

THÈSE

Pour l'obtention du grade de

Docteur de l'Université de Poitiers

(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)

(Diplôme National - Arrêté du 25 mai 2016 modifié)

École Doctorale 651:

MIMME - Mathématiques, Informatique, Matériaux, Mécanique, Énergétique

Secteur de recherche :

Biomécanique et Bio-Ingénierie

Présentée par

Hugo Guenanten

Modélisation Géométrique de l'Unité Muscle-Tendon par Échographie 3D : Analyse du Comportement des Muscles Bi-Articulaires du membre inférieur

Directeur de thèse : Tony Monnet

Co-directeur de thèse : Sylvain Dorel

Soutenue le 4 Décembre 2025

devant la Commission d'Examen

JURY

Rapporteur	Morgan Sangeux	IGR-HDR, Université de Basel
Rapporteuse	Hélène Pillet	PU, ENSAM Paris
Examineur	Guillaume Rao	PU, Aix-Marseille Université
Directeur	Tony Monnet	PU, Université de Poitiers
Co-directeur	Sylvain Dorel	PU, Nantes Université
Co-encadrant	Floren Colloud	PU, ENSAM Paris
Co-encadrant	Antoine Nordez	PU, Nantes Université

AVANT-PROPOS

Tout d'abord, je tiens à remercier le **Pr. Hélène Pillet** et le **Dr. Morgan Sangeux** d'avoir accepté de rapporter cette thèse de doctorat. Je remercie également le **Pr. Guillaume Rao** d'avoir accepté de faire partie du jury. Je suis sincèrement heureux et honoré de pouvoir bénéficier de votre expertise.

Nous y sommes, me voilà quatre ans plus tard, rendu au moment d'écrire ces remerciements. Tout est passé si vite à vos côtés, quel plaisir cela a été. Je tiens à vous remercier tous sincèrement.

Maëva, ce fut un plaisir d'avoir appris à tes côtés. Comme tu peux l'observer, on dirait que le passage du témoin a été réussi. J'espère que tu as trouvé l'épanouissement que tu recherchais.

Tony, la tournure des événements a décidé de nous réunir, et pourtant après quatre ans on se connaît si peu. La situation pourrait sembler assez cocasse, néanmoins elle constitue le prérequis indépassable à tout ce travail. Sans ton accord pour porter le projet en ton nom, tout ceci aurait été très différent, voire n'aurait pas eu lieu. Je te remercie donc d'avoir accepté, tout simplement, et de m'avoir (nous avoir) fait confiance. Merci à toi.

On passe au trio complémentaire, l'équipe de choc. Complémentaire me semble être l'adjectif parfait, qui résume un des piliers fondamentaux de tout ce travail. Grâce à vous trois j'ai pu apprendre de vos expertises variées et qui, mêlées à vos qualités humaines, constituent à coup sûr un élément clé de mon développement.

Floren, merci pour le soutien que tu as pu m'apporter au cours de cette période particulière pour moi. Tu as été très présent pour m'encadrer à mes débuts, ce que j'apprécie beaucoup

(je ne suis pas sûr que beaucoup de doctorants aient dormi chez leur directeur de thèse ?!
Même si pour toi ça semble être la routine de nous accueillir!). Toujours le petit coup de fil qui fait plaisir, un grand merci à toi.

Sylvain, quel plaisir de travailler avec toi dans la bonne humeur. Tu as très souvent le petit mot qui me fait rire, c'est vraiment agréable de travailler avec toi. Je te remercie également pour l'expertise biomécanique (complémentaire aux deux autres encore une fois) que tu m'as apportée. J'ai également beaucoup appris de toi sur le terrain, notamment dans tes interactions lors des manipulations sur les athlètes (même si cela n'en fait pas tant que ça, cela m'a marqué). Un grand merci pour tout cela.

Antoine, par où commencer ! Cela fait quelques années que l'on travaille ensemble, mine de rien ...! Je te remercie pour toutes ces années qui, à coup sûr, jouent un rôle majeur dans l'aboutissement de ce travail et de ma formation. C'est à la fois ton expertise, et ta capacité à recadrer mon travail de manière ciselée et pertinente qui m'ont permis de tirer le meilleur de moi-même au fil de ces années. Tu m'as toujours encouragé et fait confiance. Ce genre de cadre n'a pas de prix. C'est exactement ce que tout doctorant souhaite avoir pour réussir...
Merci pour tout.

Je tiens à remercier **l'ensemble des membres du laboratoire MIP**, et là ça fait beaucoup trop de gens que j'apprécie pour pouvoir citer tout le monde ... Merci à vous tous pour cette ambiance de travail inégalée (j'en suis convaincu). Ce laboratoire mêle la rigueur et le haut niveau scientifique avec une ambiance de travail extrêmement plaisante, quoi d'autre ? Je vais tout de même en profiter pour faire un petit dérapage vers la team des docs, normal.

Dans l'ordre des bureaux :

Yohan, le mec le plus endurant du labo, j'espère ne pas avoir à te suivre en course à pied un jour...

Quentin, la plus grosse masse hybride du lab, heureusement que tu bench pas plus que moi (pour l'instant..).

Valentin, je suis toujours autant jaloux de ta coupe de cheveux, quand tu parles de stats j'ai juste envie de fermer mon clapet et d'écouter tes réflexions.

Juliette, "Juju" bon disons-le direct, j'ai rarement vu quelqu'un d'aussi altruiste, il y a un piège caché ou quoi Juliette ???! Non, c'est juste une amie incroyable !

Titouan, quand est-ce qu'on s'arrête de rire en fait ?? Ces derniers temps passés plus loin du bureau me font regretter l'époque où tu passais toutes les 10 minutes (littéralement) devant le bureau ..! - Au moment où j'écris ces mots il te reste environ 2 semaines, force à toi.

Raph, ça fait longtemps maintenant, ces quelques jours passés ensemble à l'INSEP resteront gravés dans ma mémoire. J'espère que tu t'épanouis dans ta carrière.

Julian, j'espère que ton post-doc loin de nous et de ta famille se passe bien (Big Up **Lisa!**). Et que cela ne t'empêchera jamais de dormir ...

Antoine, "Ah mon Frouin" comme j'aime t'appeler. La prononciation de ces mots à haute voix me donne déjà envie de te saisir en *clinch* alors que tu n'es même pas dans la pièce. Pas besoin d'élaborer plus. On s'est compris depuis le début et j'espère que ça continuera encore longtemps.

Tristan, on a démarré ensemble, on finit ensemble je pense à toi qui dois rendre ton manuscrit ce même jour.

Pour finir, je tiens à remercier mon entourage proche et ma famille.

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

Publications dans des revues scientifiques internationales à comité de lecture

Guenanten H, Retailleau M, Dorel S, Sarcher A, Colloud F, Nordez A. (2024). Muscle-Tendon Unit Length Measurement Using 3D Ultrasound in Passive Conditions: OpenSim Validation and Development of Personalized Models. *Ann Biomed Eng.* Apr;52(4):997-1008.

Guenanten H, Dorel S, Nordez A, Colloud F. Robust estimation of muscle-tendon unit length during cycling using 3D ultrasound musculoskeletal personalization. (*en préparation*)

Guenanten H, Colloud F, Nordez A, Dorel S. Adaptation of Bi-articular Muscle to Directional and Force-Velocity Constraints in Human Propulsion. (*en préparation*)

Communications dans des congrès internationaux avec actes

Guenanten H, Retailleau M, Dorel S, Sarcher A, Colloud F, Nordez A. (2024). Muscle-Tendon Unit Length Measurement Using 3D Ultrasound in Passive Conditions: OpenSim Validation and Development of Personalized Models. *28th congress of the European college of sport science Paris, France.*

Communications dans des congrès nationaux avec actes

Guenanten H, Sarcher A. Imagerie par échographie 3D, Workshop. (2024). *Société Francophone d'Analyse du Mouvement chez l'Adulte et l'Enfant, XXII^{ème} édition. Nantes,*

France.

Publications annexes à la thèse

Frouin A, **Guenanten H**, Le Sant G, Lacourpaille L, Liebard M, Sarcher et al., (2023).
Validity and Reliability of 3-D Ultrasound Imaging to Measure Hamstring Muscle and
Tendon Volumes. *Ultrasound Med Biol.* Jun;49(6):1457-1464.

Liste des Abréviations

3DUS	Échographie 3D
BF	<i>Biceps femoris</i>
DEM	Délai électromécanique
EMG	Électromyographie
GAS	<i>Gastrocnemii</i>
GL	<i>Gastrocnemius Lateralis</i>
GM	<i>Gastrocnemius Medialis</i>
MRI	Imagerie par Résonance Magnétique
MTU	Unité Muscle-Tendon
MVC	Contraction Maximale Volontaire
PCSA	Surface de section transversale physiologique
RF	<i>Rectus femoris</i>
SM	<i>Semimembranosus</i>
ST	<i>Semitendinosus</i>

TABLE DES MATIERES

Introduction Générale	13
Chapitre 1 : Revue de la Littérature	17
Partie 1 : Structure Anatomique et Propriétés Mécaniques	17
1.1 Structure Anatomique de l'Unité Muscle-Tendon.....	17
1.5 Morphologie et Architecture musculaire	18
1.3 Typologie des fibres musculaires.....	24
1.4 Relation force-Longueur	25
1.5 Relation force-Vitesse	27
1.6 Bras de levier.....	28
Partie 2 : Modélisation de l'Unité Muscle-Tendon	34
2.1 La Modélisation des Coordinations Musculaires.....	36
2.2 Les différents types de Modèles Géométriques.....	38
2.3 Le modèle filaire au sein de l'analyse des coordinations musculaires.....	41
2.4 Fondements et Limites des Modèles Génériques	46
2.5 Méthodes de Personnalisation du Modèle Filaire	50
Partie 3 : Rôles Biomécaniques des Muscles Bi-Articulaires dans le Mouvement Humain	58
3.1 Fondements Historiques et Premières Conceptualisations	58
3.2 Analyse des Mouvements Dynamiques et Débats Fondamentaux.....	59
3.3 Synthèse et Approfondissement de la Compréhension.....	63
3.3.1 Génération d'Énergie Mécanique.....	66
3.3.2 Transfert et Redistribution d'Énergie Mécanique.....	69
3.3.3 Contrôle de la Direction et Fluidité du mouvement	71
3.3.4 Économie et Recyclage d'Énergie	73
3.3.5 Équilibration et Prévention	75
Chapitre 2 : Problématique et Objectifs de la Thèse	79
Chapitre 3 : Étude #1	82
Chapitre 4 : Étude #2	96
Chapitre 5 : Étude #3	113
Chapitre 6 : Étude #4	141
Chapitre 7 : Discussion Générale.....	170
1. Considérations méthodologiques.....	171
1.1 Validation de l'approche statique.....	171
1.2 Limites techniques liées à l'opérateur.....	173
1.3 Défis anatomiques spécifiques.....	174
1.4 Portée de la validation statique	176

1.5 Validité de l'approche en conditions actives	177
2. Contributions Fondamentales	183
2.1 Impact de la morphologie sur les divergences entre modèles générique et personnalisé.....	183
2.2 Impact de la personnalisation sur les degrés de libertés de la hanche.....	185
2.3 Robustesse et perspectives de l'étude 4.....	187
2.4 Impact sur les simulations "EMG-Driven" & Interaction muscle-tendon.....	190
3. Applications et avenir de la personnalisation par échographie 3D	192
3.1 Automatisation du flux de travail.....	192
3.2 Application aux pathologies musculaires localisées.....	193
3.3 Développement de modèles, jumeaux numériques et contrôle haute-fidélité d'interfaces homme-machine	193
Conclusion Générale.....	196
Bibliographie.....	197

Introduction Générale

La capacité du corps humain à produire une gamme de mouvements très variée, allant de la simple marche à des exploits athlétiques d'une complexité et d'une puissance remarquables, constitue l'une des énigmes les plus fascinantes des sciences de la vie. Comprendre les mécanismes qui sous-tendent cette performance motrice exige de démêler l'interaction intime entre le système nerveux central, qui élabore la commande motrice, et le système musculosquelettique, qui exécute le mouvement. Loin d'être une simple structure passive animée par des commandes neuronales, l'architecture morphologique du corps humain est elle-même une composante intégrante de la solution de contrôle. Ce concept, parfois désigné sous le terme d' « incorporation du contrôle » (Schumacher et al., 2020), postule que la géométrie des os, la disposition des muscles et les propriétés mécaniques des tissus sont le fruit d'une optimisation évolutive visant à simplifier les défis computationnels auxquels le système nerveux central est confronté. Autrement dit, la structure physique du corps participe activement à la régulation et à l'efficacité du mouvement (Todorov & Jordan, 2002).

Au sein de cette architecture neuromécanique sophistiquée, les muscles bi-articulaires occupent une place de choix. Caractérisés par leur capacité à croiser et à influencer simultanément deux articulations — comme les ischio-jambiers et le droit fémoral qui croisent la hanche et le genou, ou les gastrocnémiens qui croisent le genou et la cheville — ils incarnent un niveau de complexité fonctionnelle qui a longtemps fasciné les biomécaniciens. L'une des premières publications scientifiques ayant formulé un intérêt explicite pour ces muscles nous a été laissée par le professeur Warren P. Lombard en 1903, qui chercha à démontrer les mécanismes sous-jacents de ces muscles qui semblaient si particuliers.

Leur disposition anatomique stratégique, leur confère des rôles spécialisés et multifacettes qui sont essentiels à la coordination, au développement de la puissance et à l'efficacité du mouvement humain. L'étude de leurs fonctions révèle une ingénierie mécanique d'une grande élégance, où un seul et même muscle peut simultanément remplir plusieurs objectifs (Prilutsky, 2000). Une de leurs fonctions les plus étudiées est leur rôle dans les transferts d'énergie mécanique entre les articulations, où ces muscles agissent comme des conduits dynamiques, transférant et redistribuant la puissance mécanique produite par leurs homologues mono-articulaires proximaux, vers les segments distaux (Van Ingen Schenau et al., 1994). Cette évolution témoigne d'une optimisation biologique tournée vers l'efficacité et l'économie de la locomotion. Elle permet notamment une diminution de la taille des muscles distaux se trouvant éloignés du centre de masse, et ce, sans compromettre la puissance pouvant être créée par le corps (Schumacher et al., 2020). Au-delà de ce rôle de transmission, les muscles bi-articulaires agissent également pour ajuster la coordination. En modulant la raideur des articulations qu'ils traversent, ils assurent une stabilité dynamique polyvalente pour le corps, et agissent comme des "ajusteurs fins" (*fine-tuners*) de la coordination, garantissant la fluidité et la précision de l'orientation du mouvement (Prilutsky, 2000). Ces différentes fonctions, loin d'être des catégories distinctes, sont en réalité les facettes interconnectées d'une solution mécanique unifiée. Cette architecture témoigne d'une forme d'intelligence neuromécanique, où des calculs complexes sont déchargés vers la structure musculosquelettique elle-même (Almani et al., 2025).

Ces fonctions sophistiquées reposent sur un fondement essentiel : leur efficacité est intimement dépendante de leur géométrie spécifique (Schumacher et al., 2020). La localisation précise de leurs points d'insertion sur le squelette et les trajectoires qu'ils

empruntent déterminent leurs bras de levier à chaque articulation. C'est l'équilibre délicat entre ces bras de levier proximal et distal qui dicte leur action mécanique (An et al., 1984). Cette sensibilité de la fonction à la forme géométrique constitue le point de départ de la problématique centrale de cette thèse.

Pour explorer ces relations complexes, l'analyse biomécanique du mouvement humain s'appuie sur la modélisation musculo-squelettique. La puissance prédictive et la pertinence de ces simulations dépendent cependant de manière critique de la fidélité anatomique des modèles employés (Blemker et al., 2007). Or, la grande majorité des modèles utilisés dans la littérature scientifique sont génériques ; c'est-à-dire qu'ils sont construits à partir de données anatomiques moyennes issues de spécimens cadavériques, et ne peuvent donc pas rendre compte de la variabilité morphologique interindividuelle qui est pourtant considérable (Brand et al., 1982 ; Duda et al., 1996). Pour les muscles bi-articulaires, dont l'action mécanique dépend d'un équilibre géométrique précis des moments de force aux deux articulations, cette simplification est une source d'erreur majeure qui peut non seulement rendre les prédictions imprécises, mais aussi potentiellement trompeuses quant à la stratégie de coordination musculaire réellement employée par un individu (Akhundov et al., 2022).

Face à ce constat, la problématique centrale de cette thèse porte sur la personnalisation fine des modèles musculosquelettiques, en intégrant l'anatomie tridimensionnelle individuelle. L'objectif est de dépasser les limites des approches génériques et d'enrichir notre compréhension du comportement des muscles bi-articulaires lors de tâches motrices complexes et variées.

Notre hypothèse générale est que l'intégration de la géométrie tridimensionnelle du complexe muscle-tendon de chaque individu, mesurée *in vivo* par imagerie médicale,

permet de créer des modèles plus réalistes. Ces modèles devraient être capables de prédire avec une plus grande précision la cinématique musculo-tendineuse, et de révéler des aspects du comportement des muscles bi-articulaires étant masqués par les simplifications des modèles génériques. Pour ce faire, nous proposons l'utilisation de l'échographie 3D qui présente l'avantage de permettre des acquisitions dans des positions anatomiques variées.

Cette thèse est structurée en sept chapitres. Le premier chapitre présente une revue de littérature de l'unité muscle-tendon (MTU) bi-articulaire, allant de sa caractérisation structurelle et sa modélisation, jusqu'à son rôle fonctionnel dans le mouvement. Le deuxième chapitre synthétise cette revue pour formuler la problématique et les objectifs spécifiques de la thèse. Nous avons ensuite adopté une démarche progressive, articulée autour de quatre études expérimentales constituant le cœur de cette thèse. Ce processus expérimental s'étend de la validation méthodologique en condition statique, jusqu'à l'exploration dynamique de tâches de propulsion variées. Les chapitres 3 à 6 présentent ces quatre études expérimentales. Enfin, le chapitre 7 propose une discussion générale de l'ensemble des résultats issus des expérimentations.

Chapitre 1 : Revue de la Littérature

Partie 1 : Structure Anatomique et Propriétés Mécaniques

1.1 Structure Anatomique de l'Unité Muscle-Tendon

Le muscle squelettique est une structure hiérarchique complexe, conçue pour convertir l'énergie chimique en travail mécanique. À l'échelle du nanomètre, la force est générée par l'interaction de deux protéines filamentaires : l'actine (filaments fins) et la myosine (filaments épais). Selon la théorie des filaments glissants, la contraction musculaire résulte du cyclage de ponts d'union formés par les têtes de myosine qui se lient aux sites actifs de l'actine et pivotent, provoquant un glissement des filaments les uns par rapport aux autres (Huxley, 1957). Ces myofilaments sont organisés en unités répétitives appelées sarcomères, qui forment les unités contractiles de base du muscle. Les sarcomères sont disposés en série pour former des myofibrilles. Plusieurs myofibrilles sont ensuite regroupées parallèlement pour constituer une fibre musculaire, la cellule musculaire elle-même (Figure 1). Chaque fibre est enveloppée d'une fine couche de tissu conjonctif, l'endomysium. Les fibres musculaires sont à leur tour regroupées en faisceaux musculaires, entourés par le pérимysium. L'ensemble du muscle, composé de multiples faisceaux, est finalement enveloppé par l'épimysium. Ces trois couches de tissu conjonctif aux propriétés élastiques (endomysium, pérимysium, épimysium) forment un réseau qui structure le muscle. Elles se rejoignent et s'épaississent ensuite aux extrémités pour former les tendons, des structures dont les propriétés sont également élastiques, qui transmettent la force générée par les fibres musculaires au squelette (Barrett, 1962). L'ensemble formé par le corps musculaire (les fibres et leurs tissus conjonctifs) et ses structures tendineuses est appelé l'unité muscle-tendon (MTU).

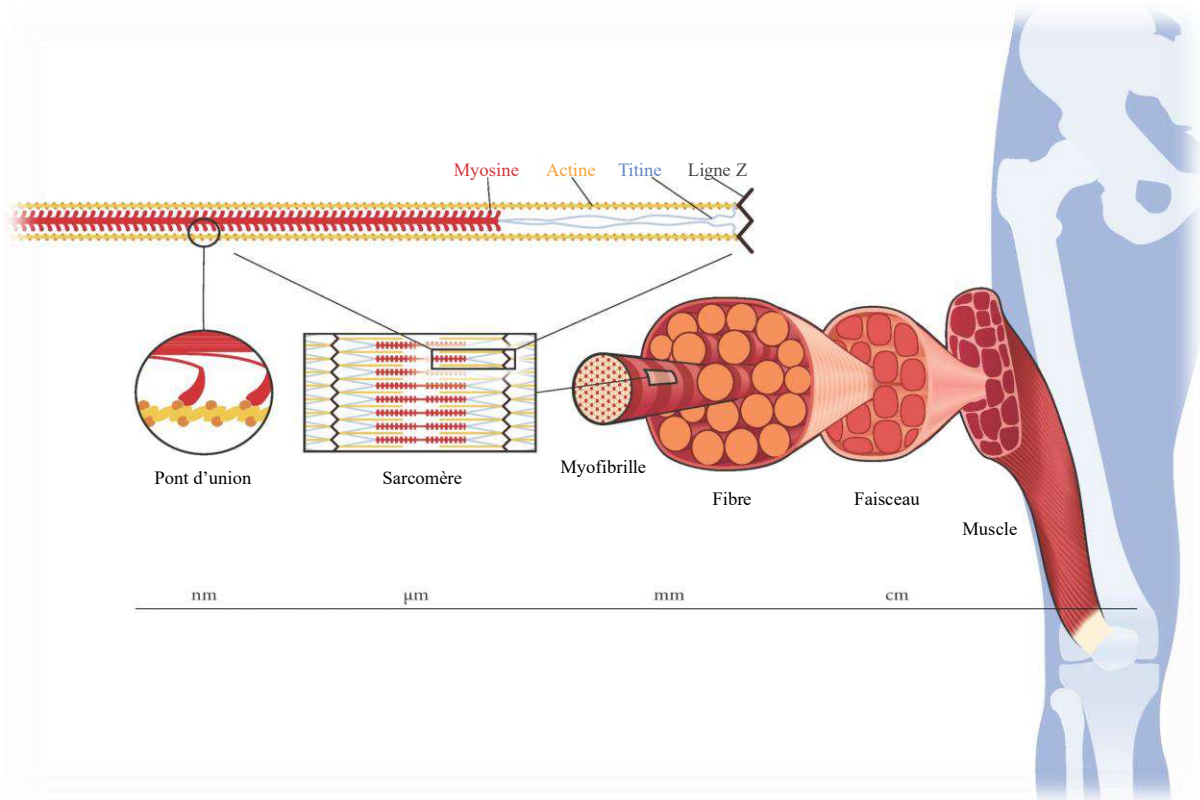


Figure 1 : Structure hiérarchique du muscle squelettique. *Le muscle squelettique est structuré de manière hiérarchique, du sarcomère au faisceau. Les principales protéines sarcomériques sont présentées, et l'interaction (pont d'union) entre l'actine et la myosine est visible sur le panneau de gauche. D'après Huxley (1957), adapté par Uchida & Delp (2021).*

1.5 Morphologie et Architecture musculaire

La morphologie et l'architecture d'un muscle influencent directement ses capacités de production de force, ainsi plus le muscle est volumineux (à qualité équivalente) et plus ses capacités de production de force maximale seront élevées pour une même architecture (Fukunaga et al., 2001). Le volume musculaire reflète la quantité de matériel contractile potentiellement mobilisable pour la production de force, quantité qui peut varier considérablement d'un muscle à l'autre et d'un individu à l'autre. Cette variabilité peut être exacerbée en fonction du type de population et du niveau de

pratique sportive (Figure 2).

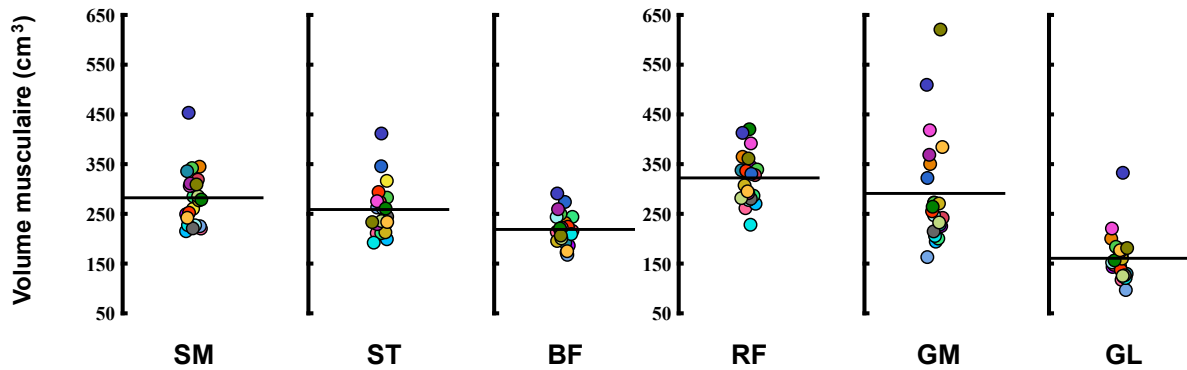


Figure 2 : Volumes musculaires des principaux muscles bi-articulaires de la cuisse. Ces données proviennent du recueil effectué dans le cadre de cette thèse auprès d'une population sportive présentant une grande variété de niveaux et de pratiques. Ces mesures sont cohérentes avec les résultats rapportés dans d'autres études (e.g., Handsfield et al., 2014 ; Frouin et al., 2023 ; Ritsche et al., 2025). SM: Semimembranosus. ST: Semitendinosus. BF: Biceps femoris. RF: Rectus femoris. GM: Gastrocnemius medialis. GL: Gastrocnemius lateralis.

La longueur statique d'une MTU dépend de la distance séparant ses deux points d'insertions et de la trajectoire empruntée par son corps musculaire (volume musculaire) et ses structures tendineuses. Il est à noter que cette trajectoire dépend également du volume des structures musculo-squelettiques adjacentes. La MTU des muscles bi-articulaires est généralement plus longue que celle des muscles mono-articulaires. Cette différence s'explique par la nature même des muscles bi-articulaires, qui s'étendent sur plusieurs articulations et couvrent ainsi de plus grandes surfaces segmentaires. Par conséquent, cette longueur additionnelle est attribuée à des structures tendineuses et/ou des fibres contractiles plus longues. Pour autant, les capacités de production de force maximale des muscles bi-articulaires ne sont pas systématiquement supérieures (Schumacher et al., 2020). Cette observation ne

s'explique pas uniquement par les différences de volume musculaire ou de longueur des tendons, mais également par leur architecture.

L'architecture du muscle désigne la façon dont les faisceaux musculaires sont disposés au sein de son volume et conditionne ses capacités fonctionnelles. Les propriétés fondamentales de cette organisation peuvent être évaluées par le nombre de sarcomères stockés en parallèle au sein du muscle, qui se trouve proportionnel à ses capacités de production de force maximale. D'un autre côté, la longueur des faisceaux musculaires et donc le nombre de sarcomères stockés en série se trouvent directement proportionnels à la vitesse de contraction maximale du muscle (Lieber & Fridén, 2000). Ces deux paramètres se trouvent donc intrinsèquement liés et conditionnés à la fois par le volume du muscle mais aussi par l'angle de pennation des faisceaux musculaires par rapport à l'axe longitudinal du muscle (Figure 3). Pour intégrer ces différents paramètres, un indicateur synthétique faisant le lien entre le volume musculaire et son architecture est couramment utilisé pour évaluer les capacités de production de force : la surface de section transversale physiologique (PCSA). En reflétant le nombre total de sarcomères disposés en parallèle, cet indice est considéré comme l'un des meilleurs prédicteurs de la capacité de force maximale d'un muscle.

Les six muscles bi-articulaires humains étudiés dans cette thèse présentent des architectures et des actions anatomiques distinctes (Figure 4). Les ischio-jambiers situés au niveau de la loge postérieure de la cuisse sont composés de trois muscles bi-articulaires qui traversent la hanche et le genou, et agissent à la fois comme extenseurs de la hanche et fléchisseurs du genou. Le *semimembranosus* (SM) est le plus médial et profond des trois, il s'insère sur la tubérosité ischiatique et se termine sur la face postéro-médiale du condyle tibial médial. Il possède globalement l'angle de

pennation le plus important et les longueurs de fibres les plus courtes d'entre eux. Le *biceps femoris* (chef long - BF) constitue la portion la plus latérale, il s'insère sur la tubérosité ischiatique et se termine sur la tête de la fibula avec une architecture majoritairement pennée. Le *semitendinosus* s'insère également sur la tubérosité ischiatique mais forme un tendon commun avec le BF. Il constitue la portion centrale des ischio-jambiers, mais se termine sur la face médiale du tibia, au niveau de la patte d'oie. Son architecture est sensiblement différente, doté d'un long tendon et de longues fibres musculaires, il se trouve communément classifié comme fusiforme, avec des faisceaux globalement orientés dans le sens longitudinal du muscle. Bien que certaines études puissent parfois rapporter de faibles angles de pennation, celui-ci reste inférieur aux autres chefs (Kellis et al., 2012; Lieber & Ward, 2011).

À l'opposé, sur la face antérieure de la cuisse, le *rectus femoris* (RF, Figure 4B) est le seul chef bi-articulaire du quadriceps, il croise les articulations de la hanche et du genou. Il prend son origine sur l'épine iliaque antéro-inférieure et s'insère sur la patella, qui se prolonge par le ligament patellaire jusqu'à la tubérosité tibiale. Anatomiquement, il est donc fléchisseur de la hanche et extenseur du genou. Son architecture est bipennée avec des faisceaux relativement courts disposés dans plusieurs loges (Ema et al., 2013; Lieber & Ward, 2011).

De manière plus distale sur la face postérieure de la jambe se trouvent les *gastrocnemius medialis* et *lateralis* (GM et GL, Figure 4C). Ces deux muscles (chefs médial et latéral) forment la partie superficielle du triceps sural. Ils prennent leur origine sur les condyles fémoraux médial (GM) et latéral (GL) et fusionnent pour former le tendon d'Achille, qui s'insère sur le calcaneus (Edama et al., 2015). Ils sont donc anatomiquement classifiés comme fléchisseurs du genou et extenseurs de la cheville. Le GM possède un volume musculaire et un angle de pennation supérieurs à ceux du

GL (Kawakami et al., 1993). Ces caractéristiques lui confèrent une plus grande PCSA et, par conséquent, une capacité de production de force maximale plus importante. D'un autre côté, le GL pourrait se distinguer par des faisceaux légèrement plus longs (Lieber et Ward, 2011), mais cette information fut récemment remise en doute (Aeles et al., 2022). En effet, bien que ces deux muscles soient unipennés, l'architecture 3D des fibres musculaires peut varier légèrement à l'intérieur d'un même muscle, ce qui rend leur caractérisation plus complexe (e.g., Aeles et al., 2022).

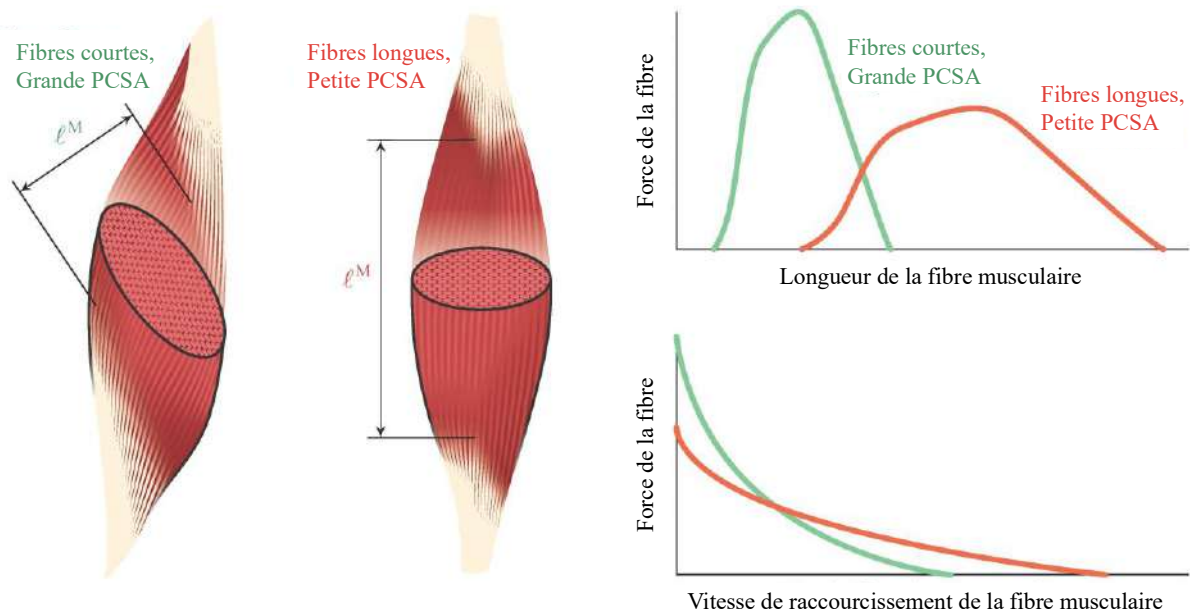


Figure 3 : Implication fonctionnelle des différentes architectures musculaires. La partie gauche de la figure présente deux muscles de volume identique mais d'architecture musculaire différente. La partie droite illustre les conséquences fonctionnelles de ces architectures, d'abord en termes de force et de longueur (graphique supérieur), puis en termes de force et de vitesse (graphique inférieur) et leur lien avec la surface de section transversale physiologique (PCSA). l^M = Longueur de la fibre musculaire. Adapté de Lieber & Fridén, (2000) par Uchida et Delp (2021).

Ces six unités musculo-tendineuses (SM, ST, BF, RF, GM et GL) constituent les principaux muscles bi-articulaires du membre inférieur, essentiels à la production de

force dans le plan sagittal. À noter, les trois unités bi-articulaires du membre inférieur restantes (le *tensor fasciae latae*, le *gracilis* et le *sartorius*) ne seront pas spécifiquement abordés dans cette thèse. Leur capacité de production de force est moindre et leurs contributions sont majoritairement orientées vers d'autres plans de l'espace (Schumacher et al., 2020).

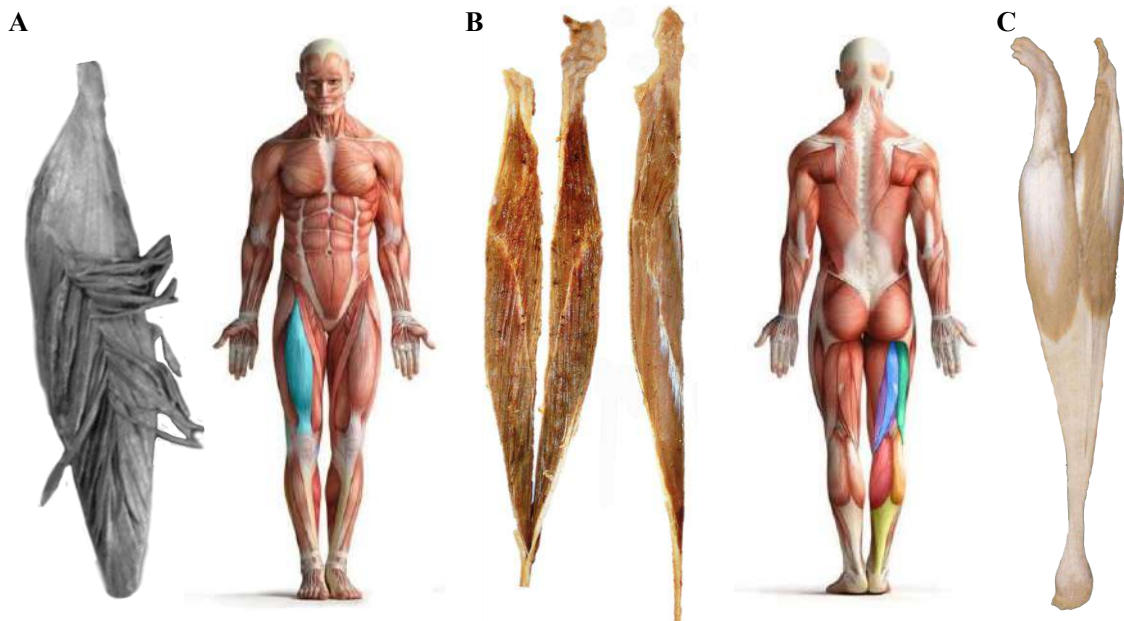


Figure 4 : Représentation anatomique des muscles bi-articulaires étudiés dans cette thèse. A : Dissection du *rectus femoris* (bleu clair) laissant entrevoir son architecture bipennée. B : Dissection du *semitendinosus* (bleu foncé), la section longitudinale du muscle permet d'observer l'architecture complexe de ses fibres musculaires. Le *semimembranosus* (violet) et *biceps femoris* (vert) faisant également partie des muscles bi-articulaires du groupe ischio-jambiers, ne sont pas représentés par dissection. C : Dissection des muscles *gastrocnemius medialis* (rouge) et *lateralis* (orange). Ces deux muscles fusionnent pour former le tendon d'Achille (jaune). D'après Ema et al. (2013), Haberfehlner et al. (2016), Edama et al. (2015).

1.3 Typologie des fibres musculaires

Les muscles squelettiques humains sont composés d'un mélange de différents types de fibres musculaires, généralement classées en trois catégories principales : les fibres de type I et les fibres de type II, elles-mêmes subdivisées en type IIa et IIb (ou IIx). Les fibres de type I, également appelées fibre lente, produisent moins de force que les autres (Bottinelli et al., 1996). La proportion de chaque type de fibre varie considérablement d'un muscle à l'autre ainsi qu'entre les individus, ce qui participe à la variabilité des capacités de production de force inter-muscles mais aussi inter-individuelles (Edgerton 1975, Bosco et Komi, 1979). Le système nerveux central contrôle la force exercée en recrutant ces fibres musculaires par l'intermédiaire des motoneurones, formant ainsi la structure appelée unité motrice, c'est-à-dire un neurone moteur et l'ensemble des fibres musculaires qu'il innerve (Figure 5A). Enfin, le recrutement de ces unités motrices s'effectue par le biais de la commande nerveuse qui permet de contrôler la force musculaire (Figure 5B) produite en fonction du recrutement spatial et temporel des fibres musculaires (Duchateau & Enoka, 2011). Ce recrutement se fait généralement de manière ordonnée, selon le principe de taille (Henneman, 1957). Ce principe stipule que, pour produire de faibles niveaux de force, le système nerveux central recrute préférentiellement les unités motrices avec le plus faible seuil d'activation. À mesure que la force requise augmente, il recrute progressivement les unités motrices avec un seuil d'activation plus élevé (Figure 5B). Cependant, même si ce principe caractérise bien le recrutement des unités motrices lors de contractions volontaires progressives, il présente des lacunes pour l'expliquer dans des situations comme les mouvements balistiques et rapides (Desmedt & Godaux, 1977).

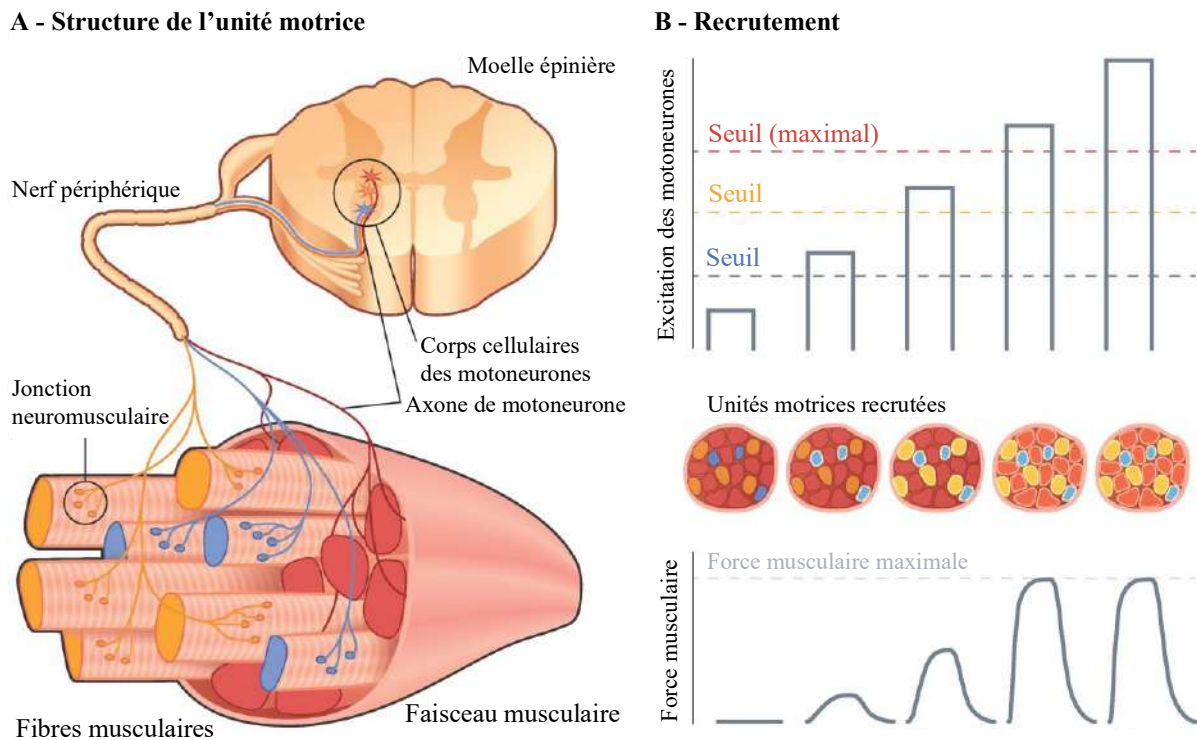


Figure 5 : Organisation et fonctionnement de l'unité motrice. Le panneau A présente la structure générale d'une unité motrice, avec trois unités distinctes mises en évidence (rouge, orange, bleu). Le panneau B illustre le processus de recrutement : l'excitation du motoneurone (graphique supérieur) détermine les unités motrices activées selon leur seuil (graphique du milieu), générant ainsi une quantité de force musculaire déterminée (graphique inférieur). D'après Henneman (1957) adapté par Uchida et Delp (2021).

1.4 Relation force-Longueur

Une fois activés par le système nerveux central, les muscles génèrent une force active grâce à l'interaction des protéines d'actine et de myosine. La théorie des filaments glissants, introduite par Huxley (1957, 1974), stipule que cette force est générée par l'action cyclique de l'actine et de la myosine formant des ponts d'union. Plus le nombre de ces ponts est élevé, plus la force produite est grande. Cette dépendance est décrite par la relation force-longueur, qui possède une composante active et une composante

passive (Figure 6).

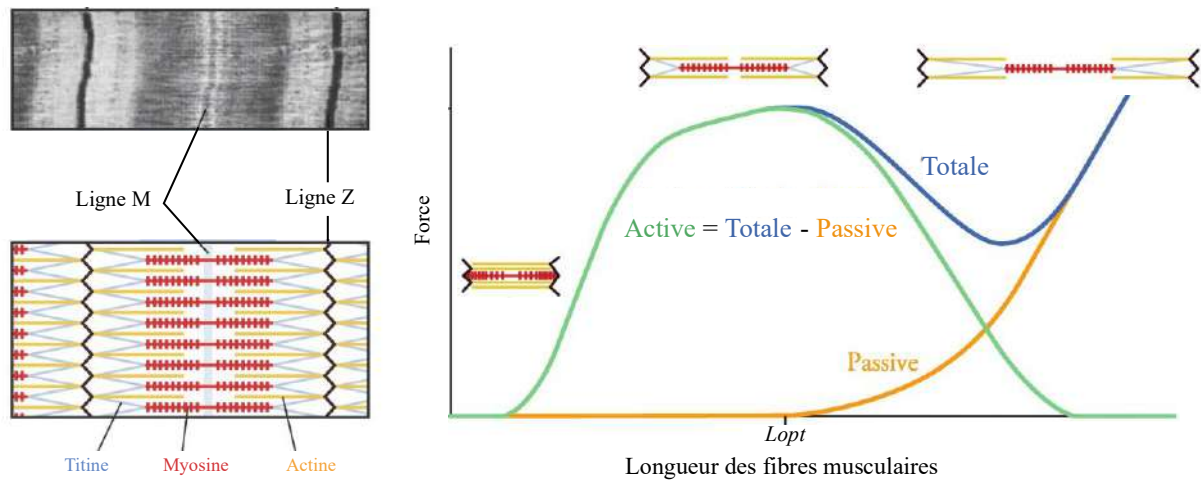


Figure 6 : Structure du sarcomère et représentation schématique de la relation force-longueur.

Gauche : La partie supérieure expose un aperçu microscopique de la structure du sarcomère, la partie inférieure correspond à une représentation schématique des protéines responsables de la production de force au sein du sarcomère. Droite : Relation force-longueur de la fibre musculaire et ses composantes passive, active et totale mise en relation avec la longueur schématique du sarcomère correspondante. D'après Huxley (1957, 1974) adapté par Uchida & Delp (2021).

La force active est directement liée au degré de superposition entre les filaments d'actine et de myosine au sein des sarcomères. Il existe une longueur optimale du sarcomère pour laquelle ce chevauchement est maximal, permettant la formation du plus grand nombre de ponts d'union et donc la production de la force active maximale. Si le muscle se trouve dans une position plus courte ou plus longue que cette longueur optimale, le nombre de ponts potentiels diminue, et la capacité de production de force active chute (Gordon et al., 1966). La force passive est générée par la mise en tension des structures élastiques du muscle (tissus conjonctifs et protéines tels que la titine) lorsqu'il est étiré au-delà de sa longueur optimale. Il est communément admis que cette force augmente de manière exponentielle avec l'allongement. La force totale que peut

exercer un muscle est la somme de ces deux composantes, active et passive (Lieber et Ward, 2011).

1.5 Relation force-Vitesse

La capacité de production de force d'un muscle dépend également de sa vitesse de contraction (Hill, 1938). Cette relation force-vitesse (Figure 7) s'explique par l'attachement et le détachement des ponts d'union (Huxley, 1974).

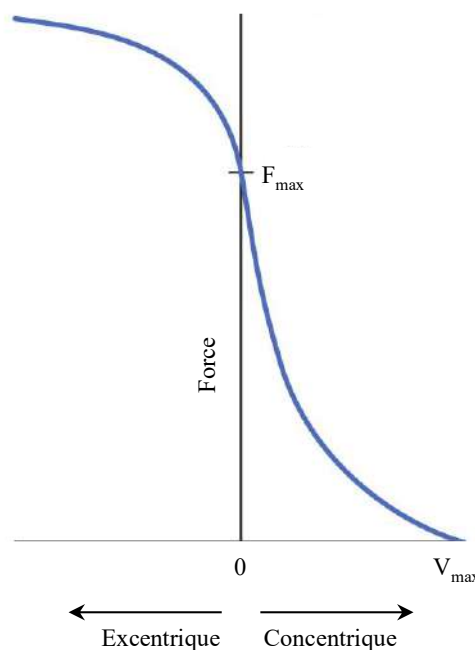


Figure 7 : Représentation schématique de la relation force-vitesse. La figure illustre la variation de la force produite par une fibre musculaire en fonction de sa vitesse de raccourcissement ou d'allongement. À la vitesse maximale théorique (V_{max}), la fibre musculaire ne produit aucune force active. Au contraire, lorsque la vitesse est nulle, la capacité de la fibre musculaire à produire de la force est maximale (F_{max}). D'après Huxley (1957, 1974) adapté par Uchida & Delp (2021).

Lorsque la vitesse est nulle, le muscle se contracte en régime isométrique et produit sa force maximale pour une longueur et une activation donnée. La relation force-vitesse décrit une relation hyperbolique pour les contractions concentriques (Figure 7). L'augmentation de la vitesse de raccourcissement réduit le temps disponible pour la

formation des ponts d'union par les têtes de myosine, et il en résulte donc une relation inverse (Figure 7) : des vitesses de raccourcissement élevées se traduisent par une force active plus faible. À vitesse maximale, la force active est théoriquement nulle, car l'actine et la myosine glissent trop rapidement pour permettre la liaison des ponts et le pivotement des têtes de myosine (Huxley, 1974). À l'inverse, lors d'une contraction excentrique, le muscle s'allonge activement et une force est produite par la mise sous contrainte des ponts d'union avant leur détachement (Huxley, 1974).

1.6 Bras de levier

La capacité d'un muscle à générer un moment de force autour d'une articulation dépend non seulement de la force qu'il produit, mais aussi de son bras de levier (Équation 1). Le bras de levier d'un muscle peut être défini comme la distance perpendiculaire entre sa ligne d'action (trajectoire de la MTU) et l'axe de rotation de l'articulation qu'elle mobilise (centre articulaire). Un bras de levier plus grand confère un avantage mécanique supérieur, pour une même force musculaire, le moment de force produit sera plus important :

$$\mathbf{M} = \mathbf{r} \times \mathbf{F} \quad (1)$$

où \mathbf{M} est le vecteur du moment, \mathbf{r} le vecteur du bras de levier et \mathbf{F} le vecteur de la force.

Le bras de levier peut donc être calculé à partir du quotient du moment articulaire et de la force musculaire. Cependant, ces données sont rarement disponibles. Une alternative courante consiste alors à procéder par une méthode géométrique directe, en calculant la distance entre le centre articulaire et la trajectoire du muscle. Cette approche est couramment mise en œuvre *in vivo* grâce à des techniques d'imagerie non invasives, telles que l'imagerie par résonance magnétique (IRM). Ces outils

permettent de visualiser directement les structures anatomiques nécessaires (structures musculo-tendineuses et repères osseux), pour effectuer cette mesure géométrique (Chen & Franklin, 2025; Maganaris et al., 2000). En revanche, cette méthode présente certaines limites et biais. Premièrement, elle exige la simplification de la trajectoire musculaire en une ligne droite définissant sa ligne d'action. Ce biais est d'autant plus significatif que la trajectoire réelle de la MTU est complexe, notamment lorsqu'elle s'enroule autour des surfaces osseuses. Secondement, la définition précise de la position du centre articulaire est cruciale (Chen et Franklin, 2025). Bien que souvent basée sur des repères anatomiques osseux et parfois des outils d'imagerie, sa localisation est souvent plus complexe qu'il n'y paraît. En effet, la position du centre articulaire évolue avec le mouvement des segments osseux. Ce biais de mesure fut notamment observé au niveau du genou, dont le centre articulaire se déplace dans un cercle de 2,3 cm de diamètre lors d'une flexion de 0° à 90° (Smidt, 1973). Afin de prendre en compte ce problème majeur lors des mesures expérimentales des bras de levier, des méthodes correctives telles que celle de Reuleaux, sont fréquemment appliquées (Chen et Franklin, 2025).

La longueur du bras de levier a également un impact direct sur la cinématique de la MTU. Pour une même plage angulaire, une MTU avec un bras de levier plus élevé subira une variation de longueur plus importante (Figure 8A). De façon similaire, pour une même vitesse angulaire de l'articulation, une MTU dont le bras de levier est plus grand connaîtra une vitesse de raccourcissement ou d'allongement plus élevée (An et al., 1984, Figure 8B). Cela peut avoir des implications directes sur sa capacité à produire de la force dans des contextes dynamiques, conformément aux relations force-vitesse et force-longueur du muscle (Figure 8). Néanmoins, l'effet final dépend également des interactions complexes entre le muscle et le tendon. Ces interactions

peuvent être quantifiées *in vivo* grâce à l'échographie 2D, une technique qui permet d'estimer la longueur des faisceaux musculaires durant des tâches dynamiques (Kurokawa et al., 2001; Lichtwark et al., 2007). En connaissant la longueur de l'unité muscle-tendon (déterminée par la cinématique articulaire) et celle des faisceaux, il devient alors possible de déduire la longueur du tendon et d'analyser leur découplage mécanique. Cette approche permet de distinguer le comportement de la partie contractile par rapport au comportement global de la MTU, ce qui est essentiel pour une compréhension complète de la production de force en conditions dynamiques (Ishikawa et al., 2005).

Ces propriétés géométriques offrent une approche supplémentaire pour déterminer la longueur du bras de levier, en complément de la méthode directe :

$$r = \frac{\Delta l}{\Delta \theta} \quad (2)$$

où Δl correspond à la variation de longueur de la MTU et $\Delta \theta$ la variation d'angle articulaire.

Bien que cette définition permette de s'affranchir des problèmes liés à la trajectoire musculaire rectiligne et au positionnement du centre articulaire, elle se trouve principalement sujette aux biais expérimentaux associés à la mesure précise de la variation de longueur de la MTU. Expérimentalement, bien que cette mesure puisse être réalisée par IRM, l'un des principaux avantages de cette méthode est qu'elle peut être mise en œuvre avec des outils plus accessibles comme l'échographie 2D (Fath et al., 2010). La procédure consiste à mesurer simultanément l'angle articulaire, par exemple à l'aide d'un dynamomètre, et le déplacement de la jonction musculo-tendineuse via la sonde échographique. Cependant, cette technique repose sur de

fortes hypothèses qui peuvent introduire des incertitudes dans les mesures (Olszewski et al., 2015). En effet, si certains travaux rapportent une forte corrélation entre cette méthode et la méthode géométrique directe (Fath et al., 2010), d'autres, au contraire, ne trouvent qu'une faible corrélation entre les deux (Baxter & Piazza, 2018). Il convient donc de rester prudent quant à l'interprétation des longueurs de bras de levier estimés dans la littérature (Chen et Franklin, 2025).

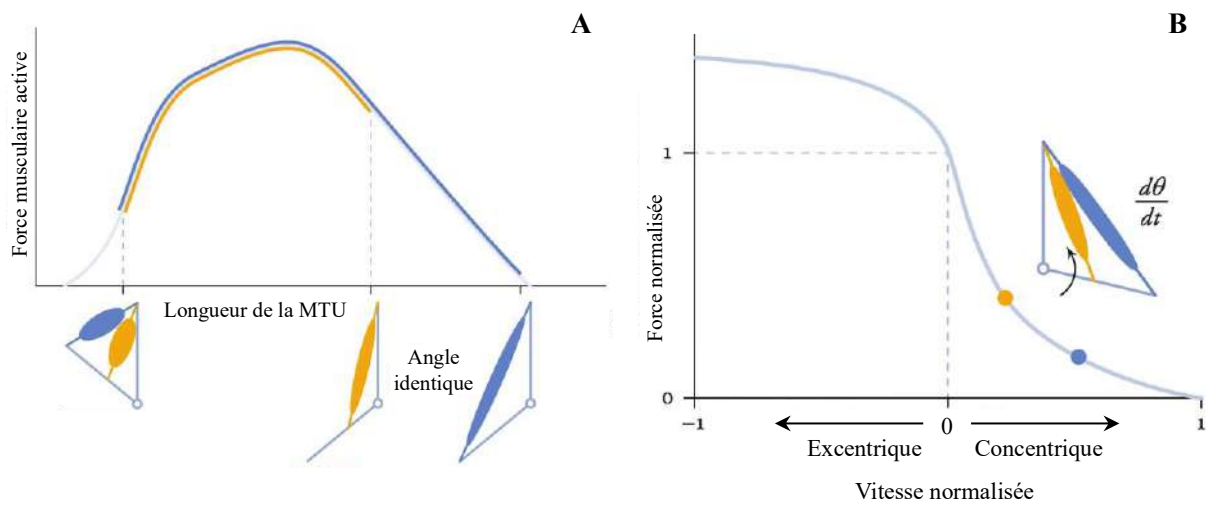


Figure 8 : Effet du bras de levier sur la relation force-longueur et force-vitesse. Les deux MTU représentées ont une origine identique mais une insertion distale différente. Par conséquent, le bras de levier du muscle bleu est plus grand que celui du muscle jaune. A : Un même changement d'angle articulaire entraîne une variation de longueur plus importante pour la MTU bleue (bras de levier le plus long). B : Inversement, un même déplacement articulaire provoque une variation de vitesse inférieure pour la MTU jaune (bras de levier le plus court). D'après An et al. (1984) adapté par Uchida & Delp (2021).

