



HAL
open science

**PROGRAMMATION DES AJUSTEMENTS
POSTURAUX ASSOCIÉS À UNE TÂCHE DE
POUSSÉE BILATÉRALE DYNAMIQUE EN
SITUATION DE CONTRAINTE POSTURALE:
EFFET DE LA FATIGUE, DES CONDITIONS
D'APPUI ET DE LA DOMINANCE DES MEMBRES
INFÉRIEURS.**

Malha Mezaour

► **To cite this version:**

Malha Mezaour. PROGRAMMATION DES AJUSTEMENTS POSTURAUX ASSOCIÉS À UNE TÂCHE DE POUSSÉE BILATÉRALE DYNAMIQUE EN SITUATION DE CONTRAINTE POSTURALE: EFFET DE LA FATIGUE, DES CONDITIONS D'APPUI ET DE LA DOMINANCE DES MEMBRES INFÉRIEURS.. Neurosciences [q-bio.NC]. Université Paris Sud - Paris XI, 2010. Français. NNT: . tel-00613252v3

HAL Id: tel-00613252

<https://theses.hal.science/tel-00613252v3>

Submitted on 5 Aug 2011

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE PARIS-SUD 11
ECOLE DOCTORALE 456

LABORATOIRE **RIME** « RISQUE, INTERVENTION, MOUVEMENT & EQUILIBRE »

THÈSE présentée par
Malha MEZAOUR

Pour obtenir le grade de: **DOCTEUR D'UNIVERSITÉ**

« EN SCIENCES DU SPORT, DE LA MOTRICITE ET DU MOUVEMENT HUMAIN »

**PROGRAMMATION DES AJUSTEMENTS POSTURAUX ASSOCIÉS À
UNE TÂCHE DE POUSSÉE BILATÉRALE DYNAMIQUE EN SITUATION
DE CONTRAINTE POSTURALE: EFFET DE LA FATIGUE,
DES CONDITIONS D'APPUI ET DE LA DOMINANCE
DES MEMBRES INFÉRIEURS**

Soutenue le 08 Décembre 2010 devant la commission d'examen:

Mme. Armande LE PELLEC	Pr., Université Paris 10	Présidente
Mme. Laurence MOUCHNINO	Pr., Université Aix Marseille II	Rapporteur
Mr. Marco SCHIEPPATI	Pr., Université de Pavie. Italie	Rapporteur
Mr. Thierry GELAT	Dr., Université Paris 10	Examineur
Mr. Serge LE BOZEC	Pr., Université Paris-Sud 11	Directeur
Mr. Eric YIOU	Dr., Université Paris-Sud 11	Co-directeur



UNIVERSITE PARIS-SUD 11

ECOLE DOCTORALE 456

LABORATOIRE RIME « RISQUE, INTERVENTION, MOUVEMENT et EQUILIBRE »

UFR STAPS

THÈSE présentée par

Malha MEZAOUR

Pour obtenir le grade de: **DOCTEUR D'UNIVERSITÉ**

« EN SCIENCES DU SPORT, DE LA MOTRICITE ET DU MOUVEMENT HUMAIN »

**PROGRAMMATION DES AJUSTEMENTS POSTURAUX ASSOCIÉS À
UNE TÂCHE DE POUSSÉE BILATÉRALE DYNAMIQUE EN SITUATION
DE CONTRAINTE POSTURALE: EFFET DE LA FATIGUE,
DES CONDITIONS D'APPUI ET DE LA DOMINANCE
DES MEMBRES INFÉRIEURS**

Soutenue le 08 Décembre 2010 devant la commission d'examen:

Mme. Armande LE PELLEC	Pr., Université Paris 10	Présidente
Mme. Laurence MOUCHNINO	Pr., Université Aix Marseille II	Rapporteur
Mr. Marco SCHIEPPATI	Pr., Université de Pavie. Italie	Rapporteur
Mr. Thierry GELAT	Dr., Université Paris 10	Examineur
Mr. Serge LE BOZEC	Pr., Université Paris-Sud 11	Directeur
Mr. Eric YIOU	Dr., Université Paris-Sud 11	Co-directeur

