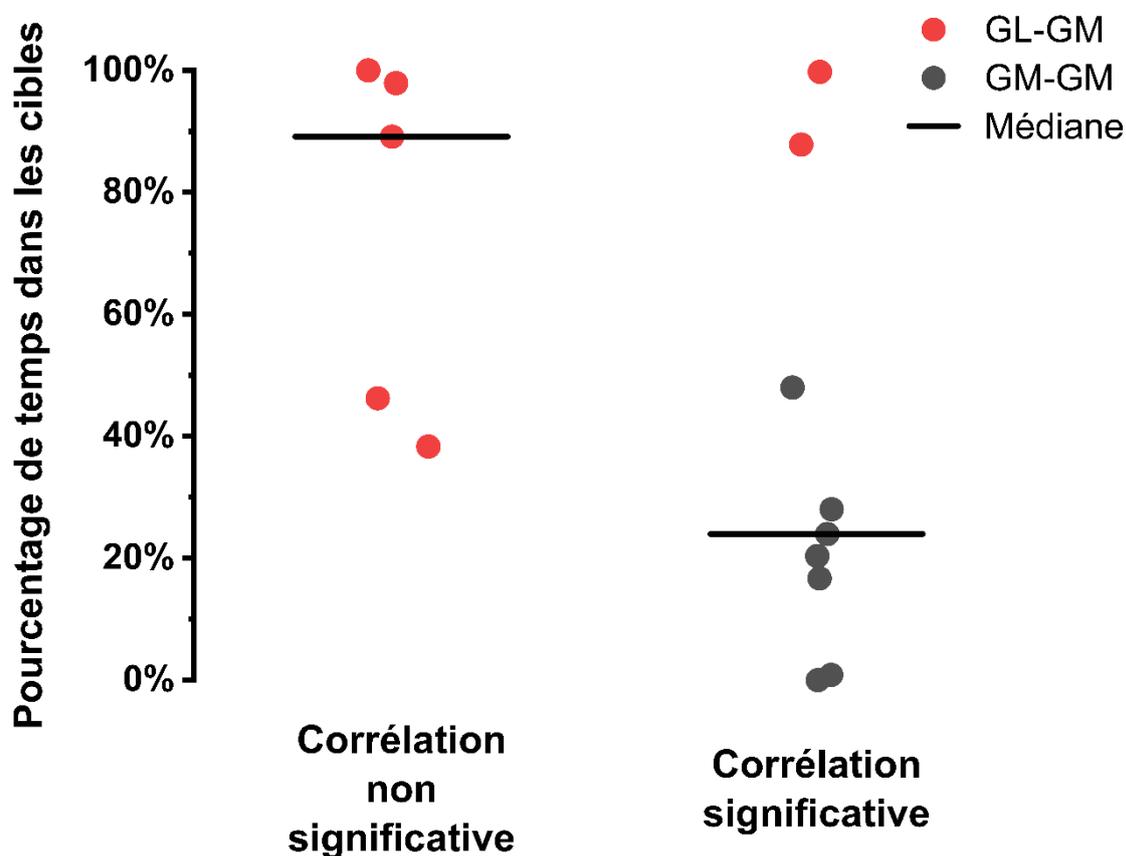


Figure 42 : La réussite de la tâche selon le niveau de commande partagée. Les pourcentages de temps passé dans les cibles, pour les paires d'unité motrices testées, pendant les contractions tests, sont représentées pour les groupes ayant une corrélation significative lors de la contraction entraînement ou non significative. Les valeurs pour les paires d'unités motrices provenant respectivement du gastrocnémiens latéral (GL) et du gastrocnémiens médial (GM) sont en rouge, et celles provenant uniquement du GM sont représentées en noir. La valeur seuil de significativité était de 0,29. La médiane de chaque série est représentée par une ligne horizontale.

Nous avons également comparé les valeurs maximales des indices de dispersion et de déplacement obtenues lors des contractions tests avec les deux groupes dont la corrélation obtenue lors de la contraction entraînement était significative ou non (figure 43). Le test de Student réalisé nous indique alors que les paires d'unités motrices ayant une corrélation non significative présentent des indices de dispersion ($p < 0.001$) et des indices de déplacement ($p < 0.001$) plus élevés que les paires ayant une corrélation significative. Ainsi, plus la corrélation entre les fréquences de décharges

Étude #3

de deux unités motrices est grande lors de la contraction entraînement, moins le participant va être capable de produire un indice élevé de dispersion au cours de la contraction 'test' (figure 43A).

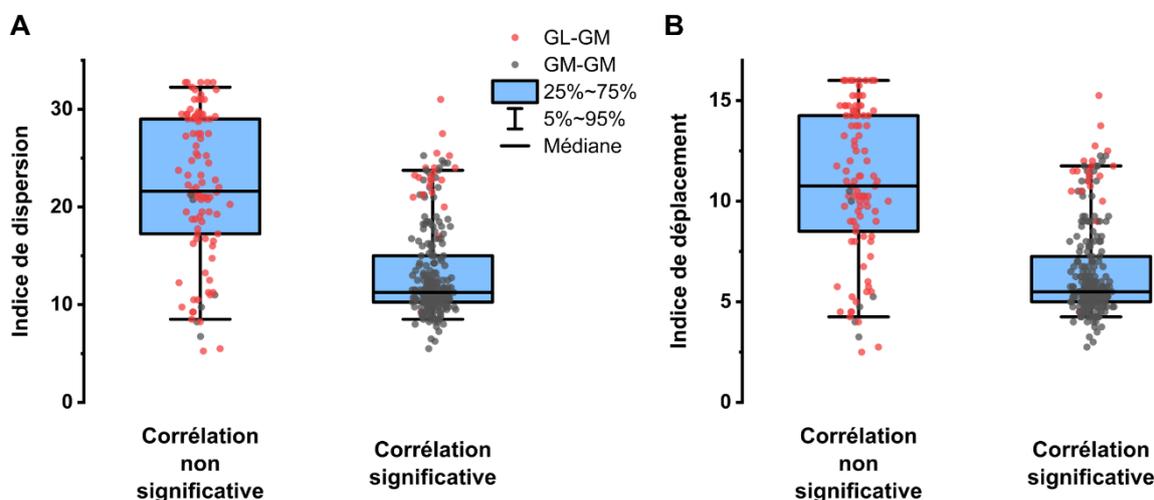


Figure 43 : Les indices de flexibilité pour des paires d'unités motrices ayant une corrélation significative ou non. Pour chaque paire d'unité motrice, l'indice de dispersion ou de déplacement maximal obtenu lors des tâches tests est représenté pour les deux groupes dont la corrélation entre les fréquences de décharge obtenue lors de la contraction entraînement était significative ou non. Les valeurs pour les paires d'unités motrices provenant respectivement du gastrocnémiens latéral (GL) et du gastrocnémiens médial (GM) sont en rouge, quand celle provenant uniquement du GM sont représentées en noir. La valeur seuil de significativité était de 0,29. La valeur médiane est représentée par une ligne, le 1^{er} et le 3^{ème} quartile sont représentés par des boxes et le 5^{ème} et 95^{ème} centile sont représentés par des barres d'erreurs.

Discussion/conclusion

Dans cette étude, nous avons observé que les participants étaient capables de contrôler indépendamment les unités motrices provenant respectivement du GM et du GL. Notre protocole permet donc bien d'observer une dissociation volontaire de deux unités motrices et ce même en l'absence d'un entraînement de plusieurs jours. Ce contrôle indépendant entre unités motrices n'a pas été observé entre unités motrices provenant du même muscle. Même s'il est nécessaire de compléter ces données, on peut supposer qu'il n'est pas possible de contrôler indépendamment les unités motrices provenant du GM à cause d'un haut niveau de commande commune. Cette supposition est renforcée par les différences observées entre les mesures de flexibilité pour des paires d'unités motrices ayant un haut niveau de commandes communes ou un niveau faible.

Il est intéressant de noter que les activités des paires d'unités motrices appartenant respectivement au GL et au GM ont une activité flexible dès les contractions de

référence. Ce résultat est visible par un pourcentage de temps passé haut et peut s'expliquer par une activité tardive du GL lors des contractions de référence, déplaçant le curseur vers les régions cibles. Ceci peut s'observer sur les tracés du curseur dans la figure 40A, où l'unité motrice 1 appartient au GL et l'unité motrice 2 appartient au GM. Cependant, cette flexibilité est contrôlable puisque les sujets ont été capables d'inverser ce patron d'activité en activant en premier lieu l'unité motrice provenant du GL. Etant donné que le GM et le GL produisent des moments de force différents dans le plan frontal (Lee and Piazza, 2008), on peut supposer qu'un contrôle indépendant de ces deux muscles permettrait un ajustement optimal aux exigences des tâches motrices.

Les indices de dispersion et déplacement calculés permettent de mesurer la flexibilité entre deux unités motrices. Puisque le calcul de ces deux indices produit des résultats similaires, nous choisissons ici de ne discuter que les résultats obtenus avec l'indice de dispersion. On remarque que pour un haut niveau de commande commune entre unités motrices, estimée par la corrélation entre leur activité, 75% des indices de dispersion sont proches et faibles. Ceci s'observe en grande partie pour des paires d'unités motrices provenant uniquement du GM, dont les unités motrices partagent un haut niveau d'entrées synaptiques communes (Hug et al., 2021b). Cette observation tend à confirmer qu'il n'est pas possible de dissocier l'activité d'unités motrices partageant un haut niveau d'entrées synaptiques communes. De plus, quand des hautes valeurs de l'indice sont observées, le niveau de commandes communes est faible. La dissociation de l'activité d'unités motrices est alors possible quand ces unités motrices partagent pas ou peu d'entrées synaptiques communes.

Un capteur de force 3D a également été utilisé lors de ces expérimentations. L'objectif étant de mieux comprendre la stratégie qui a permis aux participants de dissocier l'activité de leurs unités motrices. Les participants ont pu sélectionner différentes unités motrices en fonction de leurs avantages mécaniques en orientant les forces différemment (ter Haar Romeny et al., 1984). Ces données n'ont néanmoins pas encore pu être traitées.

Pour résumer, notre étude confirme qu'un haut niveau de commande commune entre deux unités motrices contraindrait leur contrôle, rendant impossible de dissocier volontairement leur activité dans un protocole aigu. En revanche, nos résultats montrent qu'il est possible de dissocier volontairement l'activité de deux unités motrices lorsque celles-ci ne partagent pas (ou peu) de commandes communes. Dans

Étude #3

notre protocole ces unités motrices provenaient de deux muscles différents, mais nous anticipons qu'un tel contrôle volontaire sera observé pour des unités motrices du VL, puisque ce muscle est contrôlé par plusieurs synergies (Del Vecchio et al., 2023), ce qui n'est vraisemblablement pas le cas du GM ou GL. Enfin, nous anticipons qu'il sera difficile de dissocier l'activité de certaines paires d'unités motrices provenant du VL et VM puisque ces deux muscles reçoivent une proportion importante de commandes communes.

Discussion

L'objectif global de cette thèse était de mieux comprendre la flexibilité du contrôle des unités motrices innervant des muscles d'un même groupe musculaire lors de tâches mono-articulaires. Nous avons utilisé une technique de décomposition des signaux HDsEMG afin d'accéder à l'activité des unités motrices. Nous avons estimé le niveau d'entrées synaptiques communes via la corrélation de l'activité des unités motrices, soit à l'échelle du muscle avec la cohérence dans les basses fréquences, soit à l'échelle d'une paire d'unités motrices avec la corrélation de la modulation de leur fréquence de décharge. Nous avons appliqué ces méthodes à une tâche fatigante et une tâche dont l'objectif était de dissocier volontairement l'activité d'unités motrices. Ainsi, nous avons montré que 1) les phénomènes de compensation lors d'une contraction fatigante, traduisant une flexibilité du contrôle, n'est possible qu'entre deux muscles ne partageant pas ou peu de commandes communes, 2) il est possible d'identifier en temps réel les unités motrices à partir de signaux HDsEMG afin de proposer un retour visuel de leur fréquence de décharge au cours d'une contraction, 3) il est possible de dissocier l'activité d'unités motrices lorsque ces dernières n'appartiennent pas à la même synergie motoneuronale, ce qui reflète un certain degré de contrôle de ces unités motrices.