Le cas des MTU bi-articulaires est plus complexe car elles possèdent un bras de levier pour chaque articulation qu'elles croisent. La variation de longueur finale de la MTU ne dépend donc pas d'une seule articulation, mais de la somme des contributions des

deux articulations, pondérées par les bras de levier respectifs :

$$\Delta l = \sum_{i=1}^j r_i \cdot \Delta \theta_i \quad (3)$$

où j correspond au nombre d'articulations croisées par la MTU. Dans le cadre d'une analyse tridimensionnelle on y ajoutera également la somme des contributions de chaque degré de liberté des articulations croisées.

Le comportement final de la MTU (raccourcissement, allongement ou isométrie) dépend donc du ratio géométrique entre son bras de levier proximal et distal, ainsi que de la cinématique des deux articulations qu'elle croise (An et al., 1984). Par exemple, un muscle peut se raccourcir au niveau d'une articulation tout en s'allongeant à l'autre, permettant ainsi de découpler les vitesses articulaires de celle de la MTU.

Partie 1 - Synthèse

Cette première partie pose les fondements anatomiques et mécaniques de l'unité muscle-tendon. De l'échelle microscopique du sarcomère à la structure macroscopique, il est établi que son potentiel fonctionnel est dicté par un ensemble de propriétés interdépendantes telles que ses relations force-longueur et force-vitesse, mais aussi sa morphologie et son architecture. Le bras de levier constitue un paramètre géométrique crucial faisant le lien entre la force générée par le muscle et son effet mécanique sur le squelette. Ce même bras de levier détermine également la variation de longueur de la MTU pour une rotation articulaire donnée. Pour les muscles bi-articulaires, cette relation est d'autant plus complexe que leur comportement cinématique résulte d'un équilibre simultané et dynamique entre les contributions des bras de levier situés sur deux articulations distinctes. La section suivante explorera comment ces fondements anatomiques et biomécaniques sont transposés au sein de modèles computationnels permettant l'analyse du mouvement humain.

Partie 2 : Modélisation de l'Unité Muscle-Tendon

L'analyse biomécanique du mouvement humain s'articule autour de plusieurs niveaux d'investigation, allant de la description du mouvement à l'explication de ses causes mécaniques. Les analyses cinématiques permettent d'établir une description quantitative du mouvement des segments corporels constituant une base commune pour ces analyses. L'explication des causes du mouvement repose quant à elle, sur des analyses dynamiques étudiant les forces et moments qui le génèrent. Un point de rencontre crucial à l'intersection de ces composantes cinématique et dynamique se situe au niveau de l'analyse des structures musculo-tendineuses insérées sur le squelette. Ces unités muscle-tendon, parfois désignées sous le terme d'actionneurs, sont conçues pour convertir l'énergie chimique en énergie mécanique, menant ainsi à l'accélération (ou la décélération) des segments osseux. À ce niveau d'analyse se situe un verrou scientifique majeur : l'impossibilité de mesurer directement et de manière non invasive les forces individuelles produites par chaque muscle *in vivo*. Pour lever ce verrou et estimer ces dynamiques internes, des modèles computationnels de la MTU et de son fonctionnement au sein du système musculo-squelettique ont été développés. La compréhension de cette dynamique interne repose directement sur la fiabilité des modèles géométriques utilisés pour décrire le couplage entre la cinématique des segments et celle des structures musculaires et tendineuses. Or, c'est de cette cinématique musculo-tendineuse que dépend la justesse de la caractérisation des comportements mécaniques des MTU (comme la vitesse et la longueur). Ce point est d'une importance cruciale puisqu'il influence directement les régimes de contractions observés au cours du mouvement lors de son entrée en interaction avec la commande nerveuse. La fiabilité avec laquelle sont caractérisés les comportements neuromécaniques des MTU dans ces approches computationnelles constitue donc un

point critique pour notre compréhension du mouvement humain et de la coordination. Le choix d'une approche de modélisation spécifique dépend alors de la question de recherche et du niveau d'analyse visé, reposant inévitablement sur un compromis entre la fidélité biologique et la complexité calculatoire des modèles.

2.1 La Modélisation des Coordinations Musculaires

L'étude des coordinations intermusculaires pour analyser la fonction des MTU lors d'une tâche motrice, s'inscrit dans un processus de modélisation en plusieurs étapes, visant à décrire le plus fidèlement possible la production du mouvement (Figure 9).

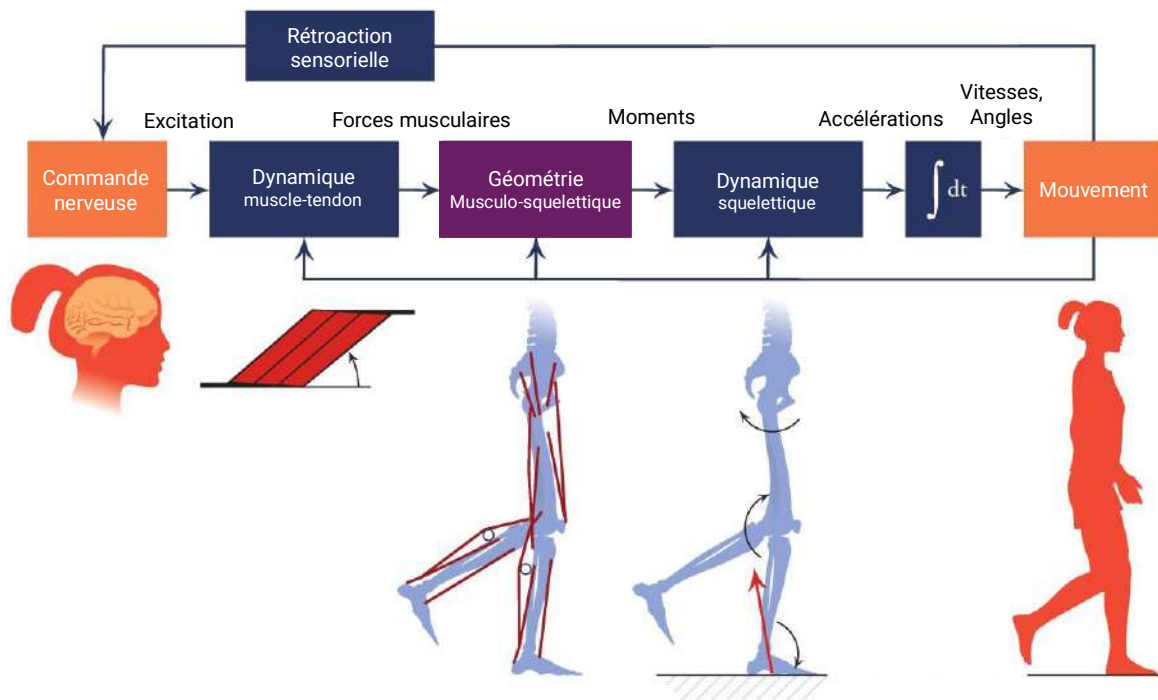


Figure 9 : Représentation schématique des éléments clés d'un processus de modélisation pouvant servir à l'étude de la coordination intermusculaire. Les signaux d'excitations issus de la commande nerveuse se transforment en activations musculaires et en forces musculaires via des modèles de la dynamique d'activation et de la contraction. Ces forces sont transmises au squelette, générant des moments articulaires qui provoquent l'accélération des segments corporels. La rétroaction sensorielle modifie la commande nerveuse et illustre comment le mouvement en lui-même influence les autres éléments du système. La géométrie musculo-squelettique occupe une place centrale de ce processus. Adapté d'après Uchida et Delp (2021).

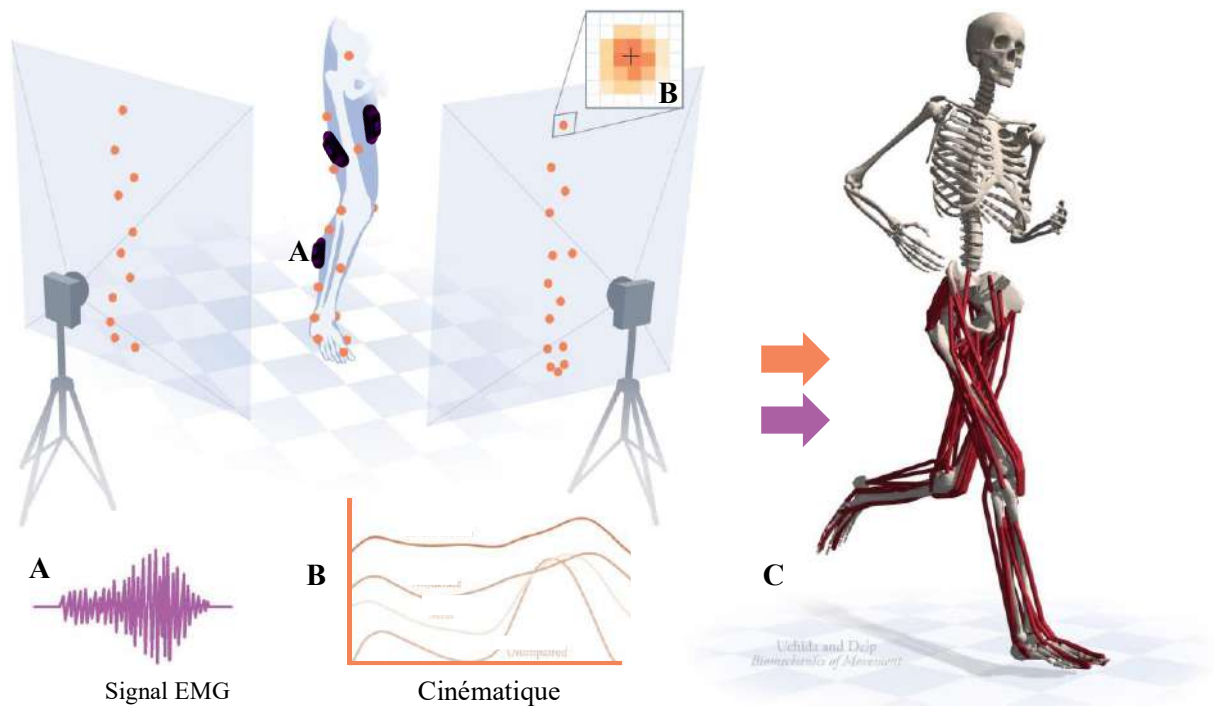


Figure 10 : Mesures expérimentales du mouvement. A : Les potentiels d'action se propagent le long des fibres musculaires et à travers les tissus sous-cutanés sont captés par l'électrode de surface. Le signal détecté est ensuite amplifié, et tous les potentiels d'action détectés sont additionnés, aboutissant au signal EMG (Besomi et al., 2020). B : Les marqueurs réfléchissants placés en surface de la peau sont localisés dans le plan de l'image 2D local de chaque caméra. Ces positions 2D sont ensuite combinées aux informations obtenues lors de la calibration des caméras pour estimer la position de chaque marqueur dans l'espace, par rapport à un repère global. C : Les signaux issues de l'EMG et de la cinématique du mouvement peuvent ensuite être utilisés pour estimer des paramètres de la dynamique interne du corps non mesurables *in vivo* à partir de modèles musculo-squelettiques. Par conséquent, la fiabilité de ces estimations repose en partie sur la fidélité des modèles employés. Adapté de Uchida et Delp (2021).

L'analyse des coordinations musculaires repose généralement sur un mélange de mesures expérimentales, permettant de vérifier la robustesse de l'analyse ou servant directement de variables d'entrée, et d'un modèle global du corps humain, explicatif de la dynamique du système musculo-squelettique. En effet, au travers de la mesure

du signal électromyographique (EMG) mesuré en surface de la peau par des électrodes (Figure 10, panel A), et de la cinématique des segments osseux mesurée par un système d'analyse du mouvement (Figure 10, panel B), il est possible de quantifier de manière *in vivo* des données servant à caractériser les variables d'entrée et de sortie pour l'analyse de la coordination musculaire (Figure 9). Les modèles musculo-squelettiques représentant la dynamique du corps humain (Figure 10, panel C) furent quant à eux développés dans le but d'exprimer les variables restantes qu'il est difficile, voire impossible de mesurer directement de manière *in vivo*. La modélisation de la géométrie musculo-squelettique et notamment de la MTU occupe donc une place centrale (Figure 9, case violette) de l'analyse de la coordination.

2.2 Les différents types de Modèles Géométriques

La modélisation géométrique de la MTU s'étend sur un continuum dont il est possible de déterminer deux pôles : d'un côté, les modèles volumétriques, qui cherchent à représenter la géométrie tridimensionnelle complexe des structures musculo-tendineuses afin d'étudier leurs fonctions. De l'autre, les modèles conceptuels, s'attachant à représenter de la manière la plus synthétique possible la dynamique d'un mouvement (Figure 11). Au sein de ce spectre, un compromis réside dans l'emploi de modèles filaires, qui privilégient une représentation simplifiée de la géométrie des MTU dans le but de réduire la complexité calculatoire, tout en conservant un niveau de fidélité biologique approprié à l'étude des coordinations intermusculaires.

Le modèle par éléments finis représente l'approche la plus fidèle sur le plan anatomique et biophysique. Il consiste à discrétiser le volume de la MTU en milliers d'éléments interconnectés, chacun régi par des équations décrivant le comportement mécanique du tissu localement.

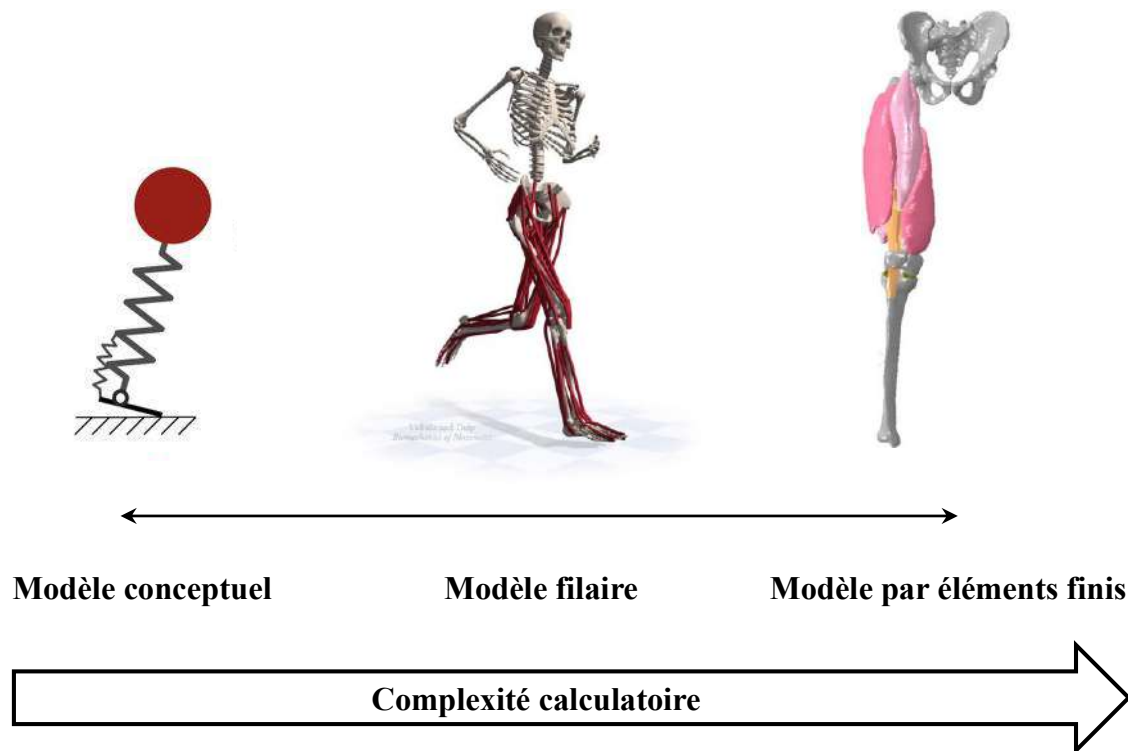


Figure 11 : Continuum de la complexité des modèles géométriques pouvant être utilisés pour analyser le mouvement humain. *Gauche : Exemple de modèle conceptuel permettant d'expliquer une partie de la phase d'appui lors de la marche. Centre : Exemple de modèle filaire communément utilisé pour étudier la coordination intermusculaire. Droite : Exemple de modèle par éléments finis des muscles quadriceps. Le choix du modèle est adapté au contexte de la question de recherche. La complexité calculatoire augmente avec le niveau de détail. D'après Schumacher et al. (2020), Uchida et Delp (2021), Zeng et al. (2023).*

En connaissant les conditions aux limites, ce type de modèle a pour but de capturer la géométrie 3D, permettant ainsi de représenter la distribution locale des contraintes et déformations au sein du muscle (Blemker et al., 2007; Bolsterlee, 2022). Sa principale force réside dans son haut niveau de réalisme, permettant de simuler la variation régionale des forces au sein du muscle ou encore la distribution spatiale des forces sur les os (Takahashi et al., 2025; Zeng et al., 2023). Cette représentation volumétrique se trouve d'autant plus pertinente pour les muscles dont les insertions anatomiques

ne sont pas localisées sur des points précis du squelette mais s'étendent sur des zones importantes, une géométrie particulièrement fréquente dans le cas des muscles mono-articulaires du membre inférieur (Koshi & Cunningham, 2018 ; e.g. Figure 12).

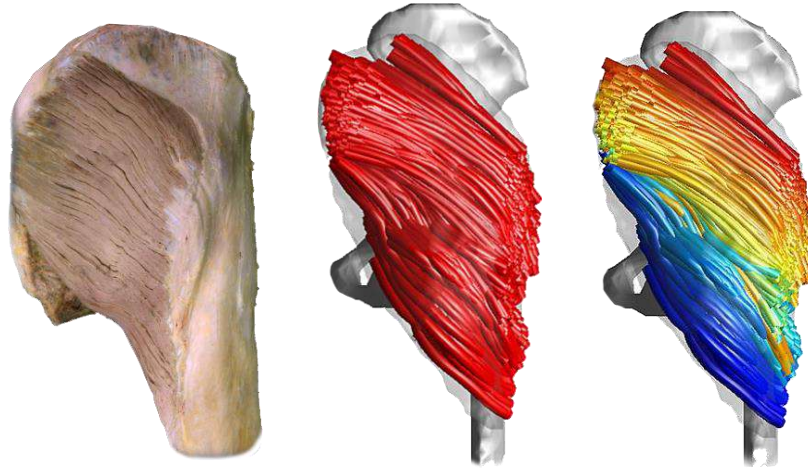


Figure 12 : Modélisation volumétrique par éléments finis du *muscle gluteus maximus*. Gauche : Architecture musculaire du *gluteus maximus* par dissection d'après Anetai et al. (2025). Centre : Modèle 3D par éléments finis du *muscle gluteus maximus*. Droite : Distribution régionale des forces au sein des faisceaux musculaires du *gluteus maximus* lors d'une adduction de la hanche, les couleurs chaudes indiquent un niveau de force plus élevé pour ce faisceau. D'après Takahashi et al. (2025).

L'inconvénient de ce type de modèle réside dans son coût en calcul élevé, la complexité de la personnalisation de ses propriétés mécaniques locales, ainsi qu'une validation difficile à réaliser. À l'heure actuelle, ces contraintes tendent à restreindre leur utilisation pour les analyses impliquant de nombreux muscles agissant simultanément. De plus, ces modèles requièrent la définition d'un grand nombre de paramètres matériels souvent difficiles à mesurer *in vivo* (Blemker et Delp, 2007). Compte tenu de ces limitations, et puisque l'objectif de cette thèse est de pouvoir proposer des solutions adaptées à l'analyse des coordinations musculaires du

membre inférieur, cette approche ne sera pas détaillée davantage dans ce manuscrit.

2.3 Le modèle filaire au sein de l'analyse des coordinations musculaires

Le modèle filaire, ou encore modèle de la ligne d'action, est l'approche la plus répandue à l'heure actuelle dans le cadre de la modélisation des coordinations musculaires. Il simplifie radicalement la géométrie des structures musculo-tendineuses en représentant la MTU comme un actionneur (*'actuator'*) unidimensionnel matérialisé par sa ligne d'action. En premier lieu, des équations de régression, dérivées de mesures cadavériques, furent développées dans la littérature pour estimer la longueur de ces lignes d'action à partir de la mesure des angles articulaires (Grieve et al., 1978; Hawkins & Hull, 1990; Visser et al., 1990).

Par la suite, des solutions plus avancées furent développées pour modéliser directement la géométrie de ces trajectoires et leur interaction dynamique avec le squelette. Ainsi, dans les simulations du mouvement en 3D, comme celles réalisées avec OpenSim, la MTU est représentée par un modèle 1D dont la trajectoire dans l'espace tridimensionnel est déterminée par une interpolation linéaire entre ses deux points d'insertion sur le squelette (Figure 13A). Cette approche géométrique permet d'obtenir une estimation des longueurs et des vitesses de la MTU à partir de l'interaction entre sa trajectoire dans l'espace et le mouvement des segments osseux (Delp et al., 2007). Cette approche de la modélisation ouvre ainsi la porte à une estimation dynamique plus robuste des longueurs de MTU par rapport aux régressions précédemment développées dans la littérature (Grieve et al., 1978 ; Hawkins et Hull, 1990 ; Visser et al., 1990) ; notamment par une prise en compte plus fine des interactions géométriques subtiles entre les insertions, la trajectoire, et les bras de levier des structures musculo-tendineuses par rapport aux angles articulaires. En effet,

comme la ligne d'action d'une MTU ne se trouve jamais réellement linéaire du fait de son interaction avec les structures musculo-squelettiques adjacentes, des solutions furent implémentées pour gérer ce biais.

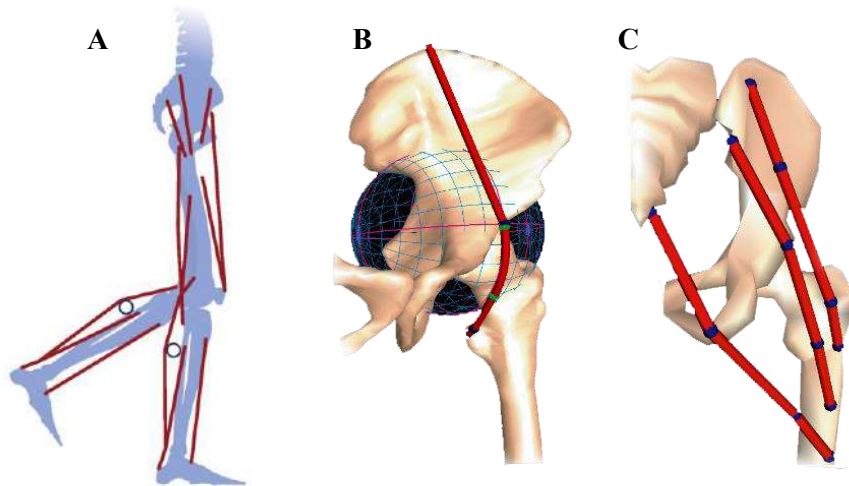


Figure 13 : Modèle géométrique filaire OpenSim. A : *Modèle filaire dans le plan sagittal. La plupart des MTU y sont modélisées de manière linéaire. Le cercle au niveau de la face postérieure de la jambe représente une surface de contournement générique permettant d'ajuster la trajectoire de la MTU des gastrocnemii.* B : *Modèle filaire du psoas. La trajectoire est ajustée par la surface de contournement générique matérialisée par la sphère. Les points verts symbolisent des points de passage qui disparaîtront à partir d'une certaine amplitude articulaire ("viapoints").* C : *Modèle filaire du gluteus maximus subdivisé en trois portions pour rendre compte de son architecture complexe. Les points bleus symbolisent des points de passage fixe ("path point").* D'après Uchida et Delp (2021).

La trajectoire de la MTU peut ainsi être modulée dynamiquement au cours du mouvement dans le but de représenter plus fidèlement la manière dont sa géométrie et notamment la longueur des bras de levier s'adapte aux mouvements des segments osseux. Des points de passage (Figure 13B-C) fixes ("path point"), ou conditionnels ("via points"), ou encore la mise en place de surfaces de contournement ("wrapping surfaces", Figure 13B) ont été inventés pour tenter de simuler la subtilité des

trajectoires de ces structures anatomiques (A. S. Arnold et al., 2000; E. M. Arnold et al., 2010; Lai et al., 2017, p. 201; Rajagopal et al., 2016). Cet aspect géométrique du modèle constitue un facteur décisif des analyses du mouvement humain et pour notre compréhension de ce dernier.

Dans ces modèles musculo-squelettiques, chaque MTU est à la base représentée par une géométrie filaire couplée à un modèle de type Hill dont les propriétés sont indifférenciées, permettant de les modéliser en quantité importante à un coût réduit. Pour ce faire, les relations fondamentales de la mécanique des muscles et des tendons sont normalisées sur la base d'un nombre réduit de paramètres biomécaniques (Zajac, 1989). Les MTU sont ensuite différenciées géométriquement les unes des autres par leurs sites d'insertion sur le squelette générique modélisé. L'un des enjeux primordiaux du développement de ces modèles fut donc de respecter le plus fidèlement possible les caractéristiques anatomiques des insertions et bras de levier de chacune de ces structures musculo-tendineuses. Ce souci du détail transparaît nettement au travers de chacune des améliorations ayant été apportées sur ces modèles génériques depuis leur création (Chow and Jacobson, 1971 ; Brand et al., 1982 ; Hoy et al., 1990 ; Arnold et al., 2000, 2010 ; Rajagopal et al., 2016 ; Lai et al., 2017 ; Catelli et al., 2018) ; mettant d'autant plus en lumière la place déterminante que ce paramètre occupe. Une fois la géométrie de chaque MTU discriminée, les paramètres anatomiques (longueur des faisceaux, des tendons, et angle de pennation), et biomécaniques (relation force-longueur, force-vitesse, force-déformation), de son modèle de Hill sont généralement déterminés à partir de grandeurs ayant été répertoriées dans la littérature. De cette manière, bien que chacune des MTU modélisées soit issue d'une base identique, celles-ci sont ensuite rendues uniques à partir d'un faible nombre de paramètres, ouvrant ainsi la porte à la mise en place d'un système musculo-squelettique à grande

échelle. La démonstration de cette approche fut l'objet d'un article fondateur de la modélisation des structures musculo-tendineuses, rédigé par Zajac en 1989.

Structuré ainsi, ce modèle global peut ensuite servir de support au calcul de la puissance instantanée de la MTU au cours du mouvement. La composante vitesse de cette puissance est directement issue de l'analyse cinématique de la MTU, la rendant ainsi dépendante de la précision du modèle géométrique employé. La composante force de la puissance est estimée à partir du modèle de Hill (Figure 14) qui décompose la ligne d'action de la MTU en un élément contractile actif, représentant les fibres musculaires, couplé à des éléments élastiques passifs en série (tendon, aponévrose) et en parallèle (tissus conjonctifs). La force générée est estimée à partir de l'activation du muscle, ainsi que de la longueur et de la vitesse de contraction de ses faisceaux, or ces deux dernières variables sont également estimées sur la base de la cinématique de la MTU, ce qui rend également ce paramètre sensible au modèle géométrique employé pour la décrire (Zajac, 1989). L'avantage majeur de cette méthode réside dans son équilibre optimal entre précision et efficacité calculatoire. Ce compromis permet de modéliser un grand nombre de muscles simultanément et de réaliser des analyses dynamiques complexes de la coordination lors de mouvements tels que la marche, la course, ou encore le cyclisme, dans des temps raisonnables (Hamner et al., 2010; Lai et al., 2020; Neptune et al., 2001). En revanche, cette simplification géométrique a un coût en termes de réalisme. Le modèle filaire ne représente pas l'extension du muscle dans tous les plans de l'espace et suppose donc que la force est appliquée en des points uniques, ce qui engendre un biais dans la distribution spatiale des contraintes. Ces biais sont également reliés à son incapacité à rendre compte de la distribution complexe des fibres musculaires et de leur comportement au sein d'un même muscle. Ainsi, il est implicitement supposé que lorsqu'une MTU

change de longueur, toutes les fibres du muscle changent de longueur de manière égale. Or, les fibres musculaires d'un muscle sont en réalité réparties sur une gamme de longueurs (Aeles et al., 2022). Ainsi, il est supposé que ce modèle géométrique aurait tendance à surestimer la baisse des capacités actives de génération de force du muscle due à la surestimation du changement de longueur et donc de la vitesse des fibres ; mais également la force passive développée par le muscle lorsque ses fibres se trouvent étirées au-delà de leur longueur optimale (Rajagopal et al., 2016).

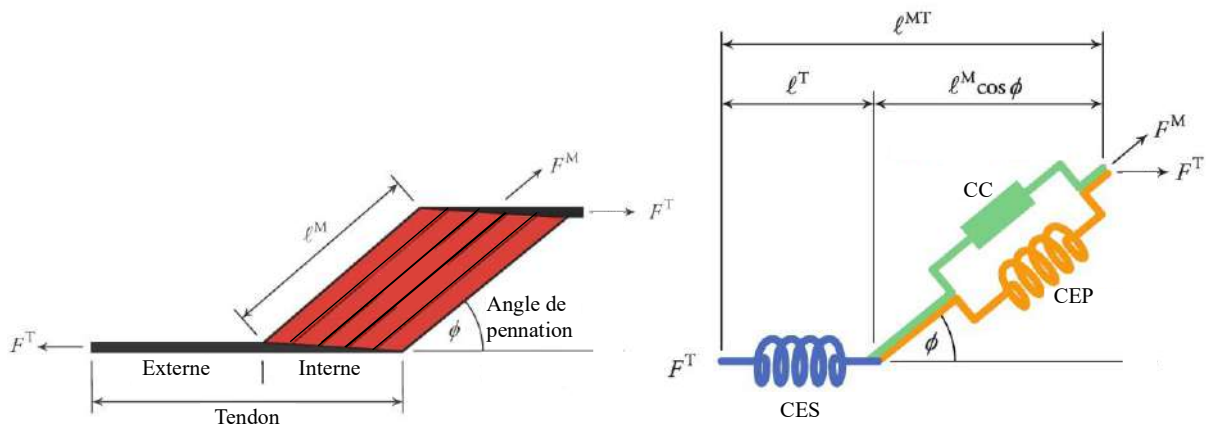


Figure 14 : Représentation schématique d'un muscle et du modèle de type Hill correspondant. La composante contractile (CC) génère la force active. Les forces passives proviennent de la composante élastique parallèle (CEP) et de l'élément élastique en série (CES). F^T : Force dans le tendon. F^M : Force dans le muscle. l^M : Longueur du muscle. l^T : Longueur du tendon. l^{MT} : Longueur de la MTU. D'après Zajac (1989) adapté par Uchida et Delp (2021).

En fonction du niveau d'analyse souhaité, ces modèles permettent d'étudier le comportement de la MTU d'un point de vue cinématique (longueur et vitesse, e.g., Alhammoud et al., 2021) et neuromécanique (couplage de la cinématique avec l'activité EMG). Ces analyses peuvent s'étendre de l'étude des régimes de contraction adoptés par certains muscles au cours du mouvement jusqu'à l'étude de la distribution

des forces musculaires individuelles et l'estimation de leur contribution à l'accélération (ou la décélération) des segments osseux (e.g., Raasch et al., 1997). La fidélité des résultats obtenus apparaît alors fortement dépendante de la robustesse des modèles musculo-squelettiques employés, au vu de la place centrale qu'ils occupent dans ce procédé.

2.4 Fondements et Limites des Modèles Génériques

Afin de faciliter et d'accélérer l'analyse du mouvement humain, la majorité des études s'appuient sur des modèles musculo-squelettiques génériques, largement décrits dans la littérature (e.g., Rajagopal et al., 2016). Le développement complet d'un nouveau modèle étant extrêmement chronophage, cette approche a émergé comme seule solution viable à ce jour. Elle consiste à adapter une structure musculo-squelettique générique aux dimensions spécifiques des individus étudiés. Cette procédure de mise à l'échelle ("scaling") consiste à ajuster linéairement les dimensions (longueur, masse, inertie) des segments osseux, et donc par extension la géométrie du modèle filaire de la MTU, pour qu'elles correspondent à l'anthropométrie du sujet. Cette opération est généralement réalisée sur la base de marqueurs anatomiques issues de reliefs osseux de référence (Brand et al., 1982). Pour autant, cette approche comporte des limites fondamentales quant à la fidélité de la représentation géométrique de la MTU.

Les premières mesures ayant quantifié la localisation des zones d'insertions des MTU sur le squelette du membre inférieur, remontent à l'étude de Brand et al., en 1982. Avant cette étude, les premières simulations du mouvement humain ne pouvaient reposer que sur des modèles approximatifs, dont la base était issue des descriptions de textes d'anatomie (Hatze, 1976). Le travail de l'équipe de Brand et al. (1982) constitue ainsi l'un des premiers tournants historique pour la modélisation de la

géométrie des structures musculo-tendineuses. Cette étude posa la première base quantitative des modèles filaires actuels et repose sur la dissection de trois cadavres de sexe et taille différents : deux hommes (1,72 m et 1,82 m) et une femme (1,63 m). Leur analyse consista à identifier et positionner les zones d'insertion de 47 muscles du membre inférieur au sein d'un repère anatomique local 3D de la hanche, du genou et de la cheville, utilisé en analyse du mouvement. L'une des principales constatations de ce travail fut la grande variabilité des localisations des zones d'insertions entre les trois spécimens, et que par conséquent, la création d'un modèle qui ne serait basé que sur un seul spécimen ou sur les données moyennes des trois, engendrerait trop d'erreur dans l'estimation des forces musculaires lors des simulations (Brand et al., 1982). Comme compromis, ils décidèrent de créer le premier modèle générique avec une mise à l'échelle des segments osseux et des modèles filaires des MTU telle que nous les connaissons aujourd'hui. Cette procédure, permet de réduire efficacement la variabilité des sites d'insertions des MTU entre les trois spécimens, proposant ainsi une base plus robuste à l'emploi lors des simulations. Malgré cela, les auteurs exposent clairement les limites de cette procédure, notamment l'absence de prise en compte de la variabilité inter-individuelle et entre les membres droit et gauche (Brand et al., 1982). Des années plus tard, ils utilisèrent la même méthode mais sur un plus grand nombre de corps, 4 hommes et 2 femmes (moyenne d'âge : 74 ans), dans le but de décrire plus expressément la variabilité des insertions sur le squelette (Duda et al., 1996). Au début des années 90, Hoy et al. (1990) développèrent un modèle musculo-squelettique, ainsi qu'une interface graphique (SIMM, Delp et al., 1990) des membres inférieurs dans le plan sagittal dans le but d'étudier le rôle fonctionnel des MTU et la coordination musculaire du mouvement humain à partir d'un ensemble de données reportées dans la littérature. Parmi cet ensemble de données figurait

notamment celles des insertions reportées par l'équipe de Brand et al. (1982). Une décennie plus tard, l'accent fut placé sur la fidélité des bras de levier de ces modèles concernant les MTU dont les trajectoires semblaient les plus complexes. Ce fut notamment le cas des ischio-jambiers à propos desquels un intérêt particulier fut porté, en démontrant qu'il était possible d'optimiser leurs trajectoires et la fidélité de leurs bras de levier par l'introduction de surfaces de contournement dont la validation fut effectuée par rapport à des mesures IRM (Arnold et al., 2000). Il fallut ensuite attendre l'année 2010, et l'accumulation conjointe d'autres bases de données dans la littérature, pour que ces surfaces de contournement soient finalement incorporées dans ce qui deviendra l'un des modèles génériques de référence du membre inférieur (Arnold et al., 2010). Ce modèle se démarqua notamment par l'optimisation des trajectoires de nombreuses MTU, dont celles des gastrocnémiens, selon le même procédé que celui ayant été démontré sur les ischio-jambiers. Enfin, le dernier tournant de l'évolution de ces modèles fut en 2016, par la création de modèles musculo-squelettiques permettant la simulation du corps entier (Rajagopal et al., 2016 ; Raabe et Chaudhari, 2016). Les évolutions suivantes se sont essentiellement concentrées sur l'optimisation des trajectoires des MTU croisant l'articulation du genou (Lai et al., 2017) et de la hanche (Catelli et al., 2019) par la mise en place de surfaces de contournements génériques corrigeant ces trajectoires lors des grandes amplitudes de mouvements.

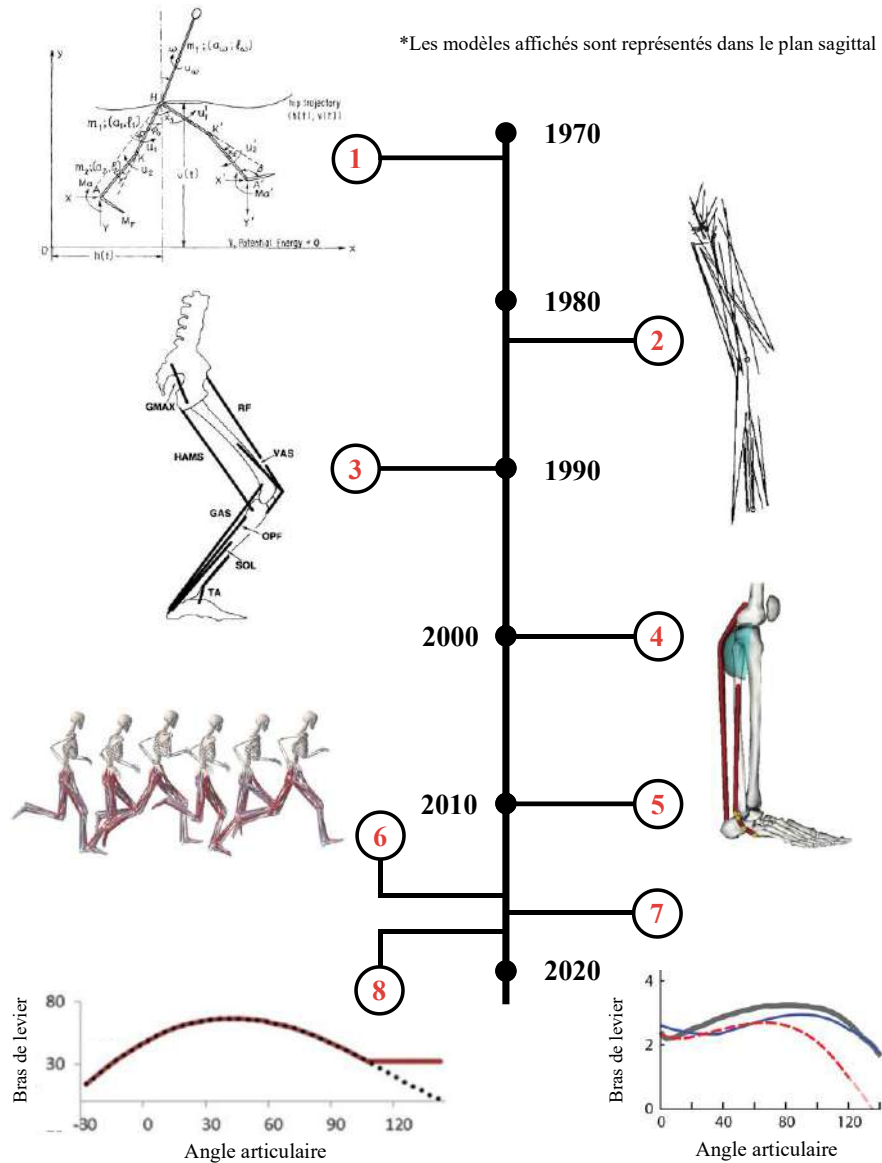


Figure 15 : 8 étapes clés dans le développement de modèles génériques communément utilisés pour étudier la coordination musculaire de leur création à nos jours. 1) Développement de l'une des premières simulations de la marche, par Chow et al. (1971). Les modèles utilisés ne comportaient pas encore de MTU. 2) Première publication de la littérature rapportant la localisation 3D des insertions pour 47 muscles du membre inférieur par Brand et al. (1982), et création de la mise à l'échelle des modèles. 3) Développement d'un modèle générique du membre inférieur incorporant les mesures des origines et insertions publiées par Brand et al. (1982), et marquant le début des simulations étudiant la coordination musculaire par Hoy et al. (1990). 4) Développement et validation du principe des surfaces de contournement par IRM pour corriger la trajectoire de certaines MTU par Arnold et al. (2000). 5)

Incorporation de ces surfaces et des "via points" dans le modèle générique par Arnold et al. (2010). 6) Développement d'un modèle générique du corps entier par Rajagopal et al. (2016). 7) Augmentation de l'amplitude de mouvement en flexion de genou et ajustement (courbe bleue) des bras de levier des MTU croisant cette articulation par Lai et al. (2017). Les courbes rouge et grise représentent l'ancien modèle générique et la littérature, respectivement. 8) Augmentation de l'amplitude de mouvement en flexion de hanche et ajustement (courbe rouge) des bras de levier des MTU croisant cette articulation par Catelli et al. (2018).

En résumé, cette évolution des modèles génériques (Figure 15) laisse nettement transparaître l'importance accordée à la définition géométrique de la MTU et de son modèle filaire au cours du temps. Les modèles génériques, même mis à l'échelle, ne sont pas des représentations suffisamment précises de la morphologie d'un individu. La variabilité anatomique interindividuelle est considérable : la forme des os, les points d'insertion des MTU et leurs trajectoires ne varient pas de manière simplement linéaire en fonction de la taille des segments (Brand et al., 1984 ; Duda et al., 1996). En ignorant cette variabilité, la mise à l'échelle linéaire conduit à des erreurs significatives dans l'estimation de paramètres biomécaniques cruciaux tels que la longueur de la MTU ou de ses bras de levier (Hausselle et al., 2014; Persad et al., 2021). Ces imprécisions pourraient se trouver d'autant plus problématiques dans les contextes cliniques, pathologiques, ou possiblement dans le cadre de certaines pratiques sportives à haut niveau, où les déformations osseuses et/ou les géométries musculaires particulières pourraient rendre l'anatomie des individus encore plus différente de la norme (A. S. Arnold et al., 2001; Scheys et al., 2011).

2.5 Méthodes de Personnalisation du Modèle Filaire

Face aux limites des modèles génériques, le développement de méthodes pour créer des modèles personnalisés qui intègrent la géométrie spécifique des individus est en

plein essor. En ce sens, les outils d'imagerie médicale constituent une approche de référence pour l'obtention de détails anatomiques précis (Blemker et al., 2007 ; Fernandez et al., 2023). Parmi elles, la tomodensitométrie peut être utilisée comme une méthode de personnalisation indirecte des zones d'insertion de la MTU par la génération d'un squelette spécifique au sujet (Pellikaan et al., 2014). Étant donné que cet outil permet l'imagerie des segments osseux mais n'est pas propice à la visualisation des structures musculo-tendineuses, cette approche repose sur l'hypothèse d'une forte relation spatiale entre la géométrie osseuse, et la distribution des zones d'insertion des MTU sur le squelette. Afin de tester cette approche, l'équipe de Pellikaan et al. (2014) a disséqué deux cadavres masculins de 80 et 85 ans. La dissection a servi de méthode de référence pour identifier la localisation des insertions des MTU, tandis que la tomodensitométrie a été utilisée pour obtenir une modélisation 3D des segments osseux. À l'aide d'une procédure de *morphing* par maillage permettant de déformer les modèles osseux, ils ont évalué la validité de la prédiction des zones d'insertion d'un cadavre à partir de l'autre, et inversement. Cette procédure est en fin de compte similaire aux principes de mise à l'échelle utilisés avec les modèles génériques actuels, mais offre une précision accrue en se basant sur l'imagerie. Cela permet une représentation 3D fine et valide des structures osseuses spécifiques à l'individu. Cependant, les résultats démontrent une grande variabilité, et le niveau d'erreur global reste important, avec des erreurs pouvant dépasser 3 centimètres (Pellikaan et al., 2014). Par conséquent, cette procédure ne semble pas rivaliser avec les approches utilisant des outils d'imagerie permettant l'identification précise des structures musculo-tendineuses et de leurs zones d'insertion. D'autres études ont utilisé des outils similaires dans le but de créer des modèles personnalisés (Dubois et al., 2016). Encore une fois, la localisation des insertions et trajectoires des

MTU était basée sur une estimation et ont affiché des résultats similaires à ceux retrouvés par Pellikaan et al. (2014).

L'IRM est considérée comme le *gold standard* actuel en matière d'imagerie, permettant à la fois de visualiser le squelette et les structures musculo-tendineuses y étant attachées. Elle permet en effet d'obtenir des images anatomiques d'une grande précision sur de larges surfaces. De plus, les multiples possibilités de ses paramètres en font un outil incontournable et de premier plan pour la création de modèles musculo-squelettiques personnalisés basés sur l'imagerie (Blemker et al., 2007). Plusieurs travaux l'ont déjà mobilisé dans la conception de modèles filaires personnalisés de la MTU. L'une de ces approches avait notamment pour but de compenser les lacunes de ces modèles pour les MTU dont les multiples faisceaux sont insérés sur de larges surfaces, comme cela peut être le cas de certains muscles mono-articulaires tels que les muscles fessiers (Figure 16). Modenese et Kohout (2020) ont ainsi créé un modèle filaire dont le nombre de lignes d'action est proportionnel aux surfaces d'insertion sur le squelette et à la volumétrie du muscle mesurée par IRM (Figure 16 – A).

Pour ce type de muscles, qu'il n'est pas adéquat de représenter par une unique trajectoire, les modèles génériques proposent communément de la discrétiser en plusieurs lignes d'action (2 à 3 généralement, Figure 16A). Ce modèle personnalisé propose donc une alternative innovante permettant d'intégrer la géométrie spécifique de l'individu, tout en augmentant la finesse de sa discrétisation (Figure 16B). D'autres approches se sont intéressées à la génération de lignes d'action personnalisées à partir de l'IRM, puis en les comparant aux résultats de modèles génériques (Hausselle et al., 2014). Les résultats obtenus sur 4 hommes indiquent une variabilité inter-individuelle élevée des biais mesurés entre les deux modèles. Des différences de longueurs de plusieurs centimètres ont notamment été retrouvées pour les muscles

bi-articulaires, tels que les *gastrocnemii*, ou encore le *semimembranosus* qui affiche le biais le plus élevé. Il convient de noter certaines particularités de cette étude : les différences de longueur entre les deux modèles n'ont été examinées qu'à partir d'une unique position articulaire (neutre) et sur quatre sujets, en raison de l'utilisation de l'IRM. Également, la méthode de calcul des longueurs des MTU ne prenait pas en compte les extrémités proximales et distales (et donc les insertions tendineuses) des lignes d'action des structures bi-articulaires. La portion de la ligne d'action comparée entre les deux modèles correspondait à la zone couverte sur la longueur du segment fémur ou tibia (Hausselle et al., 2014). Cette étude a permis de mettre en évidence l'intérêt de ces modèles personnalisés par rapport à un *gold standard*.

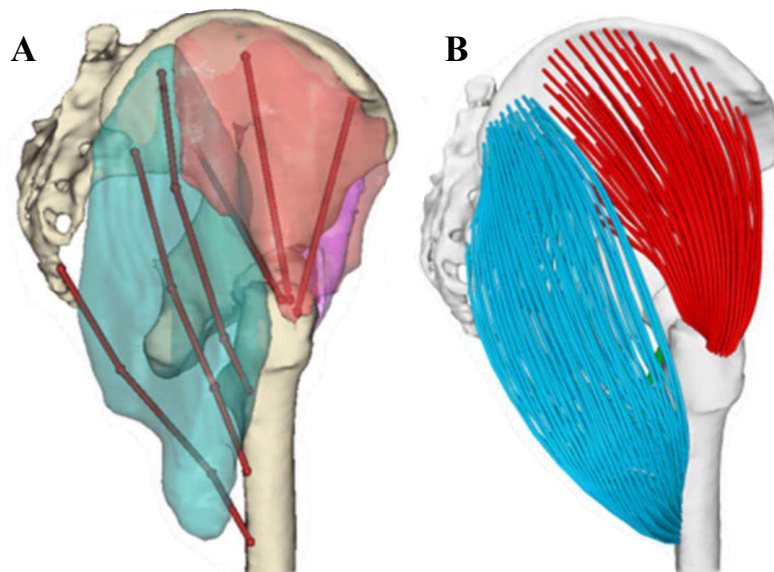


Figure 16 : Modèle filaire personnalisé par IRM du muscle *gluteus maximus* (bleu) et *gluteus medius* (rouge). A : Reconstruction par IRM du volume musculaire. Les trajectoires rouges représentent les lignes d'action d'un modèle générique communément modélisé pour ces deux muscles. Leur architecture est fréquemment discrétisée en trois lignes d'action distinctes. D'après Modenese et Kohout (2020).

Les autres travaux se sont principalement intéressés à la façon d'automatiser la création de ces modèles. Pour cela, une solution fut développée, consistant à déformer numériquement un modèle de référence très détaillé issu d'une segmentation IRM complète des structures d'intérêt, pour qu'elle corresponde aux images d'un nouvel individu dont les images ne sont pas segmentées. Cette déformation permet de transposer automatiquement les zones d'insertions et les trajets musculaires de la référence vers le nouvel individu (Scheys et al., 2009). Enfin, une autre approche présente dans la littérature peut consister à développer des surfaces de contournements personnalisées basées sur l'IRM ou d'autres outils d'imagerie, telle que la tomodensitométrie précédemment citée, en fonction des approches. Ces objets virtuels permettent de générer des surfaces personnalisées servant à individualiser la trajectoire et les bras de levier du modèle filaire (Arnold et al., 2000, 2001 ; Wang et al., 2025). Malgré tous ces avantages, l'IRM se distingue également par son coût élevé et son accessibilité restreinte la rendant particulièrement difficile à instaurer comme une pratique commune (Barber et al., 2009). Enfin, pour les raisons précédemment évoquées mais également à cause de l'espace réduit qu'elle impose à ses participants, cet outil n'est pas propice à l'examen de positions articulaires variées (Arnold et al., 2000).

L'échographie constitue la principale alternative en imagerie pour la mesure des structures musculo-tendineuses, et est de plus en plus utilisée pour sa flexibilité et son coût moindre comparé à l'IRM. L'échographie 3D, qui combine une sonde échographique avec un système d'analyse du mouvement, permet également de reconstruire la géométrie tridimensionnelle des muscles, et sa validité a largement été rapportée dans la littérature (Barber et al., 2009; Frouin et al., 2023; Haberfehlner et al., 2016; Noorkoiv et al., 2019; Ritsche et al., 2025). Cet outil a également été utilisé

pour mesurer les lignes d'action de certaines structures musculo-tendineuses (Kellis & Sahinis, 2022; Obst et al., 2014).

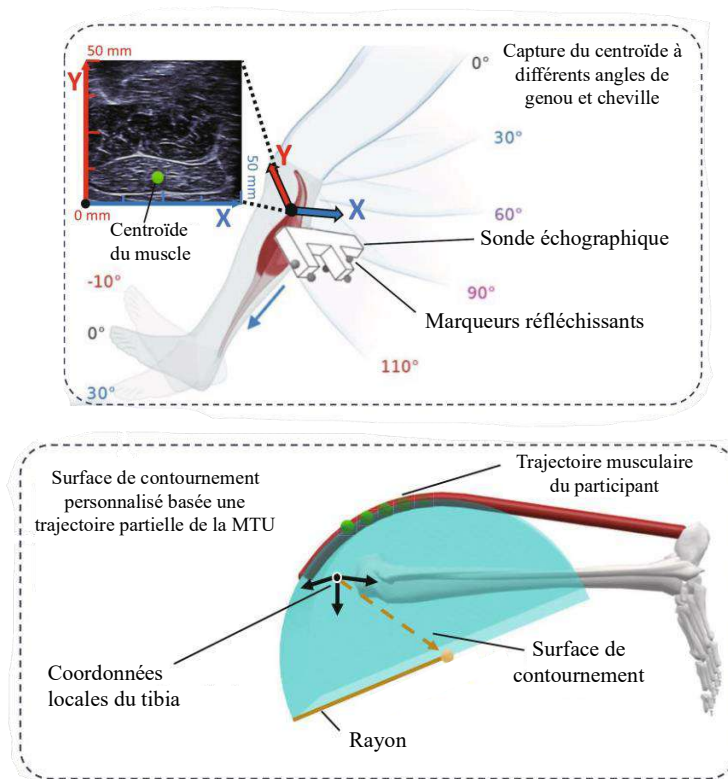


Figure 17 : Surface de contournement personnalisée du *gastrocnemius medialis* par échographie 3D. Le corps musculaire GM est scanné à plusieurs angles de genou et de cheville via la sonde équipée de marqueurs (encart supérieur). Les coordonnées du centroïde du muscle sont ensuite récupérées pour définir une surface de contournement personnalisé par optimisation (encart inférieur). Les points verts correspondent à la trajectoire spécifique au participant capturée lors de l'expérimentation. D'après Irani et al. (2025).

Par son accessibilité, l'échographie 3D offre une alternative non invasive très pertinente pour personnaliser de manière in vivo les modèles filaires des MTU au sein des modèles musculo-squelettiques. Contrairement à l'IRM, l'échographie est particulièrement propice à l'examen d'angles articulaires variés (e.g., Kellis et Sahinis, 2022). Elle a notamment déjà été appliquée à la personnalisation des trajectoires des

gastrocnemii (Irani et al., 2025). Dans le but d'améliorer la fidélité et la spécificité des bras de levier, par rapport à l'anatomie individuelle au cours de la flexion du genou, Irani et al. (2025) ont élaboré des surfaces de contournement personnalisées, capables d'épouser partiellement la courbure de la trajectoire de la MTU (Figure 17). À noter que cette méthode de personnalisation du modèle filaire des gastrocnémiens n'est que partielle, notamment car elle n'inclut pas la personnalisation des insertions, et que la trajectoire n'est individualisée que sur 25 % de sa longueur environ.

En conclusion, si le modèle filaire représente une simplification nécessaire pour l'analyse dynamique de la coordination musculaire, son utilisation sous une forme générique présente des limites importantes, notamment dans la modélisation des longueurs et bras de levier des MTU (Hausselle et al, 2014 ; Persad et al., 2021). La modélisation des MTU bi-articulaires, présentant deux bras de levier, est donc d'autant plus complexe. Une caractérisation plus réaliste de leurs comportements pourrait ainsi présenter des plus-values importantes. Le développement de méthodes de personnalisation basées sur les outils d'imagerie constitue donc une étape indispensable pour l'amélioration de la fidélité des simulations (Blemker et al., 2007). Parmi elles, l'échographie 3D se distingue comme un outil prometteur. Moins coûteuse et plus accessible que l'IRM, elle facilite la prise de mesures dans des configurations articulaires variées. Ces avancées permettront d'obtenir des estimations plus fiables et plus pertinentes des mécanismes sous-jacents au mouvement humain. Compte tenu des contraintes inhérentes au développement de ces nouvelles approches, la plupart des études ayant examiné le rôle fonctionnel des MTU au cours du mouvement à ce jour, reposent sur l'utilisation de modèles génériques.

Partie 2 - Synthèse

La revue des différentes approches de modélisation de l'unité muscle-tendon met en lumière un défi central : si le modèle filaire représente un compromis adéquat pour l'étude des coordinations musculaires à grande échelle, son application sous une forme générique échoue à capturer la variabilité anatomique interindividuelle et présente des biais dans l'estimation des longueurs et bras de levier des MTU. Cette limitation devient particulièrement critique lorsqu'il s'agit d'étudier les muscles bi-articulaires. Comme leurs rôles biomécaniques dépendent d'un équilibre géométrique subtil de leurs bras de levier au niveau des deux articulations qu'ils croisent, ils sont par nature les plus sensibles aux variations anatomiques que les modèles génériques négligent. Pour apprécier pleinement l'enjeu que pourrait représenter la personnalisation de ces modèles, il convient de comprendre les fonctions spécifiques que ces muscles sont censés remplir. La revue détaillée de leurs rôles biomécaniques qui suit vise à comprendre les enjeux fondamentaux justifiant le besoin de fidélité que cette thèse cherche à combler. La section suivante se consacre ainsi à l'exploration de ces fonctions, établissant le cadre théorique qui motive la problématique centrale de ce travail : la nécessité d'une modélisation personnalisée pour caractériser plus fidèlement ces muscles clés du mouvement humain.