A ma mère

A ma sœur Taous

*Qui ont sacrifié leurs rêves pour nous donner des ailes sur le chemin
vers le savoir et les valeurs fondamentales de l'humanité...*

*A la mémoire de mon papa
Qui serait très fier de mon parcours*

*A ma sœur Jumelle Houria
A mes frères et sœurs
Même loin, vous êtes toujours présents dans mon coeur*

*A ma sœur Yamina
A mon beau frère Djamal
Pour vos encouragements et soutien moral*

A mes neveux et nièces

« Tu me dis, j'oublie. Tu m'enseignes, je me souviens. Tu m'impliques, j'apprends. »

Benjamin Franklin (1706-1790)

Perdu d'avance est l'homme qui ne suit pas ses rêves

Henri Gourgaud (1936)

Remerciements

Cette thèse a été réalisée dans le laboratoire de l'UFR STAPS université Paris-Sud 11 d'Orsay au sein de l'équipe RIME « Risque, Intervention, Mouvement & Equilibre »

Je tiens évident à remercier particulièrement mes deux directeurs de thèse. A Serge LE BOZEC pour avoir accepté de diriger cette thèse, pour avoir toujours fait en sorte que mon projet se développe dans la sérénité, pour ses conseils et surtout pour ses grandes qualités humaines. A Eric YIOU, pour l'excellent encadrement qu'il m'a offert, pour sa grande implication, sa grande disponibilité, ses précieux conseils et sa confiance qu'il m'a accordée durant cette thèse. Sans lui je n'aurais pas découvert cette thématique passionnante qui associe la physiologie à la biomécanique. Je profite donc de cette occasion pour le remercier très chaleureusement. Merci Eric!

Je tiens à adresser mes respectueux sentiments aux membres du jury. Pr. Armande LE PELLEC qui me fait un grand honneur de présider cette thèse. Aux rapporteurs, Pr Laurence MOUCHNINO et Pr. Marco SCHIEPPATI qui me font l'honneur d'expertiser ce travail et de faire le long déplacement pour sa soutenance. J'associe pleinement à ces remerciements le Dr. Thierry GELAT pour avoir accepté d'examiner ce travail.

Je remercie également Pr. Christine LE SCANFF, directrice de l'UFR STAPS, tous les personnels (enseignants, administratifs, techniques) et tous les membres du laboratoire CIAMS (Complexité, Innovations, Activités Motrices et Sportives) spécialement, Pr. Manh Cuong DO, directeur du laboratoire de recherche, Mme Marie Pierre RICHOUX, secrétaire de l'école Doctorale ainsi que mes collègues de thèse et amis **Zina, Sahel, Jiby** et **Suzy**.

Une mention spéciale pour le Professeur émérite Simon BOUISSET.

Je remercie tous les sujets qui se sont toujours prêtés avec gentillesse aux expériences qui n'étaient pas toujours très agréables....

Enfin, j'exprime toute ma gratitude, ma reconnaissance et mes très vifs remerciements à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin au bon déroulement de ma thèse, en particulier à Mme Michèle PLUCHET directrice de la bibliothèque STAPS.