Nous discuterons alors ces résultats spécifiquement sur trois points. Premièrement nous interrogerons notre méthode permettant de mesurer les entrées synaptiques communes. Nous discuterons ensuite des choix de protocoles nous permettant de mettre en évidence un certain degré de flexibilité du contrôle des unités motrices. Enfin nous parlerons des potentiels applications que l'on peut imaginer de ces résultats par le prisme des troubles musculosquelettiques et des interfaces humains-machines.

1. Estimation des entrées synaptiques communes

1.1. La cohérence à l'échelle de groupes d'unités motrices

Dans l'étude #1, nous avons évalué le niveau de commande commune entre les unités motrices de différents muscles à l'aide d'une analyse de cohérence. En utilisant cette approche, nous avons observé un haut niveau de cohérence entre le vaste latéral (VL) et le vaste médial (VM), ce qui est en accord avec les études précédentes (Avrillon et al., 2021; Laine et al., 2015). En outre, nous avons observé un faible niveau de commande commune entre les unités motrices du gastrocnémien latéral (GL) et du

Discussion

gastrocnémien médial (GM), ce qui est aussi en accord avec les études précédentes (Hug et al., 2021b). Il s'agit de la première étude, à notre connaissance, qui évalue le niveau de commande commune qui existe entre les deux vastes et le droit fémoral (RF). Plus précisément, nous avons observé un faible niveau de cohérence entre ces muscles, ce que nous avons interprété comme la présence d'un faible niveau d'entrées synaptiques communes entre les unités motrices de ces muscles. La différence de niveau de commande commune entre les deux vastes et les deux gastrocnémiens est importante car elle justifie nos choix de groupes musculaires et de muscles testés sur les différentes études de cette thèse. Lors de la construction du protocole de l'étude #1, la notion d'entrées synaptiques communes était imaginée à l'échelle d'un muscle. À quelques exceptions près, on imagine que toutes les unités motrices d'un muscle (ou le *pool* d'unités motrices) reçoivent les mêmes commandes (De Luca and Erim, 1994; Farina et al., 2014b; Henneman and Mendell, 1981). À un niveau plus macroscopique, la théorie des synergies musculaires prévoit même l'activation concomitante de plusieurs muscles au sein d'un module par des commandes communes entre ces muscles, simplifiant le contrôle du mouvement (d'Avella et al., 2003; d'Avella and Bizzi, 2005; Tresch and Jarc, 2009). Il était alors intéressant d'investiguer l'impact de ces commandes communes sur la flexibilité du contrôle du mouvement. La notion de commande commune étant un concept à l'échelle d'un ou plusieurs *pools* d'unités motrices, il est préférable de l'étudier grâce aux activités cumulées des unités motrices en utilisant des calculs de cohérence et ce, afin de se rapprocher d'une transmission linéaire entre les entrées synaptiques (*input*) et l'activité des unités motrices (*output*) (Farina and Negro, 2015). Grâce à cette technique, nous avons observé une augmentation de la cohérence intramusculaire et intermusculaire avec la fatigue. Il est important de noter que la fréquence de décharge des unités motrices peut agir comme un facteur confondant puisqu'une augmentation de cette fréquence induit une augmentation du niveau de cohérence (de la Rocha et al., 2007; Thompson et al., 2019). Cependant, nous avons observé une baisse de la fréquence de décharge des unités motrices au cours de la contraction fatigante, ce qui nous amène à conclure que l'augmentation de la cohérence était donc probablement dû à des mécanismes physiologiques. L'augmentation de la commande commune peut s'expliquer, par exemple, par une augmentation de la commande motrice augmentant le nombre de projections partagées vers les motoneurones, et donc la proportion d'entrées synaptiques communes (Castronovo et al., 2015). Cette explication est

renforcée par le fait que davantage d'unités motrices ont été identifiées à la fin par rapport au début de la contraction fatigante pour le VM, le GM et le SOL.

Il est important de noter que malgré l'augmentation du niveau de cohérence avec la fatigue, les différences entre les paires de muscles persistaient. Cela suggère que le niveau de commande commune entre les muscles est robuste, et proviendrait donc de connexions structurelles, de circuits anatomiques, par exemple via des interneurons prémoteurs se projetant vers de multiples groupes de motoneurons (Levine et al., 2014).

Il faut souligner qu'une étude récente (Del Vecchio et al., 2023) a utilisé une approche différente permettant aux auteurs d'estimer le niveau de commande partagée pour chaque paire d'unités motrices, ce qui n'est pas possible avec l'approche par cohérence que nous avons utilisée dans l'étude 1. Ces résultats suggèrent qu'il existe plusieurs commandes contrôlant les unités motrices du VL et du VM (Figure 44). Ces auteurs décrivent le contrôle de ces muscles par le biais de trois commandes : une commande spécifique au VL, contrôlant plus de 40% des unités motrices du VL mais aussi entre 5 et 10 % des unités motrices du VM, une commande spécifique au VM, contrôlant plus de 60% des unités motrices du VM mais aussi 10% des unités motrices du VL et enfin une commande commune entre VL et VM contrôlant 40 % des unités motrices du VL et 30% des unités motrices du VM. En première lecture, ces observations semblent être en contradiction avec les résultats présentés précédemment (Étude #1; Avrillon et al., 2021; Laine et al., 2015). Cependant, les analyses de cohérence ne permettent d'identifier qu'une seule commande commune en groupant les unités motrices dans l'analyse. En effet, la cohérence se basant sur des activités cumulées, elle permet uniquement de rapporter des comportements moyens et ne permet pas d'isoler des comportements individuels (Del Vecchio et al., 2023). Au regard de ces nouveaux résultats, il serait intéressant de traiter les résultats de notre étude 1 en utilisant une approche similaire à celle utilisée par Del Vecchio et al. (2023). Nous pourrions, par exemple, tester l'hypothèse que des compensations pourraient intervenir au cours de la contraction fatigante entre unités motrices qui ne partagent pas les mêmes commandes (qui représentent néanmoins une faible proportion).

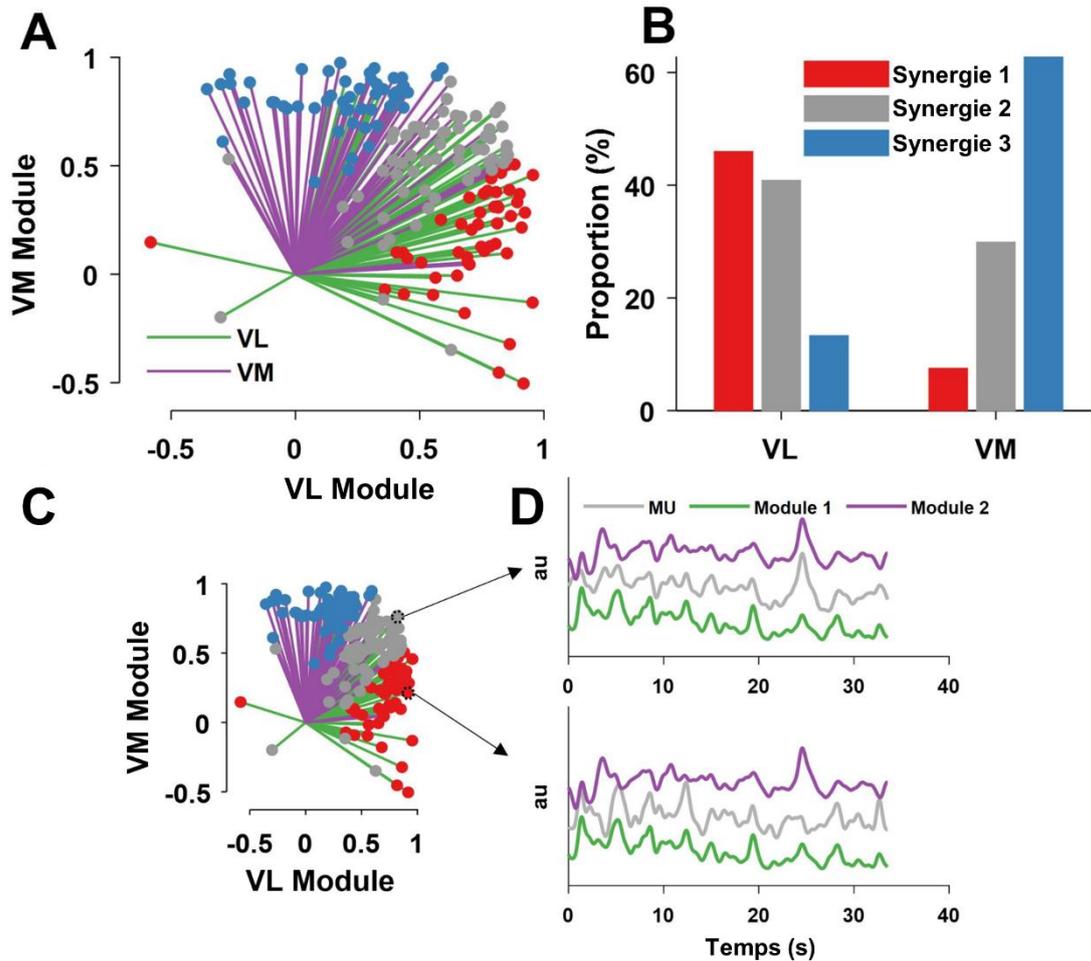


Figure 44 : Commandes de contrôle des unités motrices du vaste latéral (VL) et du vaste médial (VM). Une analyse de factorisation a été conduite sur les fréquences de décharges filtrées des unités motrices pour l'ensemble des participants. Cette analyse a permis d'identifier deux modules expliquant une grande partie de la variance totale observée. A) Les unités motrices du vaste latéral (vert) et du vaste médial (violet). Chaque ligne indique la force (longueur de la ligne) et le signe du coefficient de corrélation (r) allant de -1 à 1 entre la fréquence de décharge d'une unité motrice et le module correspondant. Notez que certaines unités motrices partagent l'espace des deux modules combinés (indiqué par des points gris), tandis que d'autres divergent des modules synergiques (bleu et rouge) et que quelques-unes envahissent le territoire du module musculaire de l'autre muscle. B) Identification des trois groupes de contrôle. Notez la synergie grise qui indique le pourcentage d'unités motrices qui partagent les commandes des deux modules. C-D) Exemple de deux unités motrices appartenant à des synergies différentes. La fréquence de décharge de l'unité motrice dans le panneau supérieur de D était corrélée aux deux modules d'unité motrice (module 1 et module 2), alors que l'unité motrice dans le panneau inférieur de D n'était corrélée qu'au module 1. Adaptée de Del Vecchio et al. (2023).

1.2. Changement de l'échelle d'analyse

Après avoir effectué notre étude #1, plusieurs études ont montrées des modules de contrôle non pas à l'échelle du muscle mais de l'unité motrice (Hug et al., 2022; Madarshahian et al., 2021; Madarshahian and Latash, 2021; Marshall et al., 2022). Le concept de synergie a alors été appliqué à l'échelle des unités motrices, qui est connue

comme étant la voie finale du système neuromusculaire (Sherrington, 1925). Hug et al. (2023) ont alors proposé la théorie des synergies motoneuronales. Cette théorie permet notamment d'expliquer des observations d'un recrutement d'unités motrices qui ne respecte pas le principe de taille (Basmajian, 1963; Formento et al., 2021). Elle assume également l'hypothèse à l'origine de l'étude #3 : les unités motrices qui reçoivent les mêmes commandes ont une activité respectant le principe de taille et ne peuvent donc pas être dissociées. Autrement dit, si le comportement de deux unités motrices ne respecte pas le principe de taille, alors elles n'appartiennent pas à la même synergie et elles ne partagent donc pas les mêmes entrées synaptiques. Un changement de paradigme a donc été effectué au cours de la thèse. Pour mesurer la flexibilité à l'échelle des unités motrices, il a été nécessaire de développer une interface permettant de suivre l'activité des unités motrices individuellement, ce que propose l'étude #2.