Partie 3 : Rôles Biomécaniques des Muscles Bi-Articulaires dans le Mouvement Humain

Les muscles bi-articulaires, caractérisés par leur capacité à traverser et à influencer deux articulations adjacentes, représentent une caractéristique morphologique remarquable du système musculo-squelettique humain. Dans le cadre du membre inférieur, des exemples notables incluent le droit fémoral, les ischio-jambiers et le gastrocnémien. Leur disposition anatomique a historiquement suscité une profonde curiosité scientifique, car leur action simultanée sur deux articulations a souvent été perçue comme complexe, voire paradoxale, comparativement aux muscles mono-articulaires qui n'agissent que sur une seule articulation.

La compréhension du rôle de ces muscles est d'une importance capitale pour élucider les mécanismes sous-jacents aux mouvements humains complexes. La locomotion, les actions explosives, et le maintien de la posture impliquent une coordination complexe entre de multiples segments corporels et articulations. Il est émis l'hypothèse que les muscles bi-articulaires jouent un rôle central dans cette coordination (B. L. Prilutsky, 2000).

3.1 Fondements Historiques et Premières Conceptualisations

La morphologie des membres inférieurs, façonnée par des millions d'années d'évolution, présente de manière proéminente des muscles bi-articulaires qui s'étendent sur deux articulations adjacentes. Cette disposition anatomique suggère une signification fonctionnelle spécialisée, allant au-delà de celle des muscles mono-articulaires. Cependant, la compréhension précise de leur fonction dans le mouvement a historiquement été complexe, ce qui a incité à mener diverses études dans de multiples domaines de recherche.

L'intérêt pour les muscles bi-articulaires remonte à plusieurs siècles. Des pionniers tels que Léonard de Vinci ont reconnu leur potentiel de transfert d'énergie dans les conceptions robotiques dès la fin du XV^{ème} siècle, tandis que Borelli les associa à l'équilibre, décrivant déjà la dépendance du couple du genou par rapport à l'angle de la hanche et posant ainsi les bases d'une approche mécanistique au cours du XVII^{ème} siècle. Cette fascination précoce a jeté les bases d'une exploration continue de leurs rôles mécaniques (Schumacher et al. 2020). Au début du 20^e siècle, W.P. Lombard (1903) formula une "conjecture" qui allait profondément influencer le domaine. Il suggéra la capacité contre-intuitive d'un muscle bi-articulaire à étendre une articulation qu'il fléchit anatomiquement, souvent par co-contraction avec un antagoniste. Ce concept semblant paradoxal à première vue a stimulé une recherche biomécanique considérable. Les travaux de Duchenne (1885) et Hering (1897) avaient fait des observations similaires, notant la capacité des structures musculaires à stabiliser les articulations et à agir en tant que "pseudo-antagoniste".

3.2 Analyse des Mouvements Dynamiques et Débats Fondamentaux

La réinterprétation de la conjecture de Lombard (1903) par Kuo (2001) a permis de clarifier que ce phénomène semblant paradoxal était en réalité une conséquence des interactions biomécaniques complexes. La clé réside dans le fait que la direction du moment produit par un muscle n'est pas toujours équivalente à la direction du mouvement résultant. Cette compréhension transforme le paradoxe en un résultat biomécanique soulignant l'importance des interactions dynamiques et du couplage multi-articulaire plutôt qu'une simple relation univoque entre l'action dérivée de la classification anatomique et le mouvement articulaire. Une autre idée précoce, mais persistante, était que les muscles bi-articulaires pouvaient maintenir une longueur relativement constante en étendant une articulation tout en en fléchissant une autre,

ce qui leur permettait de maintenir un niveau de force important sur une plus grande amplitude de mouvement (Prilutsky, 2000). Les premières analyses quantitatives des variables cinétiques ont également émergé, jetant les bases de la compréhension du transfert de puissance. Elftman (1939a, 1939b, 1966) fut un pionnier en estimant quantitativement la puissance articulaire lors de la marche, mettant ainsi en évidence les propriétés de sommation des couples articulaires (Kuo, 2001).

La fin du XXème siècle a été marquée par des études approfondies sur le rôle des muscles bi-articulaires au cours de mouvements plus dynamiques, révélant des points de vue divergents qui allaient structurer une partie importante de la recherche ultérieure. L'étude de Pandy et Zajac (1991) sur les stratégies de coordination musculaire optimales dans le saut a permis de déterminer la contribution des différentes MTU à l'élévation du centre de masse. Leurs résultats ont montré que le *gastrocnemius* produisait un pic de puissance significatif lors des derniers instants précédents le décollage (Figure 18). Ils ont estimé que sa contribution à l'élévation totale du centre de masse lors d'un saut maximal pourrait atteindre jusqu'à 25% de la contribution musculaire totale, confirmant ainsi les observations effectuées par Bobbert et al. (1986). Cependant, une conclusion cruciale de cette étude, qui a initié un débat majeur, était que cette augmentation n'était pas due à la nature bi-articulaire du gastrocnémien contrairement à ce qui avait pu être avancé par d'autres groupes de recherche (e.g., Gregoire et al., 1984 ; Bobbert et al., 1986). Ils ont observé que la performance du saut dans leur simulation était similaire lorsque ce muscle était remplacé par un muscle mono-articulaire semblable agissant uniquement sur l'articulation de la cheville (Pandy et Zajac, 1991). Cette observation a mis en lumière une divergence fondamentale entre les groupes de recherche de Zajac et Van Ingen Schenau concernant une fonction perçue "unique" des muscles bi-articulaires dans le

transfert de puissance. Les conclusions de Pandy et Zajac suggéraient que, bien que les muscles bi-articulaires contribuent à la performance, leur mécanisme d'action pourrait ne pas être fondamentalement si différent de celui des muscles mono-articulaires, posant ainsi les jalons d'une controverse. Cette observation remettait directement en question l'hypothèse de Bobbert et van Ingen Schenau (1988) selon laquelle la performance du saut dépendait fortement des muscles bi-articulaires pour un transfert de puissance proximo-distal (Zajac, 1993).

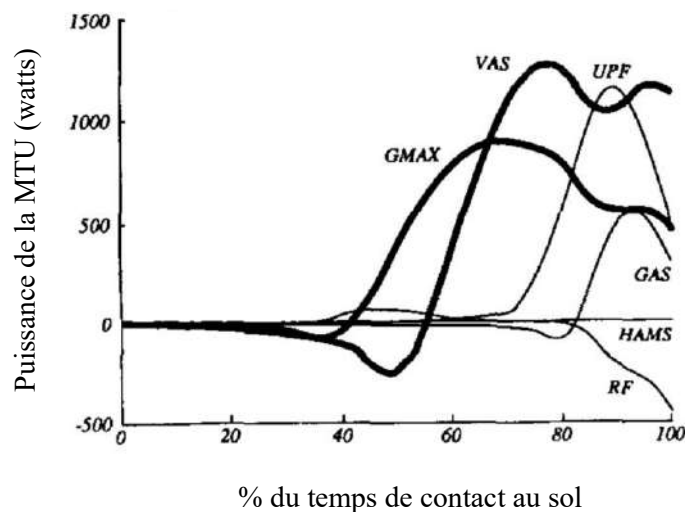


Figure 18 : Puissance mécanique générée par les MTU durant la phase de contact au sol d'un saut sans contremouvement. 100% correspond au dernier instant précédant la phase d'envol. Les muscles *gluteus maximus* (Gmax), *vastii* (VAS) et *fléchisseurs plantaires mono-articulaires* (UPF) sont les principaux producteurs d'énergie mécanique. Les *gastrocnemii* (GAS) y contribuent également de manière significative lors de l'instant précédant le décollage. D'après Pandy et Zajac (1991).

Pendant cette même période, Jacobs et Van Ingen Schenau (1992) ont étudié la coordination intermusculaire lors de la poussée de sprint. Ils ont observé un schéma de mouvement stéréotypé caractérisé par une synchronisation des muscles mono-articulaires au sein d'une séquence proximo-distale. De manière différente des

observations faites dans le saut, les ischio-jambiers et le droit fémoral ont montré une activité réciproque plus prononcée. Les auteurs ont émis l'hypothèse que ces muscles bi-articulaires transportent l'énergie produite par les muscles proximaux mono-articulaires vers les articulations distales, permettant une propulsion efficace du centre de masse. Ils ont également suggéré que ces muscles étaient responsables du contrôle de l'orientation des forces pour moduler la direction du mouvement (Jacobs et Van Ingen Schenau, 1992). Cette étude du groupe de Van Ingen Schenau a ainsi renforcé leur hypothèse sur le rôle spécifique des muscles bi-articulaires dans le transfert d'énergie et le contrôle directionnel de la force, ce qui contrastait directement avec les conclusions concomitantes de Pandy et Zajac (1991).

La compréhension des muscles bi-articulaires a été révolutionnée par l'introduction du concept de couplage dynamique, ou inertiel. En 1993, Zajac publia un article fondamental, expliquant que pour comprendre pleinement la coordination musculaire, il est impératif d'utiliser des modèles dynamiques directs (forward dynamic), car l'action des muscles est intrinsèquement complexe et ne peut pas simplement être déduite à partir de leur classification anatomique. La force générée par un muscle agit pour accélérer toutes les articulations dans un système multi-articulaire, même les segments sur lesquels ce muscle ne se trouve pas directement inséré. L'opération de transformation des moments articulaires en accélérations angulaires est dépendante des contraintes de la tâche ; tout comme la façon dont un muscle agit pour accélérer les articulations varie également d'une tâche à l'autre. Ce phénomène est attribué au "couplage dynamique" (ou couplage inertiel), où les forces d'inertie sont transmises via les forces de réaction articulaires (Zajac, 1993). Cela implique que pour coordonner le système musculo-squelettique, il est impératif de tenir compte de ces interactions dynamiques complexes, et/ou que le système musculo-squelettique est lui-même

conçu pour simplifier ces interactions, par exemple par le développement de muscles bi-articulaires. Autrement dit, les muscles bi-articulaires pourraient représenter une incorporation du contrôle au sein même du système musculo-squelettique. En permettant de simplifier la résolution des tâches de coordination, ils pourraient permettre une flexibilité accrue dans un système dont la dynamique est complexe et la redondance est élevée (Schumacher et al., 2020). Une conséquence critique de ce couplage dynamique est que les muscles bi-articulaires peuvent parfois accélérer l'une des articulations qu'ils traversent dans une direction opposée à leur classification anatomique ou au couple qu'ils produisent à cette articulation. Par exemple, les gastrocnémiens, anatomiquement classés comme fléchisseurs du genou, se trouvent en réalité contributeurs à l'accélération du genou en extension lors de la station debout (Zajac et Gordon, 1989). Ce mécanisme a fourni l'explication théorique fondamentale pour les actions contre-intuitives des muscles dans les systèmes multi-articulaires.

3.3 Synthèse et Approfondissement de la Compréhension

Le début du 21^{ème} siècle a marqué une période de convergence. Kuo (2001) a proposé une interprétation approfondie de la conjecture de Lombard à propos des muscles bi-articulaires (1903). Un argument central de Kuo (2001) était que la distinction entre mono- et bi-articulaires réside davantage dans la manière et l'étendue de leur contribution aux tâches que par des actions uniques. Cette approche quantitative a permis de formaliser l'idée que les muscles bi-articulaires ne sont pas fondamentalement uniques, mais présentent des différences de proportion dans leur contribution aux différentes dimensions de la tâche par rapport aux muscles mono-articulaires, marquant un changement conceptuel crucial vers une vision plus intégrée et synergique du système musculo-squelettique.

La conférence Borelli de Zajac (2002), intitulée "*Understanding Muscle Coordination of the Human Leg with Dynamical Simulations*", a également permis de synthétiser des principes unificateurs de la coordination musculaire, soulignant que les muscles coordonnent principalement les mouvements plurisegmentaires en redistribuant l'énergie mécanique entre les membres. Cette conférence a marqué une synthèse majeure, déplaçant l'attention des actions articulaires isolées vers le phénomène complexe et systémique de la redistribution de l'énergie segmentaire. Elle a fourni un cadre robuste pour comprendre comment les muscles mono- et bi-articulaires travaillent ensemble en synergie.

La recherche a continué d'affiner notre compréhension des muscles bi-articulaires, en continuant d'explorer les concepts tels que le contrôle de la direction du mouvement (Fukashiro et al., 2005) ou les transferts énergétiques (Bohm et al., 2025). L'état actuel de la recherche dans le domaine évolue au sein d'un triptyque robuste entre les concepts théoriques issus de modèles de simulation, les preuves expérimentales issues des études sur l'être humain et l'application expérimentale au travers de conceptions robotiques. Le consensus actuel tend à reconnaître que les muscles bi-articulaires ne sont pas catégoriquement uniques, mais offrent des rôles complémentaires et spécifiques à la tâche au sein d'un système musculo-squelettique dynamique et redondant. Ils représentent une incorporation mécanique du contrôle dont les fonctions sont directement intégrées au sein d'un système neuro-mécanique complexe dans le but d'améliorer la résolution des tâches et ainsi l'exécution finale du mouvement. Ces muscles sont par exemple cruciaux pour assurer l'équilibre du tronc, une fonction fondamentale pour la posture et la locomotion. Les muscles bi-articulaires de la cuisse, tels que le *rectus femoris* et les ischio-jambiers, contribuent de manière significative à la détection et au contrôle du moment angulaire du corps, ce qui est

indispensable pour maintenir l'équilibre postural (Figure 19).

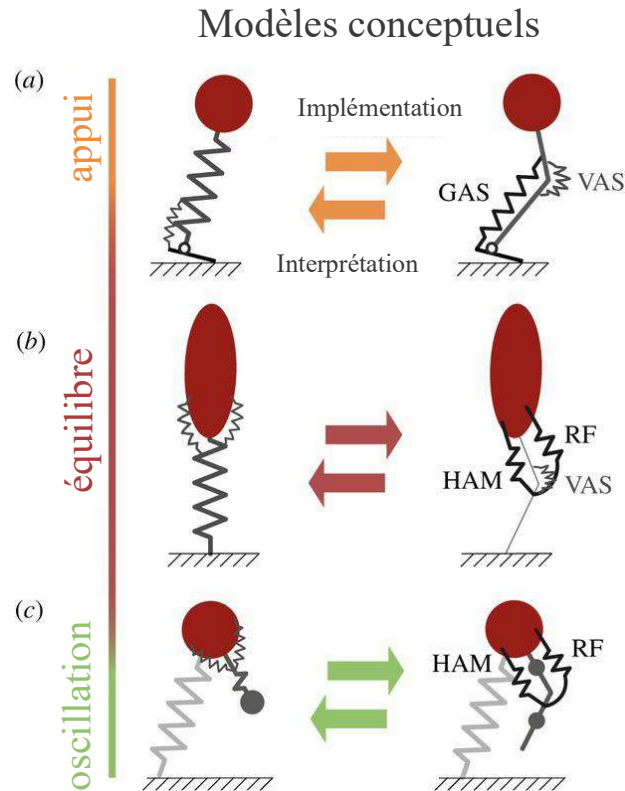


Figure 19 : L'implémentation de structures bi-articulaires permet d'expliquer les comportements observés dans les modèles conceptuels expliquant certaines sous-fonctions locomotrices. La figure montre les équivalences entre les modèles conceptuels (à gauche) et lorsque des structures bi-articulaires y sont implantées (à droite) pour les sous-fonctions d'appui (a), d'équilibre (b) et d'oscillation (c). HAM : Ischio-jambiers. RF : Rectus femoris. VAS : Vastii. D'après Schumacher et al. (2020).

Des travaux ont montré une activité dominante et constante de ces muscles en réponse à des perturbations de l'équilibre du haut du corps, tandis que les muscles mono-articulaires réagissent de manière irrégulière (Schumacher et al. 2020). La détection posturale est ainsi directement facilitée par les muscles bi-articulaires (ischio-jambiers et *rectus femoris*) de la cuisse. Leur avantage inhérent réside dans le ratio entre leurs bras de levier proximaux et distaux. En effet, ces muscles possèdent

des bras de levier plus importants au niveau de la hanche qu'au niveau du genou (Chen et Franklin, 2025). Cette caractéristique leur confère ainsi une sensibilité accrue aux variations angulaires du tronc, tout en conservant des informations kinesthésiques sur les segments distaux. Ils sont ainsi capables d'assurer une régulation efficace des couples articulaires par co-contraction grâce à une proprioception posturale simple et intégrée, complétant d'autres informations sensorielles. Ce rôle sensoriel et de régulation mécanique contribue en outre au phénomène d'incorporation du contrôle, où la structure musculo-squelettique fournit une rétroaction inhérente, réduisant la complexité du traitement neuronal requis pour un mouvement coordonné (Schumacher et al. 2020). Il apparaît ainsi plus pertinent de caractériser les muscles bi-articulaires par leurs fonctions. La fonction ou contribution d'un muscle dépend des interactions entre les contraintes cinématiques qui sont directement imposées par la tâche, de la position du muscle dans cette chaîne cinématique et de son anatomie (Prilutsky, 2000 ; Zajac, 2002). Bien que celles-ci varient donc conformément aux exigences de la tâche, il est possible de définir des fonctions transversales afin de mieux comprendre leur rôle dans le mouvement. La prédominance ou l'absence de ces fonctions dépendra alors directement des spécificités de chaque tâche.

3.3.1 Génération d'Énergie Mécanique

Dans les tâches de locomotion, bien que les muscles mono-articulaires tels que les vastes du quadriceps et le grand fessier soient globalement les principaux producteurs de travail, les muscles bi-articulaires peuvent également contribuer à la génération d'énergie mécanique en fonction des contraintes imposées par la tâche (Zajac, 2002). Des travaux ont montré que lors d'une tâche de pédalage d'intensité maximale les muscles bi-articulaires tels que les ischio-jambiers et le *rectus femoris* peuvent produire une quantité cumulée de travail équivalente à 13% de l'énergie mécanique

totale produite par les muscles. Cette quantité reste cependant bien inférieure à la quantité de travail produite par les *vastii* du quadriceps et le *gluteus maximus* (Figure 20) représentant un total de 55% du travail total produit par l'activité musculaire (Raasch et al., 1997). De la même façon, lors d'un saut vertical d'intensité maximale ces muscles mono-articulaires (*vastii* et *gluteus maximus*) sont responsables de la majeure partie du travail généré tandis que la quantité d'énergie mécanique produite par les muscles bi-articulaires de la cuisse se trouve proche de 10% (Pandy et Zajac, 1991).

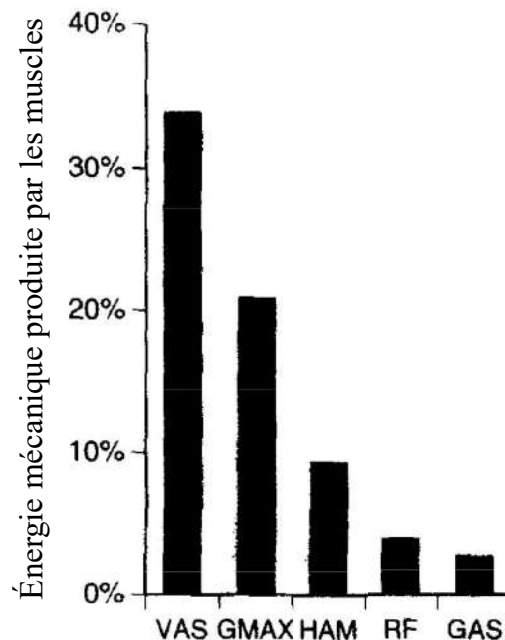


Figure 20 : Contribution des muscles à la production d'énergie mécanique musculaire totale lors d'une tâche de pédalage. VAS : *Vastii*. Gmax : *Gluteus maximus*. HAM : *Ischio-jambiers*. RF : *Rectus femoris*. GAS : *Gastrocnemii*. D'après Rasch et al. (1997).

En proportion, lors de la marche la quantité d'énergie mécanique nette produite est distribuée plus équitablement, par une conjonction de muscles mono- et bi-articulaires

tels que les fessiers, les ischio-jambiers, le soléaire, et les gastrocnémiens (Neptune et al., 2004). Pour autant il convient de noter que cela se produit dans un cadre (la marche) où la demande en énergie mécanique totale est faible. Bien que cette capacité à générer de l'énergie mécanique puisse être augmentée lorsque la tâche impose des contraintes de force plus élevées, cette augmentation reste plus importante pour les principaux muscles contributeurs mono-articulaires par rapport aux principaux contributeurs bi-articulaires (Lai et al., 2020). La génération d'énergie mécanique au sein du système musculo-squelettique apparaît ainsi comme le rôle prédominant des muscles mono-articulaires. D'un autre côté, le maintien d'une activité mécanique plus stable d'un point de vue absolu pour les muscles bi-articulaires entre des tâches maximales et sous-maximales suggère une contribution dont l'ampleur et la priorité sont différentes.

Le cas des muscles bi-articulaires de la jambe, les gastrocnémiens, relève d'une complexité différente avec des interactions supplémentaires dans la mesure où ils se trouvent en position d'intermédiaire avec l'environnement externe. Cette caractéristique leur permet ainsi de délivrer de manière rapide et directe une partie de la charge mécanique générée par le corps à l'environnement. En fonction des contraintes de la tâche, la quantité d'énergie mécanique qu'ils délivrent est soumise à beaucoup plus de variations. Lors des activités cycliques rapides comme le pédalage à vitesse élevée dont l'intensité est maximale, la production de puissance mécanique nette des gastrocnémiens peut se trouver faible et proche de celle qu'ils peuvent atteindre lors d'une activité cyclique d'intensité sous-maximale telle que la marche (Raasch et al., 1997; Lai et al. 2019). Pour autant, leur capacité à produire un travail mécanique peut se voir décuplée lors de tâches de saut verticaux maximaux, où l'un des déterminants primordiaux de la performance est de pouvoir maximiser la vitesse

angulaire du pied juste avant le décollage (Zajac, 2002).

3.3.2 Transfert et Redistribution d'Énergie Mécanique

Bien que les muscles mono-articulaires soient conceptualisés comme les principaux producteurs de puissance, la transmission de cette énergie à l'environnement externe est souvent indirecte et complexe. Dans le pédalage, seulement 44 % de l'énergie produite par les *vastii* et le grand fessier pendant la phase descendante est directement transmise à la manivelle (Figure 21). La plus grande partie (56 %) est initialement transmise aux segments des membres, ce qui souligne un processus de transmission de puissance en plusieurs étapes (Raasch et Zajac, 1997). L'énergie permettant la propulsion n'est pas seulement une question de capacité d'un muscle à générer de la force, mais aussi de son avantage mécanique et de son *timing* au sein d'un système multi-articulaire et d'une séquence cinématique complexe pour transmettre efficacement cette énergie à la tâche. La transmission directe de la force à l'interface externe (par exemple, une manivelle en pédalage) n'est pas toujours la voie la plus efficace pour coordonner un mouvement (Prilutsky, 2000). Cela implique que le système musculo-squelettique optimise la coordination en utilisant une stratégie où une partie de l'énergie est d'abord investie dans l'accélération de l'inertie des segments. Cette énergie stockée devient alors disponible pour un transfert ultérieur, souvent médiatisé par d'autres muscles à un moment plus propice. Les effets du couplage dynamique permettent aux muscles de coordonner activement le mouvement en générant des forces qui provoquent en réaction des accélérations segmentaires dans le corps entier, y compris dans les segments qu'ils ne traversent pas (Zajac, 1993).

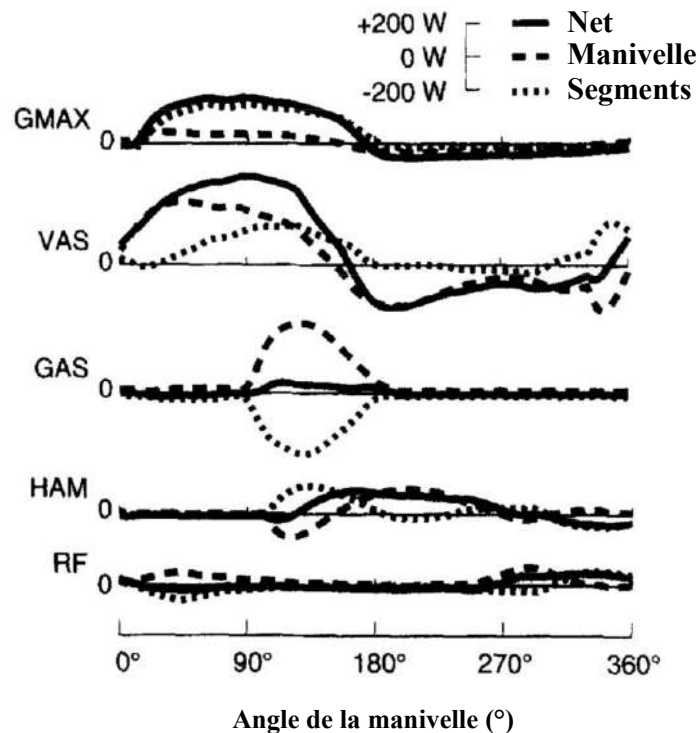


Figure 21 : Distribution de la puissance mécanique musculaire lors du pédalage. 0° = Manivelle au plus haut. Le pic de puissance négative pour les GAS en fin de phase de poussée ($90\text{-}180^\circ$), indique que l'énergie mécanique des segments est absorbée, et redistribuée dans la manivelle (courbe positive tiret) tandis que la contribution nette des GAS à la manivelle est faible (courbe trait plein). Pour le Gmax, les courbes indiquent que la majeure partie de l'énergie mécanique produite n'est pas directement appliquée à la pédale mais contribue plutôt à l'accélération des segments. L'énergie mécanique investie dans les segments peut ensuite être redistribuée par d'autres muscles à un moment plus favorable de la séquence cinématique (e.g. GAS). VAS : Vastii. Gmax : Gluteus maximus. HAM : Ischio-jambiers. RF : Rectus femoris. GAS : Gastrocnemii. D'après Rasch et al. (1997).

Ce réseau complexe de forces peut conduire certains muscles à produire une action dont la contribution est finalement essentiellement basée sur l'accélération de certains segments et la décélération d'autres dans le but de redistribuer le flux énergétique (mécanique) vers le segment accéléré (Schumacher et al., 2020). Les gastrocnémiens font partie des orchestrateurs clés du transfert d'énergie en pédalage. Ils provoquent

la décélération puissante du genou en fin de phase de poussée (Figure 21), ce qui, à son tour, transfère l'énergie de l'inertie des segments proximaux vers la manivelle. Des simulations montrent que les gastrocnémiens peuvent transférer beaucoup plus d'énergie à la manivelle qu'ils n'en produisent eux-mêmes. Ce phénomène permet d'assurer que l'énergie initialement produite par les extenseurs mono-articulaires soit efficacement transmise à la manivelle (Raasch et Zajac, 1997).

De façon similaire lors du saut, les extenseurs mono-articulaires proximaux sont activés en premier au sein d'une séquence proximo-distale leur permettant de développer la plus grande partie de l'énergie propulsive. Les muscles bi-articulaires transfèrent ensuite cette énergie segmentaire sans pour autant introduire beaucoup d'énergie mécanique au sein du système par eux-mêmes, à l'exception des gastrocnémiens qui permettent en plus de maximiser la vitesse au décollage (Zajac, 2002). L'adaptation de ces mécanismes de transfert en fonction des tâches fait l'objet de nombreuses recherches actuelles (Arampatzis et al., 2023; Bohm et al., 2025; Lai et al., 2019; Theodorakis et al., 2025).

3.3.3 Contrôle de la Direction et Fluidité du mouvement

De nombreux travaux mettent en évidence le rôle déterminant des muscles bi-articulaires dans l'orientation des forces et ainsi dans le contrôle de la direction du mouvement (Schumacher et al., 2020). En pédalage, l'action des principaux muscles mono-articulaires telle que la poussée de la pédale dans la phase d'extension reste invariable quel que soit le sens du pédalage. Au contraire, les muscles bi-articulaires de la cuisse inversent leur phasage lors d'un pédalage vers l'arrière pour s'adapter à la direction du mouvement (Neptune et al., 2000). Dans les sauts, la direction est contrôlée par une combinaison de l'orientation du tronc et des niveaux d'activation

relatifs des muscles bi-articulaires de la cuisse, qui aident à ajuster les couples de la hanche et du genou aux exigences de la tâche (détente verticale ou horizontale, voir Figure 22). Néanmoins, l'orientation du saut n'influence pas l'amplitude de l'activation des extenseurs mono-articulaires du genou (Fukashiro et al., 2005). Ainsi, les muscles bi-articulaires sont considérés comme des "ajusteurs précis" de la coordination (Zajac, 2002; Schumacher et al., 2020). Leur avantage intégré, inhérent aux ratios entre leurs bras de levier proximaux et distaux, leur confère des avantages intrinsèques pour la locomotion.

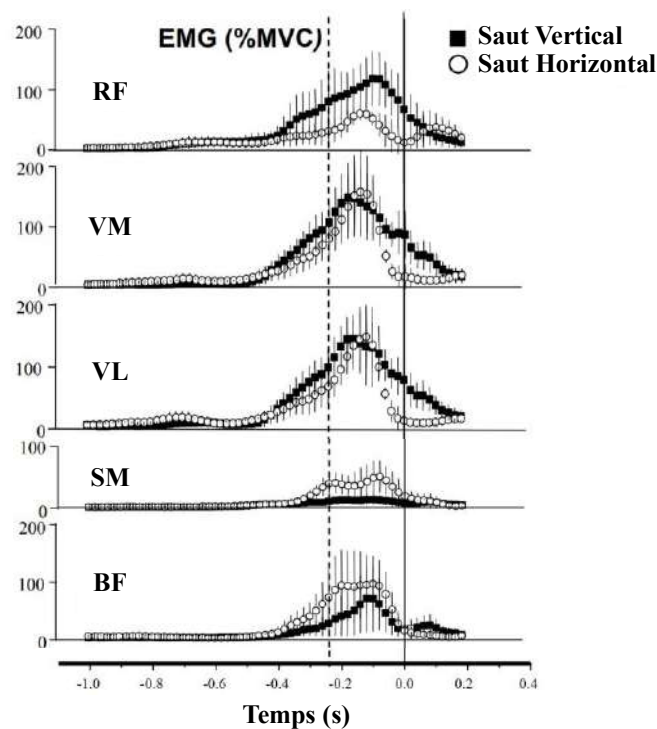


Figure 22 : Activité EMG des muscles mono- et bi-articulaires de la cuisse lors d'un saut vertical vs horizontal. Le pic d'activité EMG des muscles bi-articulaires (RF, SM, ST) est modulé par la direction du saut. L'amplitude du pic d'activité des muscles mono-articulaires (VL, VM) ne semble pas significativement affecté. La ligne verticale discontinue indique le début de la phase de poussée et celle continue représente l'instant de la phase d'envol. D'après Fukashiro et al. (2005).

Plusieurs études suggèrent que les muscles bi-articulaires, par leur contrôle sensible

des moments nets aux articulations lors de la marche, permettent de faciliter la manipulation de l'orientation des forces de réaction au sol tout en permettant le contrôle du moment angulaire (Dean & Kuo, 2009; Doorenbosch & Van Ingen Schenau, 1995; Sharbafi et al., 2018). Des observations similaires furent observées lors de tâches de sprints (Jacobs & Van Ingen Schenau, 1992). Cela suggère une allocation de tâches, où les sous-fonctions d'amplitude et de direction des forces peuvent être découplées et attribuées à des niveaux variables entre les muscles, fluidifiant ainsi les stratégies de contrôle. Cette flexibilité accrue contribue directement à la création d'un mouvement fluide (Raasch & Zajac, 1999). Cette capacité des muscles bi-articulaires à influencer simultanément plusieurs articulations avec des ratios spécifiques simplifie ainsi le problème de contrôle de l'orientation des forces pour le système.

3.3.4 Économie et Recyclage d'Énergie

La locomotion humaine, basée majoritairement sur un pattern de triple flexion/extension, implique bien souvent une synchronisation des allongements et raccourcissements des muscles entre les articulations. La configuration du membre inférieur dans le plan sagittal procure aux muscles bi-articulaires des atouts favorables pour leur efficacité. La flexion et l'extension du membre inférieur impliquent souvent le raccourcissement de ces muscles à une articulation, couplé simultanément à un allongement au niveau de l'articulation opposée. Cette organisation géométrique spécifique (i.e. configuration en zig-zag du membre inférieur dans le plan sagittal) a pour conséquence mécanique de minimiser leurs variations de longueurs et de vitesses des muscles bi-articulaires en comparaison aux muscles mono-articulaires, y compris lors d'efforts intenses comme le sprint en course à pied (Aeles et al., 2018) ou en pédalage (Robin, 2022 Thèse). Ce mécanisme, couplé aux phénomènes

d'interactions entre les muscles et les tendons, engendre une optimisation considérable du coût énergétique (métabolique) de la locomotion. Des travaux ont montré que les gastrocnémiens ne s'étiraient que légèrement pendant la phase d'appui de la marche, et que de plus, cet étirement se produisait essentiellement au niveau du tendon. Ce mécanisme permet ainsi aux fibres musculaires de fonctionner de manière quasi-isométrique (Fukunaga et al., 2001; Ishikawa et al., 2005). Cette observation s'est également vérifiée pour des conditions plus intenses où les vitesses et l'inclinaison du sol étaient augmentés (Farris & Sawicki, 2012; Lichtwark et al., 2007). Ces variations de longueurs et de vitesses plus faibles permettent aux fibres musculaires de la MTU d'agir dans des conditions plus favorables du point de vue des relations force-longueur et force-vitesse. Ce processus est avantageux dans le sens où le coût métabolique des contractions isométriques se trouve plus faible (Konno et al., 2025).

Si un muscle bi-articulaire était remplacé par deux muscles mono-articulaires, ces derniers devraient alors être activés et subir des contractions concentriques et excentriques pour un résultat mécanique similaire, mais à un coût énergétique supérieur (Wells, 1988). Autrement dit, cet ensemble contribue à l'économie globale du mouvement en réduisant la dépense énergétique. La variété apportée par les muscles bi-articulaires permet notamment au système d'éviter l'annulation des couples articulaires et de la puissance, ce qui augmente l'efficacité mécanique. Le transfert d'énergie qu'ils facilitent constitue un facteur clé pour améliorer l'économie. Lors de la phase de poussée de la manivelle en pédalage, les gastrocnémiens commencent par s'allonger au travers d'un régime excentrique puis terminent la phase de poussée par une action concentrique (Robin, 2022 Thèse). Cette action excentrique permet dans un premier temps d'assurer la décélération du genou en extension mais au prix d'une

absorption élevée de la puissance mécanique du système. L'arrangement bi-articulaire des gastrocnémiens permet alors d'agir tel un transformateur en recyclant une partie de l'énergie mécanique absorbée pour freiner le genou au sein de leurs structures élastiques. En outre, une grande partie de cet allongement s'opère au niveau des tendons et les faisceaux musculaires fonctionnent en régime quasi-isométrique. Cette énergie est ensuite restituée lors de l'action concentrique subséquente, achevant ainsi la phase de poussée de la manivelle (Robin, 2022 Thèse).

Des travaux ont aussi rapporté ce type de phénomène lors de tâches de sauts (Kurokawa et al., 2001, 2003; Fukashiro et al., 2006). Il a également été suggéré que ces mécanismes d'interactions entre les muscles et les tendons pourraient être à l'œuvre au niveau des ischio-jambiers (Anderson & Pandy, 1993). Ce processus de recyclage d'énergie met directement en lumière une caractéristique de l'efficacité biologique. Cela signifie que la performance globale et le coût métabolique de la locomotion ne sont pas seulement déterminés par la capacité brute de production de puissance des muscles, mais profondément par la manière dont le système gère intelligemment l'énergie mécanique déjà présente dans les membres en mouvement. De plus, il semblerait que la gestion de l'énergie mécanique s'adapte en fonction des conditions de force-vitesse d'un mouvement, permettant aux muscles de modifier leur fonction pour optimiser le résultat (Lai et al., 2020). Cela témoigne d'une optimisation évolutive profonde de l'architecture musculo-squelettique pour la gestion dynamique de l'énergie.

3.3.5 Équilibration et Prévention

L'un des enjeux primordiaux lors de la locomotion est de pouvoir assurer la stabilité du système. La gestion de l'équilibre s'effectue notamment par le biais d'un ensemble de

capteurs proprioceptifs logés au sein des structures musculaires et tendineuses (Schumacher et al., 2020). Comme précédemment mentionné, les muscles bi-articulaires offrent l'opportunité unique de pouvoir capter et gérer l'information se trouvant à deux articulations simultanément. De plus, cela s'effectue au travers d'une mécanique intégrée par des ratios de bras de levier spécifiques entre les articulations proximale et distale qu'ils croisent. Cette architecture permet notamment de sécuriser l'équilibration du tronc qui est primordiale (Schumacher et al., 2020). En contribuant explicitement au contrôle du moment angulaire pour l'équilibre postural, les muscles bi-articulaires se trouvent intrinsèquement liés à l'équilibre et à la stabilité du corps. Lors de simulations dans le plan sagittal, les ischio-jambiers, le droit fémoral et les gastrocnémiens furent notamment identifiés comme les muscles les plus essentiels afin de pouvoir générer les vecteurs d'accélération de base nécessaires à la stabilité posturale, en particulier dans des situations de force musculaire réduite (Kuo & Zajac, 1993). Leurs rôles dans la régulation posturale pourraient même s'étendre plus loin. En recouvrant des surfaces segmentaires plus importantes par un contact direct avec 3 segments, ils pourraient fournir des informations sur l'orientation et la longueur du membre inférieur en termes de coordonnées globales, simplifiant ainsi la coordination et la gestion de l'équilibre (Schumacher et al., 2020). En plus de cet impact global sur la coordination et grâce au couplage des articulations adjacentes qu'ils permettent, les muscles bi-articulaires jouent également un rôle crucial dans la sécurisation du membre inférieur en prévenant les hyperextensions articulaires induites par sa configuration en zig-zag. Ce phénomène est particulièrement marquant lors du pédalage à haute intensité où les gastrocnémiens contrôlent par exemple la décélération du genou lors de son extension par un régime excentrique important (Robin, 2022). Par leur action redondante et complémentaire de celles des muscles

mono-articulaires, ils renforcent la résilience du système musculo-squelettique multi-articulaire. Ils contribuent ainsi à la stabilité et à un maintien robuste des articulations entre les différents segments. Enfin, il semblerait que les muscles bi-articulaires jouent un rôle crucial dans le transfert d'énergie mécanique des segments distaux aux proximaux dans le but de dissiper l'énergie dans les muscles mono-articulaires proximaux plus volumineux. C'est le cas, par exemple, lors des tâches d'atterrissage, où les capacités de freinage (dissipation) sont vitales pour maintenir l'intégrité du système (B. I. Prilutsky & Zatsiorsky, 1994).

La fonction musculaire n'est pas simple ; une seule contraction musculaire peut avoir des effets contre-intuitifs sur plusieurs articulations et segments. Un grand nombre des observations précédemment citées se trouvent par ailleurs confirmées au travers d'expérimentations en robotique (pour revues Junius et al., 2017 ; Schumacher et al., 2020). Il semble ainsi important de comprendre comment peut s'effectuer le contrôle d'un système aussi complexe et dynamiquement couplé pour produire des mouvements précis et efficaces. La coordination ne consiste donc pas à contrôler les muscles et les articulations de manière isolée. Elle consiste plutôt à exploiter une dynamique globale et complexe pour une génération et une direction efficace de la force, en exploitant le couplage dynamique et les propriétés mécaniques inhérentes du système musculo-squelettique. Les muscles bi-articulaires en sont des exemples frappants : leur capacité à influencer deux articulations simultanément les rend idéaux pour coordonner la dynamique inter-segmentaire, gérer les flux d'énergie mécanique et diriger l'orientation du mouvement en complément de la contribution des muscles mono-articulaires.

Partie 3 - Synthèse

Bien que la plupart des fonctions musculaires pourraient être effectuées par des muscles mono-articulaires indépendants, la présence des muscles bi-articulaires témoigne d'un résultat stratégique de la gestion de cette dynamique sophistiquée. Cette compréhension déplace fondamentalement l'attention du contrôle moteur d'une perspective purement neuronale à une perspective neuromécanique, où la structure morphologique du corps fait partie intégrante de la solution de contrôle (incorporation du contrôle). Sur le plan clinique et de la biomécanique appliquée, la poursuite de la recherche sur ces principes est cruciale. Cependant, le développement de modèles computationnels plus sophistiqués, indispensable pour démêler ces mécanismes, se heurte à un obstacle majeur : leur nature majoritairement générique. Comme ce cadre théorique l'a souligné, les fonctions complexes des muscles bi-articulaires sont intimement liées à leur géométrie (points d'insertion, trajectoires, bras de levier), une géométrie qui présente une variabilité interindividuelle considérable. L'utilisation de modèles génériques, même mis à l'échelle, ignore cette variabilité et risque non seulement de produire des estimations imprécises, mais surtout de masquer ou de déformer l'interprétation des stratégies neuromécaniques réelles. C'est précisément à l'intersection de ce besoin de fidélité et des limites des approches actuelles que se situe la contribution de cette thèse. Elle postule que la clé pour déverrouiller une compréhension plus profonde de ces muscles réside dans la personnalisation des modèles, en intégrant l'anatomie tridimensionnelle de chaque individu. Cette démarche, rendue possible par des outils d'imagerie accessibles comme l'échographie 3D, vise à dépasser les approximations des modèles génériques.

Chapitre 2 : Problématique et Objectifs de la Thèse

Alors que les muscles bi-articulaires jouent des rôles cruciaux et sophistiqués dans le mouvement humain, notamment dans la gestion de l'énergie mécanique et la modulation fine de la coordination, notre capacité à étudier ces fonctions *in vivo* est limitée par les outils de modélisation actuels. La modélisation musculosquelettique, et en particulier l'approche basée sur les modèles filaires s'est imposée comme un outil préférentiel pour son efficacité calculatoire, permettant de simuler la coordination de l'ensemble des muscles du membre inférieur lors de tâches complexes. La démocratisation de ces outils d'analyses du mouvement s'est traduite par le développement de nombreux logiciels de simulation au fil des années, tel que SIMM (Delp et al., 1990), Anybody (Damsgaard et al., 2006), Visual 3D (C-Motion Inc.), ou encore Adams (MSC Software) et son *plug-in* lifemod. Parmi eux, OpenSim (Delp et al., 2007), s'est imposée comme une référence pour son approche *open source*. Cependant, la puissance de ces simulations repose sur la fidélité du modèle anatomique utilisé. Or, la grande majorité des recherches s'appuie sur des modèles génériques. Bien que ces modèles aient constitué un premier cadre ayant permis d'améliorer notre compréhension globale des mécanismes sous-jacents de la coordination musculaire, cette procédure implique nécessairement une réduction de la fidélité biologique. Cette simplification n'est pas seulement une source d'imprécision ; elle peut être fondamentalement trompeuse. En imposant une anatomie générique, ces modèles contraignent les simulations à trouver des stratégies de coordination qui peuvent ne correspondre à aucun comportement réel des individus, même chez une population saine typique (Akhundov et al., 2022). Pour les MTU bi-articulaires, dont l'action mécanique dépend notamment d'un équilibre géométrique précis des bras de levier aux deux articulations, cette simplification est d'autant plus problématique. Face

à ce constat, il existe un besoin critique de développer et de valider des méthodes de personnalisation qui permettent de construire des modèles plus fidèles en intégrant l'anatomie tridimensionnelle individuelle. L'imagerie médicale constitue une voie tout indiquée dans le but d'acquérir ces données spécifiques aux individus de manière non invasive (Blemker et al., 2007). Parmi elles, l'échographie 3D est une technique d'imagerie en plein essor, offrant une opportunité prometteuse étant donné son accessibilité, son moindre coût, et sa capacité à permettre les acquisitions dans des positions articulaires variées (Barber et al., 2009). Ainsi, l'enjeu est de pouvoir déterminer si une personnalisation basée sur cet outil d'imagerie pourrait permettre de dépasser les limites des approches génériques des muscles bi-articulaires lors de tâches motrices complexes.

L'objectif de cette thèse est donc de développer et valider une approche de modélisation musculosquelettique personnalisée basée sur l'échographie 3D dans le but de caractériser avec une précision accrue le comportement des unités muscle-tendon bi-articulaires du membre inférieur lors de tâches de propulsion variées. Pour ce faire, quatre études spécifiques ont été mises en place.

L'étude #1 a pour but de tester la validité de la modélisation filaire des principales MTU bi-articulaires du membre inférieur, implémentée dans OpenSim. Pour ce faire, la longueur du *semimembranosus*, *semitendinosus*, *biceps femoris*, *rectus femoris*, et des *gastrocnemii* fut mesurée à plusieurs angles articulaires par échographie 3D. Ces mesures constituaient la méthode de référence à laquelle étaient confrontées les longueurs de MTU mesurées simultanément à partir d'un modèle musculosquelettique générique. Le second enjeu de cette étude était de développer et valider une première version de modèles personnalisés, à partir des données recueillies, en y intégrant les points d'insertion et trajectoires musculo-tendineuses spécifiques aux

participants.

L'étude #2 vise à accroître l'opérationnalité de ces modèles, par la création d'une méthode de calibration des bras de levier, permettant d'étendre la fidélité biologique des modèles personnalisés au-delà des amplitudes articulaires mesurées par échographie 3D, et à partir d'une seule mesure d'imagerie par MTU.

L'étude #3 s'attache à mettre en application les modèles personnalisés développés et à évaluer leurs effets dans un cadre standardisé. Le mouvement de pédalage ayant été largement investigué dans la littérature, il offre un cadre contrôlé parfaitement propice à la manipulation des contraintes de la tâche, et l'évaluation des effets de notre approche. Nous avons donc cherché à comparer les résultats obtenus par les modèles basés sur l'échographie 3D à ceux d'un modèle générique lors de tâches de pédalage variées, incluant un éventail de profils allant de la population générale à l'athlète de haut niveau en cyclisme.

L'étude #4 s'intéresse à employer cette approche de modélisation personnalisée dans un cadre exploratoire. Nous avons cherché à investiguer les stratégies d'adaptation des muscles bi-articulaires au sein d'un paradigme de tâches de propulsion, modulant tantôt les contraintes force-vitesse du mouvement ou bien sa direction.

Sur le plan méthodologique, il s'agit de développer et valider un flux de travail complet pour la personnalisation de modèles musculo-squelettiques à partir de l'échographie 3D. Sur le plan fondamental, en dépassant les limites des approches génériques, ce travail vise à fournir une caractérisation plus fine et fidèle du comportement des muscles bi-articulaires et spécifiques à chaque individu.

Chapitre 3 : Étude #1

Muscle-Tendon Unit Length Measurement Using 3D Ultrasound in Passive Conditions: OpenSim Validation and Development of Personalized Models.

Publication associée : *Guenanten H, Retailleau M, Dorel S, Sarcher A, Colloud F, Nordez A. (2024). Muscle-Tendon Unit Length Measurement Using 3D Ultrasound in Passive Conditions: OpenSim Validation and Development of Personalized Models. Ann Biomed Eng. Apr;52(4):997-1008.*

Étude #1 Résumé

Cette étude a examiné la validité de l'utilisation d'OpenSim pour mesurer la longueur de la MTU des muscles bi-articulaires du membre inférieur dans plusieurs postures (raccourcie, allongée, une combinaison de raccourcissement et d'allongement impliquant les deux articulations, neutre et debout) en utilisant l'échographie 3D, et a proposé de nouveaux modèles personnalisés. La longueur de la MTU a été mesurée sur 14 participants et 6 muscles bi-articulaires (SM, ST, BF, RF, GM et GL), dans 5 à 6 postures. La longueur de la MTU a été calculée à l'aide d'OpenSim avec trois modèles différents : OS (le modèle générique OpenSim mis à l'échelle), OS + INSER (OS avec insertions de MTU personnalisées par échographie 3D), OS + INSER+ PATH (OS avec insertions et trajectoire de MTU personnalisées par échographie 3D). Des différences significatives de longueur de MTU ont été trouvées entre les modèles OS et 3D US pour le RF, le GM et le GL (de -6,3 à 10,9 %). Des effets non significatifs ont été rapportés pour les ischio-jambiers, notamment pour le ST (-1,5 %), le BF (-1,9 %), et le SM (-3,4 %, $p = 0,049$). Le modèle OS+ INSER a réduit l'ampleur du biais de 4 % en moyenne pour le RF, le GM et le GL. Le modèle OS + INSER+ PATH a montré les biais les plus faibles dans les estimations de longueur, les rendant négligeables et non significatifs pour toutes les MTU (c'est-à-dire $\leq 2,2$ %). Un protocole d'échographie 3D a été développé et validé pour estimer la longueur de la MTU à partir d'un nombre limité de mesures, ouvrant ainsi de nouvelles perspectives pour la personnalisation des modèles musculo-squelettiques à l'aide de dispositifs peu coûteux.

Mots-clés : *Cinématique inverse · Modélisation spécifique au participant · Muscle bi-articulaire · Ischio-jambiers · Droit fémoral · Gastrocnémiens*



Muscle-Tendon Unit Length Measurement Using 3D Ultrasound in Passive Conditions: OpenSim Validation and Development of Personalized Models

Hugo Guenanten^{1,2} · Maëva Retailleau^{1,3} · Sylvain Dorel¹ · Aurélie Sarcher¹ · Floren Colloud³ · Antoine Nordez^{1,4,5}

Received: 7 July 2023 / Accepted: 26 December 2023
© The Author(s) under exclusive licence to Biomedical Engineering Society 2024

Abstract

This study investigated the validity of using OpenSim to measure muscle-tendon unit (MTU) length of the bi-articular lower limb muscles in several postures (shortened, lengthened, a combination of shortened and lengthened involving both joints, neutral and standing) using 3D freehand ultrasound (US), and to propose new personalized models. MTU length was measured on 14 participants and 6 bi-articular muscles (*semimembranosus* SM, *semitendinosus* ST, *biceps femoris* BF, *rectus femoris* RF, *gastrocnemius medialis* GM and *gastrocnemius lateralis* GL), considering 5 to 6 postures. MTU length was computed using OpenSim with three different models: OS (the generic OpenSim scaled model), OS + INSER (OS with personalized 3D US MTU insertions), OS + INSER + PATH (OS with personalized 3D US MTU insertions and path obtained from one posture). Significant differences in MTU length were found between OS and 3D US models for RF, GM and GL (from -6.3 to 10.9%). Non-significant effects were reported for the hamstrings, notably for the ST (-1.5%) and BF (-1.9%), while the SM just crossed the alpha level (-3.4%, $p = 0.049$). The OS + INSER model reduced the magnitude of bias by an average of 4% for RF, GM and GL. The OS + INSER + PATH model showed the smallest biases in length estimates, which made them negligible and non-significant for all the MTU (i.e. $\leq 2.2\%$). A 3D US pipeline was developed and validated to estimate the MTU length from a limited number of measurements. This opens up new perspectives for personalizing musculoskeletal models using low-cost user-friendly devices.

Keywords Inverse kinematics · Participant-specific modeling · Bi-articular muscle · Hamstrings · Rectus femoris · Gastrocnemii

Associate Editor Joel Stitzel oversaw the review of this article.

Hugo Guenanten and Maëva Retailleau have contributed equally to this work.

✉ Antoine Nordez
antoine.nordez@univ-nantes.fr

¹ Nantes Université, Movement - Interactions - Performance, MIP, UR 4334, 44000 Nantes, France

² Institut Pprime, CNRS, Université de Poitiers, ISAE-ENSMA, UPR 3346, 86360 Chasseneuil-du-Poitou, France

³ Arts et Métiers Institute of Technology, Institut de Biomécanique Humaine Georges Charpak, 75013 Paris, France

⁴ Institut Universitaire de France (IUF), Paris, France

⁵ 23, rue du Recteur Schmitt Bât F0 - BP 92235, 44322 Nantes Cedex 3, France

Introduction

Understanding muscle function during movement generation remains a great challenge. Tracking changes in the muscle-tendon unit (MTU) length is a useful way to improve our understanding of the contraction modalities (i.e. eccentric, concentric and/or isometric) that can take place during different tasks. It can also be very relevant for providing training recommendations, as was recently done in alpine skiing [1]. Such tracking can also be used to analyze muscle-tendon interactions, if coupled with ultrasound measurements of fascicle length during different activities, such as walking, running [18] and jumping [15, 17]. MTU length is also important for estimating muscle forces from MTUs modeled as a Hill-type model [25, 29].

Anthropometric models were developed to calculate MTU length using both joint angles and external body segment length [12, 14]. More sophisticated approaches,

such as those using OpenSim or Anybody, involve scaling a generic skeleton using coordinates of body markers obtained using a 3D motion capture system [6, 7]. Both approaches are based on MTU insertions derived from cadaveric data and a linear interpolation of muscle path between insertions. However, cadaveric data are often obtained on the elderly, so the question remains of whether these models can fit a broader range of the population. While the mean pattern may be accurate, there is a high probability that these models cannot adequately describe inter-individual variability. Thus, Persad et al. [21] reported differences of up to 22% between *gracilis* MTU length assessed by dissection compared with OpenSim modeling. Although this analysis was only performed for a single muscle, it highlights the need to assess the validity of these models for measuring MTU lengths and changes in length.

As imaging techniques can be used to assess the anatomical properties of muscles, some previous studies have already incorporated personalized MTU insertion points from magnetic resonance imaging (MRI) measurements [2, 5, 19, 24], which improve the prediction of musculoskeletal parameters. However, the influence of muscle trajectory has not yet been investigated. In addition, due to the restricted number of positions possible in MRI, this technique cannot easily be used to study the influence of joint angles on MTU length. 3D ultrasound (US) can be considered an alternative to overcome these limitations, having been previously validated against MRI for the measurement of bi-articular muscle and tendon morphology [3, 11]. However, to our knowledge, this technique has not been used to measure MTU length or to assess the effect of various joint angles compared with modeling predictions.

The first aim of this study was to assess the MTU length and change in length of the main bi-articular muscles of the lower limb, using 3D US across various different joint configurations (shortened, lengthened, a combination of shortened and lengthened involving both joints, neutral and standing), and to compare these measurements with the predicted results of a commonly used generic model in OpenSim [22]. We focused these analyses on the *semimembranosus* (SM), *semitendinosus* (ST), *biceps femoris long head* (BF), *rectus femoris* (RF), *gastrocnemius medialis* (GM) and *gastrocnemius lateralis* (GL). These muscles were chosen due to their bi-articular nature, which makes it harder to predict changes in length due to the concomitant situation (i.e. rotation and position) of the adjacent segments (i.e. pelvis, femur, tibia and foot) where the muscle has its proximal and distal insertions. Considering that the OpenSim model is accurate for a 'typical' participant, we hypothesized that it would provide unbiased mean MTU length estimations. However, since individuals differ from the typical participant used to develop the model, we expected large errors for some

participants and thus that inter-individual variations would not be correctly taken into account by the model.

The second aim was to develop participant-specific OpenSim models, based on 3D US measurements of insertions and paths. It was expected that the personalization process would greatly improve the inter-individual variation errors compared with the generic OpenSim model.