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	1
CHAPITRE I. INTRODUCTION GENERALE	4
1. Posture et équilibre postural	5
1.1. Principes fondamentaux de la mécanique	5
1.2. Le centre de gravité	7
1.3. Le centre des pressions	8
2. Mouvement volontaire et perturbation posturale	8
3. Les Ajustements Posturaux Anticipateurs (APA)	10
3.1. Rôles fonctionnels des APA	10
3.1.1. Base posturale fixe	10
3.1.2. Base posturale changeante	12
3.2. Organisation des APA	14
3.3. Adaptations des APA	17
3.3.1. APA et paramètres du mouvement volontaire	18
3.3.2. APA et stabilité posturale	18
3.3.3. APA et mobilité de la chaîne posturale	19
3.3.4. APA et atteintes du système nerveux central	20
3.3.5. APA et fatigue posturale	21
3.3.6. APA et dominance posturale	22
4. Les Ajustements Posturaux Correcteurs	23
5. Le Concept de Capacité Posturo-Cinétique	24
6. Problématique	25
6.1. Objectifs et hypothèses de l'étude	25
6.2. Méthode expérimentale	28

CHAPITRE II. PRESENTATION DES ARTICLES	29
A. Effets d'un changement d'appui (bipodal vs unipodal) et de la dominance posturale sur l'organisation posturo-cinétique d'une tâche de poussée bimanuelle dynamique	29
Article 1. Effets d'un changement d'appui (bipodal vs unipodal) sur l'organisation posturo-cinétique d'une tâche de poussée bimanuelle dynamique	30
1. Résumé	30
2. Introduction	32
3. Méthodes	33
3.1. Sujets	33
3.2. Procédure expérimentale	34
3.3. Détermination de la jambe dominante et de la jambe non dominante	36
3.4. Enregistrements cinétiques et cinématiques	36
3.5. Traitement des données et variables	36
3.5.1. Ajustements posturaux anticipateurs	37
3.5.2. Perturbation de l'équilibre	37
3.5.3. Performance du mouvement focal	38
3.6. Statistiques	38
4. Résultats	38
4.1. Comparaison de la performance focale dans les trois conditions d'appui	38
4.2. Comparaison des caractéristiques spatio-temporelles des APA dans les trois conditions d'appui	40
4.2.1. Axe antéro-postérieur	40
4.2.2. Axe médio-latéral	43
4.3. Comparaison de la perturbation de l'équilibre dans les trois conditions d'appui	43
4.3.1. Axe antéro-postérieur	43
4.3.2. Axe médio-latéral	43
5. Discussion	46
5.1. Effet du changement d'appui (bipodal vs unipodal) sur le contrôle de l'équilibre antéro-postérieur (axe du mouvement focal)	46

5.2. Effet du changement d'appui (bipodal vs unipodal) sur le contrôle de l'équilibre médio-latéral (axe perpendiculaire au mouvement focal)	49
5.3. Relation entre la performance focale et la taille de la base posturale	50
 Article 2. L'exécution d'une tâche motrice mobilisant symétriquement les membres supérieurs induit-elle des ajustements posturaux symétriques ?	 52
1. Résumé	52
2. Introduction	54
3. Méthodes	55
3.1. Sujets	55
3.2. Procédure expérimentale	56
3.3. Enregistrements	57
3.4. Traitement des signaux et variables expérimentales	57
3.5. Statistiques	58
4. Résultats	58
5. Discussion	62
5.1. Contrôle de l'équilibre en condition unipodale vs bipodale	63
5.2. Asymétrie de la réponse musculaire posturale au changement d'appui	64
 B. Effets de la fatigue posturale sur l'organisation posturo-cinétique d'une tâche de poussée bimanuelle dynamique	 66
 Article 3. Effet de la fatigue posturale induite par des contractions isométriques de haute intensité sur les ajustements posturaux et le maintien postural lors de l'exécution d'une tâche de poussée bimanuelle dynamique	 67
1. Résumé	67
2. Introduction	69
3. Méthodes	71
3.1. Sujets	71
3.2. Procédure expérimentale	71

3.3. Protocole de fatigue	72
3.4. Enregistrements	73
3.5. Traitement des signaux et variables expérimentales	74
3.6. Statistiques	75
4. Résultats	75
4.1. Indicateurs de la fatigue	75
4.2. Comparaison des variables cinématiques et électromyographiques entre les conditions « fatigue » et « non fatigue »	75
5. Discussion	79
5.1. Efficacité du protocole de fatigue	79
5.2. Effets de la fatigue posturale sur les APA	80
5.3. Effets de la fatigue posturale sur les OPA et APC	82