1.3. Corrélation des fréquences de décharge filtrées

Estimer le niveau de commande commune entre deux unités motrices par le biais d'une analyse de corrélation nécessite quelques considérations méthodologiques. En premier lieu, l'observation d'une corrélation statistiquement significative entre les trains de potentiels d'action ne peut être expliquée que par la présence d'une entrée synaptique commune (Rodriguez-Falces et al., 2017). Cependant, la simple corrélation des fréquences de décharge des unités motrices n'est pas nécessairement proportionnelle au niveau d'entrées synaptiques partagées entre ces unités motrices (de la Rocha et al., 2007). Cela est dû à la transformation non-linéaire produite par le motoneurone entre ces entrées synaptiques (*input*) et son activité (*output*). Puisque cette non-linéarité est principalement causée par un sous-échantillonnage des entrées synaptiques par la (relative) faible fréquence de décharge des motoneurones, cette limitation peut être réduite en calculant la corrélation des activités dans leurs basses fréquences (Negro and Farina, 2012). Le niveau de commande commune peut alors être estimé par la corrélation des fréquences de décharge filtrées dans les basses fréquences (De Luca and Erim, 1994). La corrélation des activités filtrées des unités motrices a donc été utilisée lors de l'étude #3 afin de mesurer indirectement le niveau de commande commune. En outre, nous avons opté pour une analyse conservatrice où nous n'avons interprété que la significativité des corrélations et non leur niveau. Pour calculer le seuil de significativité, nous avons généré à partir des données

Discussion

expérimentales, des échantillons aléatoires de trains de potentiels par une méthode de *bootstrapping* (Hug et al., 2022; Levine et al., 2022). Nous avons défini le seuil comme étant le 99^{ème} percentile de la distribution des corrélations entre ces trains de potentiels filtrés. Lors de l'étude #3, la corrélation ayant été faite sur une fenêtre de 20s, ce seuil de significativité était à 0.29. Ce seuil nous a alors permis de comparer la flexibilité du contrôle des unités motrices pour des paires d'unités motrices dont le niveau de commande commune est haute contre celles dont le niveau est bas.

2. Choix expérimentaux pour tester la flexibilité du contrôle

2.1. La fatigue

Des études ont montrées qu'au cours d'une contraction maintenue de faible intensité, les unités motrices actives peuvent être dérecrutées pendant une période, puis être activées à nouveau (Pascoe et al., 2014). Ce processus est appelé rotation ou substitution des unités motrices (Heckman and Enoka, 2012). D'autres observations, obtenues avec de l'EMG de surface, montrent une compensation entre les muscles VL-RF et VM-RF (Kouzaki et al., 2002) ou entre les muscles GL-GM, GL-SOL et GM-SOL (Akagi et al., 2017; Tamaki et al., 1998). Étant donné que la fatigue est caractérisée par une réduction de la capacité de production de force volontaire, ces résultats traduisent sûrement des adaptations du contrôle du mouvement afin de maintenir l'effort. La fatigue serait donc associée à une flexibilité du contrôle et nous avons donc pensé qu'elle constitue un bon modèle pour nous permettre d'étudier cette flexibilité.

Nous n'avons pas observé de corrélation entre le temps jusqu'à l'échec et la valeur de cohérence intermusculaire GL-GM ou VL-VM. Premièrement, nos participants n'avaient pas tous le même niveau d'entraînement. De plus, il est effectivement difficile de savoir si la stratégie la plus avantageuse réside dans une stratégie de compensation ou dans la distribution équitable des forces entre les muscles. Lors de stratégie de compensation, le niveau de force produit étant le même, un même muscle est alors plus ou moins mis sous tension afin de produire la force que ne produisent plus les autres muscles. Cela pourrait alors entraîner des conséquences sur la fatigue au sein de ce muscle. Les modèles de tâche fatigante prédisent une interruption de la tâche pour prévenir des conséquences délétères pour l'organisme (Millet, 2011; Noakes, 2004). Il est donc possible que le premier muscle atteignant ce seuil limite la poursuite de la tâche. Cette hypothèse est renforcée par les observations d'Avrillon et

al. (2018) lors de tâches de flexion de genou isométrique maintenues jusqu'à épuisement. Ces auteurs ont montré que plus la distribution de l'activation des trois chefs des ischios-jambiers était équilibrée, plus le temps jusqu'à l'échec de la tâche était court.

Enfin, comme évoqué précédemment, nous avons opéré un changement de paradigme depuis l'étude #1. Il serait alors intéressant d'investiguer les phénomènes de compensation à l'échelle des unités motrices. Si les rotations d'unités motrices n'ont pour le moment pas été attribuées à des commandes indépendantes entre les unités motrices (Westad, 2003), des compensations entre les unités motrices ont pu nous échapper à cause de notre analyse globale et non individuelle. À partir des données de l'étude #1, il serait alors intéressant d'investiguer le lien entre compensation et commande commune à l'échelle des unités motrices.

2.2. Dissociation volontaire de l'activité de deux unités motrices

La théorie des synergies motoneuronales (Hug et al., 2023) peut être résumée en quatre postulats (figure 17) : 1) les unités motrices sont groupées fonctionnellement selon les entrées synaptiques communes qu'elles reçoivent; 2) ces groupes ne sont pas définis à l'échelle d'un muscle mais peuvent être une partie des unités motrices d'un muscle et/ou contenir des unités motrices de muscles différents ; 3) ces groupes sont des synergies utilisés par le système nerveux central afin de réduire les dimensions de contrôle du mouvement ; 4) dissocier l'activité d'unités motrices n'est possible que si ces unités motrices appartiennent à des synergies différentes. C'est ce dernier point qui est vérifié dans l'étude #3. La flexibilité du contrôle des unités motrices viendrait donc du fait que ces unités motrices ne partagent pas d'entrées synaptiques, autrement dit, elles appartiennent à des synergies différentes.

Une tâche de dissociation des activités d'unités motrices paraît être le plus simple pour vérifier cette hypothèse. Elle n'est cependant pas évidente à mettre en place. Pour qu'un individu puisse tenter cette dissociation volontairement, il est nécessaire de lui proposer un retour visuel (ou auditif) de l'activité de ces unités motrices. L'étude #2 nous permet alors de vérifier la faisabilité de ces retours visuels mais également leur précision. L'étude #2 visait à la mise en place des outils permettant de répondre à ces questions tout en estimant la validité de la mesure. À notre connaissance, il existe moins de cinq équipes de recherche dans le monde capables de décoder l'activité des unités motrices en temps réel ; et notre interface est la première à être mise à

Discussion

disposition de la communauté. Il existe néanmoins des pistes d'amélioration, notamment par la capacité d'adapter les filtres d'unité motrice en temps réel. En effet, la matrice filtre ne permet pas de s'adapter à des contractions dynamiques ou à des changements d'intensité. Une manière d'augmenter l'adaptabilité de l'algorithme consisterait à mettre à jour dynamiquement les filtres des unités motrices et les centroïdes des classes "potentiels" et "bruit" (figure 45) (Chen et al., 2020). Cela demande alors une puissance de calcul supérieure et augmenterait le délai entre la réception de nouvelle donnée et l'affichage du retour visuel. Nous avons donc choisi dans l'étude 3 d'étudier des contractions isométriques simples au cours desquels les filtres d'unités motrices avaient pas ou peu de chance de changer. Ce choix a permis une identification en temps réel des unités motrices, et l'affichage d'un retour visuel fiable de cette activité, mais a peut-être été aux dépens d'une flexibilité accrue que nous aurions pu observer lors de tâches moins contraintes, par exemple lors de tâches dynamiques.

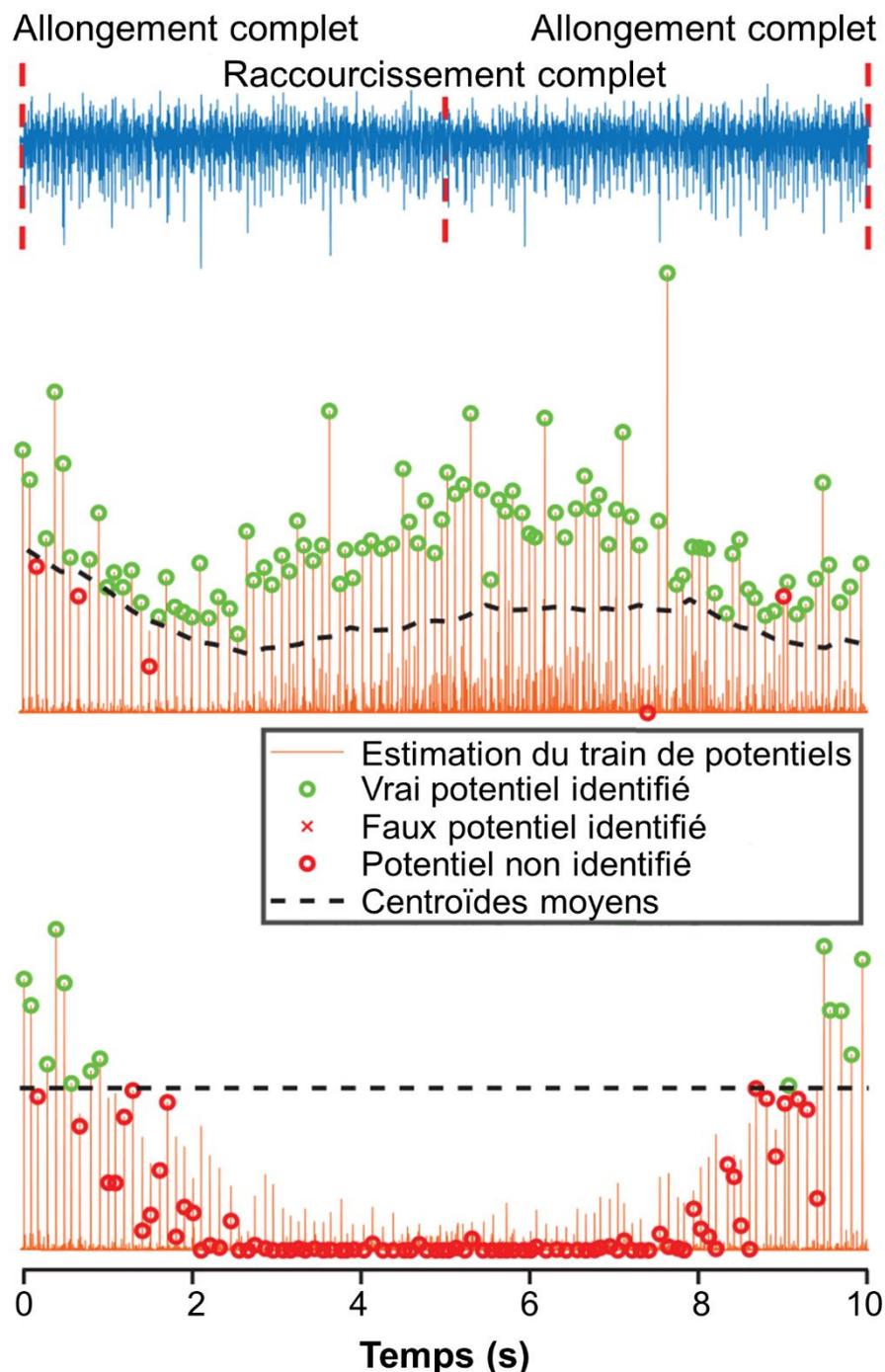


Figure 45 : Identification de potentiels lors d'une contraction dynamique. (Haut) Un signal EMG simulée, d'une durée de 10 s, d'une contraction dynamique avec des changements de la longueur du muscle. (Milieu) Un train de potentiels estimé à partir des signaux simulés avec la stratégie de mise à jour proposée par Chen et al. (2020), soit une mise à jour de la matrice filtre et des centroïdes. (Bas) Le même train de potentiels qu'au milieu mais estimé sans la stratégie de mise à jour. Adaptée de Chen et al. (2020).