Materials and methods

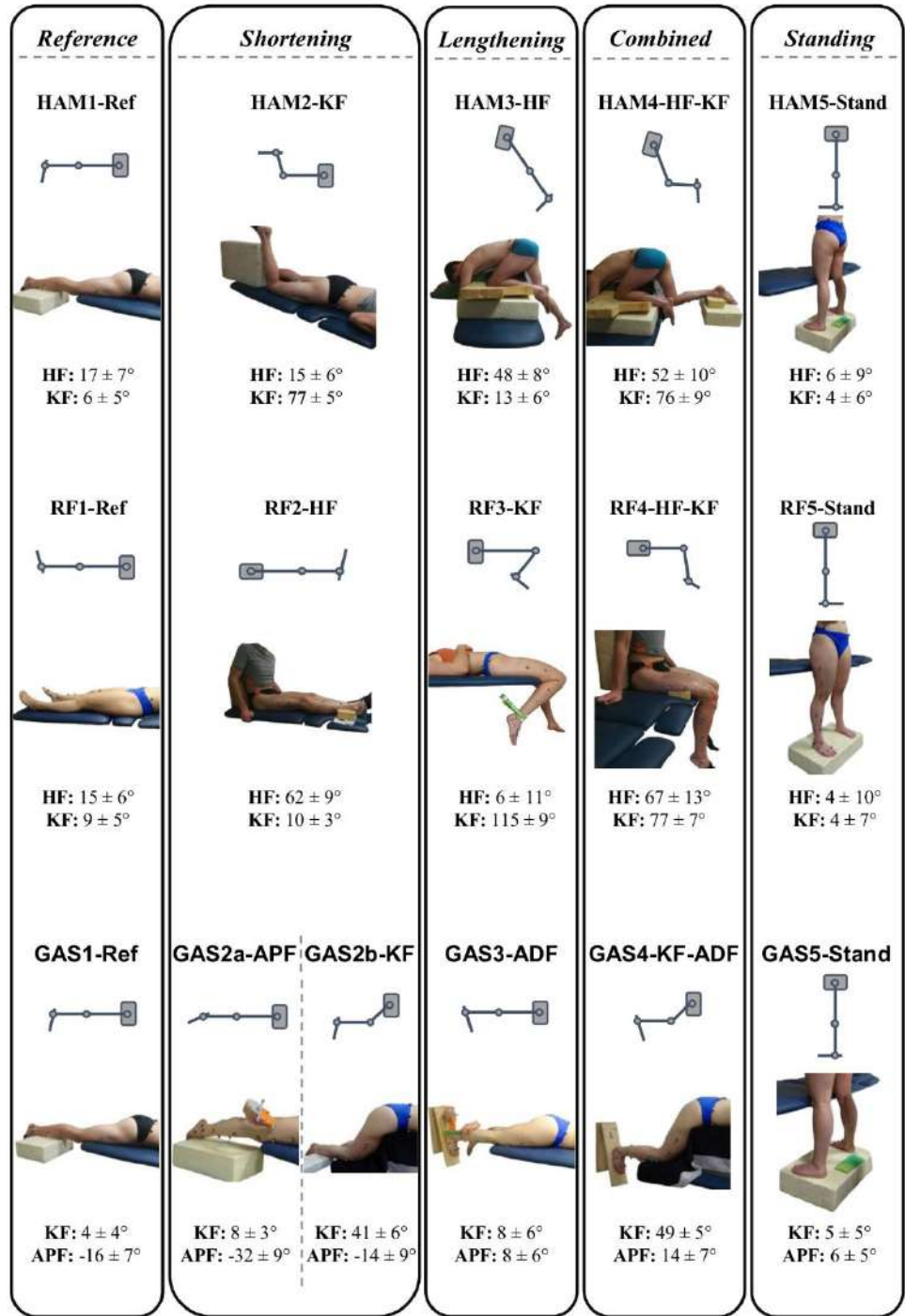
Participants

Fourteen healthy participants (8 males and 6 females, age 26.5 ± 3.0 years, height 174.0 ± 10.0 cm, mass 72.4 ± 18.6 kg) volunteered to take part in this study and provided informed consent prior to participation, in accordance with institutional guidelines set by the Declaration of Helsinki (World Declaration of Helsinki, 2013). Inclusion criteria were to be older than 18 years old and to practice a physical activity. (ranging from daily strength training to very low weekly activity). Exclusion criteria were to have had any lower limb surgery, recent (< 1 year) injury, or any contraindication to the practice of physical activity. All procedures were approved by the local Ethics Committee (CERNI no 03122021-2).

Experimental procedure

Participants took part in one session that combined data acquisition for musculoskeletal modeling and 3D US imaging. They were equipped with 35 reflective markers, which were placed on the pelvis (8), right femur (9), right tibia (8), right foot (7) and left femur (3) [23]. An optoelectronic motion capture system (10 cameras Optitrack Flex 13, NaturalPoint, USA) was used to measure the 3D coordinates of the markers in space at 60 Hz. After the Optitrack calibration process, the mean tracking error of the markers was estimated at 0.310 mm. Participants performed functional movements (right and left hip circumduction without pelvis motions, maximal right knee and ankle flexions-extensions, as well as describing circles with the knee during a static forward lunge) to assess joint centers using the SCoRE method [9]. They also performed a standing static trial designed to scale their anatomical posture to the generic musculoskeletal model. Afterwards, they were placed in 16 different static positions inducing different hip, knee and ankle angles (Fig. 1). These positions were chosen to allow the ultrasound probe to scan the entire MTU lengths of the hamstrings, RF and *gastrocnemii*, while keeping each of the markers of interest visible and allowing the participant to hold the joint angles without having to apply any force. For each MTU,

Fig. 1. Hip, knee and ankle joint angles in each position. *HF* hip flexion, *KF* knee flexion, *APF* ankle plantar flexion



the first position was a lying passive condition with joints relaxed (HAM1-Ref, RF1-Ref, and GAS1-Ref). Compared with the first position, the second was a shortening passive condition achieved by moving one joint (HAM2-KF, RF2-HF, GAS2a-ADF and GAS2b-KF). The third position was a lengthening passive condition achieved by moving the other joint (HAM3-HF, RF3-KF and GAS3-ADF). The fourth position was a passive condition that combined

simultaneous shortening and lengthening by moving both joints (HAM4-HF-KF, RF4-HF-KF and GAS4-KF-ADF). The fifth position was standing upright (HAM5-Stand, RF5-Stand, GAS5-Stand), which was the only position where participants had to produce a small amount of force to keep their balance. After being placed in each position, participants' MTUs were scanned using 3D US.

3D Ultrasonography

All the information needed to implement the 3D US scanning performed in the present study are described in detail in the supplementary materials of a previous paper [11]. Two-dimensional B-mode US images were collected using a US scanner (Aixplorer version 12.3, SuperSonic Imagine, Aix-en-Provence, France) with a 10–2 linear probe (40-mm field of view; Vermon, Tours, France). Image depth was set at 6.5 cm and US images were recorded using a video grabber (ElGato Cam Link; Corsair Components; Fremont, CA). The situation of the probe (position and orientation) was assessed by tracking a 3D-printed rigid body with four markers attached to the probe, using the Optitrack motion capture system. Data from the US images and motion capture system were streamed and synchronized using the open source software PlusServer (Public software library for US imaging research; v. 2.8.0; Kingston, Canada) [27], and recorded using the open source software 3D Slicer (slicer.org ; v. 4.10.1; Perth, Australia) [10, 27].

Temporal and spatial calibration were performed using 3D Slicer, as previously described [11]. All the 3D US processes and analyses were performed by an operator experienced in the use of the US technique for the lower limb.

For each muscle, proximal and distal insertions were identified using 2D ultrasound. For the RF, these were the anterior inferior iliac spine and base of the patella, while the patellar tendon was not considered because the musculoskeletal model used did not consider it. For the GM and GL, the insertions were the proximal surfaces of the lateral and medial condyles of the femur, as well as the calcaneus osteotendinous junction, were identified. For the proximal insertions of the three bi-articular hamstring heads, the ischial tuberosity was identified. The distal insertions were also identified for each hamstring: the posteromedial corner of the tibia (just below the joint line) for the SM, the *pes anserinus* for the ST [30], and the fibular head for the BF.

Then, 3D US sweeps were performed at a constant speed in the transverse plane. We used a copious amount of gel between the transducer and the skin to ensure that the US image was not distorted due to tissue compression. When the structure of interest was not easily visible (e.g. the ischial tuberosity in some cases), a mark was digitized directly on a specific tracked US image to indicate the structure location and thus aid identification within the 3D reconstruction. Volume reconstruction was performed for each MTU, while their length was calculated in each position using 3D Slicer software (v. 4.10.1). The full MTU path was assessed by calculating the centroid of muscle and tendon cross-sectional area every 2 cm [20]. The length was then calculated as the sum of the cumulative distances, between successive 3D centroid points.

Five participants (age 26.2 ± 1.6 years, height 181.4 ± 6.2 cm, mass 85.2 ± 20.4 kg) returned on a second day so we could examine the reliability of the reference position for each muscle, which was done using the same process as for the first measurements. These participants were chosen for their wide range of training status. Standard errors of the MTU length measurements were 1.1 mm, 0.7 mm, 1.3 mm, 2.4 mm, 2.6 mm and 1.5 mm, for SM, ST, BF, RF, GM and GL, respectively. Minimal detectable change ($SEM \times \sqrt{2} \times 1.96$), which indicates the maximum sensitivity of the measurement, was 3.0 mm, 1.9 mm, 3.6 mm, 6.7 mm, 7.2 mm and 4.2 mm, for SM, ST, BF, RF, GM and GL, respectively.

Musculoskeletal modeling

A lower limb musculoskeletal model was used in OpenSim [22]. The hamstrings (SM, ST, and BF), RF and *gastrocnemii* (GM, GL) were modeled using muscle insertions and path points with local coordinates that were defined in five body frames: pelvis, femur, patella, tibia and calcaneus. Each muscle was composed of two insertions (proximal and distal) and one (SM, BF, GM and GL), two (RF) or three (ST) path points. The generic model was scaled for each participant (right side) using the standing static acquisition. For the five bodies, the scaled coefficients through the three axes were stored for next steps.

The inverse kinematic calculation was performed for the right lower limb for all the 16 positions recorded during the experimentation so that the joint angles were computed. The '*Body Kinematics*' toolbox was used to extract the coordinates of lower limb bodies (pelvis and right femur, patella, tibia and calcaneus) for each position. The joint angles and body orientation for each position were then considered as the average of the angles and body orientation, respectively, for the whole frames of acquisition.

MTU length

The MTU length was calculated for each position using 3 models: the OpenSim scaled model (OS), OpenSim implemented with personalized insertions (OS + INSER) and OpenSim implemented with personalized insertions and MTU path (OS + INSER + PATH) (Fig. 2). The two personalized models were developed to better understand whether it is more important to measure the insertion coordinates or the MTU path. The MTU lengths for each position (Fig. 1) were computed using the '*Muscle Analysis*' toolbox of OpenSim.

For the OS + INSER model, we used both the proximal and distal insertion locations measured with 3D US in the reference position (HAM1, RF1 and GAS1). The 3D locations in the overall frame were expressed in local

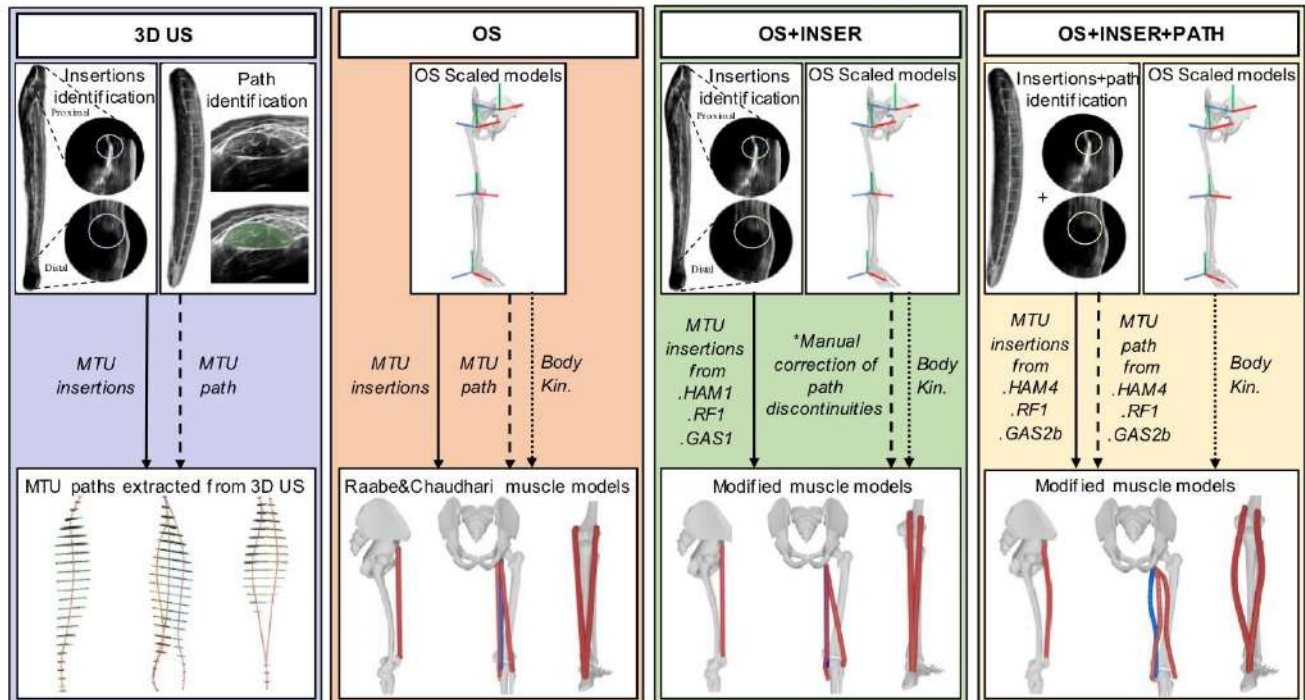


Fig. 2. Methods used to assess muscle-tendon unit length. 3D US: 3D Ultrasound is used as the reference imaging method used. OS: OpenSim generic model scaled to the participant's anthropometry, OS+INSER: OpenSim scaled model with personalized MTU insertions of the participant assessed by 3D US, OS+INSER+PATH

lower limb frames that relied on the body orientations. The coordinates of the proximal and distal insertions were then modified in the participant-specific scaled model. Then, a manual correction was performed to remove the proximal and distal discontinuities that were generated between the personalized insertions and the OpenSim generic path. This was done using the nearest 3D US point (to HAM1, RF1, and GAS1) to replace coordinates of the generic path points inducing the path break. For the OS+INSER+PATH model, the MTU insertions and whole path that were acquired during a single 3D US acquisition, were implemented in the musculoskeletal model in two steps. First, the most suitable position to perform the 3D US scan was determined for each muscle group through a method presented in Supplementary Data 1. Second, some discontinuities that were observed when the bodies moved relative to each other were removed because the insertions were defined in different body frames from the path points. As an example, the RF insertions were located in the pelvic (proximal) and tibial (distal) frames, while the path points were located in the frame fixed on the femur, which leads to a collision of the proximal path points during hip flexion. To erase these discontinuities, some proximal and distal path points were not considered in the musculoskeletal model.

OpenSim scaled model with personalized MTU insertions and path of the participant assessed by 3D US. *The proximal and distal path discontinuities were corrected using the nearest 3D US point (to HAM1, RF1 and GAS1) to replace coordinates of the generic path points inducing the path break.

Thus, for the OS+INSER+PATH model of the RF, the best 3D US scan position was determined to be 'RF1'. For the discontinuities in this model to be removed, the three proximal and five distal path points were erased. For the hamstrings, the optimal 3D US scan position was determined to be 'HAM4-HF-KF'. For the ST, the three last path points were found in the tibial frames, delineating the *pes anserinus*. For the SM, ST and BF, the four proximal and two distal path points were removed to erase the discontinuities. For the *gastrocnemii*, the best 3D US scan position was found to be 'GAS2b-KF'. The path points between the distal muscle-tendon junction and the distal insertion were removed so that discontinuities within this model could be erased while the bodies moved. These models obtained using a single 3D US scan position, were then used to compute the length of each MTU in all the other positions.

The MTU lengths were expressed in percent of segment length. The body length for the RF and hamstrings was considered as the distance between hip and knee joint centers. For the *gastrocnemii*, the body length was considered as the distance between knee and ankle joint centers. The absolute body length of each participant is given in Supplementary Data 2.

The change in the MTU length was then computed by subtracting the length assessed during the positions HAM2

to HAM5, RF2 to RF5 and GAS2 to GAS5 from the length assessed during the reference position of each MTU (see Fig. 1). A positive value indicates an MTU lengthening, while a negative value indicates an MTU shortening relative to the reference position.

Statistical analysis

Biases between 3D US and the three OpenSim models were examined using Bland–Altman analysis and the 95% limits of agreement method for each position and MTU [4]. RStudio v2022.07.2 + 576 software (R Development Core Team 2011) was used to perform the statistical analyses, with the ‘nlme’ package to implement mixed effect models. Linear mixed effect models were used to determine significant differences between the three OpenSim models and 3D US (6 MTU × 6–7 positions × 3 models - random variable ‘participant’). When the interaction terms were significant, contrast analyses were computed using the Tukey method with the ‘emmeans’ R package. Statistical significance was set at 0.05.

Results

The main results on length are reported in Table 1 and Fig. 3, and those on change in length measurements in Fig. 4. Additional detailed results are presented in Supplementary Data 3.

Length measurements

Non-significant effects were found for the hamstrings regarding the OS model, notably for ST (−1.5%) and BF (−1.9%), while the SM just crossed the alpha level (−3.4%, $p=0.049$) (Fig. 3A–C). Significant differences in MTU length were found between the OS model and 3D US for RF, GM and GL, with biases of −10.9%, −7.4% and −6.3%, respectively (Fig. 3D–F). The OS + INSER model reduced the magnitude of biases by an average of 4% for RF, GM and GL, while the OS + INSER + PATH model showed the smallest biases in length estimates, which made them negligible and non-significant for all MTU ($\leq 2.2\%$). The OS + INSER + PATH model reduced the LoA for each MTU, particularly for GM and GL, with a decrease from 10.5% and 8.9% to 3.4% and 3.3%, respectively (Table 1).

Change in length measurements

Regarding the OS model, non-significant effects were reported for the RF and hamstrings, notably for ST. This latter showed the smallest bias, at 0.4%, while the highest was found for RF, at −2.5% ($p=0.683$) (Fig. 4A–D). Significant differences in MTU change in length were found between the OS model and 3D US for GM and GL, with biases of 1.3%, and 1.2%, respectively (Fig. 4. E, F). The OS + INSER + PATH model showed no significant differences compared with 3D US for any of the MTUs and all biases were $\leq 1.7\%$ (Table 1).

Table 1: Bland–Altman analysis of each model compared to 3D Ultrasound (US) for the estimation of both MTU length and MTU change in length

MTU	OpenSim models VS 3D US	Length			Change in length		
		Mean	SD	p -value	Mean	SD	p -value
SM	OS	−3.4	9.7	0.049	−1.7	7.1	0.606
	OS + INSER	6.7	11.1	<0.001	−4.6	11.5	0.005
	OS + INSER + PATH	−2.2	8.6	0.297	−0.5	8.4	0.989
ST	OS	−1.5	10.8	0.705	1.4	6.6	0.829
	OS + INSER	−2.3	8.0	0.293	−1.4	8.8	0.819
	OS + INSER + PATH	−1.3	8.6	0.751	1.7	8.5	0.709
BF	OS	−1.9	10.4	0.539	0.4	5.0	0.992
	OS + INSER	−2.0	7.1	0.385	0.1	7.9	0.999
	OS + INSER + PATH	0.7	8.1	0.945	0.7	7.6	0.943
RF	OS	−10.9	11.3	<0.001	−2.5	9.4	0.683
	OS + INSER	−6.4	14.5	0.001	−6.2	15.0	0.016
	OS + INSER + PATH	−1.7	8.3	0.744	−1.7	9.2	0.854
GM	OS	−7.4	10.5	<0.001	1.3	3.6	0.018
	OS + INSER	−3.4	4.1	<0.001	−0.8	4.4	0.244
	OS + INSER + PATH	0.9	3.4	0.284	0.5	3.0	0.834
GL	OS	−6.3	8.9	<0.001	1.2	3.3	0.018
	OS + INSER	−2.5	4.0	<0.001	−0.8	4.1	0.244
	OS + INSER + PATH	0.8	3.3	0.284	0.3	2.7	0.834

Datas are expressed in % of the bone segment length.

LoA 95% Limits of agreements. The p -value referred to the bias significance.

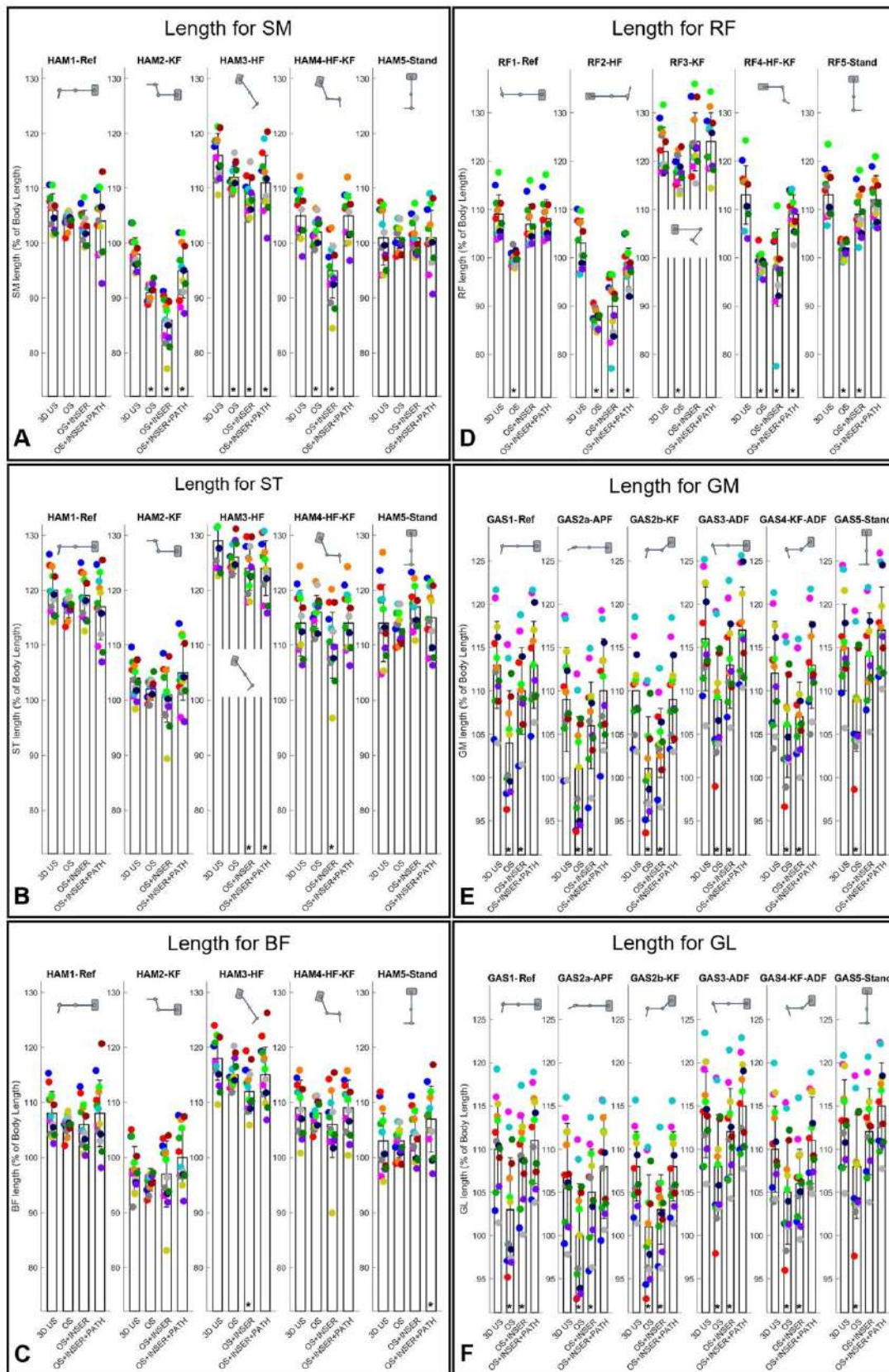


Fig. 3. MTU length for each model and position. *Significant difference.

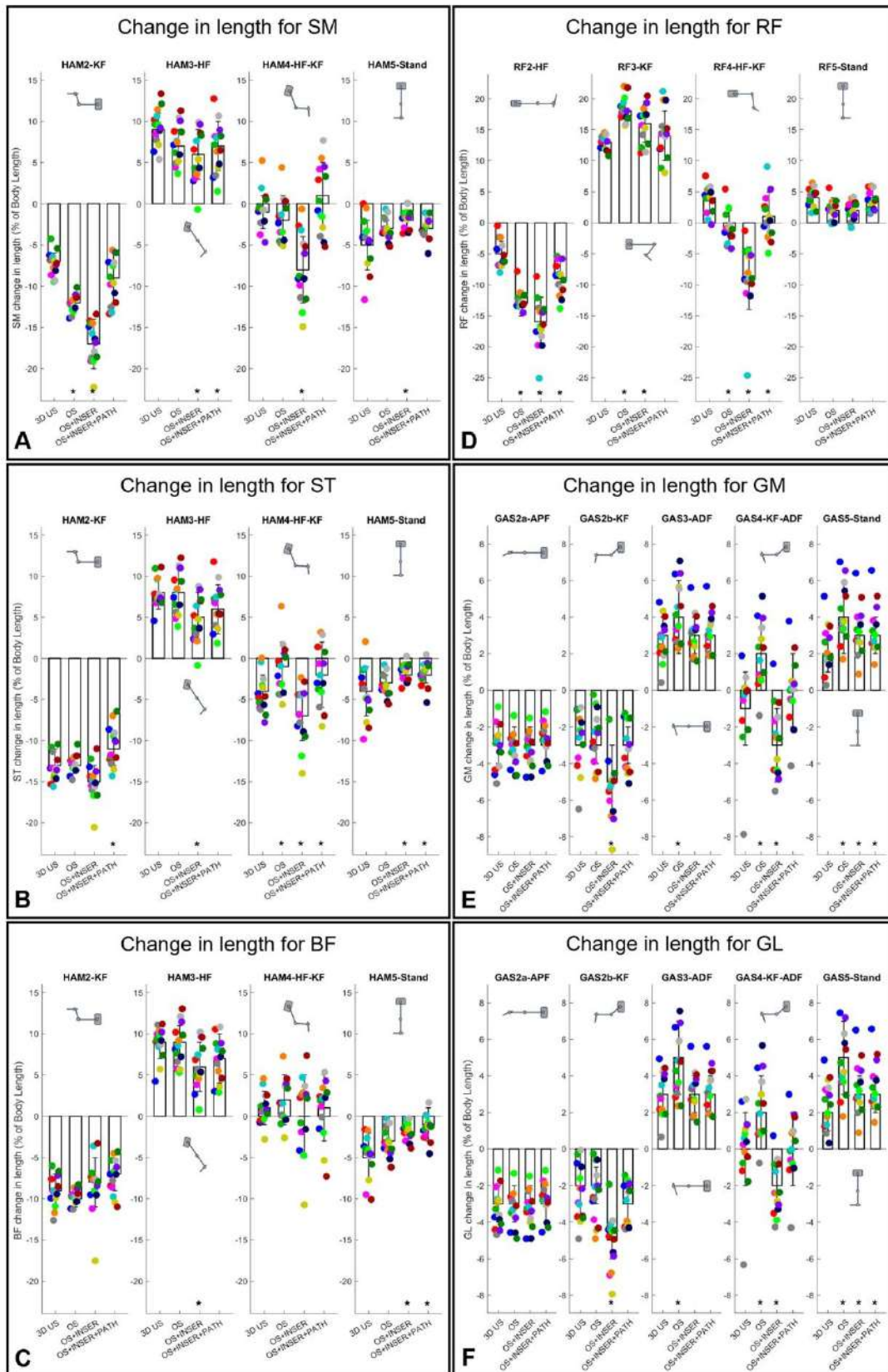


Fig. 4. MTU change in length for each model and position. The change in length is computed with respect to the reference condition. *Significant difference.

Discussion

In our study, a 3D US pipeline was developed and used to assess the MTU length and change in length of the main bi-articular muscles of the lower limb for 16 passive static positions. The personalized MTU insertions and paths were used to develop an OpenSim participant-specific musculoskeletal model. Compared with the OpenSim generic model, our personalized model allowed more accurate MTU length estimation both at the group level and in terms of inter-individual variability.

Our results invalidated our first hypothesis that the OS model would provide unbiased mean length estimation for the group of participants, since for four of the six muscles (SM, RF, GM and GL), a significant bias was found for the MTU length estimated using the OS model. This result strengthens the need for the personalized models that were developed in the present study if accurate MTU length estimates can be expected. The OS + INSER model reduced the magnitude of bias compared with the OpenSim model, while remaining significant. The OS + INSER + PATH model showed non-significant differences with experimental 3D US data, and had lower individual errors.

The overall MTU length measurements that were performed using 3D US (Supplementary Data 2) were consistent with data extracted from dissections or imaging studies. For example, an average length ranging from 42.5 to 47.9 cm was found here for the SM, ST and BF, respectively. In a previous study, Woodley and Mercer [28] reported similar lengths of 44 cm for each bi-articular hamstring MTU. Regarding the *gastrocnemii*, we found an average GM MTU length of 48 cm, while Habersack et al. [13] reported a length of around 44 cm for a similar sample of participants. These differences can be explained by the variances created using different methods. While both these previous studies used bony landmarks and a straight line that reduced the assessed length, we measured the entire GM line of action.

In addition, the magnitude of differences between the OS model and 3DUS is in line with the previous work of Persad et al. [21], who found average biases up to 4%, as well as high inter-individual variations up to 22% of the OS model compared with MTU length measured during intra-operative dissection of the *gracilis* MTU. For example, in the case of the ST MTU (which is probably the most comparable muscle to *gracilis*), we found an average bias of -1.5% , with high inter-individual variations up to -17% depending on the position. However, it should be noted that, on average, the OS model generally underestimates MTU length compared with 3D US (see Table 1). This which was less apparent in the study of Persad et al.

[21], possibly due to the differences between the methods used. Using 3D US, it is possible to assess MTU length from the whole MTU path by considering muscle and tendon curvatures, which lead to longer MTU measurements. In contrast, the dissection method does not take this curvature into account and instead considers a straight line. Regarding inter-individual variations in length measurements, the OS model seems to be fairly consistent across all the MTUs (LoA: 8.9% to 11.3%).

By looking at the OS model, small and non-significant biases were found for the length, as well as change in length, for the ST and BF. The SM crossed the alpha level for the length assessment ($p=0.049$) but not for change in length ($p=0.606$). This could indicate that the OS model is able to accurately measure the mean length and change in length of a group of participants. However, large errors were found for some participants, with LoA ranging from 5% to 10.8% for hamstring MTU length and change in length, indicating that personalization is required to better describe the inter-individual variability. Overall, the estimate error seems to be quite homogeneous among bi-articular MTUs, which were basically of the same order for the RF, GM and GL (LoA of 8.9% to 11.3%), except for the case of the *gastrocnemii* in the change in length measurements, which was lower (3.5% on average). Although MTUs of the GM and GL showed some of the lowest limits of agreement, small but significant biases were found for their change in length using the OS model.

Contrary to the hamstrings, the length measurements of the RF, GM and GL were significantly biased by a large difference between OS and 3D US (-6.3 to -10.9%). This could be partly explained by the curvatures of these MTUs, which were not taken into account in the OpenSim model. This source of error is particularly important for the RF, which presented the highest biases for the two positions that involved a hip flexion (RF2-HF: -15.8% , RF4-HF-KF: -14% on average, and up to -24% ; see Supplementary Data 3 for detailed results). Thus, the fact that the RF path is modeled as a straight line in the OS model should have contributed to the higher reported biases that were induced by the substantial hip flexion. In addition, the participant-specific morphology, which is not finely considered during the deformation, induced by the scaling of the model could also explain these results. This happens especially in regard to the inter-participant variability of MTU insertion locations and moment arms, which influence both MTU length and change in length [8]. This type of error is intrinsic to the linear scaling process since there is no exact relationship between the segment dimensions and MTU length. The specificities of individuals' bone geometry could not be taken into account either, which also contributed to the model bias. It should be kept in mind that this kind of modeling does not correspond to precise descriptive anatomy, but to a simple

visualization based on rough estimations of both the insertion points and muscle path [26]. For instance, the change in length of the RF was highly overestimated using OS for the RF2-HF position. In addition, for the GAS4-KF-ADF position, the OS model predicted a lengthening for both the GM and GL, while the mean length was unchanged using the 3D US technique. Overall, the differences between the OS approach and the 3D US measurements were not surprising, especially considering that the generic OS model was established on individuals who were male and older [22]. Taking all these points into consideration, our results underline the need for personalized models.

For this purpose, two levels of model personalization were investigated in our study. The OS + INSER model induced a decrease in the magnitude of bias in the length measurement, by an average of 4% for the RF and *gastrocnemii*, i.e. the most biased MTU length estimations using OS. This was not the case for the hamstrings, where the mean improvement potential was limited since both small and non-significant bias were found between OS and 3D US. However, in accordance with our hypothesis, inter-individual variability for the measurement of MTU length was decreased for the ST (from 10.8% to 8.0%) and BF (from 10.4% to 7.1%) with this first level of personalization, although this was not the case for the SM.

The OS + INSER + PATH model, for which both insertions and path were personalized, showed the smallest biases in length measurements, as these became negligible and non-significant for all MTUs ($\leq 2.2\%$; $p > 0.28$). The magnitude of the bias reduction was higher for the muscles that were most biased with the OS model. Therefore, this effect was larger for the RF and *gastrocnemii* (decreases of 9.2% and 6% on average, respectively), compared with the hamstrings (0.9% on average). This model also showed an encouraging reduction of the inter-individual variability error for all MTU. In the case of the *gastrocnemii*, the largest decrease was shown, with LoA from 10.5 to 3.4% for the GM and from 8.9 to 3.3% for the GL. The change in length biases for all MTUs when using this model were either smaller or equal to the biases observed in the OS model. The *gastrocnemii* showed the largest decrease, from 1.3 to 0.4% on average, having shown non-significant values, as well as slightly lower LoA compared with the OS model.

Considering that 3D US provides great improvements in MTU length estimation, the experimental cost of such measurements should be considered. This technique requires 3D motion capture, as well as an ultrasound system, which are classically available in biomechanics laboratories. However, like all ultrasound methods, it requires operators to have had rigorous training to acquire the appropriate expertise to perform both the scanning and processing steps. The scanning can be performed in the motion capture environment with scanning positions that are relatively easy to set up

(see Fig. 1), permitting a fast scanning time of between one to three minutes per MTU. Moreover, based on our results, we consider that one scanning position per MTU is sufficient. Although the data processing could be time consuming when it involves imaging, this duration can be limited since no significant differences were found when comparing paths assessed every 2 cm or every 4 cm. Therefore, apart from the experience required for the scanning, which should not be ignored, we are convinced that the experimental cost of 3D US is relatively low relative to the gains it could provide if accurate MTU length estimates can be obtained. It is important to note that these data were obtained under passive conditions. While EMG was not measured to confirm the absence of muscle activation, we are convinced that the muscle activity was minimal in our experiments for three reasons. (i) All conditions were resting positions maintained without the need for participants to activate their muscles. This was achieved by ensuring that each limb was stabilized while participants were asked to relax completely. If a joint moved during relaxation, the position was adjusted using foam until the limb was stabilized and participant was completely relaxed. (ii) Postures were analyzed and, therefore, the stretch reflex was not elicited. (iii) In a very similar experiment [23], EMG was checked and found to be negligible for all the participants.

Due to possible changes in muscle path, there remains the question of how muscle contraction changes muscle-tendon length. In a pilot experiment, we found that even high isometric contraction levels (50% of MVC) did not influence the muscle-tendon length measured using 3D ultrasound. These pilot tests remain to be confirmed by further work to extend our methods and findings to active conditions.

Two main methodological limitations should be considered to better understand the remaining sources of error in the OS + INSER + PATH model. First, it seems necessary to consider the measurement errors related to the inverse kinematics. We chose to use the 3D US insertion points and path from a single acquisition (Supplementary Data 1), the inverse kinematics then being reapplied to match the other joint positions with the personalized models. Measurement errors related to the inverse kinematics procedure have already been identified [26] and are known to be joint-dependent. The hip joint is often reported as a source of significant errors in both the inverse kinematics and scaling process [16], which could also explain some of the greater noise for the MTUs inserted at the hip (i.e. hamstrings and RF). To better understand the influence of inverse kinematics on MTU length estimates, we computed the change in length for each MTU that could be induced by a given angular error (Supplementary Data 4). Thus, we found that an error of 4.4° at the knee would result in a 3.7 mm change in length for the RF, but only 1.7 mm for the *gastrocnemii*. In comparison, an error of 4.8° at the hip resulted in a 5.5 mm change in length for the ST. The fact that

the hip would be more likely to be affected by measurement errors could partly explain the higher LoA we found for hip-inserted MTUs compared with the *gastrocnemii*.

Second, imaging-related measurement errors with the 3D US method were a further source of noise. Although the overall inter-day reliability, obtained on five of our participants, was quite good, we found larger reliability errors for the hamstrings (SEM and MDC of 2 and 6 mm) than for the other muscles (SEM and MDC of 1 and 3 mm, respectively). This was probably due to the anatomic complexity of the hamstrings [11], which would have contributed to the increase in LoA found for hamstring MTUs. Overall, our reliability results for the RF and *gastrocnemii* were similar to those from a previous study that used a similar method for the tendon and found a minimal detectable change of 2 to 3 mm [20].

To conclude, muscle-tendon length of the main six bi-articular MTUs of the lower limb was measured using 3D US and the results compared with the predictive results of a generic musculoskeletal model in OpenSim. This generic model showed an overall underestimation of MTU length in our sample. Small biases were found for the hamstrings, but larger ones for the RF, GM and GL. Inter-individual variation errors were found to be quite large (5 to 11%) across almost all MTUs. The present study provides new insights about the behavior of bi-articular MTUs at various joint angles and also developed a 3D US pipeline that opens up new perspectives for personalizing musculoskeletal models using low-cost user-friendly US scanning. Our results show that the personalization of MTU insertion points and path (OS + INSER + PATH model) resulted in more accurate estimates of MTU length, with a decrease at the group level and in terms of inter-individual variability. Future studies should assess the influence of muscle-tendon length estimates obtained with the methods used in the present study on OpenSim movement simulations. The OS + INSER + PATH model could be highly valuable for future studies that involve populations that probably have specific MTU geometries (e.g., elite athletes, obese patients, tendon transfer patients, those with bone deformations, etc.).

Acknowledgments This work was supported by the “Programme Prioritaire de Recherche Sport de Très Haute Performance” (“France 2030” Investment plan) and specifically the project “Très haute performance en cyclisme et en aviron 2024 (THPCA2024)”. Maëva Retailleau was supported by a post-doctoral contract of the THPCA2024 project. Hugo Guenanten was supported by a PhD scholarship from the French National Center for Scientific Research (CNRS - GDR Sport & Activité Physique).

Declarations

Conflict of interest The authors state that they have no financial or personal affiliations with individuals or organizations that may have exerted inappropriate influence on this study.

References

1. Alhammoud, M., S. Racinais, S. Dorel, G. Guilhem, C. A. Hautier, and B. Morel. Muscle-tendon unit length changes in knee extensors and flexors during alpine skiing. *Sports Biomech.* 5:1–12, 2021.
2. Arnold, A. S., S. S. Blemker, and S. L. Delp. Evaluation of a deformable musculoskeletal model for estimating muscle-tendon lengths during crouch gait. *Ann Biomed Eng.* 29:263–274, 2001.
3. Barber, L., R. Barrett, and G. Lichtwark. Validation of a free-hand 3D ultrasound system for morphological measures of the medial gastrocnemius muscle. *J Biomech.* 42:1313–1319, 2009.
4. Bland, M. J., and D. G. Altman. Statistical methods for assessing agreement between two methods of clinical measurement. *Lancet.* 327:307–310, 1986.
5. Blemker, S. S., D. S. Asakawa, G. E. Gold, and S. L. Delp. Image-based musculoskeletal modeling: applications, advances, and future opportunities. *J Magn Reson Imaging.* 25:441–451, 2007.
6. Damsgaard, M., J. Rasmussen, S. T. Christensen, E. Surma, and M. de Zee. Analysis of musculoskeletal systems in the AnyBody Modeling System. *Simul Modell Pract Theory.* 14:1100–1111, 2006.
7. Delp, S. L., F. C. Anderson, A. S. Arnold, P. Loan, A. Habib, C. T. John, E. Guendelman, and D. G. Thelen. OpenSim: open-source software to create and analyze dynamic simulations of movement. *IEEE Trans Biomed Eng.* 54:1940–1950, 2007.
8. Duda, G. N., D. Brand, S. Freitag, W. Lierse, and E. Schneider. Variability of femoral muscle attachments. *J Biomech.* 29:1185–1190, 1996.
9. Ehrig, R. M., W. R. Taylor, G. N. Duda, and M. O. Heller. A survey of formal methods for determining the centre of rotation of ball joints. *J Biomech.* 39:2798–2809, 2006.
10. Fedorov, A., R. Beichel, J. Kalpathy-Cramer, J. Finet, J.-C. Fillion-Robin, S. Pujol, C. Bauer, D. Jennings, F. Fennessy, M. Sonka, J. Buatti, S. Aylward, J. V. Miller, S. Pieper, and R. Kikinis. 3D Slicer as an image computing platform for the Quantitative Imaging Network. *Magnetic Reson Imaging.* 30:1323–1341, 2012.
11. Frouin, A., H. Guenanten, G. L. Sant, L. Lacourpaille, M. Liebard, A. Sarcher, P. J. McNair, R. Ellis, and A. Nordez. Validity and reliability of 3-D ultrasound imaging to measure hamstring muscle and tendon volumes. *Ultrasound Med Biol.* 49(6):1457–1464, 2023.
12. Grieve, D., S. Pheasant, and P. Cavanagh. Prediction of gastrocnemius length from knee and ankle joint posture. *Biomechanics.* 58:405–412, 1978.
13. Habersack, A., T. Zussner, S. Thaller, M. Tilp, M. Svehlik, and A. Kruse. Validity and reliability of a novel 3D ultrasound approach to assess static lengths and the lengthening behavior of the gastrocnemius medialis muscle and the Achilles tendon in vivo. *Knee Surg Sports Traumatol Arthrosc.* 30:4203–4213, 2022.
14. Hawkins, D., and M. L. Hull. A method for determining lower extremity muscle-tendon lengths during flexion/extension movements. *J Biomech.* 23:487–494, 1990.
15. Ishikawa, M., and P. V. Komi. Effects of different dropping intensities on fascicle and tendinous tissue behavior during stretch-shortening cycle exercise. *J Appl Physiol.* 96:848–852, 2004.
16. Koller, W., A. Baca, and H. Kainz. Impact of scaling errors of the thigh and shank segments on musculoskeletal simulation results. *Gait Posture.* 87:65–74, 2021.
17. Kurokawa, S., T. Fukunaga, and S. Fukushima. Behavior of fascicles and tendinous structures of human gastrocnemius during vertical jumping. *J Appl Physiol.* 90:1349–1358, 2001.
18. Lichtwark, G. A., K. Bougoulias, and A. M. Wilson. Muscle fascicle and series elastic element length changes along the

- length of the human gastrocnemius during walking and running. *J Biomech.* 40:157–164, 2007.
19. Modenese, L., E. Ceseracciu, M. Reggiani, and D. G. Lloyd. Estimation of musculotendon parameters for scaled and subject specific musculoskeletal models using an optimization technique. *J Biomech.* 49:141–148, 2016.
 20. Obst, S. J., R. Newsham-West, and R. S. Barrett. In vivo measurement of human achilles tendon morphology using freehand 3-d ultrasound. *Ultrasound Med Biol.* 40:62–70, 2014.
 21. Persad, L. S., F. Ates, A. Y. Shin, R. L. Lieber, and K. R. Kaufman. Measuring and modeling in vivo human gracilis muscle-tendon unit length. *J Biomech.* 125:110592, 2021.
 22. Raabe, M. E., and A. M. W. Chaudhari. An investigation of jogging biomechanics using the full-body lumbar spine model: model development and validation. *J Biomech.* 49:1238–1243, 2016.
 23. Retailleau, M., and F. Colloud. New insights into lumbar flexion tests based on inverse and direct kinematic musculoskeletal modeling. *J Biomech.* 105:109782, 2020.
 24. Scheys, L., D. Loeckx, A. Spaepen, P. Suetens, and I. Jonkers. Atlas-based non-rigid image registration to automatically define line-of-action muscle models: a validation study. *J Biomech.* 42:565–572, 2009.
 25. Seth, A., J. L. Hicks, T. K. Uchida, A. Habib, C. L. Dembia, J. J. Dunne, C. F. Ong, M. S. DeMers, A. Rajagopal, M. Millard, S. R. Hamner, E. M. Arnold, J. R. Yong, S. K. Lakshmikanth, M. A. Sherman, J. P. Ku, and S. L. Delp. OpenSim: Simulating musculoskeletal dynamics and neuromuscular control to study human and animal movement. *PLoS Comput Biol.* 14:e1006223, 2018.
 26. Uchida, T. K., and A. Seth. Conclusion or Illusion: quantifying uncertainty in inverse analyses from marker-based motion capture due to errors in marker registration and model scaling. *Front Bioeng Biotechnol.* 10:874725, 2022.
 27. Ungi, T., A. Lasso, and G. Fichtinger. Open-source platforms for navigated image-guided interventions. *Med Image Anal.* 33:181–186, 2016.
 28. Woodley, S. J., and S. R. Mercer. Hamstring Muscles: Architecture and Innervation. *Cells Tissues Organs.* 179:125–141, 2005.
 29. Zajac, F. E. Muscle and tendon: properties, models, scaling, and application to biomechanics and motor control. *Crit Rev Biomed. Eng.* 17:359–411, 1989.
 30. Zhong, S., B. Wu, M. Wang, X. Wang, Q. Yan, X. Fan, Y. Hu, Y. Han, and Y. Li. The anatomical and imaging study of pes anserinus and its clinical application. *Medicine.* 97:e0352, 2018.

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Springer Nature or its licensor (e.g. a society or other partner) holds exclusive rights to this article under a publishing agreement with the author(s) or other rightsholder(s); author self-archiving of the accepted manuscript version of this article is solely governed by the terms of such publishing agreement and applicable law.

Chapitre 4 : Étude #2

Calibration of Muscle-Tendon Unit Moment Arm in Musculoskeletal Models using 3D Ultrasound-based personalization.

Publication associée (en préparation): *Guenanten H, Dorel S, Nordez A, Colloud F. Robust estimation of muscle-tendon unit length during cycling using 3D ultrasound musculoskeletal personalization. Supplementary Material.*

Étude #2 Résumé

Nos travaux précédents ont démontré l'efficacité de la personnalisation par échographie 3D pour la mesure de la longueur de la MTU, mais cette approche était limitée par les amplitudes articulaires scannées, ce qui entraînait des discontinuités dans les courbes de bras de levier pour les grandes amplitudes de mouvement et, par conséquent, des erreurs dans les variations de longueur. Cette étude vise à développer une méthode complémentaire pour étendre l'applicabilité des modèles personnalisés par échographie 3D à de grandes amplitudes de mouvement articulaire, et à apporter un nouvel éclairage sur les longueurs des bras de levier des principaux muscles bi-articulaires du membre inférieur.

Ceci a été réalisé à l'aide d'un processus de calibration, combinant des données d'échographie 3D spécifiques au sujet, avec des données issues de la littérature (Chen et Franklin, 2025). Les résultats montrent qu'après calibration, les longueurs des bras de levier des modèles personnalisés par échographie 3D sont cohérentes, y compris dans les amplitudes articulaires non directement validées par imagerie, ce qui permet d'éviter les discontinuités. La variabilité interindividuelle des bras de levier était 3 à 12 fois supérieure pour le modèle personnalisé par rapport au modèle générique, en fonction du muscle et de l'angle articulaire. En conclusion, cette méthodologie offre une estimation robuste des longueurs de MTU et des bras de levier sur l'ensemble de l'amplitude de mouvement, mettant en évidence les limites des modèles génériques dans leur capacité à capturer la variabilité anatomique individuelle. Ces modèles personnalisés sont essentiels pour une analyse biomécanique plus précise.

Mots-clés : Modélisation musculosquelettique, Échographie 3D, Bras de levier, Personnalisation, Biomécanique, Membre inférieur, OpenSim, Unité muscle-tendon.

ABSTRACT AND KEY TERMS

Our previous work demonstrated the effectiveness of 3D ultrasound (US) personalization for MTU length measurement, but this approach was constrained by the scanned joint ranges, leading to discontinuities in moment arm curves for large joint ranges of motion and, consequently, errors in length changes. This study aims to develop a complementary method to extend the applicability of 3D US-personalized models to large joint ranges of motion, and to provide new insights into the moment arm lengths of the main bi-articular muscles of the lower limb. This has been done using a calibration process, combining subject-specific 3D US data with literature data (Chen & Franklin, 2025). Results show that after calibration, the moment arm lengths of the 3D US-personalized models are consistent, even in joint ranges not directly validated by imaging, avoiding discontinuities. Inter-individual variability of moment arms was 3 to 12 times greater for the personalized model compared to generic model. In conclusion, this hybrid methodology offers a robust estimation of MTU lengths and moment arms across the full range of motion, highlighting the limitations of generic models in capturing individual anatomical variability. These personalized models are crucial for more accurate biomechanical analysis.

Key terms: Musculoskeletal modeling, 3D Ultrasound, Moment arm, Personalization, Biomechanics, Lower limb, OpenSim, Muscle-tendon unit.

INTRODUCTION

Subject-specific data from 3D ultrasound (US) imaging have recently provided experimental data to validate traditionally used generic models and develop personalized models (Guenanten et al., 2024). The length changes of the main biarticular lower limb muscles resulting from changes in hip, knee, and ankle ranges (i.e. neutral, shortened, lengthened, combined ...) were measured using 3D US. However, this approach could not be applied to flexed knee angles, where the positioning of the participant's limb segments prevented the ultrasound probe from being properly placed. Therefore, the 3D US-personalized models were not validated across the maximum knee joint ranges of motion that induce significant shortening of the MTU. To enable the use of 3D US personalized models throughout the entire range of joint motion for movements like pedaling (see study #3), it is essential to also validate the angular ranges that cannot be measured using 3D ultrasound.

Since the moment arm length determines the change in MTU length as a function of joint angle (An et al., 1984), the moment arm – joint angle relationship could be used to assess the plausibility of predicted length changes in musculoskeletal models. As shown in Figure 1, the 3D US-personalized models previously developed by Guenanten et al. (2024) (i.e. the green curves) display moment arm lengths that are consistent with the literature. However, it is not the case across the ranges involving significant MTU shortening, as indicated by the discontinuities. This phenomenon occurs because the personalized models do not account for MTU geometric changes in these large shortening ranges.

Therefore, the objective of this study was to improve the 3D US-personalized model develop by Guenanten et al (2024) across large joint ranges of motion. For that purpose, pathpoints were added in order to maintain physiological moment arm – joint

angle relationship (i.e. without change in the orientation of the moment and without discontinuities). In addition, moment arm – joint angle relationships were compared to the literature. In the same way as our previous study, we compared the results with those of a generic model, focusing the analysis on the *semimembranosus* (SM), *semitendinosus* (ST), *biceps femoris* long head (BF), *rectus femoris* (RF), *gastrocnemius medialis* (GM), and *gastrocnemius lateralis* (GL).

METHODS

Twenty-three healthy male participants (age 23.6 ± 3.8 years, height 179.0 ± 5.4 cm, mass 74.7 ± 11.4 kg) volunteered to participate in this study. They represented a wide range of athletic backgrounds, from amateur to European champion, and participated in various sports. All participants provided informed consent prior to participation, in accordance with institutional guidelines set by the Declaration of Helsinki (World Declaration of Helsinki, 2013). All procedures were approved by the local Ethics Committee (CERNI no 03122021-2).

The personalized models were created (Guenanten et al., 2024) by i) scaling the generic opensim model and ii) incorporating the MTU insertions and path measured for each participant using 3D US. Then, the 3D US-personalized models were upgraded using conditional pathpoints, which refer, in OpenSim, to a point that is active only for a specific range of motion. This process makes it possible to dynamically modulate the influence of the muscle paths measured by 3D US on the MTU length as a function of joint angle. The main rationale behind this was to preserve the muscle paths at the already validated joint angles, while reducing the influence of the muscle paths in more shortened positions where no imaging measurements were available,

and where this geometry potentially no longer existed due to shortening. To this end, we first assessed the influence of each conditional pathpoint within the muscle path on changes in moment arm lengths. The effect of the angular range on which the conditional pathpoints were located was tested. The final result for each MTU consisted of a specific number of conditional pathpoints defined over a specific angular range.

Three main criteria were used: (i) the moment arms were required to avoid passing through zero, and (ii) they were also required to avoid displaying a radical change in slope, as illustrated in Figure 1 (e.g. Panel D, green curve). iii) The final result chosen was the one that satisfied constraints (i) and (ii) while maximizing the number of personalized pathpoints remaining active across the full range of motion. Consequently, similar solutions (i.e., curves within one standard deviation but with less personalized pathpoints remaining active across the full range of motion) were not retained. Importantly, this approach strongly constrained the possible solutions (see results).

In addition to the main criteria listed above, the moment arm – joint angle relationship was compared to data extracted from the review by Chen and Franklin (2025), which compiles existing moment arm datasets from the literature. Recognizing the high variability in participant characteristics, and experimental designs across these datasets, we filtered specific ones to calibrate our 3D US personalized models for extended ranges of motion. Thus, datasets measured from female-only cohorts and measurement from active conditions were excluded to limit interaction effects (e.g., Chen and Franklin, 2025). The remaining references after filtering, based on these criteria, are presented in Table 1.

Table I: Moment arm datasets used for calibration.

Reference	Joint	MTU	Sample <i>(Method)</i>
<i>Nemeth and Ohlsen (1985)</i>	Hip	SM, ST, BF	20 <i>in vivo</i> ^(CoR)
<i>Arnold et al. (2000)</i>	Hip	SM, ST	3 cadavers ^(TE)
<i>Kumazaki et al. (2022)</i>	Hip	RF	22 cadavers ^(CoR)
<i>Buford et al. (1997)</i>	Knee	SM, ST, BF, RF, GM, GL	15 cadavers ^(TE)
<i>Wretenberg et al. (1996)</i>	Knee	SM, ST, BF, GM, GL	10 <i>in vivo</i> ^(CoR)
<i>Smidt (1973)</i>	Knee	BF	26 <i>in vivo</i> ^(CoR)
<i>Chow et al. (2006)</i>	Knee	RF	5 <i>in vivo</i> ^(CoR)
<i>Maganaris et al. (2000)</i>	Ankle	GM, GL	6 <i>in vivo</i> ^(TE)
<i>Olszewski et al. (2015)</i>	Ankle	GM, GL	8 <i>in vivo</i> ^(TE)

Note that the MTU column is not exhaustive and refers exclusively to the muscles analyzed in the present study. CoR: Center of rotation method (direct geometric method). TE: Tendon excursion method ($\Delta l/\Delta\theta$).

RESULTS

Only one combination of conditional pathpoints that did not meet exclusion criteria was found for each MTU, excepted for ST that displayed 2 possible solutions. The descriptive results for moment arm lengths for each model and associated literature data are presented in Figures 1 and 2. Figure 1 shows the results of the geometries selected for final model calibration of each MTU, the moment arm lengths obtained with the 3D US-based model showed consistency across the full joint ranges of motion, avoiding radical slope discontinuation or reversal of moment arm, while showing a consistent pattern compared with literature data.