De la même manière, les résultats de l'étude #2 nous ont permis de restreindre les unités motrices retenues lors de l'étude #3 aux unités motrices ayant les plus hautes valeurs de SIL (>0.9) afin d'avoir confiance sur les retours visuels affichés. Ce choix

Discussion

se fait alors au dépend du nombre d'unités motrices, ce qui peut nous empêcher d'observer des unités motrices appartenant à des synergies différentes si ces dernières représentent un faible pourcentage de la population totale. Ce nombre d'unités motrices identifiées est aussi restreint par la grille HDsEMG utilisée. En effet, des grilles plus larges et plus denses permettraient d'obtenir plus d'unités motrices (Caillet et al., 2023).

Si le quatrième postulat des synergies motoneuronales est vérifié, cela suggère que le support de ces commandes sont des connexions structurelles, des circuits anatomiques. Des études précédentes renforcent ces conclusions. Marshall et al. (2022) ont étudié des enregistrements intracorticaux et intramusculaires chez un macaque lors de tâche de modulation de force. La micro-stimulation de sites de la même région corticale aboutissaient alors à des recrutements d'unités motrices différentes, révélant ces modules de contrôle. Cela met alors en évidence ces circuits anatomiques qui sous-tendrait les synergies motoneuronales. Cela explique aussi pourquoi il est difficile de dissocier deux unités motrices dans la même synergie, puisqu'elles seraient connectées physiquement au même circuit. Il se pose alors la question de la plasticité de ces connexions nerveuses. Bräcklein et al. (2022) ont décrit une stratégie de contrôle permettant de faire émerger une certaine flexibilité dans le contrôle des unités motrices à partir d'une commande commune. Cette stratégie permettait alors d'atteindre les cibles demandées, et donc d'activer une seule unité motrice au sein de paire d'unités motrices. Cependant, cette stratégie n'est pas à proprement parlé une dissociation puisque pour ce faire, la paire d'unités motrices était en premier lieu recrutée selon le principe de taille (figure 24D). On peut se demander si un entraînement à plus long terme peut aboutir à de nouvelles connexions nerveuses et donc à une flexibilité accrue, sans nécessité de respecter le principe de taille au recrutement des unités motrices. À force d'éteindre l'activité d'une unité motrice tout en conservant l'activité de la deuxième, on peut se demander si le système nerveux central ne va pas former de nouvelles connexions permettant une vraie dissociation des deux unités motrices. À l'inverse, on peut également se demander si la co-activation d'unités motrices dans le temps aboutit à une commande commune entre ces unités motrices, comme le propose la théorie de Hebb (1949). Cette plasticité des connexions nerveuses est intéressante puisqu'elle ouvre des champs d'applications en santé ou dans la performance sportive.

3. Application de la flexibilité du contrôle des unités motrices

3.1. Troubles musculosquelettiques et performance

Chaque stratégie de coordination musculaire implique des contraintes spécifiques sur les structures non musculaires comme les articulations ou les tendons (figure 46). Ces stratégies disponibles pourraient être limitées par les synergies motoneuronales individuelles. Par exemple, il pourrait être important de co-activer les unités motrices du VL et du VM afin de réguler les contraintes internes de l'articulation du genou (Alessandro et al., 2020), compte tenu du rôle important du VL et du VM dans le contrôle de l'articulation fémoro-patellaire (Sheehan et al., 2012). Mais cette co-activation n'est vraiment possible que si les unités motrices du VL et du VM sont au sein de la même synergie. Aussi, il pourrait être important de dissocier l'activité des unités motrices des gastrocnémiens afin de répondre à des objectifs secondaires tels que la stabilisation de l'articulation de la cheville. En effet, il existe des preuves indiquant que le GM et le GL produisent des moments de force de cheville différents dans le plan frontal (Lee and Piazza, 2008) et qu'ils sont activés de manière différentielle pendant l'équilibre debout en fonction de leur avantage mécanique respectif (Héroux et al., 2014). Si certaines stratégies étaient protectrices, elles ne seraient pas réalisables ou disponibles pour tous les individus. Il serait alors nécessaire pour le système nerveux central de modifier ces synergies pour effectuer ces stratégies. L'étude de la flexibilité du contrôle mouvement est alors importante pour connaître les stratégies réalisables pour un individu. L'éventuelle modification de cette flexibilité par l'entraînement serait aussi intéressante à explorer afin de savoir si ces stratégies protectrices pourraient être atteignables même si elles ne sont pas réalisables initialement.

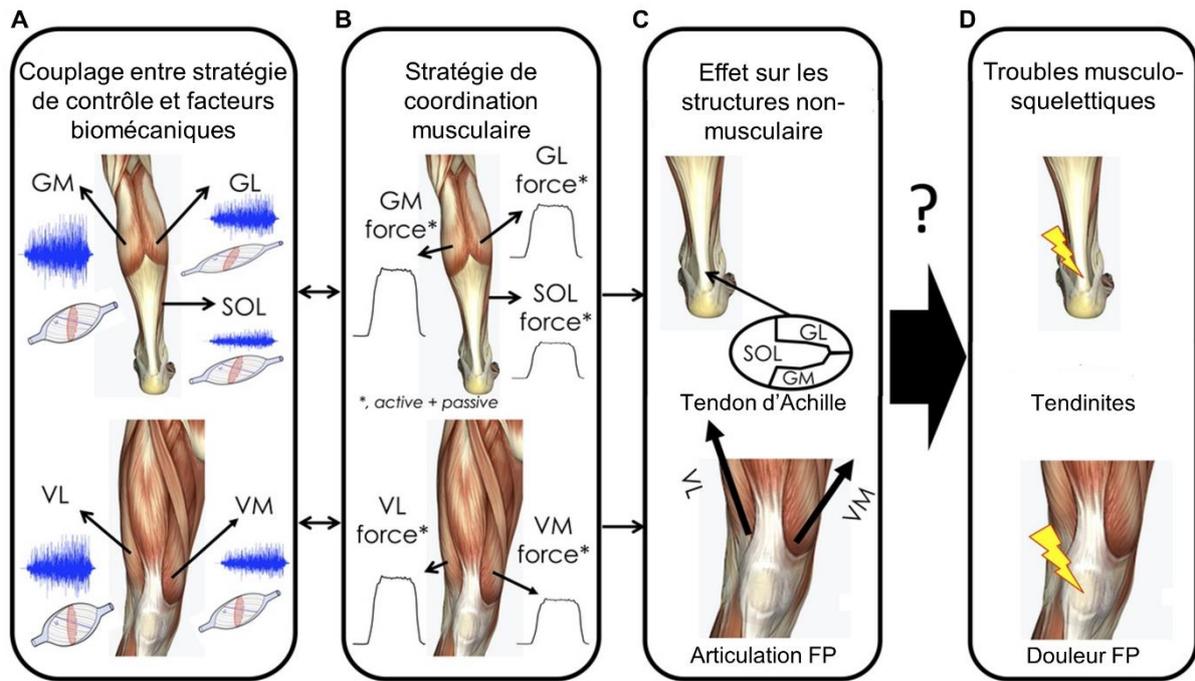


Figure 46 : Le rôle central de certaines stratégies de coordination musculaire dans le développement des troubles musculosquelettiques. A) La force produite par un muscle individuel dépend du couplage entre l'activation musculaire et les facteurs biomécaniques (par exemple, la PCSA, la tension spécifique, la relation force-longueur et force-vitesse). B) La coordination musculaire est définie comme la distribution de la force (*la somme des forces actives et passives) entre les différents muscles. C) La force musculaire étant le principal facteur de charge des structures tendineuses et squelettiques, chaque stratégie individuelle de coordination musculaire pourrait avoir un effet mécanique spécifique sur le système musculosquelettique. Par exemple, un déséquilibre de couple entre les muscles synergistes peut créer une charge hétérogène du tendon d'Achille ou un déplacement latéral de la rotule. Notez que le dessin ovale représente la section transversale du tendon d'Achille, chaque muscle étant représenté par un compartiment distinct. D) Ainsi, certaines stratégies de coordination musculaire pourraient être à l'origine du développement de troubles musculosquelettiques. GL, gastrocnémien latéral ; GM, gastrocnémien médial ; PCSA, aire de la section transversale physiologique ; FP, fémoro-patellaire ; SOL, soléaire ; VL, vaste latéral ; VM, vaste médial. Adaptée de Hug and Tucker (2017).

Plus généralement, chaque individu possède des stratégies de coordination musculaire uniques qui auraient des effets mécaniques spécifiques sur leur système musculosquelettique (Hug and Tucker, 2017). Ces coordinations individuelles (ou signatures) ont déjà été mises en évidence à l'aide d'algorithmes d'intelligence artificielle (Hug et al., 2019). Ces signatures individuelles pourraient être dues à des caractéristiques anatomiques et/ou nerveuses ou encore à des expériences motrices construisant par essais-erreurs des « habitudes » de stratégies de coordination (de Ruyg et al., 2012; Loeb, 2012). Elles engendreraient alors des contraintes spécifiques sur le système musculosquelettique, délétères ou protectrices. Ainsi, certaines stratégies rendraient certaines personnes plus à risque de développer des troubles

musculosquelettiques que d'autres. S'il est difficile de déterminer la cause de la conséquence, ce lien entre stratégie de coordination musculaire et troubles musculosquelettiques a pu être établi dans certaines études (Crouzier et al., 2020; Yagi et al., 2022). Modifier ses stratégies de coordination pourrait donc permettre de réduire les risques de troubles musculosquelettiques. Uhlrich et al. (2022) ont ainsi montré qu'il était possible chez des participants sains de modifier leurs stratégies de coordination musculaire lors de la marche en réduisant le ratio d'activation des gastrocnémiens par rapport au soléaire. Ce faisant, les forces de contact au sein de l'articulation du genou étaient réduites. De la même manière, Cependant, ces modifications de stratégies ne sont possibles que si chaque individu est capable de créer ou de modifier ces connexions nerveuses pour former les synergies adaptées aux nouvelles stratégies. De la même manière, certaines stratégies de coordination musculaire semblent être plus performante que d'autres. Ainsi, Avrillon et al. (2018) ont montré que plus les chefs des ischios-jambiers présentaient une différence d'activation, et donc avaient un muscle plus activé que les autres au cours de la tâche, plus le temps jusqu'à l'échec de la tâche était court. L'étude de stratégie performante n'est pertinente que si les athlètes sont alors capables de reproduire ces stratégies avec l'entraînement.

3.2. Interface Humain-machine

La perte d'une partie ou de la totalité d'un bras induit un handicap ne permettant plus la réalisation de tâche bimanuelle. Il est alors souvent proposé aux patients l'utilisation d'une prothèse afin de retrouver les fonctions motrices perdues. Parmi les prothèses proposées, des prothèses myoélectriques utilisent les signaux EMG des muscles résiduels du membre touché afin de contrôler les articulations motorisées de la prothèse. Si des opérations existent pour rendre ce contrôle plus naturel, comme la réinnervation ciblée d'un muscle (Kuiken, 2009), le nombre de fonctions disponibles est faible. En effet, ces prothèses utilisent l'EMG de surface pour obtenir l'activation d'un muscle ou d'un groupe musculaire et traduisent ces activations par une fonction on-off ou proportionnelle à l'activité (par exemple la rotation du poignet à vitesse constante dans le même sens en arrêt-marche ou avec une vitesse proportionnelle à l'activité). On obtient alors une fonction par muscle ou groupe musculaire dont l'activité est mesurée. Le nombre de fonctions sera alors généralement trop faible pour retrouver totalement la dextérité initiale. La décomposition du signal EMG en unités

Discussion

motrices permettrait alors d'augmenter le nombre de fonctions contrôlable simultanément en augmentant le nombre d'activités mesurables pouvant être traduite par une fonction. Cependant le nombre de fonctions dépendra de la flexibilité du contrôle des unités motrices. Si l'entraînement permet d'aboutir à de nouvelles connexions nerveuses, ce nombre de fonctions pourrait encore être augmenté.

Il est possible de généraliser à l'augmentation du mouvement humain. L'objectif est alors d'étendre les capacités de mouvement d'une personne (Eden et al., 2022). Ce concept est alors tout aussi pertinent pour une personne handicapée que pour une personne saine. Par exemple, il est aussi facile de voir l'intérêt du contrôle d'un troisième bras par un hémiplégique pour effectuer ces tâches quotidiennes (figure 47A) que par un chirurgien pour effectuer des opérations délicates (figure 47B).

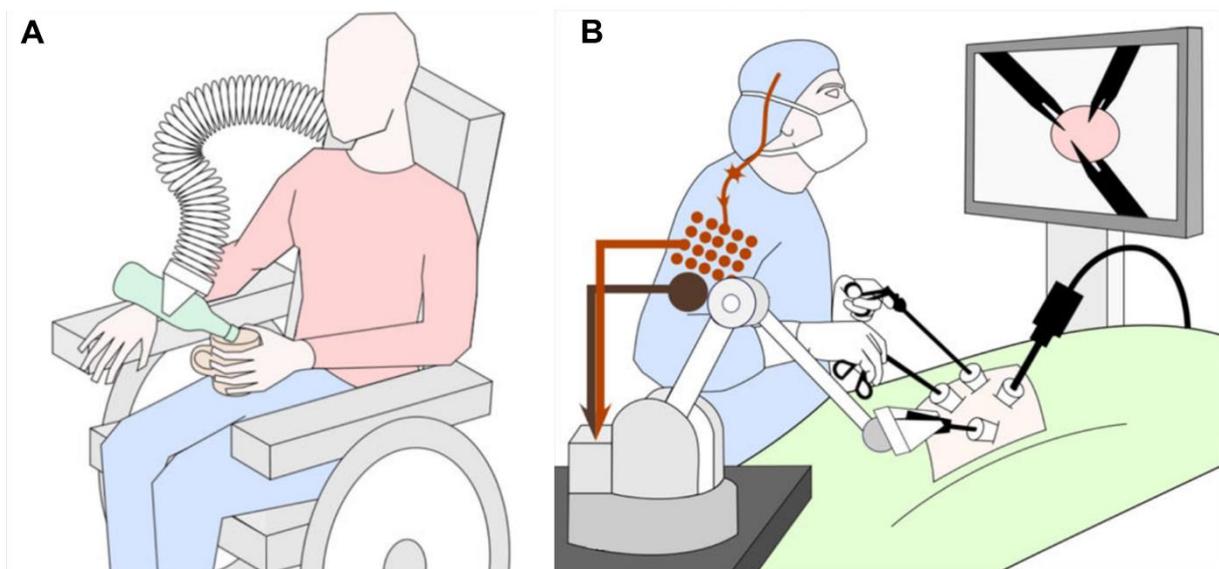


Figure 47 : Utilisation du contrôle d'un troisième bras. A) Facilitation des tâches quotidiennes d'une personne handicapée. B) Chirurgie avancée nécessitant trois effecteurs. Adaptée de Eden et al. (2022).

Il est alors possible d'augmenter le mouvement humain de différente manière (Eden et al., 2022) : 1) l'augmentation de puissance en améliorant la force ou la vitesse du mouvement grâce à des exosquelettes par exemple (figure 48A), 2) l'augmentation de l'espace de travail permettant d'étendre l'espace atteignable par le corps du sujet, par exemple à l'aide d'endoscope (figure 48B), 3) l'augmentation des commandes visant à améliorer les commandes nerveuses pour répondre aux limites du système moteur ou 4) l'augmentation du nombre de degré de liberté permettant d'interagir avec l'environnement avec des capacités supplémentaires en utilisant un troisième bras par exemple (figure 48C).

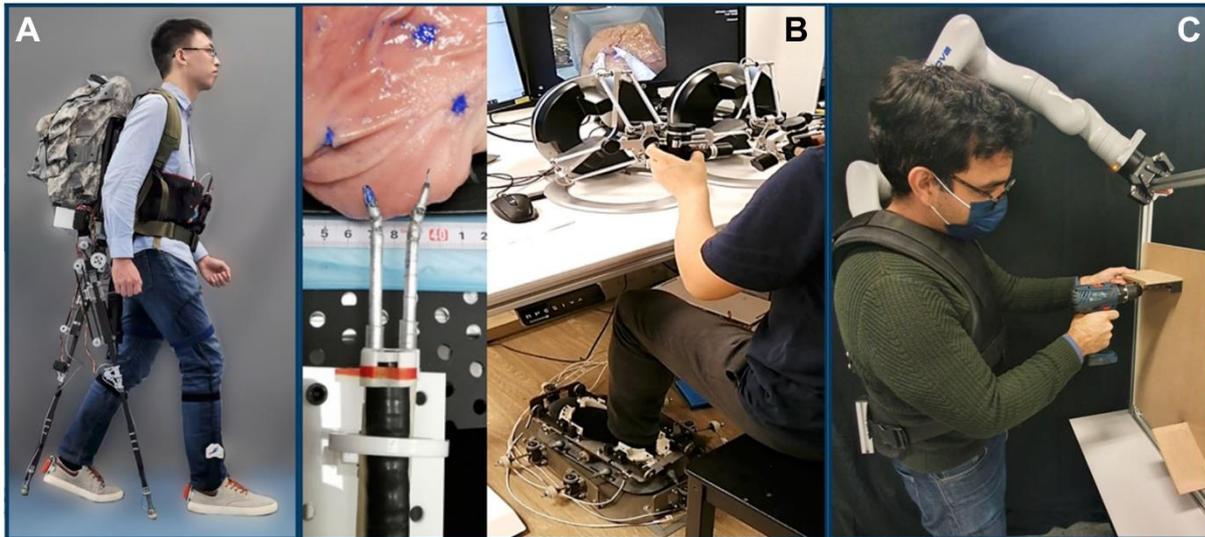


Figure 48 : Système existant d'augmentation humaine. A) Jambes coordonnées permettant une marche stable. B) Tri-manuelle chirurgie à l'aide d'un endoscope. C) Bras surnuméraire permettant de tenir des matériaux tout en travaillant sur eux. Il est à noter que chaque exemple illustre respectivement une augmentation de puissance, de l'espace de travail et du nombre de degré de liberté. Toutefois l'exemple A et B sont aussi des exemples d'augmentation du nombre de degré de liberté mais dont le contrôle est autonome (A), par transfert (B) tandis que le contrôle en (C) est par extension. Adaptée de Eden et al. (2022).

L'augmentation du nombre de degrés de liberté est la seule n'améliorant pas les capacités déjà présentes d'un individu mais en crée de nouvelles. L'idéal est alors que cette augmentation du nombre de degrés de liberté soit contrôlée par l'utilisateur tout en préservant le répertoire complet des capacités du mouvement naturel, ce qu'on peut appeler une augmentation du nombre de degrés de liberté par extension (figure 48C) (Eden et al., 2022). C'est l'objectif de toute interface Humain-machine qui cherche à faire le lien entre l'intention et l'action (Formento et al., 2021). Ainsi, Holobar et Farina (2021) présentent l'avantage de combiner les algorithmes de séparation aveugle de source avec les algorithmes d'apprentissage (« *deep learning* »). En plus de fournir des données fondamentales sur le contrôle moteur, ces algorithmes permettraient d'associer des patrons d'activation à l'échelle des unités motrices à l'exécution de mouvement. Ces algorithmes peuvent alors donner l'ordre d'exécuter un mouvement à la machine dès lors que le patron d'activation associé a été détecté. Par ce processus, il serait alors possible d'obtenir une augmentation du nombre de degré de liberté et ce par extension (Bräcklein et al., 2022). De plus, la conversion de l'EMG de surface en activité nerveuse permet l'obtention de signaux plus robustes au bruit (Holobar and Farina, 2021).

Conclusion et perspectives de recherche

La redondance du système musculosquelettique permet de multiples stratégies de contrôle. Cette flexibilité est débattue à l'échelle des unités motrices. Les travaux de cette thèse montrent qu'un contrôle flexible des unités motrices est limité aux unités motrices ne partageant pas d'entrées synaptiques communes. Ces résultats s'inscrivent dans la validation de la théorie des synergies motoneuronales en vérifiant un de ses quatre postulats : dissocier l'activité d'unités motrices n'est possible que si ces unités motrices appartiennent à des synergies différentes. Cette thèse propose également un nouvel outil permettant d'étudier le contrôle des unités motrices en temps réel.

Afin de compléter ces travaux, il serait important d'améliorer les algorithmes de décomposition de l'EMG. De récentes études montrent une adaptation des filtres et des seuils utilisées par les algorithmes d'identification en temps réel permettant le suivi de l'activité des unités motrices lors de contractions dynamiques. Il serait alors possible d'investiguer la flexibilité du contrôle des unités motrices lors de tâche dynamique, potentiellement plus propice à l'observation d'une flexibilité qu'une tâche isométrique. Une limite est aussi le nombre d'unités motrices identifiées lors de nos études. L'idéal est d'obtenir l'activité de l'entièreté de la population d'unités motrices actives. Il est possible d'obtenir jusqu'à une centaine d'unités motrices en utilisant les derniers fils EMG intramusculaires à haute densité. Mais c'est à priori également possible avec de l'HDsEMG. Pour cela, les grilles d'HDsEMG doivent être repensées pour être plus larges et plus denses. Ceci dans le but d'observer et de confirmer les groupes d'unités motrices théorisés par les synergies motoneuronales.

Finalement, si ces travaux montrent une flexibilité dans le contrôle des unités motrices possible qu'en présence de commandes indépendantes, il serait intéressant d'investiguer les potentiels adaptations pour obtenir une flexibilité quand celle-ci est absente ou pour obtenir un contrôle rigide quand celui-ci est flexible. Une stratégie de contrôle permettant de faire émerger une certaine flexibilité dans le contrôle des unités motrices à partir d'une commande commune a déjà été décrite. On peut se demander si un entraînement chronique peut aboutir à une vraie dissociation des unités motrices traduisant de nouvelles connexions nerveuses. À l'inverse, on peut également se demander si la co-activation d'unités motrices dans le temps aboutit à une commande

commune entre ces unités motrices, comme le propose la théorie de Hebb (1949).
Peut-on moduler le niveau de flexibilité du contrôle des unités motrices ?