For hamstrings at the hip (Figure 1, A, C, E), the generic model's values were closer to the dataset reported by Arnold et al. (2000). Conversely, the personalized model data were closer to the dataset from Nemeth and Ohlsen (1985). For the RF at the hip (Figure 1, G), the generic model was close to Kumazaki et al. (2022)'s dataset, whereas the personalized model displayed greater moment arm values. At the knee joint (Figure 1, B, D, F, H, I, K), a general consistency of the models was found over large joint ranges when compared to cadaveric data from Buford et al., (1997), except for the RF that showed notable higher moment arm length. For the ankle joint, both the generic and personalized models fall between the two sets of *in vivo* data (Figure 1, J, L).

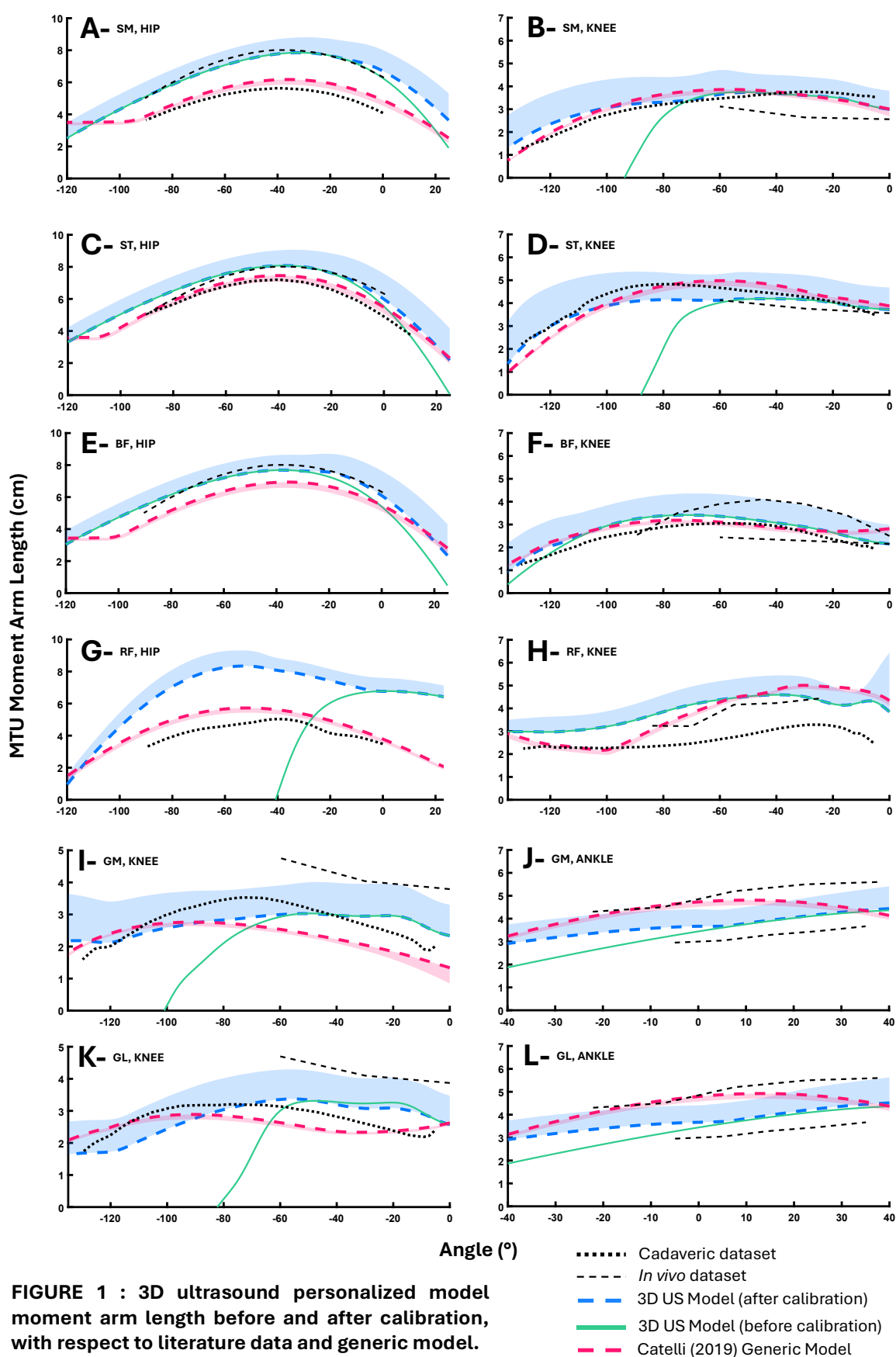


FIGURE 1 : 3D ultrasound personalized model moment arm length before and after calibration, with respect to literature data and generic model.

The mean standard deviations of the generic model over the whole range of motion at the hip joint were 0.3 cm for all MTU crossing the joint. For the personalized model, higher variability of moment arm length was found at the hip, with mean standard deviation of 1.2 cm for SM and ST, 1.1 cm for BF, and 0.9 cm for RF across the whole range of motion. At the knee joints, the mean standard deviations of the generic model over the whole range of motion was 0.2 cm for all MTU crossing the hip, except for the GL (0.1 cm). In contrast the personalized model displayed greater values with an average standard deviation of 1 cm reported for hamstrings and GM, and 0.8 and 0.9 cm for RF and GL respectively. At the ankle, the average standard deviation of moment arm length across the range of motion for both GM and GL was 0.2 vs 1 cm, for the generic vs personalized model respectively.

The Figure 2 shows the alternative results for ST that did not meet the exclusion criteria set out above. This alternative solution at the knee joint showed notable discrepancies in the personalized model's moment arm length at large flexion angles when compared to existing literature, which is why we didn't apply it for final model calibration.

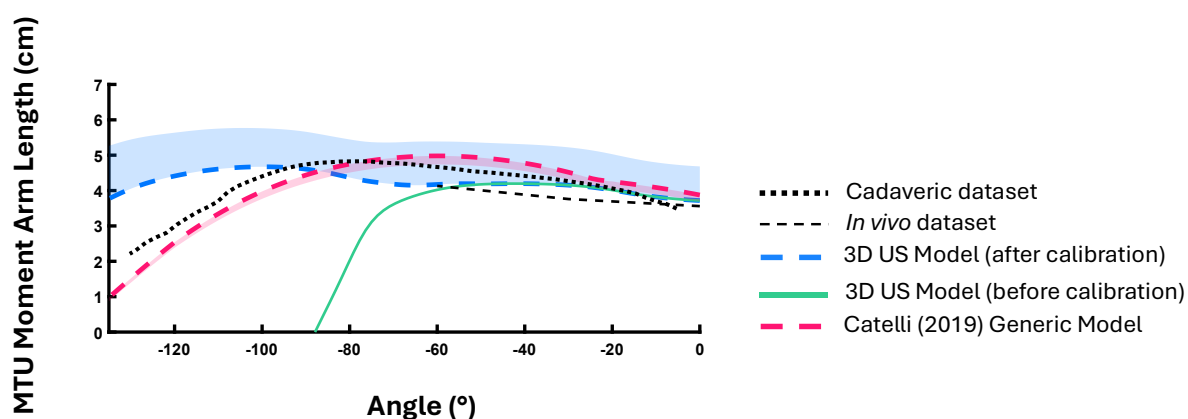


Figure 2: Alternative geometry found for ST at the knee joint.

DISCUSSION

The present study successfully developed a method to extend the 3D US-personalized models of Guenanten et al. (2024) across wide joint ranges of motion, in addition to comparing the results with those from a commonly used generic model (Catelli et al., 2019).

For hamstrings at the hip, the fact that generic model's values were closer to the dataset reported by Arnold et al. (2000), is in accordance with Rajagopal et al. (2016) and Catelli et al. (2019) models, which are made from the dataset of Arnold et al. (2000). Conversely, the personalized model data were closer to the dataset from Nemeth and Ohlsen (1985). Although Nemeth and Ohlsen's study did not aim to distinguish differences of the three proximal hamstring portions, their dataset benefits from a larger participant sample size (n=20) and a study design that integrates *in vivo* data, in contrast to the smaller, exclusively cadaveric (n=3), dataset of Arnold et al. (2000) From this perspective, the results of the personalized model looked promising.

The moment arm of the RF at the hip, estimated by the generic model, showed agreement with the results of Kumazaki et al. (2022). This similarity is likely due to both computations employing the identical straight-line muscle model between the insertion points to calculate the moment arm length. The personalized model exhibited substantially larger moment arm lengths. This difference could be explained by its consideration of muscle trajectory, a factor influenced by the volumes of adjacent muscles, including the deep-seated *vastus intermedius*, located under the RF. This observation tends to confirm those made by Hausselle et al., (2014), indicating that taking muscle trajectory into account could lead to notable differences in the estimation of lever arms due to the morphology of adjacent musculotendinous structures.

At the knee joint, a general consistency of the models was found over large joint ranges when compared to cadaveric data from Buford et al., (1997), particularly for hamstrings (Figure 1, B, D, F). The gastrocnemius was between the *in vivo* and cadaveric datasets for the initial portion of knee flexion, especially for GL (see Figure 1 panel I and K). It then moved closer to the cadaveric datasets for the remainder of the joint's range of motion. Thus, the main difference between the generic and personalized model appeared in the first part of the range of motion, where the generic model showed lower moment arm lengths. The notably higher gastrocnemius *in vivo* data found in the literature might be explained by the methodology used. Specifically, moment arm lengths in cadaveric studies were determined by measuring the distance between the muscle's line of action (assumed as a straight path) and the joint's center of rotation (Wretenberg et al. 1996). However, this approach can be particularly imprecise for muscles with complex lines of action, especially those that wrap around bony structures (Chen and Franklin, 2025), as in the case of the gastrocnemius muscle's proximal insertion. In addition, for cadaveric data, factors such as the occurrence of *rigor mortis*, the absence of muscle tone, tendon tension, and other potential post-mortem alterations in tissue properties, in addition to substantial differences in muscle volume between the datasets, could account for these discrepancies, which makes it difficult to further estimate the level of error.

For the ankle joint, the Olszewski et al. (2015) dataset has lower values, while Maganaris et al. (2000) showed higher ones, compared to generic and personalized data. All three datasets (literature and present study) were from similar young male participants (similar age, mass, height). Given the smaller sample sizes in the literature (6 for the highest values, 8 for the lowest), it looks reasonable that the moment arm lengths of our 23 participants lie between these values. In contrast to the generic

model, the linear pattern of the personalized model seemed closer to that of the two *in vivo* datasets.

Subject-specific imaging showed 3 to 12 times greater variability than the scaled generic model across the range of motion depending on the MTU. The inter-individual variability reported in the literature (e.g., Buford et al. (1997); Olszewski et al. (2015)) is also notably greater than that of the generic model, which supports that generic models, even after scaling, are limited in their ability to provide accurate estimations of individual anatomy. This strengthens the need for personalized model development. More accurate measurements of moment arm lengths open the possibility to more robustly estimate MTU length changes during movement patterns, providing new insights and a more precise understanding of human movement mechanics. By employing this hybrid personalization of MTU geometry, which integrates subject-specific information, more valid estimations of MTU lengths and moment arm length could be obtained. This approach also addressed the limitations of the generic model regarding the moment arm lengths that were not realistic for certain muscles or ranges of motion. In this sense, the addition of 3D US data in musculoskeletal models seems particularly relevant due to their cost, accessibility, and the speed of acquisition compared to other imaging methods such as MRI (Frouin et al., 2023). In addition, it provides the quasi-unique opportunity to easily change the joint angles and scan the muscles.

Conclusion

This study developed a calibration method to overcome a limitation of 3D ultrasound-personalized musculoskeletal models developed in Guenanten et al. (2024): the lack of data over large ranges of motion. By combining subject-specific data acquired through imaging with data from literature to constrain the extrapolation, our approach generated continuous and physiologically consistent moment arm curves across the entire joint range of motion, thereby eliminating the discontinuities present in uncalibrated models. A salient result of this work is the evidence of inter-individual variability in moment arms that is 3 to 12 times greater than that captured by the generic model (depending on the MTU and joint angles), confirming the latter's inability to represent human anatomical variability. Furthermore, this study provided new *in vivo* estimates for key muscles, such as the rectus femoris at the hip, highlighting the importance of considering the actual muscle path. This methodology provides personalized models, that are now suitable for use in biomechanical analysis of complex dynamic movements.

REFERENCES

- An, K. N., Takahashi, K., Harrigan, T. P., & Chao, E. Y. (1984). Determination of Muscle Orientations and Moment Arms. *Journal of Biomechanical Engineering*, *106*(3), 280-282. <https://doi.org/10.1115/1.3138494>
- Arnold, A. S., Salinas, S., Hakawa, D. J., & Delp, S. L. (2000). Accuracy of Muscle Moment Arms Estimated from MRI-Based Musculoskeletal Models of the Lower Extremity. *Computer Aided Surgery*, *5*(2), 108-119. <https://doi.org/10.3109/10929080009148877>
- Buford, W. L., Ivey, F. M., Malone, J. D., Patterson, R. M., Pearce, G. L., Nguyen, D. K., & Stewart, A. A. (1997). Muscle balance at the knee-moment arms for the normal knee and the ACL-minus knee. *IEEE Transactions on Rehabilitation Engineering*, *5*(4), 367-379. <https://doi.org/10.1109/86.650292>
- Catelli, D. S., Wesseling, M., Jonkers, I., & Lamontagne, M. (2019). A musculoskeletal model customized for squatting task. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, *22*(1), 21-24. <https://doi.org/10.1080/10255842.2018.1523396>
- Chen, Z., & Franklin, D. W. (2025). Muscle Moment Arm–Joint Angle Relations in the Hip, Knee, and Ankle: A Visualization of Datasets. *Annals of Biomedical Engineering*. <https://doi.org/10.1007/s10439-025-03735-w>
- Chow, J. W., S. A. Park, J. T. Wight, and M. D. Tillman. (2006). Reliability of a technique for determining sagittal knee geometry from lateral knee radiographs. *Knee*. *13*(4):318–323. <https://doi.org/10.1016/j.knee.2006.02.008>.
- Frouin, A., Guenanten, H., Sant, G. L., Lacourpaille, L., Liebard, M., Sarcher, A., McNair, P. J., Ellis, R., & Nordez, A. (2023). Validity and Reliability of 3-D Ultrasound Imaging to Measure Hamstring Muscle and Tendon Volumes. *Ultrasound in Medicine & Biology*, S0301562923000649. <https://doi.org/10.1016/j.ultrasmedbio.2023.02.012>
- Guenanten, H., Retailleau, M., Dorel, S., Sarcher, A., Colloud, F., & Nordez, A. (2024). Muscle-Tendon Unit Length Measurement Using 3D Ultrasound in Passive

- Conditions : OpenSim Validation and Development of Personalized Models. *Annals of Biomedical Engineering*. <https://doi.org/10.1007/s10439-023-03436-2>
- Hausselle, J., Assi, A., El Helou, A., Jolivet, E., Pillet, H., Dion, E., Bonneau, D., & Skalli, W. (2014). Subject-specific musculoskeletal model of the lower limb in a lying and standing position. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 17(5), 480-487. <https://doi.org/10.1080/10255842.2012.693173>
- Kumazaki, T., Takahashi, T., Nakano, T., & Sakai, T. (2022). Action and Contribution of the Iliopsoas and Rectus Femoris as Hip Flexor Agonists Examined with Anatomical Analysis. *Juntendo Medical Journal*, 68(4), 352-362. <https://doi.org/10.14789/jmj.JMJ22-0009-OA>
- Maganaris, C. N., Baltzopoulos, V., & Sargeant, A. J. (2000). In vivo measurement-based estimations of the human Achilles tendon moment arm. *European Journal of Applied Physiology*, 83(4-5), 363-369. <https://doi.org/10.1007/s004210000247>
- Németh G, Ohlsén H. (1985). In vivo moment arm lengths for hip extensor muscles at different angles of hip flexion. *J Biomech*.18(2):129-40. doi: 10.1016/0021-9290(85)90005-3.
- Olszewski, K., Dick, T. J. M., & Wakeling, J. M. (2015). Achilles tendon moment arms : The importance of measuring at constant tendon load when using the tendon excursion method. *Journal of Biomechanics*, 48(6), 1206-1209. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2015.02.007>
- Rajagopal, A., Dembia, C. L., DeMers, M. S., Delp, D. D., Hicks, J. L., & Delp, S. L. (2016). Full-Body Musculoskeletal Model for Muscle-Driven Simulation of Human Gait. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 63(10), 2068-2079. <https://doi.org/10.1109/TBME.2016.2586891>
- Wretenberg P, Németh G, Lamontagne M, Lundin B. (1996). Passive knee muscle moment arms measured in vivo with MRI. *Clin Biomech (Bristol)*. Dec;11(8):439-446. doi: 10.1016/s0268-0033(96)00030-7.

Chapitre 5 : Étude #3

Robust estimation of muscle-tendon unit length during cycling using 3D ultrasound musculoskeletal personalization.

Publication associée (en préparation): *Guenanten H, Dorel S, Nordez A, Colloud F.*
Robust estimation of muscle-tendon unit length during cycling using 3D ultrasound musculoskeletal personalization.

Étude #3 Résumé

La compréhension du comportement de l'unité muscle-tendon (MTU) est essentielle pour l'analyse biomécanique du mouvement humain. Cette étude visait à évaluer l'impact de la personnalisation musculosquelettique basée sur l'échographie 3D sur les estimations de la longueur et de la vitesse des MTU bi-articulaires lors de tâches de pédalage dynamiques, en comparaison avec un modèle générique.

Vingt-trois participants ont réalisé des tâches de pédalage sous-maximales (60, 90, 120 tr/min à 150W) et maximales (sprints isocinétiques assis et debout à 110 tr/min). Les longueurs et vitesses des MTU des ischio-jambiers (*semimembranosus*, *semitendinosus*, *biceps femoris*), du *rectus femoris* et des *gastrocnemius* ont été calculées à l'aide d'un modèle OpenSim générique et d'un modèle personnalisé intégrant les insertions, les trajectoires et les bras de levier mesurés par échographie 3D. Des différences significatives dans les profils de longueur et de vitesse ont été trouvées, incluant des changements dans le type et le timing des contractions. Ces résultats soulignent comment les détails anatomiques spécifiques au sujet peuvent se traduire par un comportement différent des MTU lors de tâches dynamiques. Cette étude démontre que les modèles musculosquelettiques personnalisés fournissent une représentation significativement affinée de la cinématique des muscles bi-articulaires, ce qui pourrait être crucial pour faire progresser notre compréhension fondamentale des mouvements multi-articulaires complexes.

Mots-clés : Muscles bi-articulaires, Modélisation musculosquelettique, OpenSim, Pédalage, Échographie 3D, Unité muscle-tendon, Cinématique, Personnalisation.

ABSTRACT AND KEY TERMS

Understanding muscle-tendon unit (MTU) behavior is crucial for biomechanical analysis of human movement. This study aimed to evaluate the impact of 3D ultrasound-based musculoskeletal personalization on bi-articular MTU length and velocity estimations during dynamic pedaling tasks, compared to a generic model. Twenty-three healthy participants performed submaximal (60, 90, 120 rpm at 150W) and maximal (seated and standing isokinetic sprints at 110 rpm) pedaling tasks. MTU lengths and velocities of the hamstrings (*semimembranosus*, *semitendinosus*, *biceps femoris*), *rectus femoris*, and *gastrocnemii* were computed using a generic OpenSim model and a personalized model incorporating 3D ultrasound-derived insertions, paths, and moment arms. Significant differences in length and velocity patterns were found, including change in contraction type and timing. These findings highlight how subject-specific anatomical detail could translate into different MTU behavior during dynamic tasks. This study demonstrates that personalized musculoskeletal models provide a significantly refined representation of bi-articular muscle kinematics which could be crucial for advancing our fundamental understanding of complex multi-joint movements.

Key terms: Bi-articular muscles, Musculoskeletal modeling, OpenSim, Cycling, 3D Ultrasound, Muscle-tendon unit, Kinematics, Personalization.

INTRODUCTION

The study of muscle-tendon unit (MTU) behavior during dynamic activities remains a central challenge in biomechanics. Assessing changes in MTU length during a movement is critical for appraising contraction modalities (eccentric, concentric, or isometric) and thus for optimizing training protocols or rehabilitation strategies. Activities such as walking, jumping, or pedaling require a specific coordination of MTU, with bi-articular muscles playing a complex role due to their interaction with multiple joints (Zajac, 1993).

Musculoskeletal models are widely used to estimate MTU length during dynamic tasks. These models rely on generic anthropometric data, often derived from cadaveric studies, and assume a linear interpolation of muscle paths between insertions. To compensate for the problems caused by these linear muscle models, wrapping surfaces have been introduced in the latest versions of the models to adjust the MTU paths (Rajagopal et al., 2016). While they can be effective for a "typical" individual, such models often fail to capture interindividual variability (Hauselle et al., 2014), which in turn can lead to misconceptions in MTU length and length changes. Our previous work has demonstrated that integrating personalized anatomical geometry data (i.e., MTU insertions and paths) derived from imagery, e.g. 3D ultrasound (US) into musculoskeletal models significantly improves the accuracy of MTU length estimations in static postures at different joint angles (Guenanten et al., 2024). However, these validations were limited to static conditions and did not explore the applicability of personalized models in dynamic activities. Pedaling offers an opportunity to investigate MTU behavior in a dynamic context, as it involves complex, coordinated movements across multiple joints in a controlled and reproducible manner where biarticular muscles plays critical roles (Van Ingen Schenau et al., 1992). This

task has also been extensively investigated and is therefore well-characterized (Raasch et al., (1997) ; Raash and Zajac, (1999) ; Neptune et al., (2000) ; Kautz and Neptune, (2000) ; Hug and Dorel, (2009) ; Hug et al., (2011) ; Dorel et al., (2012) ; Lai et al., (2020)), thereby simplifying the interpretation of the findings. To our knowledge, the performance of such a personalized MTU geometry model has not yet been evaluated during cycling. The present study aims to address this gap by assessing the MTU lengths of key bi-articular MTU during standardized cycling tasks. Using 3D US-based models with personalized insertions, moment arms and paths, we compared MTU length patterns with those predicted by the latest update of Rajagopal's generic model in OpenSim (Catelli et al., 2019). It was assumed that the personalized model would not introduce radical shifts, while still providing important refinements to the kinematic patterns of key bi-articular MTU, leading to a more precise understanding of their behavior in the task.

MATERIALS AND METHODS

Participants

Twenty-three healthy male participants (age 23.6 ± 3.8 years, height 179.0 ± 5.4 cm, mass 74.7 ± 11.4 kg) volunteered to participate in this study. They exhibited a wide range of athletic backgrounds and engaged in various sports disciplines. Forty percent of the participants had little to no experience in cycling-related activities and were instead engaged in sports such as running, tennis, football, or resistance training at an amateur level. The remaining participants included amateur road cyclists, elite track cycling athletes, and high-level BMX competitors. All participants provided informed consent prior to participation, in accordance with institutional guidelines set by the Declaration of Helsinki (World Declaration of Helsinki, 2013). All procedures were approved by the local Ethics Committee (CERNI n°03122021-2).

Participants completed a single session that integrated data acquisition for musculoskeletal modeling and 3D US imaging. Participants were equipped with 35 reflective markers, which were placed on the pelvis (8), right femur (9), right tibia (8), right foot (7), and left femur (3).

3D Ultrasonography

An optoelectronic motion capture system (10 cameras Optitrack Flex 13, NaturalPoint, USA) was used to measure the 3D coordinates of markers in space at 120Hz. Participants were positioned in three different static postures, one targeting the hamstrings, one for the RF, and one for the *gastrocnemii*. These positions facilitated complete MTU ultrasound scans for the hamstrings, RF, and *gastrocnemii*. They also ensured clear marker visibility and optimized personalized model development. For further details, please refer to the associated previous paper (Guenanten et al., 2024).

Participants' MTU were scanned using 3D ultrasound. A detailed description of the 3D US scanning protocol used in this study can be found in the previous publication of Frouin et al., 2024. Two-dimensional B-mode ultrasound images were acquired using an Aixplorer ultrasound scanner (version 12.3, SuperSonic Imagine, Aix-en-Provence, France) equipped with a 10–2 MHz linear probe (40-mm field of view; SuperSonic Imagine, Aix-en-Provence, France). The image depth was set to 6.5 cm, and ultrasound images were recorded using a video capture device (ElGato Cam Link; Corsair Components, Fremont, CA). The position and orientation of the ultrasound probe were tracked using a 3D-printed rigid body with four markers attached to the probe, monitored by the OptiTrack motion capture system. Data from the ultrasound images and the motion capture system were streamed and synchronized using the open-source software PlusServer (Public Software Library for Ultrasound Imaging Research; v. 2.8.0, Kingston, Canada) (Ungi et al., 2016) and recorded with the open-source software 3D Slicer (slicer.org; v. 4.10.1, Perth, Australia) (Fedorov et al., 2012). Temporal and spatial calibration were performed using 3D Slicer, as previously described (Frouin et al., 2023) . The entire 3D ultrasound acquisition process was conducted by an experienced operator specializing in ultrasound imaging of the lower limb and its analysis.

3D US sweeps were performed at a constant speed in the transverse plane, ensuring that the images remained free from distortion due to tissue compression. This was achieved by applying a generous amount of US gel between the transducer and the skin. Volume reconstruction was carried out for each MTU, and their length was measured in each position using 3D Slicer software (v. 4.10.1). The full MTU path was determined by calculating the centroid of the muscle and tendon cross-sectional area every 20 mm. MTU length from the 3D ultrasound acquisitions was then computed as

the sum of the cumulative distances between successive 3D centroid points (Guenanten et al., 2024).

Cycling conditions

Another optoelectronic motion capture device (14 cameras VICON motion system, UK) was used during the cycling trials to measure the 3D coordinates of markers at a frequency of 200 Hz. Participants performed three sub-maximal cycling conditions, where they were asked to maintain a target cadence in a randomized order at 60 (60RPM), 90 (90RPM), and 120 (120RPM) rpm. Then, two maximal-intensity sprint conditions were performed in an isokinetic setting at a cadence of 110 rpm, one in a seated position (SE SPRINT) and the other standing (ST SPRINT), also in a randomized order. Significant verbal encouragement was provided to maximize participant engagement during the maximal intensity tasks.

Musculoskeletal modeling

A lower limb musculoskeletal model was used in OpenSim (Catelli et al., 2019). The hamstrings (SM, ST, and BF), RF, and *gastrocnemii* (GM, GL) were modeled using muscle insertion and path points with local coordinates defined in five body frames: pelvis, femur, patella, tibia, and calcaneus. The generic model was scaled for each participant based on a standing static acquisition. Inverse kinematics was then performed for all the trials recorded during the experiment to compute joint angles.

The personalized models were created by incorporating the MTU insertions and path measured with 3D US into the musculoskeletal models after they were scaled, as detailed in our previous work (Guenanten et al., 2024). This study also includes an upgrade to the personalization process, enabling the models to simulate dynamic movements for large joint ranges of motion. Details about this process can be found in

the supplementary materials of the present study. MTU length was then computed using both generic and personalized models for each participant across all trials using OpenSim. The MTU lengths were expressed in percent of segment length. The body length for the RF and hamstrings was considered as the distance between hip and knee joint centers. For the *gastrocnemii*, the body length was considered as the distance between knee and ankle joint centers. To characterize dynamic changes in MTU patterns, the time derivative of MTU length changes (i.e. MTU velocity) was calculated for each participant. For each muscle and pedaling condition, total shortening was calculated as the difference between the maximal and minimal lengths within the pedaling cycle for each participant. The mean duration of this total shortening according to the crank cycle (in °) and the mean shortening velocity (average velocity over the interval) were then determined.

Statistical analysis

Two-way repeated-measures analysis of variance (ANOVA-SPM) was performed in MATLAB (R2021a, The MathWorks Inc.) using one-dimensional statistical parametric mapping (SPM, v. M.0.4.10 released 2021-09-23; www.spm1d.org, Pataky et al., 2013) to investigate the effects of musculoskeletal models (generic vs. personalized) on MTU length and velocity for each muscle, and in each cycling conditions. Pairwise comparisons with Bonferroni corrections were applied where significant interaction effects were found. Additionally, linear mixed-effects models were used to assess the impact of musculoskeletal models (generic vs. personalized) and pedaling conditions on total shortening, mean shortening velocity, and the crank angle at which maximal and minimal length were reached. These analyses were performed using R (v.4.4.3; R Core Team 2021, R Foundation for Statistical computing, Vienna, Austria), and implemented with the R 'nlme' package, included 'participant' as a random effect. If an

interaction effect was present, contrast analyses were then conducted using Tukey's method, with the R 'emmeans' package. Sphericity and normality assumptions were confirmed using Mauchly's and Shapiro-Wilk tests. Statistical significance was set at 0.05.

RESULTS

The main results for length and velocity patterns are reported in Figure 1 and 2 respectively. The results concerning MTU shortening variables are presented in Figure 3 and Table 1. To enhance visualization and facilitate the interpretation, periods of muscle activity for each MTU were added (*based on Dorel et al. 2012 and Hug et al. 2011*).

Semimembranosus

The two models exhibited significant differences in SM lengths with 100% of the crank cycle underestimated by generic model for all conditions (i.e. 60RPM, 90RPM, 120RPM, SE SPRINT, and ST SPRINT, $p < 0.05$, Figure 1). Regarding SM velocities (Figure 2), significant differences were observed for submaximal conditions, i.e. 60RPM, 90RPM, and 120RPM (for 18%, 22%, and 18% of crank cycle respectively $p < 0.05$), with no significant differences for SE SPRINT and ST SPRINT ($p > 0.05$). For the total shortening (Figure 3), significant differences of the same magnitude were found between models for submaximal conditions, i.e. -4.9 mm ($p < 0.001$) underestimation by generic model for 60RPM, 90RPM and 120RPM (see Table 1). Regarding maximal condition, a significant effect was reported, but only for the SE SPRINT and with a lower magnitude (i.e. -2.4 mm, $p = 0.04$). Mean shortening velocity was not significantly different between the two models, whatever the conditions ($p > 0.05$). The crank angle at which peak length was reached was significantly earlier in all

the conditions (around -27° , $p \leq 0.016$, see Figure 3). Minimum length was also reached significantly earlier in the cycle for submaximal conditions, i.e. around -18° for 60RPM, 90RPM, 120RPM ($p \leq 0.039$), while ST SPRINT showed the greatest shift (-30° , $p < 0.001$). No significant effect was reported for SE SPRINT (-16° ; $p = 0.054$, Table 1).

Semitendinosus

Significant differences in ST lengths were found between models ($p < 0.05$, Figure 1) for all conditions, i.e. 60RPM, 90RPM, 120RPM, SE SPRINT, and ST SPRINT (partial underestimation of the generic model for 44%, 44%, 46%, 42% and 10% of crank cycle respectively). Concerning ST velocities (Figure 2), significant differences were observed for 60RPM, 90RPM, 120RPM, and SE SPRINT (14.7%, 27.5%, 23.3%, and 6.4% of crank cycle respectively). Conversely no significant differences were found for ST SPRINT ($p > 0.05$). For the total shortening, significant difference was found only for the SE SPRINT (Figure 3), with an average overestimation of -4 mm by the generic model (Table 1). As for mean shortening velocity, a significant overestimation was found for the generic model in the 120RPM (17 mm/s, $p = 0.015$) and maximal intensity conditions (i.e. around 27 mm/s, $p < 0.001$ for SE SPRINT and ST SPRINT), whereas no significant effect were reported for 60RPM and 90RPM (7 mm/s, $p = 0.31$; and 13 mm/s, $p = 0.07$, respectively). The crank cycle angle at which peak length was reached was significantly earlier for all conditions (-38° in average, $p < 0.001$, see Table 1), while no significant effect was reported between models for the period at which minimum length was reached ($p > 0.05$, see Figure 3).

Biceps femoris

The two models showed significant differences in BF lengths (100% of the crank cycle underestimated by generic model; $p < 0.05$, see Figure 1) for all conditions (i.e. 60RPM,

90RPM, 120RPM, SE SPRINT, and ST SPRINT). For BF velocities (Figure 2), significant differences ($p < 0.05$) were observed for 60RPM and 90RPM (1.9% and 2.2% of crank cycle, respectively). No significant differences in velocities were found for 120RPM, SE SPRINT, or ST SPRINT ($p > 0.05$). Concerning the total shortening, a significant underestimation of the generic model was found for all conditions (i.e. -5 mm on average, $p < 0.001$, see Table 1). For mean shortening velocity, a significant underestimation was reported for the generic model with an increasing effect from 90RPM (-14 mm/s, $p = 0.008$), 120RPM (-19 mm/s, $p = 0.001$), SE SPRINT (-25 mm/s, $p < 0.001$) to ST SPRINT (-35 mm/s, $p < 0.001$), whereas no significant effect was reported for 60RPM (-10 mm/s, $p = 0.058$). No significant phase shift of the maximum shortening interval (peak length to minimum length with respect to crank cycle) was found ($p < 0.05$), except for the angle at which minimum length occurred in the maximal intensity SE SPRINT condition (25° later, $p = 0.019$) but not for the ST SPRINT (19° , $p = 0.077$, see Table 1).

Rectus femoris

Significant differences in RF lengths (i.e. partial generic model underestimation, see Figure 1) and velocities (Figure 2) were found between the two models ($p < 0.05$) for 60RPM (51.9% and 69.4% of crank cycle), 90RPM (50.3% and 65.3% of crank cycle), 120RPM (49.7% and 62.5% of crank cycle), SE SPRINT (49.2% and 55.8% of crank cycle), and ST SPRINT (65.3% and 57.2% of crank cycle, respectively). Concerning the total shortening, significant difference between models was found for submaximal conditions only (i.e. 60RPM, 90RPM, and 120RPM, average underestimation of -10 mm, $p < 0.001$, see Figure 3). For mean shortening velocity, a significant underestimation ($p < 0.001$) was reported for the generic model with an increasing effect through cadence: 60RPM (-30 mm/s), 90RPM (-47 mm/s), 120RPM (-61 mm/s),

while smaller effect were found for SE SPRINT (-23 mm/s, $p < 0.001$), and ST SPRINT (-18 mm/s, $p = 0.003$). A significant and large phase shift of the maximum shortening interval was found (see Figure 3). In particular, the crank angle at which peak length occurred was significantly later in the cycle for all the conditions: 60RPM (28° , $p = 0.006$), 90RPM (24° , $p = 0.016$), 120RPM (23° , $p = 0.02$), SE SPRINT (34° , $p = 0.001$), ST SPRINT (41° , $p < 0.001$). This shift is more important for the crank angle at minimum length and occurred significantly earlier ($p < 0.001$) in the crank cycle for all submaximal (60RPM, 90RPM, 120RPM: -73° in average) and maximal intensity tasks (SE SPRINT, ST SPRINT: -78° and -85° , respectively).

Gastrocnemius medialis

Models showed significant differences in GM lengths (Figure 2) and velocities (Figure 2) across all conditions ($p < 0.05$), i.e. for 60RPM (59.4% and 41.6% of crank cycle), 90RPM (64.4% and 39.7% of crank cycle), 120RPM (67.5% and 39.7% of crank cycle), SE SPRINT (62.5% and 34.7% of crank cycle), and ST SPRINT (70.3% and 36.1% of crank cycle, respectively). Regarding total shortening, a significant underestimation of the generic model was found for all submaximal (i.e. -7 mm on average for 60RPM, 90RPM, and 120RPM, $p < 0.003$, see Table 1) and maximal conditions (i.e. -4.5 mm on average for SE SPRINT and ST SPRINT). As for mean shortening velocity, a significant underestimation was reported for the generic model with an increasing effect through cadence: 60RPM (-17 mm/s, $p = 0.048$), 90RPM (-27 mm/s, $p = 0.002$), 120RPM (-41 mm/s, $p < 0.001$), effects of the same magnitude were found for SE SPRINT (-28 mm/s, $p = 0.002$), and ST SPRINT (-34 mm/s, $p < 0.001$). The crank cycle angle at peak length was reached significantly later for all conditions, i.e. 25° on average, $p < 0.001$ (see Table 1), whereas no significant difference between models were reported for the crank angle at minimum length ($p > 0.05$).

Table I: Difference in total shortening, mean shortening velocity, and crank angle at maximal and minimal length between models.

	Total Shortening			Mean Shortening Velocity			Crank Angle at Max & Min Length			
	(%)	(mm)	<i>p</i>	(%/s)	(mm/s)	<i>p</i>	Max (°)	<i>p</i>	Min (°)	<i>p</i>
<i>Semimembranosus</i>										
60RPM	-1.1 ± 0.9	-4.6 ± 3.8	0.000	-1.5 ± 2.1	-6.2 ± 8.8	0.258	-26.6 ± 27.9	0.001	-19.3 ± 18.5	0.022
90RPM	-1.2 ± 0.9	-5.2 ± 3.8	0.000	-1.5 ± 3.1	-6.4 ± 12.8	0.245	-31.9 ± 31.2	0.000	-17.3 ± 17.8	0.039
120RPM	-1.2 ± 1.0	-4.9 ± 4.0	0.000	-2.5 ± 3.8	-10.5 ± 15.8	0.057	-28.8 ± 27.8	0.001	-18.0 ± 19.9	0.033
SE SPRINT	-0.3 ± 1.3	-1.2 ± 5.5	0.312	-0.3 ± 5.8	-1.2 ± 24.1	0.827	-24.7 ± 37.3	0.003	-16.2 ± 26.8	0.054
ST SPRINT	-0.6 ± 1.5	-2.4 ± 6.1	0.040	-0.7 ± 7.6	-3.0 ± 31.6	0.585	-19.9 ± 39.5	0.016	-30.3 ± 57.0	0.000
<i>Semitendinosus</i>										
60RPM	-0.1 ± 1.2	-0.2 ± 4.8	0.868	1.7 ± 2.9	7.0 ± 11.9	0.309	-33.5 ± 25.5	0.000	-11.0 ± 21.7	0.271
90RPM	-0.2 ± 1.1	-0.9 ± 4.8	0.535	3.0 ± 3.9	12.7 ± 16.4	0.067	-38.0 ± 27.3	0.000	-9.8 ± 21.4	0.327
120RPM	-0.2 ± 1.2	-0.7 ± 4.9	0.596	4.0 ± 4.9	16.8 ± 20.5	0.015	-37.1 ± 28.2	0.000	-10.6 ± 22.5	0.288
SE SPRINT	1.0 ± 1.5	4.0 ± 6.2	0.004	6.8 ± 6.9	28.3 ± 28.9	0.000	-37.7 ± 30.9	0.000	-13.0 ± 30.7	0.195
ST SPRINT	0.4 ± 1.7	1.8 ± 7.3	0.186	6.2 ± 9.6	25.7 ± 39.9	0.000	-40.7 ± 36.5	0.000	-14.2 ± 72.0	0.155
<i>Biceps femoris</i>										
60RPM	-1.2 ± 1.0	-4.9 ± 4.1	0.000	-2.4 ± 2.2	-10.1 ± 9.4	0.058	-3.7 ± 18.9	0.490	-5.3 ± 20.1	0.620
90RPM	-1.2 ± 1.0	-4.9 ± 4.1	0.000	-3.4 ± 3.1	-14.2 ± 12.8	0.008	-4.7 ± 19.7	0.376	-4.7 ± 19.3	0.658
120RPM	-1.1 ± 1.0	-4.7 ± 4.0	0.000	-4.4 ± 4.0	-18.5 ± 16.6	0.001	-4.4 ± 19.5	0.407	-4.8 ± 18.9	0.652
SE SPRINT	-1.1 ± 1.1	-4.7 ± 4.5	0.000	-6.0 ± 5.9	-25.0 ± 24.4	0.000	-4.2 ± 30.1	0.435	-25.3 ± 44.4	0.019
ST SPRINT	-1.4 ± 1.4	-5.7 ± 5.8	0.000	-8.3 ± 7.9	-34.5 ± 32.7	0.000	7.6 ± 23.8	0.158	-19.0 ± 73.1	0.077
<i>Rectus femoris</i>										
60RPM	-2.2 ± 1.5	-9.2 ± 6.2	0.000	-7.2 ± 3.1	-29.8 ± 12.9	0.000	27.7 ± 21.6	0.006	-74.6 ± 25.3	0.000
90RPM	-2.4 ± 1.5	-10.0 ± 6.2	0.000	-11.3 ± 5.0	-46.9 ± 20.7	0.000	24.2 ± 20.7	0.016	-73.8 ± 28.5	0.000
120RPM	-2.5 ± 1.6	-10.2 ± 6.5	0.000	-14.6 ± 7.2	-61.0 ± 29.9	0.000	23.3 ± 21.4	0.020	-71.3 ± 29.0	0.000
SE SPRINT	-0.2 ± 1.6	-0.8 ± 6.6	0.609	-5.4 ± 6.0	-22.6 ± 25.1	0.000	34.0 ± 32.4	0.001	-77.9 ± 31.3	0.000
ST SPRINT	0.3 ± 1.9	1.0 ± 7.8	0.510	-4.2 ± 6.5	-17.6 ± 27.1	0.003	40.8 ± 66.9	0.000	-84.7 ± 32.7	0.000
<i>Gastrocnemius medialis</i>										
60RPM	-1.5 ± 2.0	-6.5 ± 8.4	0.001	-4.1 ± 4.3	-17.4 ± 17.9	0.048	21.2 ± 17.6	0.000	5.0 ± 29.0	0.757
90RPM	-1.4 ± 2.0	-6.0 ± 8.3	0.003	-6.5 ± 7.1	-27.2 ± 30.0	0.002	20.9 ± 18.8	0.000	3.2 ± 15.9	0.844
120RPM	-1.6 ± 1.9	-6.8 ± 8.2	0.001	-9.6 ± 9.9	-40.5 ± 41.9	0.000	24.7 ± 29.6	0.000	-9.5 ± 76.3	0.555
SE SPRINT	-1.0 ± 2.2	-4.1 ± 9.3	0.045	-6.6 ± 10.5	-27.7 ± 44.3	0.002	26.3 ± 29.0	0.000	8.8 ± 37.2	0.584
ST SPRINT	-1.1 ± 2.5	-4.7 ± 10.7	0.021	-8.0 ± 11.1	-33.6 ± 46.7	0.000	31.8 ± 29.0	0.000	2.8 ± 93.9	0.861
<i>Gastrocnemius lateralis</i>										
60RPM	-2.0 ± 2.1	-8.6 ± 8.8	0.000	-5.0 ± 4.5	-21.2 ± 19.0	0.025	23.8 ± 15.0	0.000	10.0 ± 21.4	0.564
90RPM	-1.9 ± 2.2	-8.2 ± 9.1	0.000	-8.2 ± 7.8	-34.4 ± 32.8	0.000	23.3 ± 16.6	0.000	3.0 ± 15.8	0.860
120RPM	-2.0 ± 2.2	-8.4 ± 9.2	0.000	-11.0 ± 10.8	-46.5 ± 45.5	0.000	22.9 ± 27.7	0.000	3.6 ± 66.3	0.836
SE SPRINT	-1.4 ± 2.3	-6.0 ± 9.8	0.007	-9.8 ± 11.3	-41.2 ± 47.7	0.000	35.5 ± 23.8	0.000	13.4 ± 33.9	0.437
ST SPRINT	-1.6 ± 2.7	-6.9 ± 11.2	0.002	-10.6 ± 12.2	-44.7 ± 51.3	0.000	40.7 ± 24.5	0.000	7.9 ± 110.3	0.649

Data are expressed as a percentage of segment length. This percentage has been applied to the average segment length computed from all subjects to provide a representative value in millimeters. Regarding the maximal shortening interval, 'max' represents the crank angle of peak length, while 'min' denotes the crank angle of the lowest length within crank cycle.

Gastrocnemius lateralis

Significant differences in GL lengths (i.e. partial generic model underestimation, see Figure 1) and velocities (Figure 2) were found between the two models ($p < 0.05$) for 60RPM (51.7% and 50.3% of crank cycle, respectively), 90RPM (51.9% and 41.9% of crank cycle, respectively), 120RPM (53.9% and 44.7% of crank cycle, respectively), SE SPRINT (55.8% and 44.4% of crank cycle, respectively), and ST SPRINT (61.4% and 49.2% of crank cycle, respectively). For total shortening, significant differences between models were reported for all conditions (i.e. average underestimation of -8 mm by generic model, $p \leq 0.007$, see Table 1). Regarding mean shortening velocity, a significant underestimation was found for the generic model with an increasing effect through cadence: 60RPM (-21 mm/s, $p = 0.025$), 90RPM (-34 mm/s, $p < 0.001$), 120RPM (-47 mm/s, $p < 0.001$), effects of the same magnitude were reported for SE SPRINT (-41 mm/s, $p < 0.001$), and ST SPRINT (-45 mm/s, $p < 0.001$). As for GM, the crank cycle angle at peak length was reached significantly later ($p < 0.001$) for all conditions, i.e. 23° on average for 60RPM, 90RPM, 120RPM and 39° on average for SE SPRINT and ST SPRINT. No significant difference between models were reported for the crank angle at minimum length ($p > 0.05$, see Figure 3).

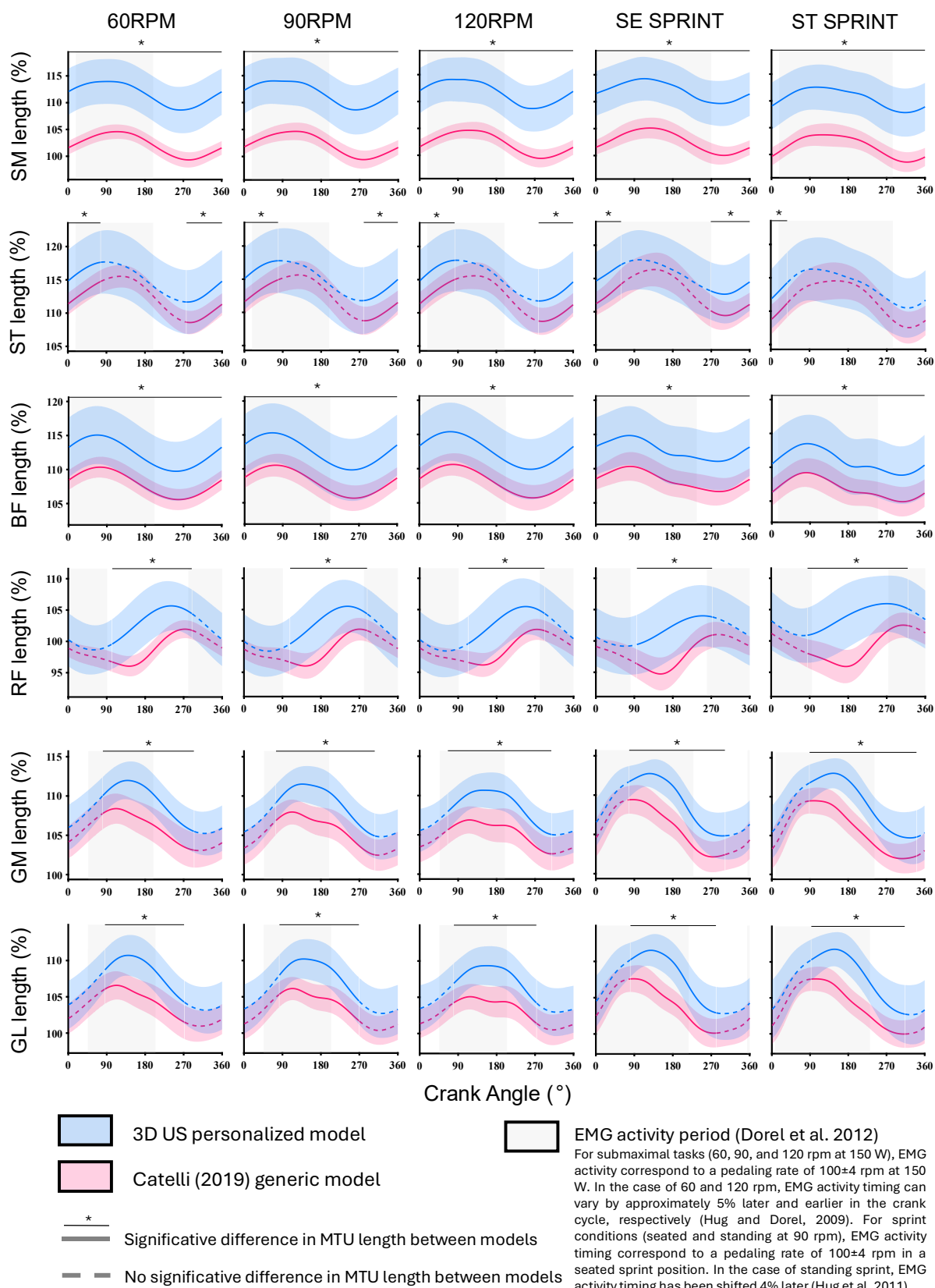


Figure 1: MTU length pattern of the personalized (blue) vs generic (red) model for each condition with respect to crank angle. Solid lines topped by a horizontal bar and a mark indicate significant differences ($p < 0.05$); the rest of the pattern is shown with a dotted line ($p > 0.05$). The gray veil indicates the period of EMG activity from Dorel et al. 2012.

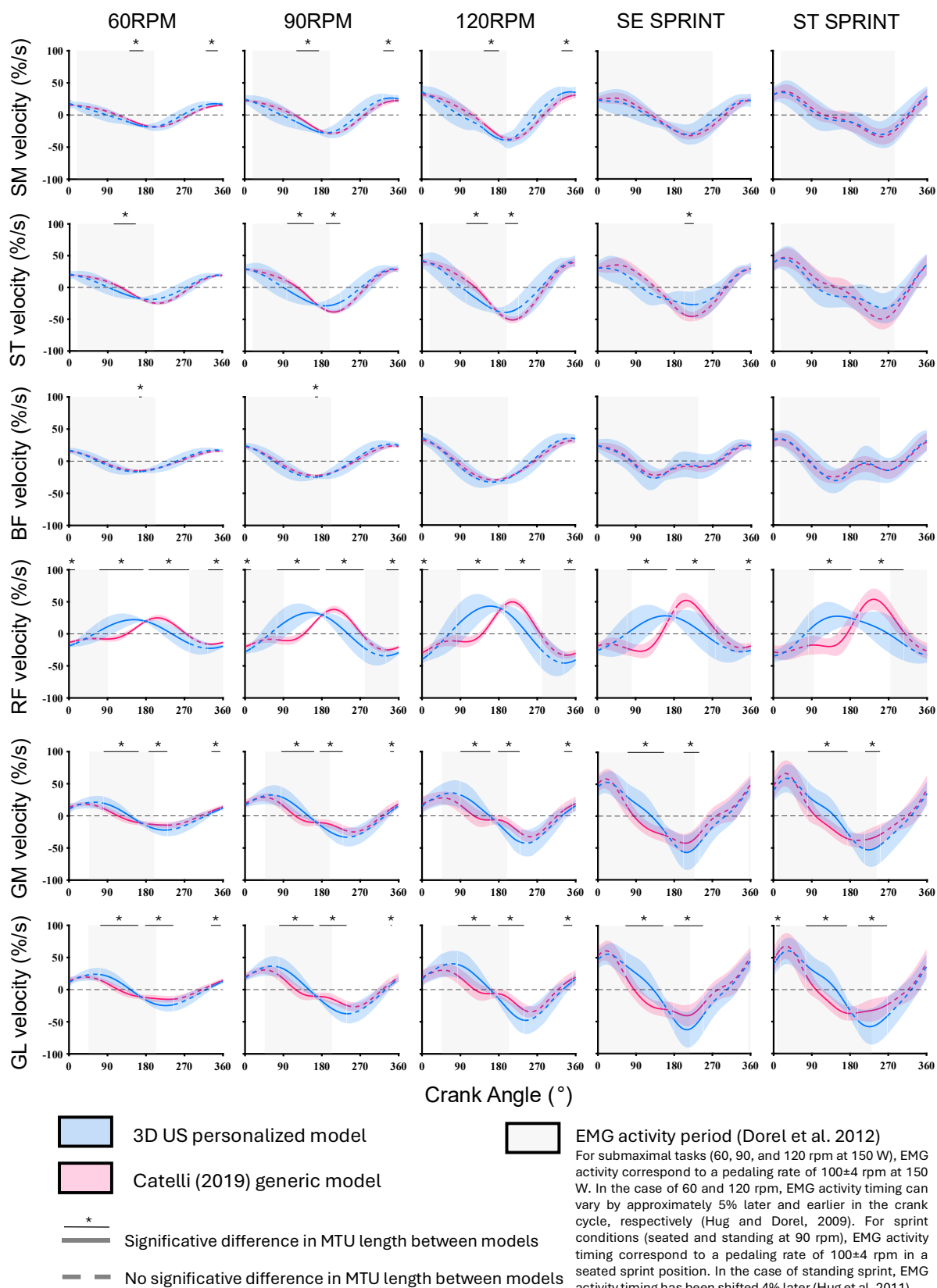


Figure 2: MTU velocity pattern of the personalized (blue) vs generic (red) model for each condition with respect to crank angle. Solid lines topped by a horizontal bar and a mark indicate significant differences ($p < 0.05$); the rest of the pattern is shown with a dotted line ($p > 0.05$). The gray veil indicates the period of EMG activity from Dorel et al. 2012. Concentric velocities are indicated by negative values.

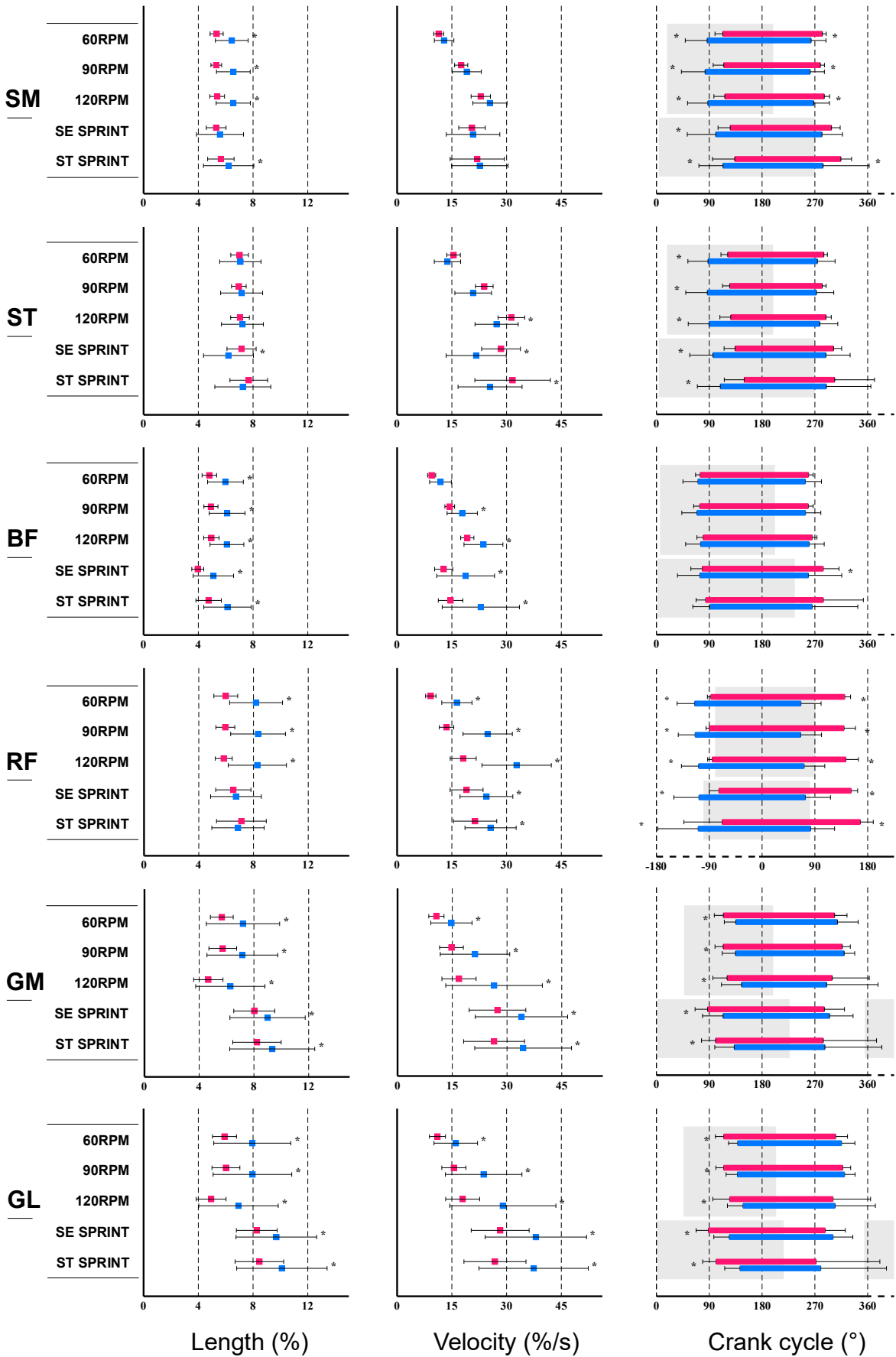


Figure 3: Total shortening, mean shortening velocity, and maximum shortening interval of the personalized (blue) vs generic (red) model for each condition and MTU. Significant differences are indicated by marks. *The gray veil indicates the period of EMG activity from Dorel et al. 2012.*

DISCUSSION

This study aimed to evaluate the MTU lengths of the main bi-articular muscles of the lower limb during various pedaling tasks using a 3D ultrasound-based musculoskeletal model with personalized insertions, moment arms, and paths. These estimations were then compared to those obtained from a commonly used generic model (Catelli et al. 2019). As expected, while not indicating radical shifts, our findings reveal crucial refinements in the kinematic patterns of key bi-articular MTU, which could offer a more accurate representation of their behavior in the cycling task.