Bibliographie

- Adam A, De Luca CJ (2003) Recruitment Order of Motor Units in Human Vastus Lateralis Muscle Is Maintained During Fatiguing Contractions. *J Neurophysiol* 90:2919–2927.
- Adrian ED, Bronk DW (1929) The discharge of impulses in motor nerve fibres: Part II. The frequency of discharge in reflex and voluntary contractions. *J Physiol* 67:i3-151.
- Akagi R, Fukui T, Kubota M, Nakamura M, Ema R (2017) Muscle Shear Moduli Changes and Frequency of Alternate Muscle Activity of Plantar Flexor Synergists Induced by Prolonged Low-Level Contraction. *Front Physiol* 8.
- Akima H, Saito A, Watanabe K, Kouzaki M (2012) Alternate muscle activity patterns among synergists of the quadriceps femoris including the vastus intermedius during low-level sustained contraction in men. *Muscle Nerve* 46:86–95.
- Alessandro C, Barroso FO, Prashara A, Tentler DP, Yeh H-Y, Tresch MC (2020) Coordination amongst quadriceps muscles suggests neural regulation of internal joint stresses, not simplification of task performance. *Proc Natl Acad Sci* 117:8135–8142.
- Amann M, Blain GM, Proctor LT, Sebranek JJ, Pegelow DF, Dempsey JA (2011) Implications of group III and IV muscle afferents for high-intensity endurance exercise performance in humans. *J Physiol* 589:5299–5309.
- Avrillon S, Del Vecchio A, Farina D, Pons JL, Vogel C, Umehara J, Hug F (2021) Individual differences in the neural strategies to control the lateral and medial head of the quadriceps during a mechanically constrained task. *J Appl Physiol* 130:269–281.
- Avrillon S, Guilhem G, Barthelemy A, Hug F (2018) Coordination of hamstrings is individual specific and is related to motor performance. *J Appl Physiol* 125:1069–1079.
- Baker SN, Kilner JM, Pinches EM, Lemon RN (1999) The role of synchrony and oscillations in the motor output. *Exp Brain Res* 128:109–117.
- Baldissera F, Cavallari P, Cerri G (1998) Motoneuronal pre-compensation for the low-pass filter characteristics of muscle. A quantitative appraisal in cat muscle units. *J Physiol* 511:611–627.
- Barsakcioglu DY, Bracklein M, Holobar A, Farina D (2021) Control of Spinal

- Motoneurons by Feedback From a Non-Invasive Real-Time Interface. *IEEE Trans Biomed Eng* 68:926–935.
- Basmajian J V. (1963) Control and Training of Individual Motor Units. *Science* (80-) 141:440–441.
- Bawa P, Murnaghan C (2009) Motor Unit Rotation in a Variety of Human Muscles. *J Neurophysiol* 102:2265–2272.
- Bernstein N (1966) The co-ordination and regulation of movements. *Co-ord Regul movements*.
- Bernstein NA (1930) A new method of mirror cyclographie and its application towards the study of labor movements during work on a workbench. *Hyg Saf Pathol labor* 5:3–9.
- Bessou P, Emonet-Dénand F, Laporte Y (1965) Motor fibres innervating extrafusal and intrafusal muscle fibres in the cat. *J Physiol* 180:649–672.
- Biewener AA (2016) Locomotion as an emergent property of muscle contractile dynamics. *J Exp Biol* 219:285–294.
- Binder MD, Heckman CJ, Powers RK (1996) The Physiological Control of Motoneuron Activity In: *Comprehensive Physiology* , pp3–53. Wiley.
- Bräcklein M, Barsakcioglu DY, Ibáñez J, Eden J, Burdet E, Mehring C, Farina D (2022) The control and training of single motor units in isometric tasks are constrained by a common input signal. *Elife* 11.
- Brenner B, Eisenberg E (1986) Rate of force generation in muscle: correlation with actomyosin ATPase activity in solution. *Proc Natl Acad Sci* 83:3542–3546.
- Buccino AP, Hurwitz CL, Garcia S, Magland J, Siegle JH, Hurwitz R, Hennig MH (2020) SpikeInterface, a unified framework for spike sorting. *Elife* 9.
- Buchanan TS, Shreeve DA (1996) An Evaluation of Optimization Techniques for the Prediction of Muscle Activation Patterns During Isometric Tasks. *J Biomech Eng* 118:565–574.
- Burke RE, Levine DN, Tsairis P, Zajac FE (1973) Physiological types and histochemical profiles in motor units of the cat gastrocnemius. *J Physiol* 234:723–748.
- Caillet AH, Avrillon S, Kundu A, Yu T, Phillips ATM, Modenese L, Farina D (2023) Larger and denser: an optimal design for surface grids of EMG electrodes to identify greater and more representative samples of motor units. *bioRxiv* 2023.02.18.529050.

Bibliographie

- Carpentier A, Duchateau J, Hainaut K (2001) Motor unit behaviour and contractile changes during fatigue in the human first dorsal interosseus. *J Physiol* 534:903–912.
- Castronovo AM, Negro F, Conforto S, Farina D (2015) The proportion of common synaptic input to motor neurons increases with an increase in net excitatory input. *J Appl Physiol* 119:1337–1346.
- Chen C, Ma S, Sheng X, Farina D, Zhu X (2020) Adaptive Real-Time Identification of Motor Unit Discharges From Non-Stationary High-Density Surface Electromyographic Signals. *IEEE Trans Biomed Eng* 67:3501–3509.
- Chen C, Yu Y, Sheng X, Farina D, Zhu X (2021) Simultaneous and proportional control of wrist and hand movements by decoding motor unit discharges in real time. *J Neural Eng* 18:056010.
- Chen M, Zhang X, Chen X, Zhou P (2018) Automatic Implementation of Progressive FastICA Peel-Off for High Density Surface EMG Decomposition. *IEEE Trans Neural Syst Rehabil Eng* 26:144–152.
- Chung B et al. (2023) Myomatrix arrays for high-definition muscle recording. *bioRxiv* 2023.02.21.529200.
- Crouzier M, Lacourpaille L, Nordez A, Tucker K, Hug F (2018) Neuromechanical coupling within the human triceps surae and its consequence on individual force sharing strategies. *J Exp Biol*.
- Crouzier M, Tucker K, Lacourpaille L, Doguet V, Fayet G, Dauty M, H F (2020) Force-sharing within the Triceps Surae: An Achilles Heel in Achilles Tendinopathy. *Med Sci Sport Exerc* 52.
- Crowninshield RD, Brand RA (1981) THE PREDICTION OF FORCES IN JOINT STRUCTURES: DISTRIBUTION OF INTERSEGMENTAL RESULTANTS. *Exerc Sport Sci Rev* 9.
- d'Avella A, Bizzi E (2005) Shared and specific muscle synergies in natural motor behaviors. *Proc Natl Acad Sci* 102:3076–3081.
- d'Avella A, Saltiel P, Bizzi E (2003) Combinations of muscle synergies in the construction of a natural motor behavior. *Nat Neurosci* 6:300–308.
- Day SJ, Hulliger M (2001) Experimental Simulation of Cat Electromyogram: Evidence for Algebraic Summation of Motor-Unit Action-Potential Trains. *J Neurophysiol* 86:2144–2158.
- de la Rocha J, Doiron B, Shea-Brown E, Josić K, Reyes A (2007) Correlation between

- neural spike trains increases with firing rate. *Nature* 448:802–806.
- De Luca CJ, Erim Z (1994) Common drive of motor units in regulation of muscle force. *Trends Neurosci* 17:299–305.
- de Luca CJ, LeFever RS, McCue MP, Xenakis AP (1982) Behaviour of human motor units in different muscles during linearly varying contractions. *J Physiol* 329:113–128.
- de Rugy A, Loeb GE, Carroll TJ (2012) Muscle Coordination Is Habitual Rather than Optimal. *J Neurosci* 32:7384–7391.
- Del Vecchio A, Germer C, Kiefe TM, Nuccio S, Hug F, Eskofier B, Farina D, Enoka RM (2022) Common synaptic inputs are not distributed homogeneously among the motor neurons that innervate synergistic muscles. *bioRxiv* 2022.01.23.477379.
- Del Vecchio A, Germer CM, Elias LA, Fu Q, Fine J, Santello M, Farina D (2019) The human central nervous system transmits common synaptic inputs to distinct motor neuron pools during non-synergistic digit actions. *J Physiol* 597:5935–5948.
- Del Vecchio A, Holobar A, Falla D, Felici F, Enoka RM, Farina D (2020) Tutorial: Analysis of motor unit discharge characteristics from high-density surface EMG signals. *J Electromyogr Kinesiol* 53:102426.
- Del Vecchio A, Marconi Germer C, Kiefe TM, Nuccio S, Hug F, Eskofier B, Farina D, Enoka RM (2023) The forces generated by agonist muscles during isometric contractions arise from motor unit synergies. *J Neurosci* JN-RM-1265-22.
- Del Vecchio A, Negro F, Felici F, Farina D (2017) Associations between motor unit action potential parameters and surface EMG features. *J Appl Physiol* 123:835–843.
- Desnedt JE, Gidoux E (1981) Spinal Motoneuron Recruitment in Man: Rank Deordering with Direction But Not with Speed of Voluntary Movement. *Science* (80-) 214:933–936.
- Dul J, Johnson GE, Shiavi R, Townsend MA (1984) Muscular synergism—II. A minimum-fatigue criterion for load sharing between synergistic muscles. *J Biomech* 17:675–684.
- Eden J, Bräcklein M, Ibáñez J, Barsakcioglu DY, Di Pino G, Farina D, Burdet E, Mehring C (2022) Principles of human movement augmentation and the challenges in making it a reality. *Nat Commun* 13:1345.
- Enoka RM (2019) Physiological validation of the decomposition of surface EMG signals. *J Electromyogr Kinesiol* 46:70–83.

Bibliographie

- Enoka RM (2008) Neuromechanics of human movement. Human kinetics.
- Enoka RM, Baudry S, Rudroff T, Farina D, Klass M, Duchateau J (2011) Unraveling the neurophysiology of muscle fatigue. *J Electromyogr Kinesiol* 21:208–219.
- Ermilov LG, Mantilla CB, Rowley KL, Sieck GC (2007) Safety factor for neuromuscular transmission at type-identified diaphragm fibers. *Muscle Nerve* 35:800–803.
- Farina D, Holobar A, Merletti R, Enoka RM (2010) Decoding the neural drive to muscles from the surface electromyogram. *Clin Neurophysiol* 121:1616–1623.
- Farina D, Merletti R, Enoka RM (2014a) The extraction of neural strategies from the surface EMG: an update. *J Appl Physiol* 117:1215–1230.
- Farina D, Merletti R, Enoka RM (2004) The extraction of neural strategies from the surface EMG. *J Appl Physiol* 96:1486–1495.
- Farina D, Negro F (2015) Common Synaptic Input to Motor Neurons, Motor Unit Synchronization, and Force Control. *Exerc Sport Sci Rev* 43:23–33.
- Farina D, Negro F, Dideriksen JL (2014b) The effective neural drive to muscles is the common synaptic input to motor neurons. *J Physiol* 592:3427–3441.
- Farina D, Negro F, Gazzoni M, Enoka RM (2008a) Detecting the Unique Representation of Motor-Unit Action Potentials in the Surface Electromyogram. *J Neurophysiol* 100:1223–1233.
- Farina D, Negro F, Gizzi L, Falla D (2012) Low-frequency oscillations of the neural drive to the muscle are increased with experimental muscle pain. *J Neurophysiol* 107:958–965.
- Farina D, Negro F, Muceli S, Enoka RM (2016) Principles of Motor Unit Physiology Evolve With Advances in Technology. *Physiology* 31:83–94.
- Farina D, Yoshida K, Stieglitz T, Koch KP (2008b) Multichannel thin-film electrode for intramuscular electromyographic recordings. *J Appl Physiol* 104:821–827.
- Formento E, Botros P, Carmena JM (2021) Skilled independent control of individual motor units via a non-invasive neuromuscular–machine interface. *J Neural Eng* 18:066019.
- Frontera WR, Ochala J (2015) Skeletal Muscle: A Brief Review of Structure and Function. *Calcif Tissue Int* 96:183–195.
- Fuglevand AJ, Macefield VG, Bigland-Ritchie B (1999) Force-Frequency and Fatigue Properties of Motor Units in Muscles That Control Digits of the Human Hand. *J Neurophysiol* 81:1718–1729.
- Gandevia SC (2001) Spinal and Supraspinal Factors in Human Muscle Fatigue.

- Physiol Rev 81:1725–1789.
- Gans C, de Vree F (1987) Functional bases of fiber length and angulation in muscle. *J Morphol* 192:63–85.
- Germer CM, Farina D, Elias LA, Nuccio S, Hug F, Del Vecchio A (2021) Surface EMG crosstalk quantified at the motor unit population level for muscles of the hand, thigh, and calf. *J Appl Physiol*.
- Greising SM, Gransee HM, Mantilla CB, Sieck GC (2012) Systems biology of skeletal muscle: fiber type as an organizing principle. *WIREs Syst Biol Med* 4:457–473.
- Harrison VF, Mortensen OA (1962) Identification and voluntary control of single motor unit activity in the tibialis anterior muscle. *Anat Rec* 144:109–116.
- Hebb DO (1949) *The organization of behavior : a neuropsychological theory*, NY: John W. ed. New York.
- Heckman CJ, Enoka RM (2012) Motor Unit In: *Comprehensive Physiology* , pp2629–2682. Wiley.
- Heckman CJ, Gorassini MA, Bennett DJ (2005) Persistent inward currents in motoneuron dendrites: Implications for motor output. *Muscle Nerve* 31:135–156.
- Heckman CJ, Hyngstrom AS, Johnson MD (2008) Active properties of motoneurone dendrites: diffuse descending neuromodulation, focused local inhibition. *J Physiol* 586:1225–1231.
- Heckman CJ, Lee RH, Brownstone RM (2003) Hyperexcitable dendrites in motoneurons and their neuromodulatory control during motor behavior. *Trends Neurosci* 26:688–695.
- Henneman E (1979) Functional organization of motoneuron pools: the size-principle. *Integr Nerv Syst* 13–25.
- Henneman E (1957) Relation between Size of Neurons and Their Susceptibility to Discharge. *Science* (80-) 126:1345–1347.
- Henneman E, Mendell LM (1981) Functional Organization of Motoneuron Pool and its Inputs In: *Comprehensive Physiology* , pp423–507. Wiley.
- Héroux ME, Dakin CJ, Luu BL, Inglis JT, Blouin J-S (2014) Absence of lateral gastrocnemius activity and differential motor unit behavior in soleus and medial gastrocnemius during standing balance. *J Appl Physiol* 116:140–148.
- Herzog W (2014) The role of titin in eccentric muscle contraction. *J Exp Biol* 217:2825–2833.
- Hille B (1984) *Ion channels of excitable membranes*. na.

Bibliographie

- Hodson-Tole EF, Wakeling JM (2009) Motor unit recruitment for dynamic tasks: current understanding and future directions. *J Comp Physiol B* 179:57–66.
- Holobar A, Farina D (2021) Noninvasive Neural Interfacing With Wearable Muscle Sensors: Combining Convolutional Blind Source Separation Methods and Deep Learning Techniques for Neural Decoding. *IEEE Signal Process Mag* 38:103–118.
- Holobar A, Farina D (2014) Blind source identification from the multichannel surface electromyogram. *Physiol Meas* 35:R143–R165.
- Holobar A, Minetto MA, Farina D (2014) Accurate identification of motor unit discharge patterns from high-density surface EMG and validation with a novel signal-based performance metric. *J Neural Eng* 11:016008.
- Holobar A, Zazula D (2007) Multichannel Blind Source Separation Using Convolution Kernel Compensation. *IEEE Trans Signal Process* 55:4487–4496.
- Hug F, Avrillon S, Del Vecchio A, Casolo A, Ibanez J, Nuccio S, Rossato J, Holobar A, Farina D (2021a) Analysis of motor unit spike trains estimated from high-density surface electromyography is highly reliable across operators. *J Electromyogr Kinesiol* 58:102548.
- Hug F, Avrillon S, Ibáñez J, Farina D (2023) Common synaptic input, synergies and size principle: Control of spinal motor neurons for movement generation. *J Physiol* 601:11–20.
- Hug F, Avrillon S, Sarcher A, Del Vecchio A, Farina D (2022) Correlation networks of spinal motor neurons that innervate lower limb muscles during a multi-joint isometric task. *J Physiol*.
- Hug F, Del Vecchio A, Avrillon S, Farina D, Tucker K (2021b) Muscles from the same muscle group do not necessarily share common drive: evidence from the human triceps surae. *J Appl Physiol* 130:342–354.
- Hug F, Goupille C, Baum D, Raiteri BJ, Hodges PW, Tucker K (2015) Nature of the coupling between neural drive and force-generating capacity in the human quadriceps muscle. *Proc R Soc B Biol Sci* 282:20151908.
- Hug F, Hodges PW, Hoorn W van den, Tucker K (2014) Between-muscle differences in the adaptation to experimental pain. *J Appl Physiol* 117:1132–1140.
- Hug F, Tucker K (2017) Muscle Coordination and the Development of Musculoskeletal Disorders. *Exerc Sport Sci Rev* 45:201–208.
- Hug F, Vogel C, Tucker K, Dorel S, Deschamps T, Le Carpentier É, Lacourpaille L (2019) Individuals have unique muscle activation signatures as revealed during

- gait and pedaling. *J Appl Physiol* 127:1165–1174.
- Huxley AF (1957) Muscle structure and theories of contraction. *Prog Biophys Biophys Chem* 7:255–318.
- Huxley HE, Brown W (1967) The low-angle X-ray diagram of vertebrate striated muscle and its behaviour during contraction and rigor. *J Mol Biol* 30:383-IN16.
- Illyés S (1977) The Voluntary Control of Single Motor Unit Activity. *IFAC Proc Vol* 10:86–95.
- Johnson MD, Heckman CJ (2014) Gain control mechanisms in spinal motoneurons. *Front Neural Circuits* 8.
- Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, Siegelbaum S, Hudspeth AJ, Mack S (2013) *Principles of neural science*. McGraw-hill New York.
- Kato M, Tanji J (1972) Volitionally controlled single motor units in human finger muscles. *Brain Res* 40:345–357.
- Keen DA, Fuglevand AJ (2004) Common Input to Motor Neurons Innervating the Same and Different Compartments of the Human Extensor Digitorum Muscle. *J Neurophysiol* 91:57–62.
- Kernell D (1979) Rhythmic properties of motoneurons innervating muscle fibres of different speed in m. gastrocnemius medialis of the cat. *Brain Res* 160:159–162.
- Kernell D (1965) The Adaptation and the Relation between Discharge Frequency and Current Strength of Cat Lumbosacral Motoneurons Stimulated by Long-Lasting Injected Currents. *Acta Physiol Scand* 65:65–73.
- Konow N, Azizi E, Roberts TJ (2012) Muscle power attenuation by tendon during energy dissipation. *Proc R Soc B Biol Sci* 279:1108–1113.
- Kouzaki M, Shinohara M, Masani K, Kanehisa H, Fukunaga T (2002) Alternate muscle activity observed between knee extensor synergists during low-level sustained contractions. *J Appl Physiol* 93:675–684.
- Kuiken TA (2009) Targeted Muscle Reinnervation for Real-time Myoelectric Control of Multifunction Artificial Arms. *JAMA* 301:619.
- Kutch JJ, Valero-Cuevas FJ (2011) Muscle redundancy does not imply robustness to muscle dysfunction. *J Biomech* 44:1264–1270.
- Laine CM, Martinez-Valdes E, Falla D, Mayer F, Farina D (2015) Motor Neuron Pools of Synergistic Thigh Muscles Share Most of Their Synaptic Input. *J Neurosci* 35:12207–12216.
- Laine CM, Valero-Cuevas FJ (2017) Intermuscular coherence reflects functional

Bibliographie

- coordination. *J Neurophysiol* 118:1775–1783.
- Latash ML (2012) The bliss (not the problem) of motor abundance (not redundancy). *Exp Brain Res* 217:1–5.
- Latash ML, Scholz JP, Schöner G (2007) Toward a New Theory of Motor Synergies. *Motor Control* 11:276–308.
- Latash ML, Zatsiorsky VM (2016a) Redundancy and Abundance In: *Biomechanics and Motor Control* , pp177–204. Elsevier.
- Latash ML, Zatsiorsky VM (2016b) Joint Torque In: *Biomechanics and Motor Control* , pp3–24. Elsevier.
- Lee SSM, Piazza SJ (2008) Inversion–eversion moment arms of gastrocnemius and tibialis anterior measured in vivo. *J Biomech* 41:3366–3370.
- Lefever RS, De Luca CJ (1982) A Procedure for Decomposing the Myoelectric Signal Into Its Constituent Action Potentials - Part I: Technique, Theory, and Implementation. *IEEE Trans Biomed Eng BME-29*:149–157.
- Lefever RS, Xenakis AP, De Luca CJ (1982) A Procedure for Decomposing the Myoelectric Signal Into Its Constituent Action Potentials-Part II: Execution and Test for Accuracy. *IEEE Trans Biomed Eng BME-29*:158–164.
- Levine AJ, Hinckley CA, Hilde KL, Driscoll SP, Poon TH, Montgomery JM, Pfaff SL (2014) Identification of a cellular node for motor control pathways. *Nat Neurosci* 17:586–593.
- Levine J, Avrillon S, Farina D, Hug F, Pons JL (2022) Two motor neuron synergies, invariant across ankle joint angles, activate the triceps surae during plantarflexion. *bioRxiv* 2022.11.11.516183.
- Lichtwark GA, Wilson AM (2005) Effects of series elasticity and activation conditions on muscle power output and efficiency. *J Exp Biol* 208:2845–2853.
- Lidell EGT, Sherrington CS (1925) Recruitment and some other features of reflex inhibition. *Proc R Soc London Ser B, Contain Pap a Biol Character* 97:488–518.
- Loeb GE (2012) Optimal isn't good enough. *Biol Cybern* 106:757–765.
- Macefield VG, Fuglevand AJ, Bigland-Ritchie B (1996) Contractile properties of single motor units in human toe extensors assessed by intraneural motor axon stimulation. *J Neurophysiol* 75:2509–2519.
- Madarshahian S, Latash ML (2021) Synergies at the level of motor units in single-finger and multi-finger tasks. *Exp Brain Res* 239:2905–2923.
- Madarshahian S, Letizi J, Latash ML (2021) Synergic control of a single muscle: The

- example of flexor digitorum superficialis. *J Physiol* 599:1261–1279.
- Mannard A, Stein RB (1973) Determination of the frequency response of isometric soleus muscle in the cat using random nerve stimulation. *J Physiol* 229:275–296.
- Marshall NJ, Glaser JI, Trautmann EM, Amematsro EA, Perkins SM, Shadlen MN, Abbott LF, Cunningham JP, Churchland MM (2022) Flexible neural control of motor units. *Nat Neurosci* 25:1492–1504.
- Martinez-Valdes E et al. (2022) Consensus for experimental design in electromyography (CEDE) project: Single motor unit matrix. *J Electromyogr Kinesiol* 102726.
- Martinez-Valdes E, Negro F, Falla D, Dideriksen JL, Heckman CJ, Farina D (2020) Inability to increase the neural drive to muscle is associated with task failure during submaximal contractions. *J Neurophysiol* 124:1110–1121.
- Maruyama K, Kimura S, Ohashi K, Kuwano Y (1981) Connectin, an Elastic Protein of Muscle. Identification of “Titin” with Connectin1. *J Biochem* 89:701–709.
- McGill KC, Lateva ZC, Marateb HR (2005) EMGLAB: An interactive EMG decomposition program. *J Neurosci Methods* 149:121–133.
- McNulty PA, Falland KJ, Macefield VG (2000) Comparison of contractile properties of single motor units in human intrinsic and extrinsic finger muscles. *J Physiol* 526:445–456.
- Merletti R, Holobar A, Farina D (2008) Analysis of motor units with high-density surface electromyography. *J Electromyogr Kinesiol* 18:879–890.
- Merletti R, Muceli S (2019) Tutorial. Surface EMG detection in space and time: Best practices. *J Electromyogr Kinesiol* 49:102363.
- Millet GY (2011) Can Neuromuscular Fatigue Explain Running Strategies and Performance in Ultra-Marathons? *Sport Med* 41:489–506.
- Morecki A, Ekiel J, Fidelus K (1984) Cybernetic systems of limb movements in man, animals, and robots. Prentice Hall.
- Mosso A (1906) *Fatigue* (M. Drummond, Trans.). New York Putnam.
- Muceli S, Poppendieck W, Holobar A, Gandevia S, Liebetanz D, Farina D (2022) Blind identification of the spinal cord output in humans with high-density electrode arrays implanted in muscles. *Sci Adv* 8.
- Muceli S, Poppendieck W, Negro F, Yoshida K, Hoffmann KP, Butler JE, Gandevia SC, Farina D (2015) Accurate and representative decoding of the neural drive to muscles in humans with multi-channel intramuscular thin-film electrodes. *J Physiol*

Bibliographie

593:3789–3804.