(i) *Differences in MTU Length*

To our knowledge, no study has yet highlighted the effects of personalized MTU geometry (insertions, paths, and moment arms) during dynamic tasks. In this study, the personalization of MTU geometry led to significant differences in the estimated lengths for all cycling conditions and all MTU.

The MTU that was least impacted by these length differences was the ST, for which 44% of the pedaling cycle was, on average, significantly different from the generic model across all conditions (Figure 1), except for the ST SPRINT condition (only 10%). However, a notable difference in the length pattern throughout the cycling cycle is perceptible (Figure 1). This pattern difference is caused by the peak length occurring 38° earlier on average for all conditions (Table 1). This modification results in an increased duration of the ST's total shortening for all pedaling conditions (Figure 3, see

ST column 3). For the SM and BF, length differences between the two models were observed across the whole pedaling cycle (Figure 1). However, the resulting changes in the observed length pattern appear less pronounced than for ST. It can still be noted that the total shortening of the SM is shifted about twenty degrees earlier (Figure 3, see SM column 3). From this perspective, the length differences observed seem to point towards an offset of approximately 5% and 10% for the BF and SM, respectively.

For the RF, length differences were observed for half of the pedaling cycle on average for each condition, rising to 65% of the cycle duration for the standing cycling condition (ST SPRINT, Figure 1). This difference could suggest an increased sensitivity of the personalized model to the effects of position changes, which might be caused by the personalized geometry of moment arms, particularly at the hip. A significant temporal shift, coupled with a reduction in duration, of the RF's total shortening, is visible for all conditions (Figure 3, see RF column 3). This pattern change is caused by both the peak length occurring 26° earlier and the minimum length being reached 77° earlier on average for each cycling condition. Interestingly, despite this reduction in duration, the total shortening of the RF increases by an average of 1 cm (Table 1) for submaximal conditions (Figure 3, see RF column 1).

For the *gastrocnemii*, 60% of the pedaling cycle was, on average, different between the two models for each cycling condition. The most notable change in their pattern was the reduction in the duration of their total shortening, caused by their maximum length being reached 21° to 41° later in the cycling cycle depending on the condition (Table 1). This result is in contrast to the direction of the peak length phase shift observed for the bi-articular thigh MTU which, when shifted between the two models, reach their maximum length earlier in the pedaling cycle (Figure 3, see column 3).

(ii) *Differences in MTU Velocity*

The modification of MTU length patterns induced by the personalized model implies that the change in length of these MTU should be also affected. The analysis of MTU velocity differences between models (Figure 2) provides more explicit information about these dynamic changes.

For the ST and BF, no truly notable velocity differences seem to appear, regardless of the cycling conditions (Figure 2). This observation confirms that, while length differences exist between the two models, this is more likely to be an offset on the measured lengths for these two MTU during pedaling tasks. The velocity changes induced in the ST by the personalized model seem more subtle. The qualitative results (Figure 2) indicate that, on average, 44% of the cycling cycle is different between the two models for submaximal conditions, and these differences become negligible in the sprint conditions. However, it is interesting to note that the ST is the only MTU for which the mean shortening velocity decreased for the personalized model, particularly during the sprint conditions (Figure 3, see ST column 2).

Regarding the RF velocity differences, 62% of the pedaling cycle was different on average for each condition, indicating particularly different MTU dynamics between models. A notable consequence of this dynamic change is the personalized model's heightened sensitivity in describing the increasing mean shortening velocity as pedaling cadence rises (i.e., +3, +4, and +6 cm/s for 60RPM, 90RPM, and 120RPM, respectively. Figure 2, see RF column 2). In any case, the personalized model of the RF displays higher mean shortening velocities in all pedaling conditions (Table 1).

Regarding the velocity of the *gastrocnemii* (Figure 2), 47% of the cycling cycle was different on average, regardless of the condition, thus marking different MTU dynamics

between the models. A notable consequence of this difference is the increase in the mean shortening velocity for all conditions (Figure 3, see GM and GL, column 2). It seems possible that this effect may have been amplified under certain conditions, which would then highlight a greater sensitivity of the personalized model in describing the MTU velocity variations imposed by cadence changes in submaximal conditions (e.g., for the GL: +2cm/s vs +5cm/s in the 60RPM vs 120RPM condition for the personalized model). A similar suggestion can be made regarding the sprint conditions, particularly for the GL (e.g., +2cm/s vs +4.5cm/s in the 60RPM vs ST SPRINT condition).

(iii) *Interaction with EMG Activity*

The interactions of these MTU kinematic modifications with EMG activity could lead to differences in the estimation of the MTU's neuromechanical behavior during biomechanical analyses. To explore this hypothesis, we used the EMG activity dataset from the review by Dorel et al. (2012), as well as complementary information from Hug and Dorel (2009) and Hug et al. (2011) regarding the effects of cadence and position on the EMG activity of the six bi-articular muscles being studied. Additionally, hypotheses will be proposed based on previous work that have extensively examined the function of these muscles during pedaling (e.g., Raasch et al., 1997; Raash and Zajac, 1999; Neptune et al., 2000; Kautz and Neptune, 2002).

For the hamstrings, an apparent observation is the increase in the concentric velocity of the ST in submaximal conditions during the phase from approximately 90° to 180°, with an effect that seems more pronounced for the 90RPM and 120RPM conditions (Figure 2). This observation can be linked to the phase shift of the total shortening

observed for the ST, leading to a prolonged concentric activity within the EMG window for these same conditions (Figure 3, see ST column 3). In this phase (90° - 180°), the hamstrings enter a phase in which they play a crucial role. According to the work of Neptune et al. (2000), the mechanical power they generate at this moment contributes directly to crank acceleration when the cadence is low (i.e., 60RPM). When the pedaling cadence increased, the primary function of the mechanical power generated by the hamstrings in this phase (90° - 180°) is to transfer the mechanical energy accumulated in the crank to accelerate the lower limb segments (Raasch et al., 1997). It could be hypothesized that geometric personalization of musculoskeletal models (i.e., subject specific insertions, paths, and moment arm) could lead to adjustments in the magnitude of these crucial functions of the ST.

For the RF, an interesting observation is, for example, the realignment of its total shortening with its EMG activity window, particularly during sprints (Figure 3, see RF column 3). Previous work indicates that, in this phase around 0° , the RF plays a crucial role in the flexion-to-extension transition phase, by producing an anteriorly directed force (Raasch et al., 1997; Neptune et al., 2000). It was recognized that this function constitutes the main role of RF during pedaling (Zajac, 2002). From this perspective, the realignment of the RF's total shortening by the personalized model around this transition phase, coupled with the slight increase in the mean shortening velocity (Figure 3, see RF column 2), seems to reinforce the consistency between the MTU's kinematics and its function.

For the gastrocnemii, an interesting observation to note was the change in contraction type, where the personalized model describes an eccentric activity, contrary to the generic model which describes a concentric activity. A notable example is perceptible for the GL in Figure 2 from approximately 100° to 160° for the ST SPRINT condition,

for instance. This information is also perceptible in the modification caused by the later peak length for the *gastrocnemii* with the personalized model (e.g., Figure 3, see GL column 3). Consequently, the *gastrocnemii*'s eccentric activity is extended during the crank's push phase. Previous work indicates that in this phase, the *gastrocnemii* produce a powerful deceleration (i.e., eccentric activity) to transfer the mechanical power developed by the proximal mono-articular muscles to the crank (Raasch et al., 1997 ; Zajac, 2002). This powerful eccentric deceleration of the bi-articular *gastrocnemii* has also been reported as a "brake" to control limb dynamics and prevent overextension (Schumacher et al., 2020). Research examining the behavior of GL muscle fascicles during pedaling tasks at various cadences also indicates that muscle-tendon interactions play a crucial role in this same phase of the movement (Robin 2022, Thesis). This prolongation of eccentric activity induced by the personalized model could therefore have a decisive effect on how these interactions and overall functions are produced.

(iv) *Limitations and Future Directions*

While the personalized musculoskeletal models presented in this study represent a promising advancement in the estimation of bi-articular MTU kinematics during dynamic tasks, it is crucial to acknowledge their inherent limitations. Current modeling approaches, including ours, typically derive muscle moment arms from passive anatomical measurements. However, previous works indicate that muscle tension could dynamically alter moment arm lengths (for review see Chen and Franklin, 2025). This highlights the influence that muscle activation could have on these geometric properties, suggesting that a passive representation may not fully capture the complex *in vivo* behavior under active contraction depending on the muscle and joint angles.

Finally, the functional impact of these subject-specific geometries, particularly their ability to describe and explain the different movement strategies, must be confirmed through forward dynamic simulations. This will allow for a more comprehensive understanding of how anatomical personalization translates into changes in muscle forces, joint torques, and overall movement performance.

(v) *Conclusion*

This study showed that personalized musculoskeletal geometry, incorporating 3D ultrasound-derived anatomical data, offers a significantly refined estimation of biarticular MTU kinematics during dynamic pedaling tasks compared to generic models. The nuances observed in MTU length and velocity patterns provided a first step to understand how subject-specific anatomical detail could translate into different MTU behavior during dynamic tasks. These findings are crucial for advancing our fundamental understanding of complex multi-joint movements.

CONFLICT OF INTEREST

The authors state that they have no financial or personal affiliations with individuals or organizations that may have exerted inappropriate influence on this study.

REFERENCES

- Catelli, D. S., Wesseling, M., Jonkers, I., & Lamontagne, M. (2019). A musculoskeletal model customized for squatting task. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 22(1), 21-24. <https://doi.org/10.1080/10255842.2018.1523396>
- Chen, Z., & Franklin, D. W. (2025). Muscle Moment Arm–Joint Angle Relations in the Hip, Knee, and Ankle: A Visualization of Datasets. *Annals of Biomedical Engineering*. <https://doi.org/10.1007/s10439-025-03735-w>
- Dorel, S., Guilhem, G., Couturier, A., & Hug, F. (2012). Adjustment of Muscle Coordination during an All-Out Sprint Cycling Task. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 44(11), 2154-2164. <https://doi.org/10.1249/MSS.0b013e3182625423>
- Frouin, A., Guenanten, H., Sant, G. L., Lacourpaille, L., Liebard, M., Sarcher, A., McNair, P. J., Ellis, R., & Nordez, A. (2023). Validity and Reliability of 3-D Ultrasound Imaging to Measure Hamstring Muscle and Tendon Volumes. *Ultrasound in Medicine & Biology*, S0301562923000649. <https://doi.org/10.1016/j.ultrasmedbio.2023.02.012>
- Guenanten, H., Retailleau, M., Dorel, S., Sarcher, A., Colloud, F., & Nordez, A. (2024). Muscle-Tendon Unit Length Measurement Using 3D Ultrasound in Passive Conditions: OpenSim Validation and Development of Personalized Models. *Annals of Biomedical Engineering*. <https://doi.org/10.1007/s10439-023-03436-2>
- Hausselle, J., Assi, A., El Helou, A., Jolivet, E., Pillet, H., Dion, E., Bonneau, D., & Skalli, W. (2014). Subject-specific musculoskeletal model of the lower limb in a lying and standing position. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 17(5), 480-487. <https://doi.org/10.1080/10255842.2012.693173>
- Hug, F., & Dorel, S. (2009). Electromyographic analysis of pedaling: A review. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 19(2), 182-198. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2007.10.010>
- Hug, F., Turpin, N. A., Couturier, A., & Dorel, S. (2011). Consistency of muscle synergies during pedaling across different mechanical constraints. *Journal of*

- Neurophysiology*, 106(1), 91-103. <https://doi.org/10.1152/jn.01096.2010>
- Lai, A. K. M., Dick, T. J. M., Brown, N. A. T., Biewener, A. A., & Wakeling, J. M. (2020). Lower-limb muscle function is influenced by changing mechanical demands in cycling. *Journal of Experimental Biology*. <https://doi.org/10.1242/jeb.228221>
- Neptune, R. R., Kautz, S. A., & Zajac, F. E. (2000). Muscle contributions to specific biomechanical functions do not change in forward versus backward pedaling. *Journal of Biomechanics*.
- Pataky, T. C., Robinson, M. A., & Vanrenterghem, J. (2013). Vector field statistical analysis of kinematic and force trajectories. *Journal of Biomechanics*, 46(14), 2394-2401. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2013.07.031>
- Raasch, C. C., & Zajac, F. E. (1999). Locomotor Strategy for Pedaling : Muscle Groups and Biomechanical Functions. *Journal of Neurophysiology*, 82(2), 515-525. <https://doi.org/10.1152/jn.1999.82.2.515>
- Raasch, C. C., Zajac, F. E., Ma, B., & Levine, W. S. (1997). Muscle coordination of maximum-speed pedaling. *Journal of Biomechanics*, 30(6), 595-602. [https://doi.org/10.1016/s0021-9290\(96\)00188-1](https://doi.org/10.1016/s0021-9290(96)00188-1)
- Rajagopal, A., Dembia, C. L., DeMers, M. S., Delp, D. D., Hicks, J. L., & Delp, S. L. (2016). Full-Body Musculoskeletal Model for Muscle-Driven Simulation of Human Gait. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 63(10), 2068-2079. <https://doi.org/10.1109/TBME.2016.2586891>
- Robin, M. (2022). Analyse de la production de puissance maximale au cours du sprint final en cyclisme sur route Apports de l'étude du comportement muscle-tendon. Thèse de doctorat.
- Schumacher, C., Sharbafi, M., Seyfarth, A., & Rode, C. (2020). Biarticular muscles in light of template models, experiments and robotics : A review. *Journal of The Royal Society Interface*, 17(163), 20180413. <https://doi.org/10.1098/rsif.2018.0413>
- Van Ingen Schenau, G. J., Boots, P. J. M., De Groot, G., Snackers, R. J., & Van Woensel, W. W. L. M. (1992). The constrained control of force and position in multi-

joint movements. *Neuroscience*, 46(1), 197-207. [https://doi.org/10.1016/0306-4522\(92\)90019-X](https://doi.org/10.1016/0306-4522(92)90019-X)

Zajac, F. E. (1993). Muscle coordination of movement: A perspective. *Journal of Biomechanics*, 26, 109-124. [https://doi.org/10.1016/0021-9290\(93\)90083-Q](https://doi.org/10.1016/0021-9290(93)90083-Q)

Zajac, F. E. (2002). Understanding muscle coordination of the human leg with dynamical simulations. *Journal of Biomechanics*, 35(8), 1011-1018. [https://doi.org/10.1016/S0021-9290\(02\)00046-5](https://doi.org/10.1016/S0021-9290(02)00046-5)

Chapitre 6 : Étude #4

Adaptation of Bi-articular Muscle to Directional and Force-Velocity Constraints in Human Propulsion.

Publication associée (en préparation): *Guenanten H, Colloud F, Nordez A, Dorel S. Adaptation of Bi-articular Muscle to Directional and Force-Velocity Constraints in Human Propulsion.*

Étude #4 Résumé

Les muscles bi-articulaires sont essentiels à la puissance et à la polyvalence de la locomotion humaine, mais la manière dont ils adaptent leur comportement face à différentes contraintes mécaniques reste mal comprise. Cette étude a utilisé une nouvelle approche de modélisation spécifique au sujet, basée sur l'échographie 3D, pour caractériser la neuromécanique de l'unité muscle-tendon (MTU) des principaux muscles bi-articulaires du membre inférieur (ischio-jambiers, *rectus femoris* et *gastrocnemius*) au sein d'un continuum de tâches de propulsion allant de la direction verticale à horizontale. Dans cette étude préliminaire, neuf hommes en bonne santé ont réalisé cinq tâches à effort maximal : un saut avec contre-mouvement (CMJ), un CMJ chargé (+70 kg en moyenne), un saut en longueur sans élan, ainsi que les premier et troisième appui d'un sprint. Le pic électromyographique (EMG) et les changements moyens de longueur de la MTU ont été analysés et utilisés pour interpréter leurs modalités de contraction pendant la phase de poussée de chaque tâche. La transition d'une propulsion verticale à horizontale a impliqué une stratégie réciproque : le pic d'EMG des ischio-jambiers médiaux a augmenté de manière significative et était associé à une activité concentrique, tandis que celui du droit fémoral a diminué et se trouvait associé à une activité excentrique. D'autre part, les gastrocnémiens semblent être les plus sensibles aux contraintes de haute vitesse. Ces données préliminaires et la littérature existante suggèrent que la modulation des muscles bi-articulaires est la plus sensible à la direction du mouvement et aux niveaux de vitesse élevés.

Mots-clés : Muscles bi-articulaires, Modélisation spécifique au sujet, Propulsion, Saut, Sprint, Électromyographie, Relation force-vitesse.

ABSTRACT AND KEY TERMS

Bi-articular muscles are critical for the power and versatility of human locomotion, yet how they adapt their behavior across different mechanical constraints remains unclear. This study aimed to leverage a novel, 3D ultrasound-based and subject-specific modeling approach to characterize the neuromechanics of muscle-tendon unit of the primary lower limb bi-articular muscles (hamstrings, *rectus femoris*, and *gastrocnemii*) across a series of vertical to horizontal direction continuum of propulsive tasks. In this preliminary study, nine healthy males performed five maximal-effort tasks: a countermovement jump (CMJ), a loaded CMJ (+70 kg on average), a standing long jump, and the first and third steps of a sprint running. Peak electromyography (EMG), mean MTU changes in length, were analyzed and used to interpret their contraction modalities during the push-off phase of each task. Transitioning from vertical to horizontal propulsion involved a reciprocal strategy: peak EMG of the medial hamstrings increased significantly and was associated with concentric activity, while *rectus femoris* peak EMG decreased and was related to eccentric activity. On the other hand, *gastrocnemii* appear to be most sensitive to high velocity constraints. When considering human propulsion, these preliminary data and existing literature suggest that bi-articular muscle modulation is most acutely sensitive to movement direction and high-velocity levels. These findings highlight the nuanced roles of bi-articular muscles and how the neuromuscular system implements sophisticated strategies to satisfy a range of mechanical demands.

Key terms: Bi-articular muscles, Subject-specific modeling, Propulsion, Jumping, Sprinting, Electromyography, Neuromuscular control, Force-Velocity relationship.

INTRODUCTION

Bi-articular muscles are fundamental to the versatility and power of human locomotion. Crossing two joints, muscles such as the hamstrings, *rectus femoris*, and *gastrocnemii* play complex functional roles that extend beyond simple joint actuation. These muscles are crucial for transferring energy between joints, effectively relaying power generated by large proximal muscles to distal joints. This specialized function is essential for maximizing mechanical output and explosive performance during activities such as maximal jumping and sprint running (Prilutsky, 2000). Furthermore, they act as dynamic couplers and "fine-tuners" of coordination, modulating joint stiffness and ensuring the stability and precision of multi-joint movements (Van Ingen Schenau et al., 1992).

While these general functions are known, a significant gap remains in understanding how bi-articular muscles adapt their behavior in response to systematic variations in mechanical constraints. Propulsive tasks can be characterized along the direction of force application, which determines the orientation of the center of mass at the end of the propulsion. This direction control in standing horizontal and vertical bodyweight jumps by bi-articular muscles has been investigated in terms of activation (Fukashiro et al., 2005). How individual bi-articular muscles modulate their behavior—in terms of activation, length change, and contraction type—to meet these distinct and often competing demands is not yet fully elucidated.

Investigating these nuanced adaptations has been historically challenging due to methodological limitation. Most biomechanical analyses have relied on generic, linearly scaled musculoskeletal models. Such models, derived from cadaveric anatomical data, fail to take into account all the subject-specific geometry characteristics that dictate muscle-tendon kinematics (Guenanten et al., (2024) ; Study 2 & 3, Thesis). This is a

critical limitation, as the mechanical action of a bi-articular muscle is largely sensitive to its moment arms at both joints—a parameter that exhibits high inter-individual variability (Study 2, Thesis). Consequently, subject specific models may allow to better represent the subtle, individualized strategies employed to execute a given propulsive task (Study 3, Thesis).

In this line, we developed and validated a comprehensive pipeline for creating subject-specific musculoskeletal models by integrating 3D freehand ultrasound to capture individual muscle-tendon insertions sites, pathways and calibrate moment arms (Guenanten et al., 2024; Study 2, Thesis). This approach highlighted substantial differences in bi-articular MTU kinematics during the pedaling task compared to generic models (Study 3, Thesis).

Therefore, the purpose of this study was to leverage this personalized modeling approach to investigate the MTU behavior of the primary bi-articular muscles of the lower limb (*semimembranosus* (SM), *semitendinosus* (ST), *biceps femoris* long head (BF), *rectus femoris* (RF), *gastrocnemius medialis* (GM), and *gastrocnemius lateralis* (GL)) across a paradigm of multidirectional propulsive tasks. Specifically, we aimed to characterize alterations in their EMG activity and MTU length changes in response to the modulation of the orientation of the propulsive force from vertical (countermovement jump – CMJ) to horizontal (standing long jump – SLJ, and sprints). As a secondary objective, we also added an extra dimension to this continuum of tasks, through differences in force-velocity constraints. We hypothesized that the functional behavior of these muscles would shift significantly across conditions, reflecting distinct strategies tailored to the specific mechanical demands of each task.

MATERIALS AND METHODS

The subsequent analysis represents a preliminary study based on a preliminary dataset from this ongoing study. The cohort of participants is still under development, as data collection is not yet complete, only a fraction of the collected data will be analyzed within the scope of this study.

Participants

Nine healthy male participants (age 25.6 ± 2.7 years, height 180.9 ± 5.3 cm, mass 78.9 ± 10.5 kg), familiar with resistance training, volunteered to participate in this study. All participants were free of musculoskeletal pain or injury during the period of the study and provided informed consent prior to participation, in accordance with institutional guidelines set by the Declaration of Helsinki (World Declaration of Helsinki, 2013). All procedures were approved by the local Ethics Committee (CERNI n°03122021-2).

Familiarization

Participants took part in a familiarization session covering the jumping and sprinting movements that they performed during the experiment. After a warm-up, participants performed six SLJ and six sprint running (10 m) with stationary-standing-start. They also performed a series of CMJ at body weight and under different loads to determine the CMJ load-velocity relationship using a linear position transducer (Vitruve VBT Encoder; Vitruve S.L., Madrid, Spain). For this purpose, three maximal CMJ were performed at body weight and with additional loads equivalent to 25%, 50%, and 75% of body weight in a squat rack (Giroux et al., 2014). The highest speed among the three jumps was then used to determine the individual load-velocity relationship of the participant. All of these tasks were performed in a randomized order.

3D Ultrasonography

For motion capture and imaging acquisitions, participants were equipped with 35 reflective markers placed on the pelvis (8), right femur (9), right tibia (8), right foot (7), and left femur (3).

The method used in the present study has already been described in previous work (Study 2, Thesis). Briefly, an optoelectronic motion capture system (10 cameras Optitrack Flex 13, NaturalPoint, USA) was used to measure the 3D coordinates of markers in space at 120Hz. For personalized model development, participants were placed in three different static postures, each targeting a specific muscle group: the hamstring (SM, ST, BF), the RF, and the *gastrocnemii* (GM, GL). These postures were chosen to ensure clear marker visibility and to optimize model accuracy. Muscle-tendon units (MTU) were scanned in all three positions using 3D ultrasound (Guenanten et al., 2024). Two-dimensional B-mode ultrasound images were acquired with an Aixplorer scanner (version 12.3, SuperSonic Imagine, Aix-en-Provence, France) equipped with a 10–2 MHz linear probe (40-mm field of view). Images, with a depth set to 6.5 cm, were recorded using an ElGato Cam Link video capture device. To track the probe's position and orientation, a 3D-printed rigid body with four markers was attached to it and monitored by an OptiTrack motion capture system. Data from the ultrasound images and motion capture system were streamed and synchronized using the open-source software PlusServer (v. 2.8.0, Kingston, Canada) (Ungi et al., 2016) and recorded with the open-source software 3D Slicer (v. 4.10.1, Perth, Australia - Fedorov et al., 2012). Temporal and spatial calibration was performed using 3D Slicer (Frouin et al., 2024). An experienced operator, specializing in lower limb ultrasound, conducted the entire 3D ultrasound acquisition process. Scans were performed at a constant speed in the transverse plane to prevent tissue compression from distorting

the images, which was facilitated by a generous application of ultrasound gel. After acquisition, volume reconstruction was performed for each MTU. MTU length in each position was then measured using 3D Slicer software. The full MTU path was determined by calculating the centroid of the muscle and tendon cross-sectional area every 20 mm. Finally, MTU pathway from the 3D ultrasound acquisitions was computed as the sum of the cumulative distances between successive 3D centroid points (Guenanten et al., 2024).

Musculoskeletal modeling

3D US-based personalized models were created by incorporating MTU insertions and path measured with 3D US into musculoskeletal models, as detailed in our previous work (Guenanten et al., 2024; Study 2 and 3, Thesis). MTU length of SM, ST, BF, RF, GM, and GL was then computed using the personalized models of each participant across all conditions using OpenSim (v4.4 - Delp et al., 2007). To characterize dynamic changes in MTU contraction patterns, the MTU velocity was calculated as the time derivative of MTU length changes for each participant.

Jumping and Sprinting conditions

During the experiment, participants performed a series of vertical and horizontal jumps as well as short sprints running. Participants performed all the jumps trials with their feet placed on each of the two force platforms. Three maximal-intensity CMJ and SLJ trials were performed. Three maximum-intensity CMJ were also performed with additional load (“LCMJ”) equivalent to 50% of the maximum isometric strength measured during familiarization using a squat bar. The average absolute additional load for the nine participants was 70.3 ± 12.3 kg. Six maximal sprints were also performed from a stationary-standing start position. Three were performed with first step of the front leg on the force plate (“Sprint1”), the remaining three were performed

so that the third step (considering Sprint1 as the first step) landed on the platform (“Sprint3”). In order to avoid altering the kinematics of the sprint, the distance between the start line and Sprint3 for each participant was measured and the only instruction given to them was to sprint forward as fast as possible. If Sprint3 failed to reach the force plate, the test was repeated. To ensure maximum involvement, participants were instructed to keep running at full speed several meters beyond the platform (which constituted a total sprint of 10 m), and a thick landing pad was installed at the end of the experimental room to provide a soft landing. All tasks were performed in a randomized order with significant verbal encouragement to maximize participant engagement.

Another optoelectronic motion capture device (20 cameras Vero Serie, VICON motion system, UK) was used during the jumping and sprinting trials to collect the position of the 35 markers placed on the body of the participant at a frequency of 120 Hz. Their 3D trajectories were reconstructed using Nexus software (v2.15.0). Ground reaction forces were collected using two force plates at 2160 Hz (Vald Performance, Brisbane, Australia).

Electromyographic (EMG) activity of the six bi-articular muscles were recorded at 2160 Hz, using a wireless surface EMG system (PICO EMG; Cometa Systems, Milan, Italy, interelectrode distance = 25 mm). To ensure proper alignment with the muscle fascicle plane and avoid neighboring muscles, electrode placement was verified with B-mode ultrasound. To minimize crosstalk, EMG electrodes were placed on the midline of the most prominent superficial muscle belly of each muscle. Given the regional variation in EMG amplitude (Heygi et al., 2017, Holtermann et al., 2005), two pairs of bipolar EMG electrodes were placed on the SM, ST, BF, and RF muscles: one at the proximal-middle and one at the distal-middle location. For GM and GL, a single pair of electrodes

was placed in the middle of the muscle belly. Before placement, the skin was shaved and cleaned with alcohol. Raw EMG signals from each muscle were band-pass filtered (20–450 Hz) using a 2nd-order Butterworth filter. The signals were then rectified, and the root mean square (RMS) was calculated using a moving window. The window duration was set to 70 ms for the LCMJ, 50 ms for the CMJ, SLJ, and Sprint1 conditions, and 20 ms for the Sprint3 condition based on the velocity of the task. To better use muscle activity data for analyzing muscle coordination, an electromechanical delay (EMD) was applied to the EMG signal for each muscle in each task. The specific EMD values used were 50 ms for the hamstrings (Simonsen et al. 1985, Morin et al., 2015), 25 ms for the RF (Hannah et al., 2014), and 15 ms for the *gastrocnemii* (Muraoka et al., 2004). Period of activity was detected as an EMG onset/offset. The onset (/offset) was defined as the point where the signal exceeded (/go beyond) three times the standard deviation of the muscle's resting baseline EMG (Besomi et al., 2020). Contractions were classified as isometric when the MTU velocity fell within the interval of -0.01 m/s and 0.01 m/s during a period EMG activity. During the activation period, concentric contractions were identified by MTU shortening velocities below -0.01 m/s, while eccentric contractions were identified by MTU lengthening velocities above $+0.01$ m/s.

All experimental jumping and sprinting tasks were completed with a custom ultrasound probe (15–4 MHz, SuperSonic Imagine, Aix-en-Provence, France) attached to the participant. With a 6-meter cable, the probe was fixed to the GM to enable real-time visualization of GM muscle fascicle behavior throughout the trials. To evaluate whether the probe's attachment to the leg affected the participants' sprint kinematics, the sprints conditions were also conducted without the probe. These no-probe trials were performed in a randomized order at either the start or end of the experimental session,

they will not be analyzed as part of this manuscript. All the data (kinematics, ground reaction forces, EMG, and the ultrasound probe) were collected synchronously.

Data analysis

Jump propulsion direction appears to be controlled by the orientation of the torso and the activation level of the bi-articular thigh muscles (hamstrings and *rectus femoris*) during the push-off phase (Fukashiro et al., 2005). Specifically, horizontal propulsion seems to result from the combination of an initial forward momentum, generated by the inclination of the torso, and the fine-tuning of hamstring and *rectus femoris* activation. This muscle activation adjusts movement direction by regulating torques at the hip and knee joints. Therefore, only the push-off phase, where this fine-tuning of propulsion directly manifests (Fukashiro et al., 2005), will be examined in the following analyses by removing all braking phases from the analysis of the tasks. Three main variables were analyzed to observe the behavior of these MTU during the different propulsions: peak EMG activity (Fukashiro et al., 2005), mean MTU absolute velocity, and their contraction types.

Analyses were performed using R (v.4.4.3; R Core Team 2021, R Foundation for Statistical computing, Vienna, Austria). Linear mixed-effects models were used to assess the impact of each condition (LCMJ, CMJ, SLJ, Sprint1, Sprint3) on the peak EMG activity, mean MTU velocity, and contraction types during the push-off phase of each task for each MTU (SM, ST, BF, RF, GM, GL). These models, implemented with the R 'nlme' package, included 'participant' as a random effect. If an interaction effect was present, contrast analyses were then conducted using Tukey's method, with the R 'emmeans' package. Statistical significance was set at 0.05.

RESULTS

Task Characterization

The experimental tasks successfully established a continuum of propulsion direction (Figure 1). In the vertical jump tasks, the center of mass take-off velocity was predominantly oriented along the vertical axis, accounting for $96 \pm 2\%$ of the total velocity in the CMJ and $93 \pm 5\%$ in the LCMJ. Conversely, in the sprint tasks, take-off velocity was primarily horizontal, representing $90 \pm 3\%$ of the total velocity in Sprint3 and $86 \pm 5\%$ in Sprint1. The SLJ take-off velocity was distributed between the vertical ($43 \pm 5\%$) and horizontal ($57 \pm 5\%$) axes. Moreover, for the specific primary vertical CMJ and horizontal Sprint task, loaded condition successfully imposed different force-velocity constraints. Difference in vertical impulse of 502 ± 138 Ns was observed between the two vertical propulsion tasks (LCMJ and CMJ), whereas difference in horizontal impulse of 81 ± 18 Ns was found between the two horizontal propulsion tasks (Sprint3 and Sprint1).

EMG Activity

EMG pattern and peak EMG activity of all muscles during the push-off phase are depicted in Figure 2 and figure 3 respectively.

Hamstrings

During the propulsion phase, peak EMG activity was significantly higher for the SM and ST in the SLJ condition compared to the CMJ condition (mean increase of $+0.19$ mV, $p < 0.05$). However, the BF showed no significant difference between these two conditions ($+0.13$ mV, $p > 0.05$). When comparing the Sprint3 condition to the CMJ, peak EMG activity was significantly elevated for the ST and BF (mean increase of

+0.21 mV, $p < 0.05$), but this effect was not significant for the SM (+0.16 mV, $p > 0.05$). No significant differences in peak EMG activity were found between the SLJ and Sprint3 conditions for any of the hamstring muscles (mean difference of +0.03 mV, $p > 0.05$). Furthermore, no significant differences in peak EMG activity were detected when comparing the two vertical tasks (LCMJ vs. CMJ) for the SM, ST, and BF (mean difference of +0.01 mV, $p > 0.05$), nor between the two horizontal tasks (Sprint1 vs. Sprint3) (-0.01 mV, -0.07 mV, and -0.13 mV for SM, ST, and BF, respectively; $p > 0.05$).

Rectus Femoris

Peak EMG activity of the RF during the propulsion phase was significantly lower in the SLJ condition compared to the CMJ condition (-0.29 mV, $p < 0.05$). No significant differences in peak EMG activity were found between the CMJ and Sprint3 conditions (-0.11 mV, $p > 0.05$), between the two horizontal tasks (Sprint1 vs. Sprint3), or between the two vertical tasks (LCMJ vs. CMJ) (-0.05 mV, $p > 0.05$).

Gastrocnemii

For the GM, peak EMG activity during propulsion was significantly higher in the Sprint3 condition compared to the Sprint1 condition (+0.25 mV, $p < 0.05$). For the GL, peak EMG activity was significantly higher in the Sprint3 condition compared to both the CMJ and LCMJ conditions (mean increase of +0.23 mV, $p < 0.05$). No other significant differences in peak EMG activity were reported among the remaining conditions.

Mean Muscle-Tendon Unit Absolute Velocity

The following results are presented in Figure 4.

Hamstrings

The mean MTU absolute velocity during the propulsion phase increased significantly from the CMJ condition to both the SLJ condition (by an average of 9 cm/s) and the Sprint3 condition (by an average of 11 cm/s) for the SM, ST, and BF ($p < 0.05$). No significant difference in velocity was found between the SLJ and Sprint3 conditions for any of the hamstring muscles. Mean MTU velocity was significantly lower in the higher-force conditions. During CMJ, velocity decreased from CMJ to LCMJ by 11, 8, and 13 cm/s for SM, ST, and BF, respectively ($p < 0.05$). Similarly, during sprint running task, MTU velocity decreased from Sprint3 to Sprint1 by 13, 12, and 15 cm/s for SM, ST, and BF, respectively ($p < 0.05$).

Rectus Femoris

The mean MTU velocity of the RF increased by 11 cm/s from the CMJ to the SLJ condition and by 13 cm/s from the CMJ to the Sprint3 condition ($p < 0.05$). No significant difference was found between the SLJ and Sprint3 conditions. The mean velocity of the RF decreased significantly in the higher-force tasks, dropping by 17 cm/s between the vertical conditions (from CMJ to LCMJ) and by 18 cm/s between the horizontal conditions (from Sprint3 to Sprint1) ($p < 0.05$).

Gastrocnemii

The mean MTU velocity for both the GM and GL was significantly higher in the Sprint3 condition, increasing by an average of 15 cm/s compared to all other conditions ($p < 0.05$). No other significant differences in mean velocity were reported among the other conditions.

Contraction Types

The following results are presented in Figure 5.

Hamstrings

During the CMJ, the hamstring MTU operated predominantly in a concentric regime. The proportion of time spent in concentric regime was $91 \pm 17\%$ for SM, $91 \pm 12\%$ for ST, and $99 \pm 2\%$ for BF. Time spent in eccentric contraction was $5 \pm 9\%$ for SM, $4 \pm 7\%$ for ST, and $0 \pm 0\%$ for BF, while isometric contraction accounted for $4 \pm 10\%$ for SM, $5 \pm 10\%$ for ST, and $1 \pm 2\%$ for BF. No significant differences in contraction regimen were found between the CMJ and SLJ conditions for any hamstring muscle. In the Sprint3 condition, the ST and BF exhibited a significant decrease of the proportion of concentric contractions, 23% ($p < 0.05$), compared to both CMJ and SLJ with a corresponding increase in the eccentric activity of 22% ($p < 0.05$). No significant shift was observed for the SM among the CMJ, SLJ, and Sprint3 conditions. Comparing the two vertical tasks, the ST showed a 16% increase in the proportion of eccentric contraction coupled with an 18% decrease in concentric contraction during the LCMJ compared to the CMJ ($p < 0.05$). In contrast, the BF displayed a significant 12% increase in its isometric activity in the LCMJ condition. Comparing the two horizontal tasks, the BF showed an 18% increase in its concentric activity during the Sprint1 condition, at the expense of the eccentric regimen (-19% , $p < 0.05$).

Rectus Femoris

During CMJ, the RF operated almost exclusively in an eccentric regimen, which accounted for $98 \pm 3\%$ of the duration. Concentric and isometric contractions constituted only $1 \pm 2\%$ and $1 \pm 2\%$ of the push-off phase, respectively. The RF showed

no significant differences in contraction types among the CMJ, SLJ, and Sprint3 conditions ($p>0.05$). When comparing the two vertical tasks, the RF displayed a significant 11% increase in its isometric activity during the LCMJ condition, which occurred at the expense of the eccentric activity (-18% , $p<0.05$). No significant differences in contraction types were found between the two horizontal tasks (Sprint1 vs. Sprint3) for the RF.

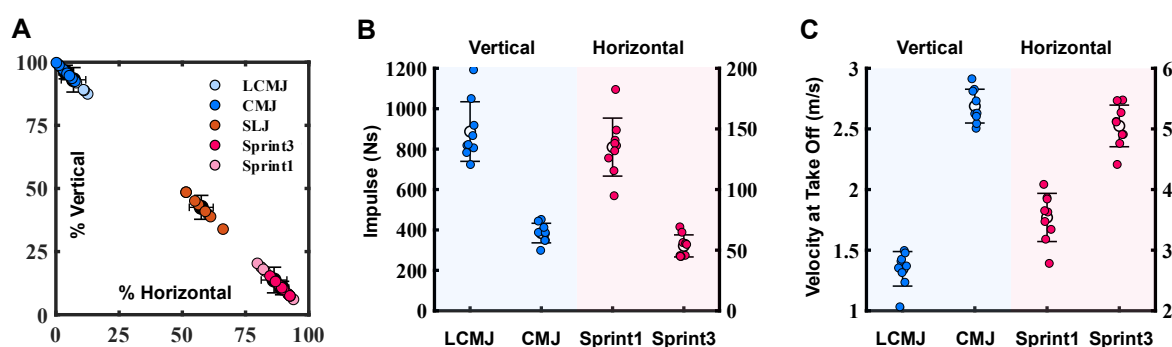


Figure 1: Movement direction (A) and Force-Velocity (B-C) paradigm. *The movement direction paradigm focuses on comparing the CMJ, SLJ, and Sprint3 tasks. Percentages correspond to the horizontal and vertical velocity of the center of mass at takeoff. The force-velocity paradigm compares the CMJ and Sprint3 to tasks with similar movement patterns—the LCMJ and Sprint1, respectively—but with greater force requirements and, consequently, lower velocity output. CMJ: Countermovement jump. LCMJ: Loaded CMJ. SLJ: Standing long jump.*

Gastrocnemii

During the CMJ, the *gastrocnemii* displayed a mixed contraction type. Time spent in eccentric contraction was $65\pm 22\%$ for GM and $63\pm 28\%$ for GL; concentric contraction accounted for $26\pm 19\%$ for GM and $25\pm 23\%$ for GL; and isometric contraction constituted $9\pm 12\%$ for GM and $12\pm 10\%$ for GL. In the SLJ, a significant shift occurred. The proportion of the concentric activity increased by an average of 32% for both GM and GL ($p<0.05$), at the expense of the eccentric activity, which decreased by an average of 31% ($p<0.05$) compared to all other conditions. No significant differences

were observed in the contraction types of GM and GL between the two vertical conditions (CMJ and LCMJ). In the comparison of horizontal tasks, a significant increase in isometric activity was found for the GM in the Sprint1 condition compared to Sprint3 (+11%, $p < 0.05$), but this effect was not significant for the GL (+7%, $p > 0.05$).

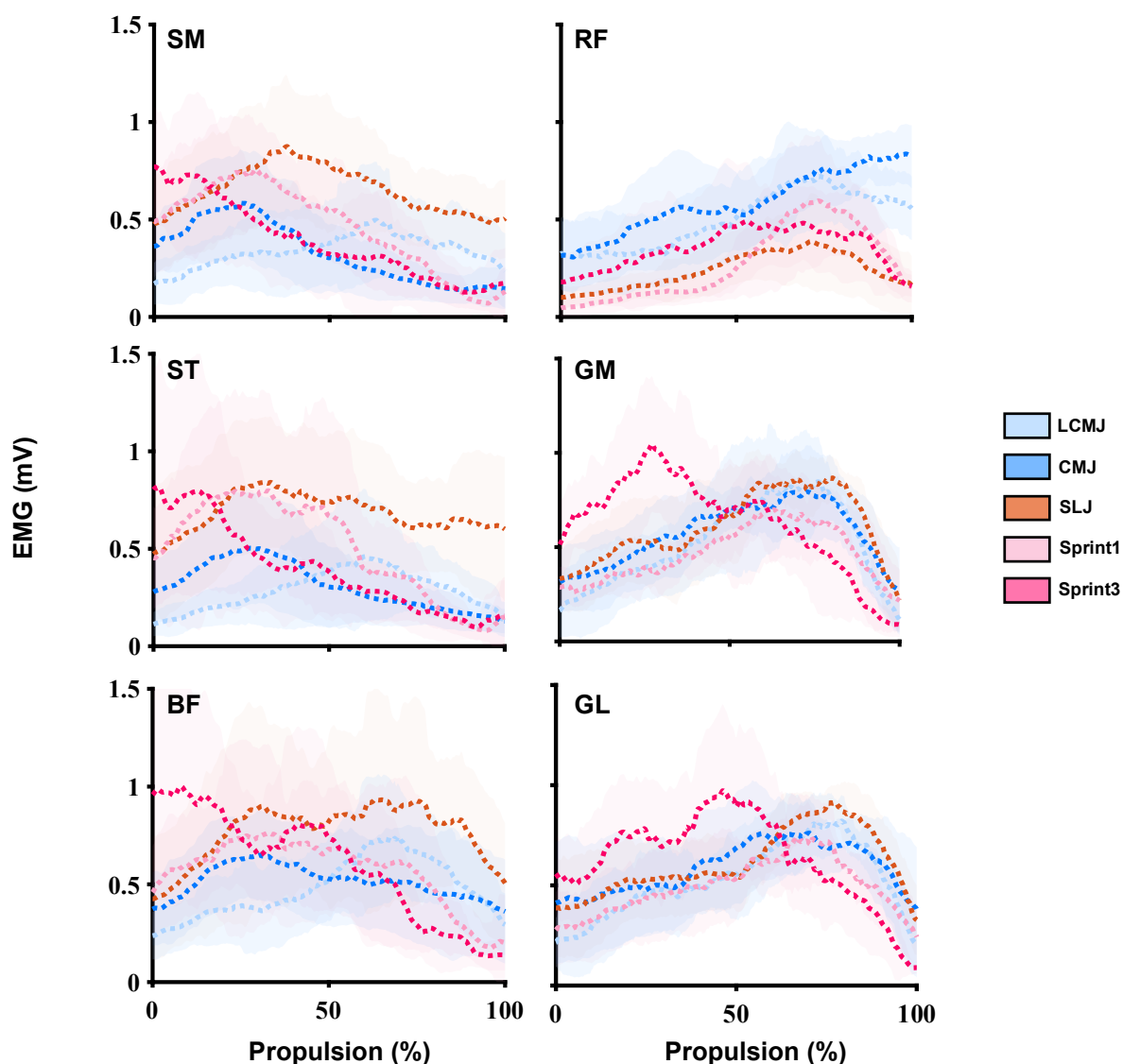


Figure 2: EMG activity pattern of the six bi-articular muscles during the push-off phase for each task. SM = Semimembranosus. ST = Semitendinosus. BF = Biceps femoris. RF = Rectus femoris. GM = Gastrocnemius medialis. GL = Gastrocnemius lateralis. Percentages of propulsion represent the duration of the push phase from beginning to end for each task. 100% corresponds to the last instant before takeoff.

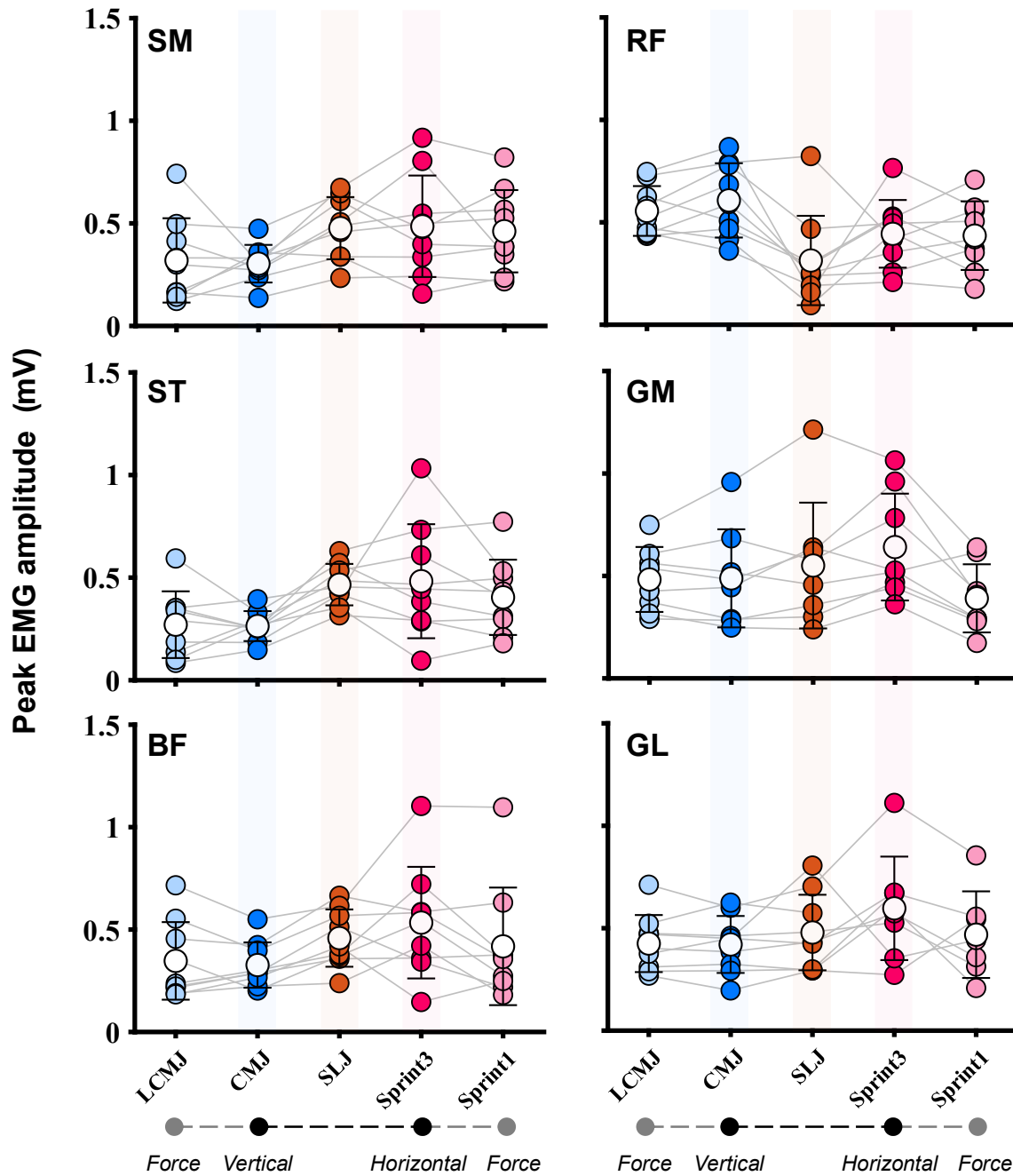


Figure 3: Peak EMG amplitude of the six bi-articular MTU during the push-off phase for each task. SM = Semimembranosus. ST = Semitendinosus. BF = Biceps femoris. RF = Rectus femoris. GM = Gastrocnemius medialis. GL = Gastrocnemius lateralis. The gray mark indicating “force” corresponds to the condition in which the force-velocity constraints are shifted toward higher force requirements (Figure 1B).

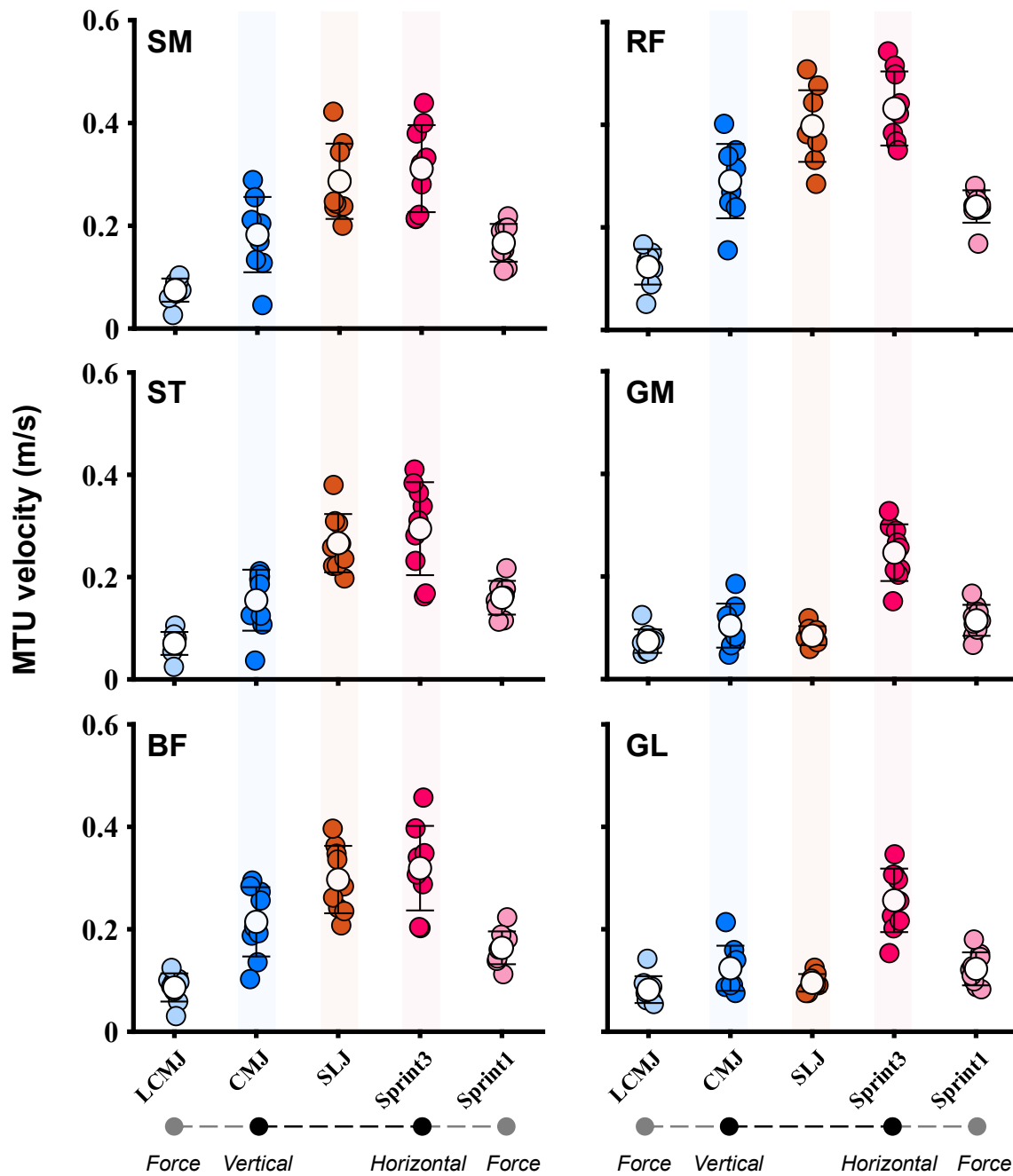


Figure 4: Mean absolute velocity of the six bi-articular MTU during the push-off phase for each task. SM = Semimembranosus. ST = Semitendinosus. BF = Biceps femoris. RF = Rectus femoris. GM = Gastrocnemius medialis. GL = Gastrocnemius lateralis. The gray mark indicating “force” corresponds to the condition in which the force-velocity constraints are shifted toward higher force requirements (Figure 1B).