Negro F, Farina D (2012) Factors Influencing the Estimates of Correlation between Motor Unit Activities in Humans. *PLoS One* 7:e44894.

Negro F, Farina D (2011) Linear transmission of cortical oscillations to the neural drive to muscles is mediated by common projections to populations of motoneurons in humans. *J Physiol* 589:629–637.

Negro F, Holobar A, Farina D (2009) Fluctuations in isometric muscle force can be described by one linear projection of low-frequency components of motor unit discharge rates. *J Physiol* 587:5925–5938.

Negro F, Muceli S, Castronovo AM, Holobar A, Farina D (2016) Multi-channel intramuscular and surface EMG decomposition by convolutive blind source separation. *J Neural Eng* 13:026027.

Nelson WL (1983) Physical principles for economies of skilled movements. *Biol Cybern* 46:135–147.

Noakes TD (2004) Logical limitations to the “catastrophe” models of fatigue during exercise in humans. *Br J Sports Med* 38:648–649.

Oliveira DS de, Casolo A, Balshaw TG, Maeo S, Lanza MB, Martin NRW, Maffulli N, Kinfe TM, Eskofier BM, Folland JP, Farina D, Del Vecchio A (2022) Neural decoding from surface high-density EMG signals: influence of anatomy and synchronization on the number of identified motor units. *J Neural Eng* 19:046029.

Pachitariu M, Sridhar S, Stringer C (2023) Solving the spike sorting problem with Kilosort. *bioRxiv* 2023.01.07.523036.

Pandy MG (1999) Moment arm of a muscle force. *Exerc Sport Sci Rev* 27:79–118.

Park J, Zatsiorsky VM, Latash ML (2010) Optimality vs. variability: an example of multi-finger redundant tasks. *Exp Brain Res* 207:119–132.

Pascoe MA, Holmes MR, Stuart DG, Enoka RM (2014) Discharge characteristics of motor units during long-duration contractions. *Exp Physiol* 99:1387–1398.

Powers RK, Binder MD (2001) Input-output functions of mammalian motoneurons In: *Reviews of Physiology, Biochemistry and Pharmacology* , pp137–263. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Powers RK, Binder MD (1995) Effective synaptic current and motoneuron firing rate modulation. *J Neurophysiol* 74:793–801.

Prilutsky BI, Zatsiorsky VM (2002) Optimization-Based Models of Muscle Coordination. *Exerc Sport Sci Rev* 30:32–38.

- Rey HG, Pedreira C, Quian Quiroga R (2015) Past, present and future of spike sorting techniques. *Brain Res Bull* 119:106–117.
- Rodriguez-Falces J, Negro F, Farina D (2017) Correlation between discharge timings of pairs of motor units reveals the presence but not the proportion of common synaptic input to motor neurons. *J Neurophysiol* 117:1749–1760.
- Rosenberg JR, Amjad AM, Breeze P, Brillinger DR, Halliday DM (1989) The Fourier approach to the identification of functional coupling between neuronal spike trains. *Prog Biophys Mol Biol* 53:1–31.
- Rossato J, Tucker K, Avrillon S, Lacourpaille L, Holobar A, Hug F (2022) Less common synaptic input between muscles from the same group allows for more flexible coordination strategies during a fatiguing task. *J Neurophysiol* 127:421–433.
- Sandercock TG, Wei Q, Dhaher YY, Pai DK, Tresch MC (2018) Vastus lateralis and vastus medialis produce distinct mediolateral forces on the patella but similar forces on the tibia in the rat. *J Biomech* 81:45–51.
- Semmler JG (2002) Motor Unit Synchronization and Neuromuscular Performance. *Exerc Sport Sci Rev* 30:8–14.
- Sheehan FT, Borotikar BS, Behnam AJ, Alter KE (2012) Alterations in in vivo knee joint kinematics following a femoral nerve branch block of the vastus medialis: Implications for patellofemoral pain syndrome. *Clin Biomech* 27:525–531.
- Sherrington CS (1925) Remarks on some aspects of reflex inhibition. *Proc R Soc London Ser B, Contain Pap a Biol Character* 97:519–545.
- Søgaard K, Gandevia SC, Todd G, Petersen NT, Taylor JL (2006) The effect of sustained low-intensity contractions on supraspinal fatigue in human elbow flexor muscles. *J Physiol* 573:511–523.
- Steinmetz NA et al. (2021) Neuropixels 2.0: A miniaturized high-density probe for stable, long-term brain recordings. *Science* (80-) 372.
- Szaro P, Witkowski G, Śmigielski R, Krajewski P, Ciszek B (2009) Fascicles of the adult human Achilles tendon – An anatomical study. *Ann Anat - Anat Anzeiger* 191:586–593.
- Tamaki H, Kitada K, Akamine T, Murata F, Sakou T, Kurata H (1998) Alternate activity in the synergistic muscles during prolonged low-level contractions. *J Appl Physiol* 84:1943–1951.
- Tanzarella S, Muceli S, Santello M, Farina D (2021) Synergistic Organization of Neural Inputs from Spinal Motor Neurons to Extrinsic and Intrinsic Hand Muscles. *J*

Bibliographie

- Neurosci 41:6878–6891.
- Taylor CA, Kopicko BH, Negro F, Thompson CK (2022) Sex differences in the detection of motor unit action potentials identified using high-density surface electromyography. *J Electromyogr Kinesiol* 65:102675.
- Taylor JL, Amann M, Duchateau J, Meeusen R, Rice CL (2016) Neural Contributions to Muscle Fatigue. *Med Sci Sport Exerc* 48:2294–2306.
- Taylor JL, Gandevia SC (2008) A comparison of central aspects of fatigue in submaximal and maximal voluntary contractions. *J Appl Physiol* 104:542–550.
- ter Haar Romeny BM, Denier van der Gon JJ, Gielen CCAM (1984) Relation between location of a motor unit in the human biceps brachii and its critical firing levels for different tasks. *Exp Neurol* 85:631–650.
- Thomas CK, Johansson RS, Bigland-Ritchie B (1991) Attempts to physiologically classify human thenar motor units. *J Neurophysiol* 65:1501–1508.
- Thomas JS, Schmidt EM, Hambrecht FT (1978) Facility of motor unit control during tasks defined directly in terms of unit behaviors. *Exp Neurol* 59:384–395.
- Thompson CK, Johnson MD, Negro F, Mcpherson LM, Farina D, Heckman CJ (2019) Exogenous neuromodulation of spinal neurons induces beta-band coherence during self-sustained discharge of hind limb motor unit populations. *J Appl Physiol* 127:1034–1041.
- Ting LH, Chiel HJ, Trumbower RD, Allen JL, McKay JL, Hackney ME, Kesar TM (2015) Neuromechanical Principles Underlying Movement Modularity and Their Implications for Rehabilitation. *Neuron* 86:38–54.
- Todorov E (2004) Optimality principles in sensorimotor control. *Nat Neurosci* 7:907–915.
- Tresch MC, Jarc A (2009) The case for and against muscle synergies. *Curr Opin Neurobiol* 19:601–607.
- Tytell E, Holmes P, Cohen A (2011) Spikes alone do not behavior make: why neuroscience needs biomechanics. *Curr Opin Neurobiol* 21:816–822.
- Uhlrich SD, Jackson RW, Seth A, Kolesar JA, Delp SL (2022) Muscle coordination retraining inspired by musculoskeletal simulations reduces knee contact force. *Sci Rep* 12:9842.
- Valero-Cuevas Francisco J (2016) *Fundamentals of neuromechanics*. Springer.
- Valero-Cuevas Francisco J. (2016) *Tendon-Driven Limbs*, pp37–51.
- Westad C (2003) Motor unit recruitment and derecruitment induced by brief increase

- in contraction amplitude of the human trapezius muscle. *J Physiol* 552:645–656.
- Yagi M, Taniguchi M, Tateuchi H, Hirono T, Yamagata M, Umehara J, Nojiri S, Kobayashi M, Ichihashi N (2022) Relationship between individual forces of each quadriceps head during low-load knee extension and cartilage thickness and knee pain in women with knee osteoarthritis. *Clin Biomech* 91:105546.
- Zheng Y, Hu X (2022) Adaptive Real-Time Decomposition of Electromyogram During Sustained Muscle Activation: A Simulation Study. *IEEE Trans Biomed Eng* 69:645–653.

Titre : Flexibilité de la commande nerveuse au sein de muscles appartenant au même groupe musculaire.

Mots clés : unités motrices, commande nerveuse, flexibilité, commande commune

Résumé : La redondance du système musculosquelettique permet théoriquement à de multiples commandes nerveuses d'aboutir au même mouvement. Cependant, cette redondance ne serait pas exploitée par le système nerveux central. À l'échelle du muscle, le système nerveux central contrôlerait toutes les unités motrices d'un même muscle par le biais des mêmes commandes nerveuses. À l'opposé de ces observations, certaines études suggèrent que les unités motrices innervant un même muscle ne partagent pas toutes les mêmes commandes. Le système nerveux central pourrait alors s'adapter aux différentes contraintes des tâches motrices en produisant des commandes nerveuses flexibles. La flexibilité du contrôle des unités motrices reste une question ouverte. Les travaux de cette thèse se proposent de produire des connaissances fondamentales sur la flexibilité de la commande nerveuse en étudiant deux tâches motrices. La première tâche motrice était une contraction soutenue jusqu'à épuisement.

La performance lors de cette tâche pourrait être conditionnée à la redistribution de la commande nerveuse vers des fibres musculaires non encore sollicitées et donc à la flexibilité de la commande nerveuse. La seconde tâche motrice de ces travaux impliquait un contrôle volontaire de l'activité d'unités motrices lors de contractions de faible intensité. Les participants avaient alors pour consigne de privilégier l'activation d'une unité motrice ou d'une autre. Ces deux études ont permis de mettre en évidence que le niveau de flexibilité du contrôle des unités motrices dépendait des entrées synaptiques partagées entre ces unités motrices. Cela se traduisait alors par des compensations lors de la première tâche entre muscles ne partageant pas ou peu de commandes communes, et par une dissociation volontaire de l'activité des unités motrices uniquement lorsque ces dernières ne partageaient pas ou peu de commandes communes lors de la seconde tâche.

Title: Flexibility of neural drives within muscles belonging to the same muscle group.

Keywords: motor units, neural drive, flexibility, common drive

Abstract: Redundancy of the musculoskeletal system theoretically allows multiple neural drives to achieve the same result. However, this redundancy would not be exploited by the central nervous system. At the muscle scale, the central nervous system would control pool of motor units with the same drives. In contrast to these observations, some studies suggest that the motor units from the same pool do not all share the same drives. Then, the central nervous system could adapt to the different constraints of motor tasks by producing flexible neural drives. The flexibility of the motor unit control remains an open question. This thesis aims to generate fundamental knowledge about the flexibility of neural drive by studying two motor tasks. The first motor task was a sustained contraction to exhaustion.

The performance in this task could be conditioned by the redistribution of the nerve command to not yet used muscle fibres and thus by the flexibility of the nerve command. The second motor task in this work involved voluntary control of the activity of motor units during low-intensity contractions. The participants were instructed to favour the activation of one motor unit or another. These two studies showed that the level of flexibility in the motor unit control depended on the synaptic inputs shared between these motor units. During the first task, this resulted in compensations between muscles that shared little or no common drives. During the second task, this resulted in a voluntary dissociation of the activity of motor units only when they shared little or no common drives.