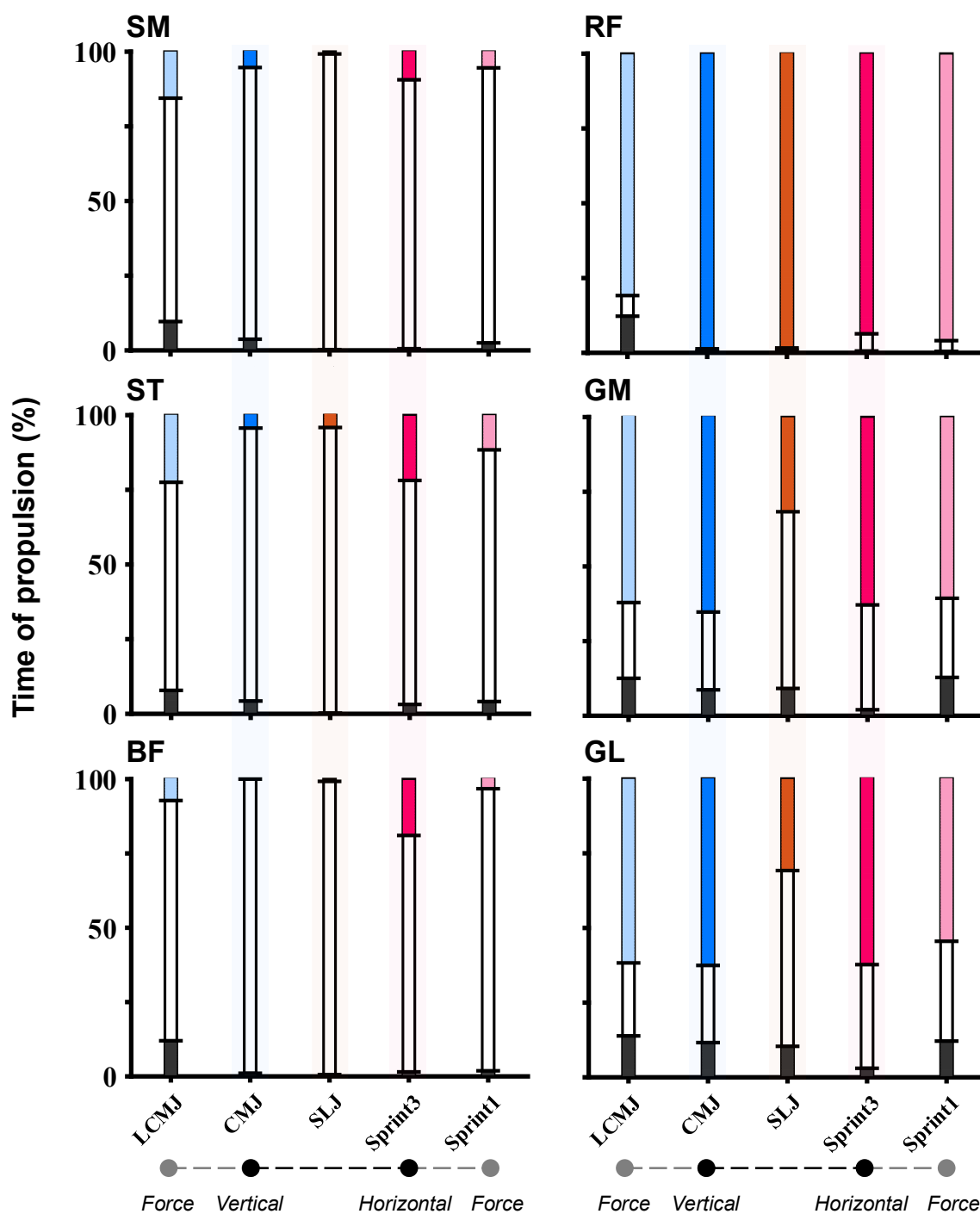


Figure 5: Percentage of time spent in eccentric (color filled), concentric (unfilled) or isometric (black filled) during the push-off phase of each task for the six bi-articular MTU. SM = Semimembranosus. ST = Semitendinosus. BF = Biceps femoris. RF = Rectus femoris. GM = Gastrocnemius medialis. GL = Gastrocnemius lateralis. The gray mark indicating “force” corresponds to the condition in which the force-velocity constraints are shifted toward higher force requirements (Figure 1B).

DISCUSSION

The primary purpose of this study was to leverage a novel, subject-specific musculoskeletal modeling approach to characterize the adaptive behaviors of the primary bi-articular muscles of the lower limb across a continuum of propulsive tasks. We hypothesized that the behavior of the SM, ST, BF, RF, GM, and GL would shift differently to meet the distinct mechanical demands of each task. The results of this preliminary analysis support this hypothesis, revealing a neuromechanical plasticity in which these muscles dynamically modulate their behavior across a multidimensional spectrum of propulsion tasks.

Directional Control of Propulsion

A central objective of this study was to investigate the muscular mechanisms responsible for controlling the direction of propulsion. The comparison between the countermovement jump (CMJ) and the standing long jump (SLJ) provides a clear window into this mechanism. Our results demonstrate a distinct pattern of differential activation in the bi-articular thigh muscles that align with and refines previous research (Fukashiro et al., 2005). Specifically, we observed that peak EMG activity of the medial hamstrings (SM and ST) during the push-off phase was significantly higher during the SLJ compared to the CMJ, while the peak EMG of the RF was significantly lower (Figure 3). This reciprocal modulation of muscle activation provides robust, direct support for the seminal work of Fukashiro et al. (2005), who were the first to postulate that jump direction is governed by the relative activity levels of the hamstrings and RF during the push-off phase, whereas the peak EMG activity of the mono-articular knee extensors was not affected by the direction of the jump. This differential activation pattern is not arbitrary but represents a sophisticated neuromuscular strategy to tune the net joint moments required to shift the ground reaction force vector from a primarily

vertical during CMJ to a more anteriorly-directed orientation during SLJ. This increase in peak EMG activity during SLJ was not significant for BF during this preliminary analysis. This also appears consistent with the findings of Fukashiro et al. (2005), who found that this increase was less pronounced in the lateral portion of the hamstrings (BF) than in the medial portion (SM and ST), with consistent EMG activity patterns across studies (Figure 2). Interestingly, peak EMG activity for ST and BF, was greater in Sprint3 than in CMJ. No significant difference was found when comparing the two sprint conditions or when comparing them to the SLJ. These findings must be consolidated given the much higher variability in hamstring EMG activity during the sprint tasks (Figure 3). The results for the RF are less clear. While the EMG patterns visually suggest an activity level halfway between the vertical propulsions (LCMJ and CMJ) and the SLJ (Figure 2), no statistical differences were found in this preliminary data. Our working hypothesis is that the kinematic demands of sprinting are met by a combination of high hamstring activity (similar to SLJ) and an intermediate level of RF activity (between CMJ and SLJ). This illustrates how the reciprocal modulation of neural drive between the hamstrings and RF is fine-tuned to satisfy the competing constraints of movement kinematics (which are different from the jumps) and propulsion direction.

A novel contribution of the present study lies in the integration of MTU kinematics, which reveals the mechanical consequence of this neural strategy on their behavior. We found that the mean MTU velocities of all thigh bi-articular muscles—both hamstrings and RF—were significantly higher in the SLJ compared to the CMJ. This indicates that to achieve a more horizontal propulsion when jumping, these MTU must change in length more rapidly (Figure 4). This finding suggests that the transition from vertical to horizontal jumping is not merely a change in the direction of force application

but could also be a fundamental shift towards a higher-velocity region of the thigh muscles' force-velocity curve. The confidence in this kinematic data is substantially enhanced by our use of 3D ultrasound-based subject-specific models. This methodology avoids the known inaccuracies of generic models in estimating muscle-tendon pathways and moment arms, which are highly variable between individuals and critical for accurate kinematic computation. Consequently, our results offer a more ecologically valid representation of *in vivo* MTU behavior during these dynamic tasks. However, since we do not have access to muscle-tendon interactions, it is not possible to know to what extent this change effectively affects muscle fibers' velocity.

The stability observed in the *gastrocnemii* behavior across the different tasks (except Sprint3), especially compared to the bi-articular thigh muscles, is notable. This suggests that their functional priority in maximal propulsion tasks mirrors that of the CMJ: maximizing takeoff velocity of the center of mass through mechanical energy redistribution and increased foot angular velocity (Zajac, 2002). A key finding of the current study is that this process appears largely unaltered, regardless of the movement constraints applied. The stability of this priority is highlighted by the mean *gastrocnemii* velocity, which shows significantly less variation across all standing start tasks compared to the bi-articular thigh muscles (Figure 4). Conversely, the significant increase in *gastrocnemii* velocity during the Sprint3 condition, relative to all other conditions, is likely attributable to the differences in initial momentum imposed by the two preceding steps.

Modulation by Force-Velocity Constraints

By comparing tasks with similar movement patterns but different mechanical constraints (LCMJ vs. CMJ; Sprint1 vs. Sprint3), it is possible to infer about the specific adaptations to force- and velocity-dominant conditions.

The addition of a significant external load during the LCMJ (70.3 kg on average) forced a clear adaptation toward a high-force, low-velocity strategy (Figure 1). Compared to the unloaded CMJ, the LCMJ resulted in significantly lower mean MTU velocities for all hamstrings and the RF (Figure 4), which is consistent with the differences in velocity and impulse between these two vertical tasks. Concurrently, EMG activity peaks of most participants appear to not be significantly affected by changes in force-velocity constraints (Figure 3). However, we observed a shift in contraction type: during the push-off phase, the ST exhibited an increase in eccentric work, while the BF and RF showed a significant increase in time spent in isometric contraction (Figure 5). Those results are consistent with the higher force requirements imposed by the task (Zajac, 1989).

The comparison between the first and third sprint steps isolates the influence of increasing running velocity. Sprint1 represents the initial acceleration phase, characterized by longer ground contact times and the need to overcome inertia, while Sprint3 represents a phase closer to maximal power output (Rabita et al., 2015), with shorter ground contact times. As expected, MTU velocities for all thigh MTU were significantly higher in the faster Sprint3 condition (Figure 4), which is consistent with the differences of force-velocity constraints between both sprints (Figure 1). Given the preliminary nature of the analysis, conclusions about sprint adaptations require careful interpretation. We propose two hypotheses: 1) Peak EMG activity remains unchanged during the propulsion phase between the two sprint conditions. In this case, adaptation

is primarily mechanical, supported by the significant differences in contraction types found in the BF, GM, and GL (mirroring findings in the vertical tasks). 2) Peak EMG activity increases beyond a certain movement velocity, a possibility suggested by the qualitative EMG patterns for the BF, GM, and GL (Figure 2). If true, the neural drive of the bi-articular thigh muscles (e.g., the BF) would be modulated by both speed increase and movement direction. This sensitivity might be muscle-specific based on kinematic demands; for instance, the gastrocnemii may prioritize speed sensitivity over direction, while the thigh muscles show a different pattern. This hypothesis is supported by literature, as data from Macchi et al. (2025) reveal an increase in EMG activity during the stance phase with increasing sprint velocity. Interestingly, this effect—observed in 37 athletes—was significantly greater for the bi-articular thigh muscles than for mono-articular muscles (*gluteus* and *vastii*). Another interesting observation to monitor for the continuation of this study is that the three MTU exhibiting a significant difference in contraction regime between Sprint1 and Sprint3 (BF, GM, and GL – Figure 5) also appear to be the most affected by differences in peak EMG activity between the two sprint tasks (Figure 3).

Methodological Considerations, Limitations, and Study Strengths

The primary strength of this investigation is the application of a novel 3D freehand ultrasound-based pipeline for creating subject-specific musculoskeletal models. This methodology allows us to bypass the well-documented limitations of generic, linearly scaled models that fail to capture the high inter-individual variability in muscle-tendon origins, insertions, and pathways. By providing a more anatomically accurate representation of each participant's musculoskeletal geometry, this approach yields substantially higher confidence in the derived MTU kinematics and the subsequent classification of contraction types.

However, several limitations must be acknowledged. This report is based on a preliminary analysis of a small cohort ($n = 9$). While the statistical power was sufficient to detect several significant effects, the high inter-individual variability inherent in biological signals, particularly surface EMG, could obscure some results. Therefore, these findings should be interpreted with caution pending analysis of the complete dataset, particularly with regard to EMG activity during sprints. The use of a fixed electromechanical delay (EMD) for each muscle group, while a standard and necessary practice to align neural and mechanical events, represents a potential source of error. This simplification is particularly relevant in the high-velocity Sprint3 condition. Sprinting involves extremely rapid cycles of muscle activation and deactivation, with peak hamstring EMG known to occur just prior to ground contact to be timed with the braking phase at the beginning of ground contact (Macchi et al., 2025). However, our analysis focused on the push-off phase, which occurs after, on the rapidly descending slope of the EMG signal (Figure 2, see SM, ST, and BF). Given that the true EMD can vary between individuals and potentially with contraction intensity, even a small discrepancy between our fixed value (i.e., 50 ms for hamstrings) and an individual's actual EMD could significantly alter the peak EMG value captured within our analysis window. This timing sensitivity is a likely contributor to the high EMG variability observed for the hamstrings in the Sprint3 condition.

Conclusion and Future Directions

In conclusion, this preliminary study provides subject-specific data suggesting that the bi-articular muscles of the lower limb operate as a highly adaptable system to control the direction and velocity of human propulsion. By leveraging personalized musculoskeletal models, we have demonstrated that these MTU modulate their neuromechanical behaviors to the task's requirements. More specifically, these

preliminary data, in conjunction with the existing literature, suggest that this modulation is most sensitive to the direction of movement and high-velocity levels, in the context of human propulsion. These findings deepen our understanding of the nuanced roles of bi-articular muscles and highlight the sophisticated strategies the neuromuscular system employs to meet diverse mechanical demands. However, to fully address this research topic (van Ingen Schenau et al., 1994 ; Prilutsky, 2000), the behavior of the mono-articular muscles should also be analyzed across the paradigm used in this study.

CONFLICT OF INTEREST

The authors state that they have no financial or personal affiliations with individuals or organizations that may have exerted inappropriate influence on this study.

REFERENCES

- Besomi, M., Hodges, P. W., Clancy, E. A., Van Dieën, J., Hug, F., Lowery, M., Merletti, R., Sogaard, K., Wrigley, T., Besier, T., Carson, R. G., Disselhorst-Klug, C., Enoka, R. M., Falla, D., Farina, D., Gandevia, S., Holobar, A., Kiernan, M. C., McGill, K., ... Tucker, K. (2020). Consensus for experimental design in electromyography (CEDE) project : Amplitude normalization matrix. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 53, 102438. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2020.102438>
- Fukashiro, S., Besier, T. F., Barrett, R., Cochrane, J., Nagano, A., & Lloyd, D. G. (2005). Direction Control in Standing Horizontal and Vertical Jumps. *International Journal of Sport and Health Science*, 3(Special_Issue_2), 272-279. <https://doi.org/10.5432/ijshs.3.272>
- Giroux, C., Rabita, G., Chollet, D., & Guilhem, G. (2014). What is the Best Method for Assessing Lower Limb Force-Velocity Relationship? *International Journal of Sports*

Medicine, 36(02), 143-149. <https://doi.org/10.1055/s-0034-1385886>

Guenanten, H., Retailleau, M., Dorel, S., Sarcher, A., Colloud, F., & Nordez, A. (2024). Muscle-Tendon Unit Length Measurement Using 3D Ultrasound in Passive Conditions : OpenSim Validation and Development of Personalized Models. *Annals of Biomedical Engineering*. <https://doi.org/10.1007/s10439-023-03436-2>

Hannah, R., Minshull, C., Smith, S. L., & Folland, J. P. (2014). Longer Electromechanical Delay Impairs Hamstrings Explosive Force versus Quadriceps. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 46(5), 963-972. <https://doi.org/10.1249/MSS.0000000000000188>

Macchi, R., Hegyi, A., Giroux, C., Rabita, G., Nordez, A., Hollville, E., Couturier, A., Fornasier-Santos, C., Slawinski, J., Morin, J.-B., Lacourpaille, L., & Guilhem, G. (2025). Effects of Resistance and Speed on Electromyographic Activity of Thigh and Gluteal Muscles in Elite Athletes Throughout Resisted Sprint Running. *Medicine & Science in Sports & Exercise*, 57(7), 1530-1545. <https://doi.org/10.1249/MSS.00000000000003689>

Muraoka, T., Muramatsu, T., Fukunaga, T., & Kanehisa, H. (2004). Influence of tendon slack on electromechanical delay in the human medial gastrocnemius in vivo. *Journal of Applied Physiology*, 96(2), 540-544. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01015.2002>

Prilutsky, B. L. (2000). Coordination of Two- and One-Joint Muscles : Functional Consequences and implications for Motor Control. *Motor Control*, 4(1), 1-44. <https://doi.org/10.1123/mcj.4.1.1>

Van Ingen Schenau, G. J., Boots, P. J. M., De Groot, G., Snackers, R. J., & Van Woensel, W. W. L. M. (1992). The constrained control of force and position in multi-joint movements. *Neuroscience*, 46(1), 197-207. [https://doi.org/10.1016/0306-4522\(92\)90019-X](https://doi.org/10.1016/0306-4522(92)90019-X)

Van Ingen Schenau, G. J., Pratt, C. A., & Macpherson, J. M. (1994). Differential use and control of mono- and biarticular muscles. *Human Movement Science*, 13(3-4), 495-517. [https://doi.org/10.1016/0167-9457\(94\)90051-5](https://doi.org/10.1016/0167-9457(94)90051-5)

Zajac, F. E. (1989). Muscle and tendon : Properties, models, scaling, and application to biomechanics and motor control. *Critical Reviews in Biomedical Engineering*, 17(4), 359-411.

Zajac, F. E. (2002). Understanding muscle coordination of the human leg with dynamical simulations. *Journal of Biomechanics*, 35(8), 1011-1018.

Chapitre 7 : Discussion Générale

La présente discussion vise à synthétiser les apports de cette thèse et à les mettre en perspective. Ce travail a été construit de manière progressive : après avoir validé en conditions statiques une méthode de personnalisation par échographie 3D (Étude 1), nous avons étendu sa robustesse aux grandes amplitudes de mouvement par une calibration des bras de levier (Étude 2). L'application de ces modèles à des tâches dynamiques a ensuite permis de révéler des cinématiques musculaires affinées et leurs implications fonctionnelles lors du pédalage (Étude 3), nous les avons ensuite utilisés pour analyser des comportements neuromécaniques spécifiques lors de tâches de propulsion variées (Étude 4). Au-delà de leurs contributions individuelles, la somme de ces études établit un flux de travail complet, de la validation à l'application, démontrant que la personnalisation n'est pas une simple amélioration de la précision, mais une condition nécessaire pour interpréter correctement les mécanismes complexes du mouvement humain.

1. Considérations méthodologiques

1.1 Validation de l'approche statique

L'échographie 3D comme mesure de référence

Dans le cadre de l'étude 1, notre démarche a consisté à comparer les estimations de longueur de MTU issues des modèles musculo-squelettiques génériques d'OpenSim à des mesures directes. Pour ce faire, nous avons délibérément sélectionné l'échographie 3D (3D US) comme méthode de référence *in vivo*. Ce choix, qui s'écarte de l'imagerie par résonance magnétique (IRM) — souvent considérée comme la mesure de référence en imagerie clinique — représente une décision méthodologique fondée sur l'adéquation de l'outil à la problématique de recherche spécifique de cette thèse.

L'échographie 3D présente plusieurs avantages décisifs par rapport à l'IRM dans le contexte de notre protocole expérimental. Premièrement, son accessibilité et son coût moindre facilitent la réalisation d'études sur des cohortes plus importantes, là où les contraintes budgétaires et logistiques de l'IRM sont souvent plus prohibitives. Deuxièmement, la rapidité d'acquisition de l'échographie est un atout majeur : une acquisition complète pour une MTU ne prend que quelques minutes, contre 15 à 20 minutes pour un simple scan du triceps sural par IRM. Cette efficacité nous a permis de réaliser des mesures répétées sur une même MTU dans une multitude de postures statiques (raccourcies, allongées, combinées), ce qui constituait la pierre angulaire de l'étude 1, et n'était pas réaliste à effectuer dans l'environnement contraint et statique d'un appareil IRM.

Il ne s'agit pas de présenter l'échographie 3D comme un substitut à l'IRM, mais de souligner leur complémentarité. L'IRM conserve sa supériorité pour une évaluation des larges surfaces anatomiques en 3D. Cependant, pour l'analyse morphologique localisée des muscles et des tendons, l'échographie 3D offre une résolution axiale permettant une visualisation fine des structures superficielles. L'étude réalisée lors de mon master 2, utilisant une méthodologie similaire pour mesurer le volume des ischio-jambiers, a démontré une excellente concordance avec l'IRM, avec des biais moyens allant de -1.9 mL (-0.8%) à 1.2 mL (1.0%) (Frouin et al., 2023). Le choix de l'outil d'imagerie relève ainsi de son adéquation à la question de recherche posée. Pour valider un modèle musculo-squelettique sur une large gamme de postures, la flexibilité et la rapidité de l'échographie 3D en font non seulement une alternative viable, mais l'outil expérimental le plus pertinent. La portabilité du système, a également rendu possible d'effectuer ces analyses sur des sites différents dans le but d'intégrer des populations variées lors de l'Etude 2 et 3 (Athlètes de haut niveau – INSEP, Paris). Elle

présente de plus l'avantage d'être facilement mise en place dans un laboratoire d'analyse du mouvement qui est utilisée pour le suivi de patients atteints de troubles neurologiques (e.g., patients post AVC ou enfants atteints de paralysie cérébrale). Dans le contexte de mes travaux de thèse, elle s'est ainsi imposée comme notre mesure de référence *in vivo*.

1.2 Limites techniques liées à l'opérateur

L'adoption de l'échographie 3D s'est accompagnée d'une prise en compte de ses limites intrinsèques. La qualité d'image, reste souvent inférieure à celle de l'IRM, un facteur pouvant s'aggraver avec la manipulation de la sonde. En effet, l'échogénicité peut varier en fonction de l'angle d'incidence de la sonde par rapport aux interfaces tissulaires à imager, pouvant ainsi mener à une complexité supplémentaire dans l'interprétation des images. De plus, la pression exercée par la sonde sur la peau est une source potentielle d'artefacts, pouvant déformer les tissus mous et fausser les mesures géométriques. De ce fait, la dépendance à l'opérateur est un paramètre majeur à considérer lors de l'emploi de cet outil, qui exige une expertise plus élevée pour garantir la qualité des acquisitions.

Pour limiter les effets de la compression des tissus, deux options sont possibles. La première est la mise en place d'un *gel pad* appliqué sur toute la surface scannée, assurant une pression uniforme et minimisant les distorsions (Frouin et al., 2023). Dans notre cas, cette technique n'était pas mobilisable à cause de la mise en place des marqueurs rétro réfléchissants positionnés simultanément sur le corps des participants. La seconde option, que nous avons utilisé, consiste à employer une quantité très importante de gel échographique et d'utiliser la tension de surface de ce dernier pour déplacer la sonde en évitant le contact direct avec la peau. Cette

technique a démontré sa validité face à l'utilisation d'un *gel pad*, avec des différences moyennes de 4 mL pour le RF et le GM (Huet et al., 2024). L'emploi de cette technique complexifie cependant la difficulté de la tâche pour l'opérateur.

Dans mon cas, l'expertise liée à l'acquisition de données par échographie 3D s'est construite dès le Master 2 (Frouin et al., 2023) et a pu se prolonger lors de la thèse. Cette expérience représente à ce jour plus de 1000 de muscles scannés, et plus de 700 heures passées au traitement (segmentation) de ces images sur cinq années. Bien que l'expérience soit un critère important à considérer pour utiliser cet outil, le temps de formation requis pour pouvoir l'utiliser se situe plutôt autour d'une cinquantaine d'heures (variable) de formation pour les personnes étant déjà familières avec la pratique de l'échographie 2D. Cette formation est essentielle pour pouvoir envisager de réaliser des acquisitions échographiques d'une qualité suffisante, et un préalable à la réalisation d'une étude est de pouvoir montrer la reproductibilité des mesures réalisées par un opérateur.

1.3 Défis anatomiques spécifiques

L'un des défis techniques majeurs de notre protocole concernait l'imagerie de l'insertion proximale des muscles ischio-jambiers. Cette structure anatomique, localisée au niveau de la tubérosité ischiatique, est profondément enfouie sous le muscle grand fessier (Figure 23), ce qui obstrue la visualisation directe en échographie et en fait une zone notoirement difficile à évaluer par échographie (Haberfehlner et al., 2016).

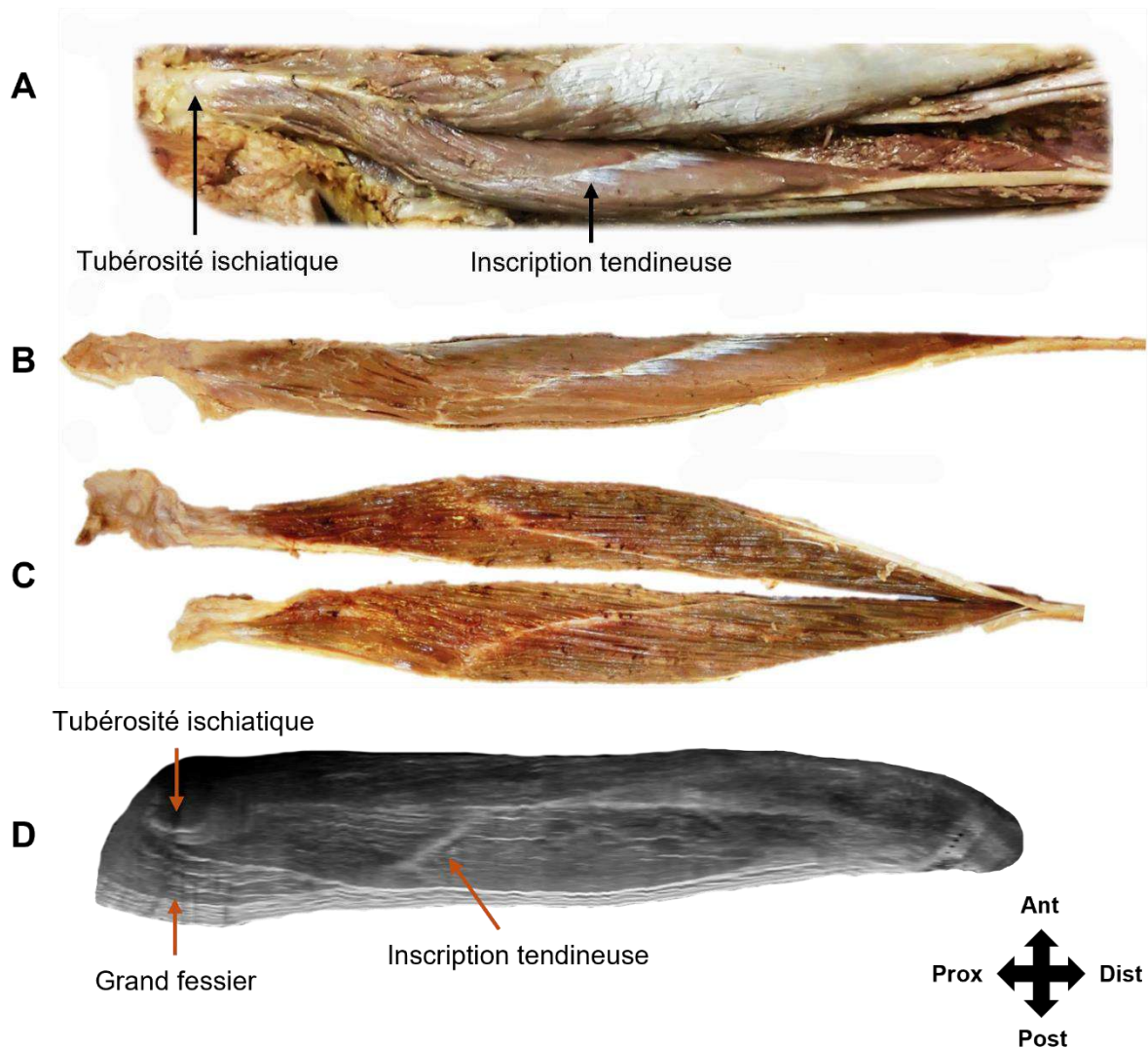


Figure 23 : Morphologie du *semitendinosus* par dissection vs échographie 3D.

A – La partie proximale du ST a été rendue visible par le retrait du muscle grand fessier. B – Morphologie de la MTU désinsérée. C – Section dans le plan longitudinal. D – Échographie 3D du ST, le muscle grand fessier est en position étirée permettant une nette visibilité sur la tubérosité ischiatique. Il s'agit d'une visualisation longitudinale de l'échographie 3D. La qualité d'image n'est pas optimale dans ce plan, ce qui permet en contrepartie de maximiser la résolution dans le sens transversal pour effectuer la segmentation des images. Dissection d'après Haberfehlner et al. (2016). Échographie 3D issue du recueil de données de cette thèse.

Pour surmonter cet obstacle, deux stratégies ont été employées en fonction des situations : La première consiste la mise en place d'une flexion de hanche du

participant. Cette posture permet d'étirer le grand fessier, dégageant ainsi la zone d'intérêt et améliorant significativement la qualité de l'image sur cette zone (Frouin et al., 2023). Lorsque cette flexion de la hanche n'était pas possible à mettre en place, notamment dans l'étude 1 où la position neutre était également utilisée, une compression temporaire du grand fessier avec la sonde a été réalisée pour visualiser nettement la localisation des insertions des ischio-jambiers avant le scan. Cette image prise dans la même position que celle du scan qui suivait, a ensuite permis de digitaliser les zones d'intérêt au sein du scan par leur correspondance dans le repère global d'analyse du mouvement. Cette méthode nous a permis de ne pas limiter nos mesures à des angles où la flexion de hanche était significative, et ce sans empiéter sur la morphologie des tissus environnants.

1.4 Portée de la validation statique

La validation statique menée dans l'étude 1, présente une limitation inhérente à la technique d'imagerie. Il était physiquement impossible de réaliser des acquisitions échographiques sur l'ensemble des amplitudes articulaires, notamment lors des flexions importantes du genou (pour les ischio-jambiers et le *gastrocnemii*) et de la hanche (pour le RF). Par conséquent, une part de l'amplitude articulaire, et donc des longueurs de MTU correspondantes, n'a pas pu être validée par une mesure d'imagerie directe. Cette limitation est à l'origine du développement de la méthode de calibration présentée dans l'étude 2.

L'objectif de cette seconde étude était précisément d'étendre l'opérationnalité de nos modèles personnalisés au-delà de la plage d'angles articulaires directement mesurable, afin de les rendre utilisables pour l'analyse de mouvements dynamiques en amplitude complète. Le processus de calibration que nous avons développé dans

cette partie représente une extrapolation informée (par le bras de levier spécifique au sujet mesuré par imagerie) et contrainte (par l'environnement de modélisation utilisé, OpenSim), représentant l'estimation la plus probable pour garantir la robustesse des modèles en l'absence de mesure directe. Néanmoins, cette démarche n'équivaut pas à une validation. Une perspective envisageable pour étendre la validation de notre méthode, serait de mettre en place d'un protocole expérimental ayant pour but de mesurer les bras de levier des MTU à l'aide d'une méthode géométrique directe (Chen et Franklin, 2025). Cette méthode, qui repose sur la définition d'une ligne d'action et la mesure de sa distance la plus courte par rapport au centre articulaire, pourrait permettre d'intégrer ces mesures directes des bras de levier dans la méthode de calibration utilisée dans l'étude 2. Il ne s'agirait alors plus de scanner l'entièreté de la MTU mais d'en mesurer partiellement certaines structures pour en définir une ligne d'action représentative. Cette méthode directe des mesures des bras de levier présente deux limites principales. En premier, la nécessité d'estimer une ligne d'action représentative de la MTU dans chacune des configurations angulaires que l'on souhaiterait investiguer. En second, l'estimation précise de la position des centres articulaires, pouvant être amenée à bouger en fonction de la position articulaire (Smidt, 1973 ; Maganaris et al., 2000). Une série d'expérimentations préliminaires serait nécessaires pour évaluer les limites et l'applicabilité potentielle de cette méthode pour la validation de la calibration que nous avons effectuée dans l'étude 2.

1.5 Validité de l'approche en conditions actives

Un postulat important de notre méthodologie dans les études 3 et 4 réside dans l'extrapolation des modèles personnalisés, validés en conditions passives, à l'analyse de mouvements dynamiques impliquant une activité musculaire. Cette démarche

soulève une interrogation : la contraction musculaire, en modifiant la morphologie et la trajectoire de la MTU, invalide-t-elle les estimations de longueur issues de nos modèles?

La littérature scientifique offre encore peu de réponses directes à cette question, notamment concernant la mesure de la longueur complète de la MTU par imagerie en conditions actives. Une étude récente a bien quantifié la déformation du muscle tibial antérieur lors de contractions par échographie 3D, mais s'est limitée à la longueur du corps musculaire, omettant les interactions complexes avec le tendon (Sahrmann et al., 2024b). D'autres travaux se sont concentrés sur la déformation tendineuse seule, comme celle du tendon d'Achille en conditions isométriques (Obst et al., 2014).

Face à cette lacune, une étude pilote exploratoire a été menée sur un sujet afin d'investiguer l'impact potentiel de la contraction sur nos mesures. L'hypothèse était qu'un certain niveau de tension pourrait altérer la trajectoire de la MTU via les déformations engendrées sur l'ensemble des structures adjacentes (Sahrmann et al., 2024).

Le protocole expérimental a dû concilier plusieurs contraintes : assurer un champ libre pour la sonde, maintenir un niveau de tension musculaire suffisamment élevé et stable pour la durée du scan, tout en minimisant les mouvements du participant susceptibles de générer des artefacts. Des mesures isométriques ont été réalisées dans des configurations articulaires proches de celles utilisées dans les études 3 et 4. Ainsi, les MTU du ST et du BF ont été scannées en flexion de hanche, simulant la position basse d'un contremouvement effectué avant un saut. Pour le RF, une position similaire avec moins de flexion de hanche a été adoptée. Enfin, le GM a été scanné en position quasi-unipodale de flexion plantaire. Pour chaque posture, un scan a été réalisé avec et sans charge additionnelle. Cette charge a été ajoutée à l'aide d'une barre positionnée dans

les mains du participant pour les ischio-jambiers (25 kg pour le ST/BF), pour le RF la barre (15 kg) était placée sur les trapèzes, tandis que pour le GM un haltère (10 kg) était positionné dans une main.

La standardisation parfaite des angles articulaires (différences de 2 à 5°) s'avérait complexe dans ce cadre préliminaire. Des différences d'angles articulaires entre les conditions auraient directement conduit à des différences de longueur MTU. C'est pourquoi l'analyse s'est concentrée sur la comparaison de l'effet de la personnalisation (i.e. la différence de longueur de chaque modèle par rapport à l'échographie 3D) entre les deux conditions (avec et sans charge) plutôt que sur la comparaison directe des longueurs mesurées par imagerie entre ces conditions. Cette approche nous a permis de contourner les biais liés aux différences d'angles articulaires.

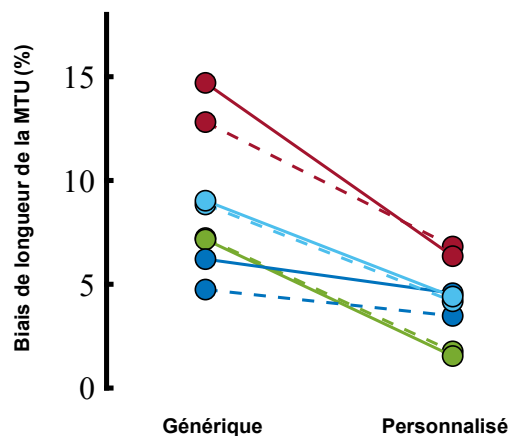


Figure 24 : Différences de biais de longueurs entre le modèle générique et personnalisé en conditions isométriques. Rouge : RF - Bleu clair : ST – Bleu foncé : BF – Vert : GM. Trait plein : Condition avec charge additionnelle. Trait tiret : Condition au poids du corps. Le biais correspond à la différence de chaque modèle par rapport à la mesure effectuée par échographie 3D, exprimé en % de longueur segmentaire. Ces résultats préliminaires (n=1) semblent indiquer que l'effet de la personnalisation est toujours présent malgré l'augmentation du niveau de tension musculaire.

Les résultats indiquent que l'amplitude des biais entre les modèles générique et personnalisé (i.e. leur écart par rapport à la mesure de référence par imagerie) reste comparable à celle obtenue dans l'étude 1 (Figure 24). Le biais moyen, exprimé en pourcentage de la longueur segmentaire, pour l'ensemble des muscles et conditions était de $8 \pm 4\%$ pour le modèle générique et de $4 \pm 2\%$ pour le modèle personnalisé. Ces résultats préliminaires suggèrent que, bien qu'un effet de la contraction musculaire sur la géométrie de la MTU puisse exister, la capacité de notre approche de personnalisation à corriger les biais du modèle générique ne semble pas, à première vue, être compromise.

Une seconde voie, plus indirecte mais complémentaire, consiste à interroger l'influence de la contraction musculaire sur la longueur des bras de levier. L'hypothèse sous-jacente est que la déformation tridimensionnelle du muscle lors de la contraction pourrait modifier son avantage mécanique. Lors d'une contraction, l'augmentation de la surface de section transversale (CSA), vérifiée par Sahrman et al. (2024), pourrait engendrer un effet de "corde d'arc". Ce phénomène impliquerait qu'à mesure que la déformation et la CSA augmentent, la ligne d'action du muscle serait éloignée du centre articulaire, engendrant une augmentation des bras de levier et, pour un angle donné, une modification de la longueur de la MTU et de son avantage mécanique.

Cette hypothèse a deux implications probables. Premièrement, l'effet dépendrait fortement de la morphologie intrinsèque du muscle, de sa relation avec les structures environnantes et de l'angle articulaire (Dick & Wakeling, 2017). Deuxièmement, le déplacement du centre articulaire lui-même pourrait moduler cet effet (Smidt, 1973 ; Maganaris et al., 2000). La littérature sur ce sujet est complexe et parfois contradictoire, notamment en raison de la diversité des approches, de leurs limites intrinsèques, et du faible nombre de mesures en conditions actives. Certains travaux

sur le tendon d'Achille suggèrent une telle augmentation des bras de levier sous charge (Maganaris et al., 1998 – Figure 25A), tandis que d'autres études du même groupe, utilisant une méthodologie différente, n'ont trouvé aucun effet (Maganaris et al., 2000 – Figure 25B). Les travaux d'Olszewski et al. (2015) ont tenté d'exposer comment les hypothèses inhérentes à la mise en place de ces protocoles conditionnent fortement les résultats.

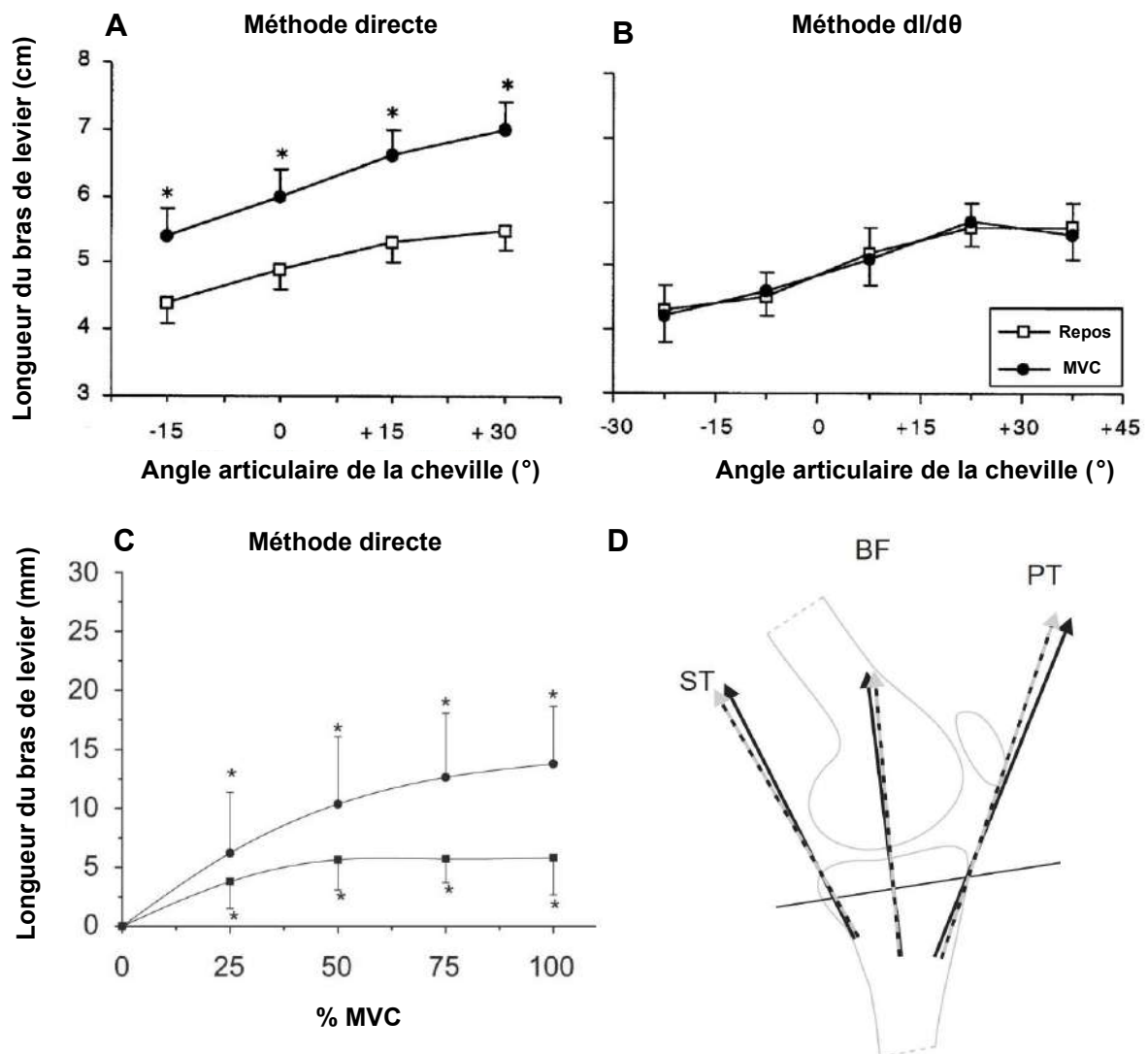


Figure 25 : Influence de la contraction musculaire sur la géométrie musculo-tendineuse. A, B – Longueur du bras de levier du tendon d'Achille au repos (blanc) et lors d'une contraction maximale volontaire (MVC, noir) par méthode directe (A) et indirecte (B) d'après Maganaris et al. (2000). C –

Longueur du bras de levier du tendon patellaire par méthode directe avec (cercle) et sans (carré) correction de la modification de l'angle articulaire engendrée par la contraction, d'après Tsaopoulos et al. (2007). D – Direction du tendon du ST, BF, et patellaire (PT) au repos (flèche noire) et durant des contractions musculaires isométriques (flèche grise et noire), d'après Aalbersberg et al. (2005).

Néanmoins, l'hypothèse de l'augmentation du bras de levier sous l'effet de la tension musculaire n'est pas restreinte au tendon d'Achille ; d'autres études par imagerie directe (IRM, fluoroscopie) rapportent des observations allant dans le même sens pour le tendon patellaire (Tsaopoulos et al., 2007 – Figure 25C) et les tendons des ischio-jambiers (Aalbersberg et al., 2005) lors de contractions musculaires d'intensités variées (Figure 25D). Bien que cela tende à renforcer l'idée d'un mécanisme physiologique d'optimisation dynamique des bras de levier, la grande sensibilité de ces résultats aux biais méthodologiques rend l'impact réel de cet effet difficilement quantifiable à l'heure actuelle. Par conséquent, la quantification précise de l'impact de la contraction sur la géométrie de la MTU demeure une perspective de recherche majeure, qui nécessitera le développement de protocoles d'imagerie dynamique avancés pour être pleinement élucidée.

En résumé, même si un effet de la contraction sur la géométrie de la MTU peut exister, la capacité de personnalisation de notre modèle semble toujours présente, ce qui pourrait représenter, tout au plus, un cran de fidélité supplémentaire à découvrir puis à incorporer dans les modèles futurs.

2. Contributions Fondamentales

Au-delà des considérations purement méthodologiques, les résultats de cette thèse apportent des éclaircissements fondamentaux à propos de la variabilité anatomique et ses implications pour la modélisation musculo-squelettique.

2.1 Impact de la morphologie sur les divergences entre modèles générique et personnalisé

Une question fondamentale découlant de notre approche de personnalisation est de savoir si ses bénéfices sont uniformes pour tous les individus, ou s'ils sont plus prononcés pour certains profils morphologiques. Le postulat initial était que les individus dont l'anatomie s'écarte le plus de la norme — par exemple, ceux possédant des volumes musculaires importants ou des longueurs de segments atypiques — bénéficieraient davantage de la personnalisation. C'est dans cette optique que l'étude 2 a délibérément inclus une cohorte de participants aux profils variés, incluant des athlètes de haut niveau. Pour investiguer cette hypothèse, nous avons quantifié les volumes musculaires de chaque MTU à partir des acquisitions d'échographie 3D. Nous avons ensuite cherché à corréler ces paramètres morphologiques, ainsi que les longueurs de segments, à l'ampleur de la divergence entre les modèles générique et personnalisé, matérialisée par l'erreur quadratique moyenne (RMSE) des longueurs de MTU lors des tâches de pédalage de l'étude 3.

L'analyse de corrélation n'a révélé aucune association significative entre le volume musculaire et la RMSE, suggérant que la taille du muscle n'est pas, en soi, un prédicteur de l'ampleur des erreurs du modèle générique (Figure 26A, $r = 0,11$, $p = 0,2$). En revanche, une corrélation statistiquement significative, bien que faible et négative, a été observée entre la longueur des segments et la RMSE (Figure 26B, $r =$

-0,19, $p = 0,003$). Cependant, cette relation n'explique que 3,6 % de la variance ($r^2 = 0,036$), un effet jugé très faible.

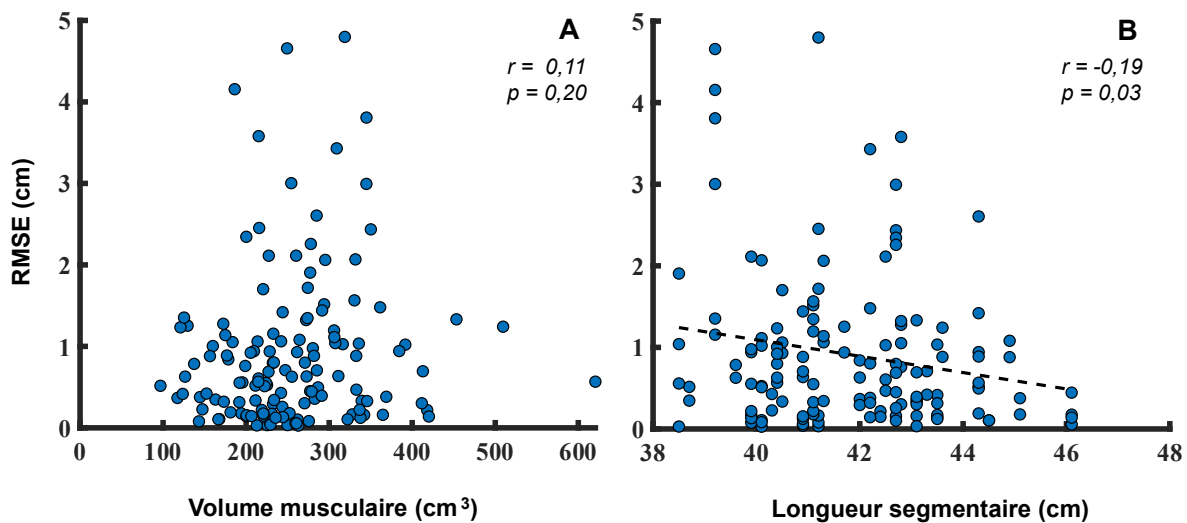


Figure 26 : Corrélation entre l'erreur quadratique moyenne (RMSE) du modèle générique mesurée lors des tâches de pédalage effectuée dans l'étude 3, et des paramètres morphologiques. A- Volume musculaire. B- Longueur de segments. La RMSE a été calculée à partir de la différence de longueur entre le modèle générique et le modèle personnalisé au cours des cycles de pédalage. L'analyse rassemble toutes les MTU de l'étude 3. Aucune corrélation n'a été retrouvée entre la RMSE et le volume musculaire (A). Une faible corrélation a été trouvée entre la RMSE et la longueur des segments (B - $r^2 = 0.036$). La même analyse réalisée en isolant chaque MTU indique une absence d'effet significatif.

Ces résultats suggèrent que les bénéfices de la personnalisation ne sont pas simplement attribuables à des facteurs anthropométriques globaux comme la taille des muscles ou des segments. La source des erreurs des modèles génériques pourrait donc potentiellement être plus subtile, multiple, et non linéaire, rendant la tâche de mise à l'échelle inopérante à partir d'un certain seuil de fidélité. Il en découle une conclusion importante : la personnalisation n'est pas seulement utile pour les individus "hors-normes", mais constitue une démarche pertinente pour l'ensemble de la

population, car la variabilité anatomique pertinente pour la modélisation est plus complexe que ne le suggèrent les simples mesures anthropométriques.

2.2 Impact de la personnalisation sur les degrés de liberté de la hanche

Une limite inhérente de la méthodologie développée dans cette thèse est la focalisation quasi-exclusive sur le plan sagittal, notamment dans la calibration des bras de levier (limitée à la flexion-extension). Or, tous les mouvements humains impliquent des composantes rotatoires. L'articulation de la hanche est particulièrement concernée par ces mouvements hors du plan sagittal, et peut avoir un impact significatif sur la dynamique des MTU s'y trouvant insérées.

Afin d'explorer l'impact de notre méthode de personnalisation au-delà du plan sagittal, nous avons comparé les bras de levier pour les mouvements d'adduction-abduction et de rotation interne-externe de la hanche entre le modèle générique et nos modèles personnalisés. En l'absence de données de référence dans la littérature pour ces plans du mouvement, comme le souligne la revue de Chen et Franklin (2025), cette analyse s'est limitée à une comparaison directe entre les deux types de modèles.

Les résultats (Figure 27) révèlent une divergence entre les modèles générique et personnalisé pouvant s'étendre jusqu'à plusieurs centimètres, ce qui semble ainsi corroborer les observations effectuées dans l'étude 2 pour la flexion-extension. De plus, la variabilité interindividuelle des bras de levier, quasi inexistante dans le modèle générique mis à l'échelle, est beaucoup plus prononcée dans le modèle personnalisé. Cette observation suggère que les limitations du modèle générique en matière de représentation de la variabilité anatomique ne sont pas restreintes au plan sagittal, mais constituent probablement un problème systémique. L'incapacité du modèle générique à capturer la diversité des bras de levier dans les plans frontal et transversal

pourrait entraîner des conséquences significatives sur la prédiction des forces lors de tâches impliquant des changements de direction, des mouvements latéraux ou des rotations, qui sont pourtant omniprésentes dans les activités sportives et quotidiennes. Cette analyse exploratoire renforce l'idée que la personnalisation est une condition essentielle pour une analyse biomécanique fidèle des mouvements complexes.

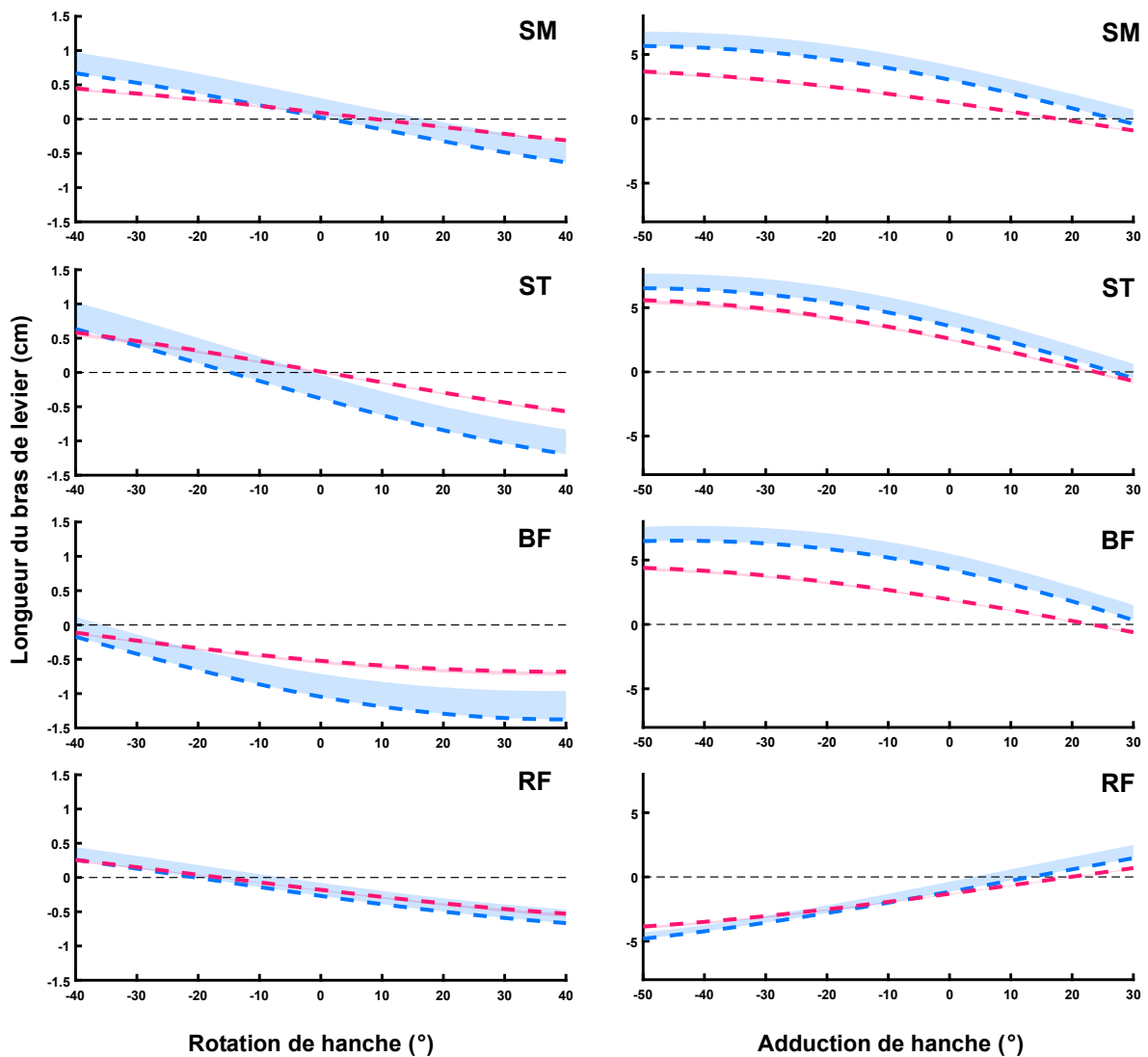


Figure 27 : Impact du modèle personnalisé sur les bras de levier de la rotation et l'adduction de hanche. Rouge : Modèle générique. Bleu : Modèle personnalisé. Des écarts pouvant s'étendre jusqu'à plusieurs centimètres sont visibles entre les deux modèles. La variabilité inter-individuelle du modèle générique est quasi-inexistante tandis que celle du modèle personnalisé est bien plus importante quelles que soient les MTU. Ces résultats confirment les observations effectuées dans l'étude 2.

2.3 Robustesse et perspectives de l'étude 4

L'analyse présentée dans l'étude 4 se trouvant à un stade préliminaire, beaucoup de possibilités sont envisageables. Une perspective d'amélioration immédiate réside dans le renforcement de la robustesse statistique des analyses. Dans le cadre de cette première analyse, un seul essai par tâche et par sujet a été utilisé. Or, le protocole expérimental inclut trois répétitions pour chaque condition. Une étape ultérieure consistera donc à établir des profils moyens ("patterns") pour chaque variable (EMG, longueur et vitesse de la MTU) à partir de ces trois essais. Cette démarche permettra de réduire la variabilité intra-individuelle et d'obtenir une représentation plus stable et fiable du comportement musculaire dans chaque condition de propulsion. Pour les tâches de sprint, le potentiel de moyennage est encore plus important. Il serait envisageable de moyenner les six essais de sprint disponibles pour chaque sujet, étant donné que le premier et troisième appui ont été mesurés dans toutes les conditions de sprints (seul l'emplacement de départ par rapport aux plateformes de force était modifié). Cette approche augmenterait considérablement la robustesse des données, en particulier pour le signal EMG qui est intrinsèquement variable, et fournirait une base statistique plus solide pour l'interprétation des adaptations à la haute vitesse en conjonction avec l'augmentation du nombre de participants.

Au-delà de la consolidation des résultats existants, le protocole de l'étude 4 ouvre des perspectives d'analyse sur le comportement des muscles mono-articulaires. Bien que non mentionné dans le manuscrit préliminaire, l'activité EMG de six autres muscles a été enregistrée, incluant des muscles mono-articulaires clés tels que le grand fessier (GMax) et le vaste latéral (VL). Une première exploration qualitative de ces données, menée sur les neuf sujets, offre un potentiel aperçu de stratégies de coordination différentielles entre muscles mono- et bi-articulaires. Il convient de souligner que les

observations qui suivent sont purement qualitatives, en l'absence d'analyse statistique, et doivent donc être interprétées avec la plus grande prudence.

En comparant le profil d'activation du VL à celui du RF (Figure 28), une stabilité remarquable du pic d'activité EMG du VL semble être observable à travers l'ensemble du continuum de tâches propulsives. Cette observation est en accord avec les travaux de Fukashiro et al. (2005), qui avaient conclu, sur la base de sauts verticaux et horizontaux, que lorsque la direction du saut était modifiée, l'activité des muscles mono-articulaires (VL et VM) était davantage affectée en termes de timing que d'amplitude. Nos données suggèrent que cette conclusion pourrait s'étendre à un éventail plus large de tâches de propulsion. De manière similaire, la comparaison entre le GMax et le ST (Figure 28) semble révéler une tendance similaire pour le GMax : une stabilité relative (ou moindre modulation) de l'amplitude du pic d'EMG, suggérant que les modifications pourraient également se situer au niveau temporel. Cette observation pour le GMax est nouvelle, ce muscle n'ayant pas été mesuré dans l'étude de Fukashiro et al. (2005). Ces observations, bien qu'elles ne permettent pas de tirer de conclusions définitives, apportent un soutien préliminaire à l'hypothèse d'une spécialisation fonctionnelle entre les muscles bi- et mono-articulaires de la cuisse (Van Ingen Schenau et al., 1994 ; Prilutsky, 2000). Selon cette hypothèse, le comportement neuromécanique des muscles bi-articulaires de la cuisse serait principalement modulé pour ajuster le contrôle de la direction du mouvement par l'ajustement des moments requis aux deux articulations, tandis que les muscles mono-articulaires, en tant que principaux producteurs d'énergie mécanique (Zajac, 2000), seraient moins sensibles aux contraintes directionnelles. Bien entendu, la validation de cette hypothèse nécessiterait une analyse biomécanique complète, incluant la quantification des régimes de contraction des muscles mono-articulaires, à l'instar de l'analyse que nous

avons menée pour les muscles bi-articulaires dans l'étude 4.

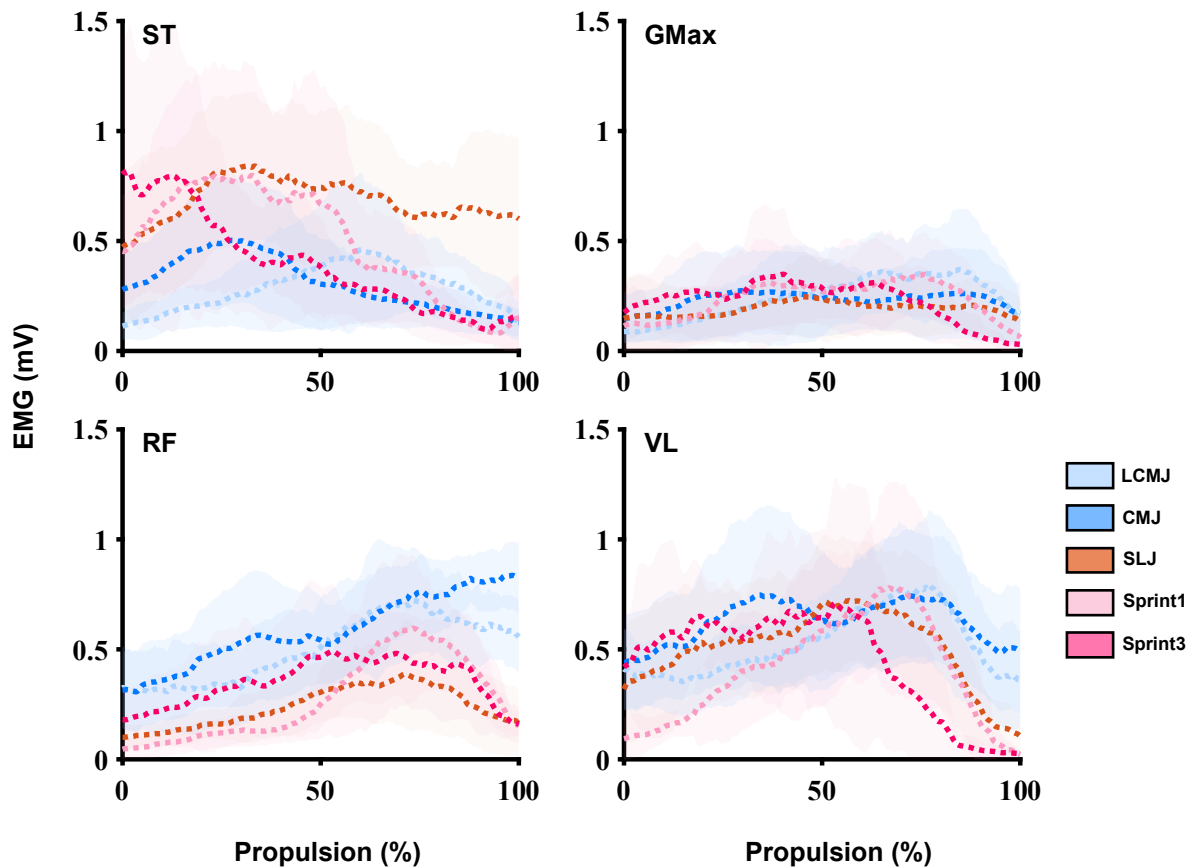


Figure 28 : Activité EMG des muscles bi-articulaires vs mono-articulaires durant la phase de poussée. *GMax* : *Gluteus maximus*. *VL* : *Vastus lateralis*. Les pics d'activité des muscles mono-articulaires (*GMax* & *VL*) semblent atteindre des niveaux comparables entre les différentes conditions de propulsion et des différences de timing semblent apparaître au sein des patterns entre les conditions. Les pics d'activité des muscles bi-articulaires semblent beaucoup plus affectés par les différences entre les tâches. L'activité EMG du *RF* semble diminuée lors des tâches de propulsion horizontale (rose foncé, rose clair, orange). Inversement, le pic d'activité du *ST* semble augmenter lors des tâches de propulsion horizontale et diminue lors des tâches de propulsion verticale (bleu clair, bleu foncé).

2.4 Impact sur les simulations "EMG-Driven" & Interaction muscle-tendon

Une des limites récurrentes des simulations "EMG-driven" est la difficulté à faire correspondre les moments articulaires simulés avec ceux mesurés expérimentalement, les simulations ayant souvent tendance à les sous-estimer (Rajagopal et al., 2016). Or, les résultats de l'étude 2 de cette thèse ont mis en évidence une sous-estimation notable des bras de levier de la hanche par les modèles génériques. Il est donc plausible que l'intégration de bras de levier personnalisés, donc plus grands, dans ces simulations puisse contribuer à réduire cet écart en augmentant le moment de force produit pour une même force musculaire estimée. Cette perspective est d'autant plus pertinente que le protocole de collecte de données de l'étude 4 a été conçu en anticipant cette future analyse, en incluant les mesures nécessaires à la réalisation de telles simulations. Cette analyse aura pour but de comprendre les effets de notre approche de personnalisation sur l'estimation de la distribution des forces musculaires individuelles et la fonction des muscles au cours des différentes tâches de saut mises en place dans l'étude 4.

En complément de cette perspective, il convient de noter que le protocole de l'étude 4 incluait également l'acquisition de données échographiques dynamiques sur le comportement des faisceaux musculaires du GM. Bien que le traitement chronophage de ces données n'ait pu être effectué dans le cadre de ce manuscrit, leur analyse future ouvre une double perspective de recherche. D'une part, elle permettra d'apporter des connaissances fondamentales sur les interactions muscle-tendon et le découplage mécanique entre la MTU et le faisceau, au sein du continuum de tâches propulsives étudié dans l'étude 4. D'autre part, et de manière cruciale pour la validation des modèles, ces données expérimentales fourniront un étalon de référence *in vivo* pour confronter le comportement des faisceaux musculaires prédit par les futures

simulations *EMG-driven* à celui réellement mesuré par échographie. Cette confrontation directe entre la prédiction du modèle et la mesure expérimentale au niveau du faisceau constitue une étape de validation qui pourra renforcer la confiance dans les estimations de force et de puissance issues de nos modèles personnalisés.

3. Applications et avenir de la personnalisation par échographie 3D

Au-delà de ses contributions fondamentales pour la compréhension du mouvement, la méthodologie développée dans cette thèse ouvre des perspectives d'application concrètes et ouvre une voie possible vers de futures innovations en biomécanique.

3.1 Automatisation du flux de travail

L'un des principaux freins au déploiement à grande échelle de notre méthode reste le caractère chronophage de la segmentation manuelle des images échographiques. Pour que cette approche puisse être intégrée efficacement dans des applications cliniques ou de performance, son automatisation est une étape indispensable. À l'instar de l'IRM avant elle, l'échographie 3D connaît un essor fulgurant dans le traitement d'images par intelligence artificielle. Des travaux récents ont déjà démontré la faisabilité de la segmentation et de la mesure automatique des volumes musculaires avec une grande précision (Chanti et al., 2021; Monvoisin et al., 2025; Piecuch et al., 2023). L'intégration de tels algorithmes à notre flux de travail permettrait d'automatiser l'étape la plus critique et de calculer la longueur de la MTU de manière automatique. À terme, il est possible d'envisager une automatisation encore plus complète, où les longueurs des faisceaux musculaires et les angles de pennation pourraient être extraits à partir du même scan 3D (Sahrmann et al., 2024a; Z. Wang et al., 2023). La perspective ultime serait le traitement en temps réel de l'ensemble de ces paramètres géométriques, une possibilité offerte par des plateformes logicielles comme 3D Slicer (Fedorov et al., 2012), bien que la puissance de calcul des équipements actuels constitue encore une limitation temporaire.

3.2 Application aux pathologies musculaires localisées

Le développement de modèles musculo-squelettiques personnalisés revêt une importance capitale dans le domaine clinique, notamment pour l'étude de pathologies comme la paralysie cérébrale ou pour éclairer la prise de décision chirurgicale (Arnold, Schwartz, & Delp, 2006). La rapidité d'acquisition et le caractère localisé de l'échographie 3D rendent notre méthodologie pertinente pour des applications ciblées, notamment dans le contexte actuel de l'expansion des analyses quantifiées de la marche. Elle pourrait permettre d'obtenir des modèles spécifiques au patient dans des cas de désinsertions tendineuses, de transferts musculaires, ou de toute autre condition pathologique s'accompagnant de morphologies musculo-tendineuses atypiques, afin de quantifier plus précisément l'efficacité des traitements (Arnold, Schwartz et al., 2006).

« Aux portes de la cybernétique »

3.3 Développement de modèles, jumeaux numériques et contrôle haute-fidélité d'interfaces homme-machine

Enfin, ce travail s'inscrit dans une quête plus large visant à accroître la fidélité biologique des modèles neuromusculaires. À l'instar des travaux de pointe qui développent des modèles pilotés par les unités motrices ("*MU-driven*") pour se rapprocher du contrôle neural réel (Caillet et al., 2023), notre approche contribue à affiner la composante mécanique de ces systèmes. La poursuite des recherches sur la modulation des bras de levier, la déformation musculaire et l'adaptation de la trajectoire de la MTU en fonction du niveau de tension permettra d'intégrer des dynamiques encore plus complexes dans les futurs modèles.

Cette convergence vers une modélisation de haute-fidélité est la pierre angulaire d'un

concept révolutionnaire en médecine personnalisée : le jumeau numérique (*digital twin*). Un jumeau numérique est une réplique virtuelle et dynamique du système neuromusculosquelettique d'un individu, créée à partir de données multimodales (imagerie, cinématique, EMG) et constamment mise à jour en temps réel (pour revue : Pizzolato et al., 2021). La pertinence et la puissance prédictive d'un tel jumeau dépendent entièrement de la fidélité de son modèle sous-jacent. À ce titre, la méthodologie développée dans cette thèse, qui permet de capturer l'anatomie individuelle (insertions, trajectoires, bras de levier) via l'échographie 3D, et d'en comprendre l'impact sur la dynamique du mouvement et des modèles, constitue une étape fondamentale pour la création de jumeaux numériques véritablement spécifiques au patient.

Dans le domaine de la rééducation, notamment pour des pathologies comme les lésions de la moelle épinière, le jumeau numérique agit comme un "point d'ancrage fonctionnel". Il permet de simuler *in silico* l'effet de diverses interventions — qu'elles soient chirurgicales, pharmacologiques ou rééducatives — et de prédire la réponse du patient avant même l'application du traitement. En intégrant des flux de données hétérogènes (signaux biosensoriels, cinématiques, etc.), le jumeau numérique peut optimiser de manière cybernétique les protocoles de rééducation, en ajustant en temps réel les paramètres d'un exosquelette ou d'un système de stimulation électrique pour qu'ils correspondent parfaitement aux capacités et aux besoins du patient.

En combinant une représentation fidèle de la mécanique et du contrôle neural, ces jumeaux numériques deviennent le cœur d'un contrôle haute-fidélité des interfaces homme-machine. Ils ne se contentent pas de piloter un exosquelette ou une prothèse ; ils créent une véritable symbiose, où l'assistance robotique est constamment et automatiquement adaptée pour maximiser la récupération neurologique et la

performance motrice. Ce travail de thèse, en fournissant une méthode pour la personnalisation anatomique et la compréhension de son impact sur la dynamique du mouvement, contribue à jeter les bases de cette nouvelle ère de la médecine et de la rééducation personnalisées.

Conclusion Générale

Au-delà des résultats spécifiques, la contribution majeure de ce travail réside dans la démonstration que la personnalisation anatomique n'est pas une simple amélioration de la précision, mais une condition essentielle pour interpréter correctement les mécanismes nuancés qui sous-tendent le mouvement humain.

En surmontant les limites des approches génériques, nous avons offert une caractérisation plus robuste du comportement des muscles bi-articulaires et ouvert la voie à une analyse biomécanique individualisée, essentielle pour la recherche clinique, l'optimisation de la performance sportive et le développement d'interfaces homme-machine de nouvelle génération.

Bibliographie

- Aalbersberg, S., Kingma, I., Ronsky, J. L., Frayne, R., & Van Dieën, J. H. (2005). Orientation of tendons in vivo with active and passive knee muscles. *Journal of Biomechanics*, *38*(9), 1780-1788. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2004.09.003>
- Aeles, J., Bolsterlee, B., Kelp, N. Y., Dick, T. J. M., & Hug, F. (2022). Regional variation in lateral and medial gastrocnemius muscle fibre lengths obtained from diffusion tensor imaging. *Journal of Anatomy*, *240*(1), 131-144. <https://doi.org/10.1111/joa.13539>
- Aeles, J., Jonkers, I., Debaere, S., Delecluse, C., & Vanwanseele, B. (2018). Muscle–tendon unit length changes differ between young and adult sprinters in the first stance phase of sprint running. *Royal Society Open Science*, *5*(6), 180332. <https://doi.org/10.1098/rsos.180332>
- Akhundov, R., Saxby, D. J., Diamond, L. E., Edwards, S., Clausen, P., Dooley, K., Blyton, S., & Snodgrass, S. J. (2022). Is subject-specific musculoskeletal modelling worth the extra effort or is generic modelling worth the shortcut? *PLOS ONE*, *17*(1), e0262936. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0262936>
- Alhammoud, M., Racinais, S., Dorel, S., Guilhem, G., Hautier, C. A., & Morel, B. (2021). Muscle-tendon unit length changes in knee extensors and flexors during alpine skiing. *Sports Biomechanics*, 1-12. <https://doi.org/10.1080/14763141.2020.1862902>
- Almani, M. N., Lazzari, J., Walker, J., & Saxena, S. (2025). *Embodied sensorimotor control: Computational modeling of the neural control of movement* (arXiv:2509.14360). arXiv. <https://doi.org/10.48550/arXiv.2509.14360>
- An, K. N., Takahashi, K., Harrigan, T. P., & Chao, E. Y. (1984). Determination of Muscle Orientations and Moment Arms. *Journal of Biomechanical Engineering*, *106*(3), 280-282. <https://doi.org/10.1115/1.3138494>
- Anderson, F. C., & Pandy, M. G. (1993). Storage and utilization of elastic strain energy during jumping. *Journal of Biomechanics*, *26*(12), 1413-1427. [https://doi.org/10.1016/0021-9290\(93\)90092-s](https://doi.org/10.1016/0021-9290(93)90092-s)

- Arampatzis, A., Kharazi, M., Theodorakis, C., Mersmann, F., & Bohm, S. (2023). Biarticular mechanisms of the gastrocnemii muscles enhance ankle mechanical power and work during running. *Royal Society Open Science*, 10(8). <https://doi.org/10.1098/rsos.230007>
- Arnold, A. S., Blemker, S. S., & Delp, S. L. (2001). Evaluation of a Deformable Musculoskeletal Model for Estimating Muscle–Tendon Lengths During Crouch Gait. *Annals of Biomedical Engineering*, 29(3), 263-274. <https://doi.org/10.1114/1.1355277>
- Arnold, A. S., Liu, M. Q., Schwartz, M. H., Öunpuu, S., & Delp, S. L. (2006). The role of estimating muscle-tendon lengths and velocities of the hamstrings in the evaluation and treatment of crouch gait. *Gait & Posture*, 23(3), 273-281. <https://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2005.03.003>
- Arnold, A. S., Liu, M. Q., Schwartz, M. H., Öunpuu, S., Dias, L. S., & Delp, S. L. (2006). Do the hamstrings operate at increased muscle–tendon lengths and velocities after surgical lengthening? *Journal of Biomechanics*, 39(8), 1498-1506. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2005.03.026>
- Arnold, A. S., Salinas, S., Hakawa, D. J., & Delp, S. L. (2000). Accuracy of Muscle Moment Arms Estimated from MRI-Based Musculoskeletal Models of the Lower Extremity. *Computer Aided Surgery*, 5(2), 108-119. <https://doi.org/10.3109/10929080009148877>
- Arnold, E. M., Ward, S. R., Lieber, R. L., & Delp, S. L. (2010). A Model of the Lower Limb for Analysis of Human Movement. *Annals of Biomedical Engineering*, 38(2), 269-279. <https://doi.org/10.1007/s10439-009-9852-5>
- Barber, L., Barrett, R., & Lichtwark, G. (2009). Validation of a freehand 3D ultrasound system for morphological measures of the medial gastrocnemius muscle. *Journal of Biomechanics*, 42(9), 1313-1319. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2009.03.005>
- Barrett B. The length and mode of termination of individual muscle fibres in the human sartorius and posterior femoral muscles. *Acta Anat (Basel)*. 1962;48:242-57. doi:

10.1159/000141843.

- Baxter, J. R., & Piazza, S. J. (2018). Plantarflexor moment arms estimated from tendon excursion in vivo are not strongly correlated with geometric measurements. *Journal of Biomechanics*, 77, 201-205. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2018.06.020>
- Besomi, M., Hodges, P. W., Clancy, E. A., Van Dieën, J., Hug, F., Lowery, M., Merletti, R., Sjøgaard, K., Wrigley, T., Besier, T., Carson, R. G., Disselhorst-Klug, C., Enoka, R. M., Falla, D., Farina, D., Gandevia, S., Holobar, A., Kiernan, M. C., McGill, K., ... Tucker, K. (2020). Consensus for experimental design in electromyography (CEDE) project : Amplitude normalization matrix. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 53, 102438. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2020.102438>
- Blemker, S. S., Asakawa, D. S., Gold, G. E., & Delp, S. L. (2007). Image-based musculoskeletal modeling : Applications, advances, and future opportunities. *Journal of Magnetic Resonance Imaging*, 25(2), 441-451. <https://doi.org/10.1002/jmri.20805>
- Bobbert M.F., Huijting P. A., van Ingen Schenau G. J. (1986). A model of the human triceps surae muscle-tendon complex applied to jumping. *J Biomech.* 19(11):887-98. doi: 10.1016/0021-9290(86)90184-3.
- Bobbert M.F., van Ingen Schenau G.J. (1988). Coordination in vertical jumping. *J Biomech.* 21(3):249-62. doi: 10.1016/0021-9290(88)90175-3.
- Bohm, S., Theodorakis, C., Ghasemi, M., Mersmann, F., & Arampatzis, A. (2025). Biarticular gastrocnemii muscles increase their joint energy transfer potential at high running speeds. *Royal Society Open Science*, 12(4). <https://doi.org/10.1098/rsos.241933>
- Bolsterlee, B. (2022). A new framework for analysis of three-dimensional shape and architecture of human skeletal muscles from in vivo imaging data. *Journal of Applied Physiology*, 132(3), 712-725. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00638.2021>
- Bosco C, Komi PV. (1979). Mechanical characteristics and fiber composition of human leg extensor muscles. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol.* Aug;41(4):275-84. doi:

10.1007/BF00429744.

- Bottinelli R, Canepari M, Pellegrino MA, Reggiani C. Force-velocity properties of human skeletal muscle fibres: myosin heavy chain isoform and temperature dependence. *J Physiol.* 1996 Sep 1;495 (Pt 2):573-86. doi: 10.1113/jphysiol.1996.sp021617.
- Brand, R. A., Crowninshield, R. D., Wittstock, C. E., Pedersen, D. R., Clark, C. R., & Van Krieken, F. M. (1982). A Model of Lower Extremity Muscular Anatomy. *Journal of Biomechanical Engineering*, 104(4), 304-310. <https://doi.org/10.1115/1.3138363>
- Caillet, A. H., Phillips, A. T. M., Farina, D., & Modenese, L. (2023). Motoneuron-driven computational muscle modelling with motor unit resolution and subject-specific musculoskeletal anatomy. *PLOS Computational Biology*, 19(12), e1011606. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1011606>
- Catelli, D. S., Wesseling, M., Jonkers, I., & Lamontagne, M. (2019). A musculoskeletal model customized for squatting task. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 22(1), 21-24. <https://doi.org/10.1080/10255842.2018.1523396>
- Chanti, D. A., Duque, V. G., Cruzier, M., Nordez, A., Lacourpaille, L., & Mateus, D. (2021). IFSS-Net: Interactive Few-Shot Siamese Network for Faster Muscle Segmentation and Propagation in Volumetric Ultrasound. *IEEE Transactions on Medical Imaging*, 40(10), 2615-2628. <https://doi.org/10.1109/TMI.2021.3058303>
- Chen, Z., & Franklin, D. W. (2025). Muscle Moment Arm–Joint Angle Relations in the Hip, Knee, and Ankle: A Visualization of Datasets. *Annals of Biomedical Engineering*. <https://doi.org/10.1007/s10439-025-03735-w>
- C.K. Chow, D.H. Jacobson. (1971). Studies of human locomotion via optimal programming. *Mathematical Biosciences*. Volume 10, Issues 3–4, Pages 239-306, ISSN 0025-5564, [https://doi.org/10.1016/0025-5564\(71\)90062-9](https://doi.org/10.1016/0025-5564(71)90062-9).
- Damsgaard, M., Rasmussen, J., Christensen, S. T., Surma, E., & de Zee, M. (2006). Analysis of musculoskeletal systems in the AnyBody Modeling System. *Simulation Modelling Practice and Theory*, 14(8), 1100-1111.

<https://doi.org/10.1016/j.simpat.2006.09.001>

- Dean, J. C., & Kuo, A. D. (2009). Elastic coupling of limb joints enables faster bipedal walking. *Journal of The Royal Society Interface*, 6(35), 561-573. <https://doi.org/10.1098/rsif.2008.0415>
- Delp, S. L., Anderson, F. C., Arnold, A. S., Loan, P., Habib, A., John, C. T., Guendelman, E., & Thelen, D. G. (2007). OpenSim: Open-Source Software to Create and Analyze Dynamic Simulations of Movement. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 54(11), 1940-1950. <https://doi.org/10.1109/TBME.2007.901024>
- Delp, S. L., Loan, J. P., Hoy, M. G., Zajac, F. E., Topp, E. L., & Rosen, J. M. (1990). An interactive graphics-based model of the lower extremity to study orthopaedic surgical procedures. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 37(8), 757-767. <https://doi.org/10.1109/10.102791>
- Desmedt, J. E., & Godaux, E. (1977). Ballistic contractions in man: Characteristic recruitment pattern of single motor units of the tibialis anterior muscle. *The Journal of Physiology*, 264(3), 673-693. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1977.sp011689>
- Dick, T. J. M., & Wakeling, J. M. (2017). Shifting gears: Dynamic muscle shape changes and force-velocity behavior in the medial gastrocnemius. *Journal of Applied Physiology*, 123(6), 1433-1442. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01050.2016>
- Doorenbosch, C. A. M., & Van Ingen Schenau, G. J. (1995). The role of mono- and bi-articular muscles during contact control leg tasks in man. *Human Movement Science*, 14(3), 279-300. [https://doi.org/10.1016/0167-9457\(95\)00020-s](https://doi.org/10.1016/0167-9457(95)00020-s)
- Dubois, G., Rouch, P., Bonneau, D., Gennisson, J. L., & Skalli, W. (2016). Muscle parameters estimation based on biplanar radiography. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 19(15), 1592-1598. <https://doi.org/10.1080/10255842.2016.1171855>
- Duchateau, J., & Enoka, R. M. (2011). Human motor unit recordings: Origins and insight into the integrated motor system. *Brain Research*, 1409, 42-61. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2011.06.011>

- Duchenne, G. B. (1885) *Physiologie und Bewegungen*. Th. Fischer, Cassel u. Berlin.
- Duda, G. N., Brand, D., Freitag, S., Lierse, W., & Schneider, E. (1996). Variability of femoral muscle attachments. *Journal of Biomechanics*, 29(9), 1185-1190. [https://doi.org/10.1016/0021-9290\(96\)00025-5](https://doi.org/10.1016/0021-9290(96)00025-5)
- Edama, M., Kubo, M., Onishi, H., Takabayashi, T., Inai, T., Yokoyama, E., Hiroshi, W., Satoshi, N., & Kageyama, I. (2015). The twisted structure of the human Achilles tendon. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 25(5). <https://doi.org/10.1111/sms.12342>
- Edgerton VR, Smith JL, Simpson DR. (1975) Muscle fibre type populations of human leg muscles. *Histochem J.* May;7(3):259-66. doi: 10.1007/BF01003594.
- Elftman, H. (1939a) Forces and energy changes in the leg during walking. *American Journal of Physiology* 125: 339-356.
- Elftman, H. (1939b) The function of muscles in locomotion. *American Journal of Physiology* 125: 357-366.
- Elftman, H. (1966). Biomechanics of muscle. *Journal of Bone and Joint Surgery* 48A: 363-377.
- Ema, R., Wakahara, T., Mogi, Y., Miyamoto, N., Komatsu, T., Kanehisa, H., & Kawakami, Y. (2013). *In vivo* measurement of human rectus femoris architecture by ultrasonography: Validity and applicability. *Clinical Physiology and Functional Imaging*, 33(4), 267-273. <https://doi.org/10.1111/cpf.12023>
- Farris, D. J., & Sawicki, G. S. (2012). Human medial gastrocnemius force–velocity behavior shifts with locomotion speed and gait. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(3), 977-982. <https://doi.org/10.1073/pnas.1107972109>
- Fath, F., Blazeovich, A. J., Waugh, C. M., Miller, S. C., & Korff, T. (2010). Direct comparison of *in vivo* Achilles tendon moment arms obtained from ultrasound and MR scans. *Journal of Applied Physiology*, 109(6), 1644-1652. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00656.2010>
- Fedorov, A., Beichel, R., Kalpathy-Cramer, J., Finet, J., Fillion-Robin, J.-C., Pujol, S.,

- Bauer, C., Jennings, D., Fennessy, F., Sonka, M., Buatti, J., Aylward, S., Miller, J. V., Pieper, S., & Kikinis, R. (2012). 3D Slicer as an image computing platform for the Quantitative Imaging Network. *Magnetic Resonance Imaging*, 30(9), 1323-1341. <https://doi.org/10.1016/j.mri.2012.05.001>
- Fernandez, J., Shim, V., Schneider, M., Choisine, J., Handsfield, G., Yeung, T., Zhang, J., Hunter, P., & Besier, T. (2023). A Narrative Review of Personalized Musculoskeletal Modeling Using the Physiome and Musculoskeletal Atlas Projects. *Journal of Applied Biomechanics*, 1-14. <https://doi.org/10.1123/jab.2023-0079>
- Frouin, A., Guenanten, H., Sant, G. L., Lacourpaille, L., Liebard, M., Sarcher, A., McNair, P. J., Ellis, R., & Nordez, A. (2023). Validity and Reliability of 3-D Ultrasound Imaging to Measure Hamstring Muscle and Tendon Volumes. *Ultrasound in Medicine & Biology*, S0301562923000649. <https://doi.org/10.1016/j.ultrasmedbio.2023.02.012>
- Fukashiro, S., Besier, T. F., Barrett, R., Cochrane, J., Nagano, A., & Lloyd, D. G. (2005). Direction Control in Standing Horizontal and Vertical Jumps. *International Journal of Sport and Health Science*, 3(Special_Issue_2), 272-279. <https://doi.org/10.5432/ijshs.3.272>
- Fukunaga, T., Miyatani, M., Tachi, M., Kouzaki, M., Kawakami, Y., & Kanehisa, H. (2001). Muscle volume is a major determinant of joint torque in humans. *Acta Physiologica Scandinavica*, 172(4), 249-255. <https://doi.org/10.1046/j.1365-201x.2001.00867.x>
- Gordon, A. M., Huxley, A. F., & Julian, F. J. (1966). The variation in isometric tension with sarcomere length in vertebrate muscle fibres. *The Journal of Physiology*, 184(1), 170-192. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1966.sp007909>
- Grieve, D., Pheasant, S., & Cavanagh, P. (1978). Prediction of gastrocnemius length from knee and ankle joint posture. *Biomechanics*, 405-412.
- Haberfehlner, H., Maas, H., Harlaar, J., Becher, J. G., Buizer, A. I., & Jaspers, R. T. (2016). Freehand three-dimensional ultrasound to assess semitendinosus muscle morphology. *Journal of Anatomy*, 229(4), 591-599.

<https://doi.org/10.1111/joa.12501>

- Hamner, S. R., Seth, A., & Delp, S. L. (2010). Muscle contributions to propulsion and support during running. *Journal of Biomechanics*, 43(14), 2709-2716. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2010.06.025>
- Handsfield, G. G., Meyer, C. H., Hart, J. M., Abel, M. F., & Blemker, S. S. (2014). Relationships of 35 lower limb muscles to height and body mass quantified using MRI. *Journal of Biomechanics*, 47(3), 631-638. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2013.12.002>
- Hatze, H. (1976). The complete optimization of a human motion. *Mathematical Biosciences*, 28(1-2), 99-135. [https://doi.org/10.1016/0025-5564\(76\)90098-5](https://doi.org/10.1016/0025-5564(76)90098-5)
- Hauselle, J., Assi, A., El Helou, A., Jolivet, E., Pillet, H., Dion, E., Bonneau, D., & Skalli, W. (2014). Subject-specific musculoskeletal model of the lower limb in a lying and standing position. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 17(5), 480-487. <https://doi.org/10.1080/10255842.2012.693173>
- Hawkins, D., & Hull, M. L. (1990). A method for determining lower extremity muscle-tendon lengths during flexion/extension movements. *Journal of Biomechanics*, 23(5), 487-494. [https://doi.org/10.1016/0021-9290\(90\)90304-L](https://doi.org/10.1016/0021-9290(90)90304-L)
- Henneman, E. (1957). Relation between size of neurons and their susceptibility to discharge. *Science*. Dec 27;126(3287):1345-7. doi: 10.1126/science.126.3287.1345.
- Hill, A. V. (1938). The heat of shortening and the dynamic constants of muscle. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B - Biological Sciences*, 126(843), 136-195. <https://doi.org/10.1098/rspb.1938.0050>
- Hoy, M. G., Zajac, F. E., & Gordon, M. E. (1990). A musculoskeletal model of the human lower extremity: The effect of muscle, tendon, and moment arm on the moment-angle relationship of musculotendon actuators at the hip, knee, and ankle. *Journal of Biomechanics*, 23(2), 157-169. [https://doi.org/10.1016/0021-9290\(90\)90349-8](https://doi.org/10.1016/0021-9290(90)90349-8)
- Huet, J., Boureau, A.-S., Sarcher, A., Cornu, C., & Nordez, A. (2024). Validation of a

- scanning technique with minimal compression for measuring muscle volume with freehand 3D ultrasound. *Journal of Biomechanics*, 162, 111878. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2023.111878>
- Huxley, A. F. (1957). Muscle Structure and Theories of Contraction. *Progress in Biophysics and Biophysical Chemistry*, 7, 255-318. [https://doi.org/10.1016/S0096-4174\(18\)30128-8](https://doi.org/10.1016/S0096-4174(18)30128-8)
- Huxley, A. F. (1974). Muscular contraction. *The Journal of Physiology*, 243(1), 1-43. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1974.sp010740>
- Irani, E., Chen, S., Ramezani, S., Patel, A., Malone, J. B., Shin, H., & Choi, H. (2025). Computed gastrocnemius muscle moment arm based on wrapping objects derived from 3D ultrasound: Exploring the impact of ankle position and predictability of anthropometrics. *Journal of Biomechanics*, 182, 112556. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2025.112556>
- Ishikawa, M., Komi, P. V., Grey, M. J., Lepola, V., & Bruggemann, G.-P. (2005). Muscle-tendon interaction and elastic energy usage in human walking. *Journal of Applied Physiology*, 99(2), 603-608. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00189.2005>
- Jacobs, R., & Van Ingen Schenau, G. J. (1992). Intermuscular coordination in a sprint push-off. *Journal of Biomechanics*, 25(9), 953-965. [https://doi.org/10.1016/0021-9290\(92\)90031-U](https://doi.org/10.1016/0021-9290(92)90031-U)
- Junius, K., Moltedo, M., Cherelle, P., Rodriguez-Guerrero, C., Vanderborght, B., & Lefeber, D. (2017). Biarticular elements as a contributor to energy efficiency: Biomechanical review and application in bio-inspired robotics. *Bioinspiration & Biomimetics*, 12(6), 061001. <https://doi.org/10.1088/1748-3190/aa806e>
- Kawakami, Y., Abe, T., & Fukunaga, T. (1993). Muscle-fiber pennation angles are greater in hypertrophied than in normal muscles. *Journal of Applied Physiology*, 74(6), 2740-2744. <https://doi.org/10.1152/jappl.1993.74.6.2740>
- Kellis, E., Galanis, N., Kapetanios, G., & Natsis, K. (2012). Architectural differences between the hamstring muscles. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 22(4), 520-526. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2012.03.012>

- Kellis, E., & Sahinis, C. (2022). Effect of knee joint angle on individual hamstrings morphology quantified using free-hand 3D ultrasonography. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 62, 102619. <https://doi.org/10.1016/j.jelekin.2021.102619>
- Konno, R. N., Lichtwark, G. A., & Dick, T. J. M. (2025). Using physiologically based models to predict *in vivo* skeletal muscle energetics. *Journal of Experimental Biology*, 228(7). <https://doi.org/10.1242/jeb.249966>
- Koshi, R., & Cunningham, D. J. (2018). *Cunningham's manual of practical anatomy* (Sixteenth edition). Oxford University Press.
- Kuo, A. D. (2001). *The Action of Two-Joint Muscles : The legacy of W. P. LOMBARD*.
- Kuo, A. D., & Zajac, F. E. (1993). Chapter 31 Human standing posture : Multi-joint movement strategies based on biomechanical constraints. In *Progress in Brain Research* (Vol. 97, p. 349-358). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(08\)62294-3](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(08)62294-3)
- Kurokawa, S., Fukunaga, T., & Fukashiro, S. (2001). Behavior of fascicles and tendinous structures of human gastrocnemius during vertical jumping. *Journal of Applied Physiology*, 90(4), 1349-1358. <https://doi.org/10.1152/jappl.2001.90.4.1349>
- Kurokawa, S., Fukunaga, T., Nagano, A., & Fukashiro, S. (2003). Interaction between fascicles and tendinous structures during counter movement jumping investigated *in vivo*. *Journal of Applied Physiology*, 95(6), 2306-2314. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.00219.2003>
- Lai, A. K. M., Arnold, A. S., & Wakeling, J. M. (2017). Why are Antagonist Muscles Co-activated in My Simulation? A Musculoskeletal Model for Analysing Human Locomotor Tasks. *Annals of Biomedical Engineering*, 45(12), 2762-2774. <https://doi.org/10.1007/s10439-017-1920-7>
- Lai, A. K. M., Biewener, A. A., & Wakeling, J. M. (2019). Muscle-specific indices to characterise the functional behaviour of human lower-limb muscles during locomotion. *Journal of Biomechanics*, 89, 134-138.

<https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2019.04.027>

- Lai, A. K. M., Dick, T. J. M., Brown, N. A. T., Biewener, A. A., & Wakeling, J. M. (2020). Lower-limb muscle function is influenced by changing mechanical demands in cycling. *Journal of Experimental Biology*. <https://doi.org/10.1242/jeb.228221>
- Lichtwark, G. A., Bougoulas, K., & Wilson, A. M. (2007). Muscle fascicle and series elastic element length changes along the length of the human gastrocnemius during walking and running. *Journal of Biomechanics*, 40(1), 157-164. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2005.10.035>
- Lieber, R. L., & Fridén, J. (2000). Functional and clinical significance of skeletal muscle architecture. *Muscle & Nerve*, 23(11), 1647-1666. [https://doi.org/10.1002/1097-4598\(200011\)23:11<1647::AID-MUS1>3.0.CO;2-M](https://doi.org/10.1002/1097-4598(200011)23:11<1647::AID-MUS1>3.0.CO;2-M)
- Lieber, R. L., & Ward, S. R. (2011). Skeletal muscle design to meet functional demands. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1570), 1466-1476. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0316>
- Lombard, W. P. (1903). The Action of Two-Joint Muscles. *American Physical Education Review*, 8(3), 141-145. <https://doi.org/10.1080/23267224.1903.10649915>
- Maganaris C. N., Baltzopoulos V., Sargeant A. J. (1998). Changes in Achilles tendon moment arm from rest to maximum isometric plantarflexion: in vivo observations in man. *J Physiol*. Aug 1;510 (Pt 3)(Pt 3):977-85. doi: 10.1111/j.1469-7793.1998.977bj.x. PMID: 9660906; PMCID: PMC2231068.
- Maganaris, C. N., Baltzopoulos, V., & Sargeant, A. J. (2000). In vivo measurement-based estimations of the human Achilles tendon moment arm. *European Journal of Applied Physiology*, 83(4-5), 363-369. <https://doi.org/10.1007/s004210000247>
- Modenese, L., & Kohout, J. (2020). Automated Generation of Three-Dimensional Complex Muscle Geometries for Use in Personalised Musculoskeletal Models. *Annals of Biomedical Engineering*, 48(6), 1793-1804. <https://doi.org/10.1007/s10439-020-02490-4>
- Monvoisin, M., Picuch, L., Texier, B., Hémon, C., Barateau, A., Huet, J., Nordez, A.,

- Boureau, A.-S., Nunes, J.-C., & Mateus, D. (2025). *Implicit Shape-Prior for Few-Shot Assisted 3D Segmentation* (arXiv:2509.08580). arXiv. <https://doi.org/10.48550/arXiv.2509.08580>
- Neptune, R. R., Kautz, S. A., & Zajac, F. E. (2000). Muscle contributions to specific biomechanical functions do not change in forward versus backward pedaling. *Journal of Biomechanics*.
- Neptune, R. R., Kautz, S. A., & Zajac, F. E. (2001). Contributions of the individual ankle plantar flexors to support, forward progression and swing initiation during walking. *Journal of Biomechanics*, 34(11), 1387-1398. [https://doi.org/10.1016/s0021-9290\(01\)00105-1](https://doi.org/10.1016/s0021-9290(01)00105-1)
- Neptune, R. R., Zajac, F. E., & Kautz, S. A. (2004). Muscle force redistributes segmental power for body progression during walking. *Gait & Posture*, 19(2), 194-205. [https://doi.org/10.1016/S0966-6362\(03\)00062-6](https://doi.org/10.1016/S0966-6362(03)00062-6)
- Noorkoiv, M., Theis, N., & Lavelle, G. (2019). A comparison of 3D ultrasound to MRI for the measurement and estimation of gastrocnemius muscle volume in adults and young people with and without cerebral palsy: Comparison of 3D Ultrasound to MRI. *Clinical Anatomy*, 32(3), 319-327. <https://doi.org/10.1002/ca.23314>
- Obst, S. J., Newsham-West, R., & Barrett, R. S. (2014). In Vivo Measurement of Human Achilles Tendon Morphology Using Freehand 3-D Ultrasound. *Ultrasound in Medicine & Biology*, 40(1), 62-70. <https://doi.org/10.1016/j.ultrasmedbio.2013.08.009>
- Olszewski, K., Dick, T. J. M., & Wakeling, J. M. (2015). Achilles tendon moment arms: The importance of measuring at constant tendon load when using the tendon excursion method. *Journal of Biomechanics*, 48(6), 1206-1209. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2015.02.007>
- Pandy, M. G., & Zajac, F. E. (1991). Optimal muscular coordination strategies for jumping. *Journal of Biomechanics*, 24(1), 1-10. [https://doi.org/10.1016/0021-9290\(91\)90321-D](https://doi.org/10.1016/0021-9290(91)90321-D)
- Pellikaan, P., van der Krogt, M. M., Carbone, V., Fluit, R., Vigneron, L. M., Van Deun,

- J., Verdonschot, N., & Koopman, H. F. J. M. (2014). Evaluation of a morphing based method to estimate muscle attachment sites of the lower extremity. *Journal of Biomechanics*, 47(5), 1144-1150. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2013.12.010>
- Persad, L. S., Ates, F., Shin, A. Y., Lieber, R. L., & Kaufman, K. R. (2021). Measuring and modeling in vivo human gracilis muscle-tendon unit length. *Journal of Biomechanics*, 125, 110592. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2021.110592>
- Piecuch, L., Gonzales Duque, V., Sarcher, A., Hollville, E., Nordez, A., Rabita, G., Guilhem, G., & Mateus, D. (2023). Muscle Volume Quantification: Guiding Transformers with Anatomical Priors. In C. Wachinger, B. Paniagua, S. Elhabian, J. Li, & J. Egger (Éds.), *Shape in Medical Imaging* (Vol. 14350, p. 173-187). Springer Nature Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-031-46914-5_14
- Pizzolato, C., Gunduz, M. A., Palipana, D., Wu, J., Grant, G., Hall, S., Dennison, R., Zafonte, R. D., Lloyd, D. G., & Teng, Y. D. (2021). Non-invasive approaches to functional recovery after spinal cord injury: Therapeutic targets and multimodal device interventions. *Experimental Neurology*, 339, 113612. <https://doi.org/10.1016/j.expneurol.2021.113612>
- Prilutsky, B. I., & Zatsiorsky, V. M. (1994). Tendon action of two-joint muscles: Transfer of mechanical energy between joints during jumping, landing, and running. *Journal of Biomechanics*, 27(1), 25-34. [https://doi.org/10.1016/0021-9290\(94\)90029-9](https://doi.org/10.1016/0021-9290(94)90029-9)
- Prilutsky, B. L. (2000). Coordination of Two- and One-Joint Muscles: Functional Consequences and implications for Motor Control. *Motor Control*, 4(1), 1-44. <https://doi.org/10.1123/mcj.4.1.1>
- Raabe, M. E., & Chaudhari, A. M. W. (2016). An investigation of jogging biomechanics using the full-body lumbar spine model: Model development and validation. *Journal of Biomechanics*, 49(7), 1238-1243. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2016.02.046>
- Raasch, C. C., & Zajac, F. E. (1999). Locomotor Strategy for Pedaling: Muscle Groups and Biomechanical Functions. *Journal of Neurophysiology*, 82(2), 515-525. <https://doi.org/10.1152/jn.1999.82.2.515>

- Raasch, C. C., Zajac, F. E., Ma, B., & Levine, W. S. (1997). Muscle coordination of maximum-speed pedaling. *Journal of Biomechanics*, 30(6), 595-602. [https://doi.org/10.1016/s0021-9290\(96\)00188-1](https://doi.org/10.1016/s0021-9290(96)00188-1)
- Rajagopal, A., Dembia, C. L., DeMers, M. S., Delp, D. D., Hicks, J. L., & Delp, S. L. (2016). Full-Body Musculoskeletal Model for Muscle-Driven Simulation of Human Gait. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 63(10), 2068-2079. <https://doi.org/10.1109/TBME.2016.2586891>
- Ritsche, P., Ledergerber, R., Pansini, M., Santini, F., & Faude, O. (2025). Assessment of Lower Limb Muscle Volume Using 3D Ultrasonography : Validity and Reliability Compared to MRI. *Journal of Imaging Informatics in Medicine*. <https://doi.org/10.1007/s10278-025-01624-1>
- Robin, M. (2022). Analyse de la production de puissance maximale au cours du sprint final en cyclisme sur route Apports de l'étude du comportement muscle-tendon. Thèse de doctorat.
- Sahrman, A. S., Vosse, L., Siebert, T., Handsfield, G. G., & Röhrle, O. (2024a). 3D ultrasound-based determination of skeletal muscle fascicle orientations. *Biomechanics and Modeling in Mechanobiology*, 23(4), 1263-1276. <https://doi.org/10.1007/s10237-024-01837-3>
- Sahrman, A. S., Vosse, L., Siebert, T., Handsfield, G. G., & Röhrle, O. (2024b). Determination of muscle shape deformations of the tibialis anterior during dynamic contractions using 3D ultrasound. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 12, 1388907. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2024.1388907>
- Scheys, L., Desloovere, K., Suetens, P., & Jonkers, I. (2011). Level of subject-specific detail in musculoskeletal models affects hip moment arm length calculation during gait in pediatric subjects with increased femoral anteversion. *Journal of Biomechanics*, 44(7), 1346-1353. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2011.01.001>
- Scheys, L., Loeckx, D., Spaepen, A., Suetens, P., & Jonkers, I. (2009). Atlas-based non-rigid image registration to automatically define line-of-action muscle models : A validation study. *Journal of Biomechanics*, 42(5), 565-572. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2008.12.014>

- Schumacher, C., Sharbafi, M., Seyfarth, A., & Rode, C. (2020). Biarticular muscles in light of template models, experiments and robotics : A review. *Journal of The Royal Society Interface*, 17(163), 20180413. <https://doi.org/10.1098/rsif.2018.0413>
- Sharbafi, M. A., Barazesh, H., Iranikhah, M., & Seyfarth, A. (2018). Leg Force Control Through Biarticular Muscles for Human Walking Assistance. *Frontiers in Neurobotics*, 12, 39. <https://doi.org/10.3389/fnbot.2018.00039>
- Smidt, G. L. (1973). Biomechanical analysis of knee flexion and extension. *Journal of Biomechanics*, 6(1), 79-92. [https://doi.org/10.1016/0021-9290\(73\)90040-7](https://doi.org/10.1016/0021-9290(73)90040-7)
- Takahashi, K., Kawama, R., & Wakahara, T. (2025). End-divergent architecture diversifies within-muscle mechanical action in human gluteus maximus in vivo. *Journal of Biomechanics*, 179, 112488. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2024.112488>
- Theodorakis, C., Bohm, S., Epro, G., Mersmann, F., Werth, J., Karamanidis, K., & Arampatzis, A. (2025). Enhanced joint energy transfer potential by the biarticular gastrocnemii muscles during perturbed walking. *European Journal of Applied Physiology*. <https://doi.org/10.1007/s00421-025-05727-z>
- Todorov, E., & Jordan, M. I. (2002). Optimal feedback control as a theory of motor coordination. *Nature Neuroscience*, 5(11), 1226-1235. <https://doi.org/10.1038/nn963>
- Tsaopoulos, D. E., Baltzopoulos, V., Richards, P. J., & Maganaris, C. N. (2007). In vivo changes in the human patellar tendon moment arm length with different modes and intensities of muscle contraction. *Journal of Biomechanics*, 40(15), 3325-3332. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2007.05.005>
- Uchida, SL Delp. (2021). *Biomechanics of Movement: The Science of Sports, Robotics, and Rehabilitation*. TK MIT Press.
- Van Ingen Schenau, G. J., Pratt, C. A., & Macpherson, J. M. (1994). Differential use and control of mono- and biarticular muscles. *Human Movement Science*, 13(3-4), 495-517. [https://doi.org/10.1016/0167-9457\(94\)90051-5](https://doi.org/10.1016/0167-9457(94)90051-5)

- Visser, J. J., Hoogkamer, J. E., Bobbert, M. F., & Huijing, P. A. (1990). Length and moment arm of human leg muscles as a function of knee and hip-joint angles. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 61(5-6), 453-460. <https://doi.org/10.1007/BF00236067>
- Wang, Y., Guo, J., Tang, H., & Tian, Q. (2025). Convex wrapping description of biarticular hip muscles for patient-specific musculoskeletal modeling. *Journal of Biomechanics*, 189, 112802. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2025.112802>
- Wang, Z., Destro, A., Petersson, S., Cenni, F., & Wang, R. (2023). In vivo 3D muscle architecture quantification based on 3D freehand ultrasound and magnetic resonance imaging. *Journal of Biomechanics*, 152, 111567. <https://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2023.111567>
- Wells, R. P. (1988). Mechanical energy costs of human movement: An approach to evaluating the transfer possibilities of two-joint muscles. *Journal of Biomechanics*, 21(11), 955-964. [https://doi.org/10.1016/0021-9290\(88\)90134-0](https://doi.org/10.1016/0021-9290(88)90134-0)
- Zajac, F. E. (1989). Muscle and tendon: Properties, models, scaling, and application to biomechanics and motor control. *Critical Reviews in Biomedical Engineering*, 17(4), 359-411.
- Zajac F. E., Gordon M. E. (1989) Determining muscle's force and action in multi-articular movement. *Exerc Sport Sci Rev*. 17:187-230. PMID: 2676547.
- Zajac, F. E. (1993). Muscle coordination of movement: A perspective. *Journal of Biomechanics*, 26, 109-124. [https://doi.org/10.1016/0021-9290\(93\)90083-Q](https://doi.org/10.1016/0021-9290(93)90083-Q)
- Zajac, F. E. (2002). Understanding muscle coordination of the human leg with dynamical simulations. *Journal of Biomechanics*, 35(8), 1011-1018. [https://doi.org/10.1016/S0021-9290\(02\)00046-5](https://doi.org/10.1016/S0021-9290(02)00046-5)
- Zeng, W., Hume, D. R., Lu, Y., Fitzpatrick, C. K., Babcock, C., Myers, C. A., Rullkoetter, P. J., & Shelburne, K. B. (2023). Modeling of active skeletal muscles: A 3D continuum approach incorporating multiple muscle interactions. *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*, 11, 1153692. <https://doi.org/10.3389/fbioe.2023.1153692>

Abstract: This thesis addresses the difficulty in accurately considering inter-individual anatomical variability in generic musculoskeletal models commonly used in biomechanics. The simplifications introduce significant errors, particularly for bi-articular muscles whose function depends on a precise balance between the moment arm lengths at both joints. The central objective of this PhD work was therefore to develop, validate, and apply a method for personalizing these models, based on 3D ultrasound, in order to more accurately characterize the behavior of these muscles (muscle-tendon unit lengths and velocities) during multi-segmental movements.

This work was conducted in three experimental phases articulated in four studies. The first study was focused on validating the method in static conditions by incorporating the insertions and paths of musculo-tendinous structures measured by 3D ultrasound into the models. The results showed that, while generic models exhibited significant biases in estimating muscle-tendon unit length, the complete personalization of insertions and muscle paths significantly reduced them ($\leq 2.2\%$ of segment length). To ensure the robustness of these models during dynamic tasks, a moment arm calibration method was then developed. This process extended the personalization method's applicability to large ranges of motion. Furthermore, it revealed that, depending on the muscle and joint angle, the inter-individual anatomical variability of moment arms measured in vivo is 3 to 12 times greater than the variability captured by scaled generic models.

In study 3, these personalized models were used to provide an original analysis during cycling. The personalization process revealed that length changes and velocities of some muscles could lead to wrong contraction regimes. These results demonstrate how geometric inaccuracies in generic models can lead to erroneous interpretations. In study four, an exploratory analysis of bi-articular muscle behavior across a continuum of tasks, ranging from vertical to horizontal propulsion, allowed us to identify their adaptation strategies in response to the mechanical constraints of the movement. A key preliminary finding is the evidence of a reciprocal modulation between the neuromechanical behavior of hamstrings and *rectus femoris* to control the direction of propulsion, while the *gastrocnemii* appear more sensitive to high-velocity constraints.

In conclusion, this thesis established a methodology for creating personalized musculoskeletal models via 3D ultrasound, to provide a more robust characterization of the behavior of bi-articular muscles in human movement. It demonstrates that personalization is not a simple improvement in precision, but an essential condition for correctly interpreting the nuanced musculo-tendinous behaviors that underlie human movement, strengthening the need for individualized biomechanical analysis.

Key Terms: Musculoskeletal Modeling, 3D Ultrasound, Bi-articular Muscles, Moment Arms, Propulsion.

Résumé : Cette thèse traite de la difficulté à considérer de façon fine la variabilité anatomique interindividuelle dans les modèles musculosquelettiques génériques couramment utilisés en biomécanique. Les simplifications de ces modèles introduisent des erreurs significatives, particulièrement pour les muscles bi-articulaires dont la fonction dépend d'un équilibre précis entre les longueurs des bras de levier au niveau des deux articulations qu'ils croisent. L'objectif central de ce travail de thèse était donc de développer, valider et appliquer une méthode de personnalisation de ces modèles, basée sur l'échographie 3D, afin de caractériser plus fidèlement le comportement de ces muscles (longueurs et vitesses des unités muscle-tendon) lors de mouvements plurisegmentaires.

Ce travail s'est déroulé sur trois phases expérimentales articulées en quatre études. La première s'est concentrée sur la validation de la méthode en conditions statiques, basée sur l'incorporation des insertions et trajectoires des structures musculo-tendineuses mesurées par échographie 3D dans les modèles. Les résultats indiquent que les modèles génériques introduisent des biais importants dans l'estimation de la longueur des unités musculo-tendineuses. Cependant, la personnalisation complète des insertions et des trajectoires musculaires permet de réduire ces biais de manière significative ($\leq 2,2\%$ de la longueur segmentaire). Pour assurer la robustesse de ces modèles lors de tâches dynamiques, une méthode de calibration des bras de levier a ensuite été développée dans l'étude 2. Ce processus a permis d'étendre l'utilisation de la méthode de personnalisation à de grandes amplitudes de mouvement, mais a aussi révélé qu'en fonction des muscles et des angles articulaires, la variabilité anatomique interindividuelle des bras de levier mesurée *in vivo* est 3 à 12 fois supérieure à celle capturée par les modèles génériques mis à l'échelle.

Dans l'étude 3, l'application de ces modèles personnalisés a permis de mettre en place une approche originale pour l'analyse de tâches dynamiques. Lors du pédalage, le processus de personnalisation a révélé que les modifications de longueurs et de vitesses des muscles pour lesquels les estimations étaient les plus biaisées, pouvaient engendrer une altération des régimes de contraction mesurés, menant donc à des interprétations erronées. Dans l'étude 4, une analyse exploratoire du comportement des muscles bi-articulaires lors d'un continuum de tâches allant de la propulsion verticale à la propulsion horizontale, a permis d'identifier leurs stratégies d'adaptation face aux contraintes mécaniques du mouvement. Un résultat préliminaire clé est la mise en évidence d'une modulation réciproque du comportement neuromécanique entre les ischio-jambiers et le droit fémoral pour contrôler la direction de la propulsion, tandis que les gastrocnémiens semblent plus sensibles aux contraintes de haute vitesse.

En conclusion, cette thèse a établi une méthodologie pour la création de modèles musculosquelettiques personnalisés via l'échographie 3D. En surmontant les limites des approches génériques, ce travail offre une caractérisation plus robuste du comportement des muscles bi-articulaires dans le mouvement humain. Il démontre que la personnalisation n'est pas une simple amélioration de la précision, mais une condition essentielle pour interpréter correctement les mécanismes musculo-tendineux qui sous-tendent le mouvement humain, ouvrant ainsi la voie à une analyse biomécanique individualisée.

Mots clés : Modélisation musculosquelettique, Échographie 3D, Muscles Bi-articulaires, Bras de levier, Propulsion.