Article 4. Effet de la fatigue musculaire des membres inférieurs sur les ajustements posturaux anticipateurs lors d'une tâche de poussée bimanuelle dynamique exécutée en condition unipodale dominant vs non dominant	85
--	----

1. Résumé	85
2. Introduction	87
3. Méthodes	88
3.1. Sujets	88
3.2. Procédure expérimentale	89
3.2.1. Expérience principale	89
3.2.2. Expérience complémentaire	90
3.3. Protocole de fatigue	90
3.4. Electromyographie	92
3.5. Traitement du signal et variables expérimentales	93
3.6. Dynamique posturale et performance focale	93
3.6.1. Enregistrements	93
3.6.2. Variables expérimentales	94
3.7. Statistiques	94
4. Résultats	95
4.1. Indicateur de la fatigue	95

4.2. Tracés électromyographiques et biomécaniques	95
4.3. Comparaison des caractéristiques électromyographiques des APA en condition « fatigue » et « non fatigue »	97
4.4. Comparaison des caractéristiques biomécaniques des APA en condition « fatigue » et « non fatigue »	99
4.5. Comparaison de la performance focale en condition « fatigue » et « non fatigue »	101
5. Discussion	102
5.1. Effets du protocole de fatigue sur l'activité électromyographique posturale anticipatrice	102
5.2. La capacité d'induire des changements adaptatifs des APA pourrait dépendre du niveau d'intensité des contractions isométriques fatigantes	105
5.3. Comment l'intensité des contractions isométriques pourrait-elle influencer les mécanismes du contrôle postural?	106
CHAPITRE III. CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES	108
1. Perspectives relatives aux effets de la fatigue sur le contrôle postural en condition dynamique	110
2. Perspectives relatives à la symétrie des ajustements posturaux	111
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	113
ANNEXES	130

AVANT-PROPOS

AVANT-PROPOS

Les travaux présentés dans cette thèse ont été réalisés au sein de l'équipe RIME (Risque, Intervention, Mouvement, Equilibre) de l'unité CIAMS (Complexité, Innovation, Activités Motrices et Sportives) sous la direction du Dr Eric YIOU et du Pr Serge LE BOZEC.

Ce travail de thèse s'inscrit dans la thématique générale de la *coordination entre la posture, l'équilibre et le mouvement volontaire chez l'homme*. Il s'articule autour de la production de 4 articles scientifiques.

Selon les lois de la mécanique, le mouvement volontaire constitue une perturbation de la posture et de l'équilibre postural, et nécessite donc le développement d'une « contre-perturbation ». Cette contre-perturbation prend place au niveau des segments « posturaux », correspondant aux segments corporels qui ne sont pas directement impliqués dans le mouvement intentionnel (par opposition aux segments « focaux »). Dans de nombreuses situations courantes, cette contre-perturbation posturale peut être contrainte par des facteurs « internes » i.e. de nature « neurophysiologique », par exemple lorsque les muscles posturaux sont fatigués suite à la répétition d'un exercice fatigant, lorsque le nombre de muscles posturaux disponibles est réduit suite à une modification des conditions d'appui (e.g. lors du passage d'un appui bipodal à un appui unipodal), ou encore lorsque le mouvement volontaire est exécuté en appui sur la jambe non-dominante. L'objet de ce travail de thèse est d'examiner, chez le sujet jeune et bien portant, les capacités d'adaptation des commandes motrices posturale et focale à ce type de contrainte.

Ce travail de thèse s'articule autour de trois grandes parties.

1- **La première partie** est consacrée à l'analyse des données de la littérature relative aux notions fondamentales de posture, d'équilibre et d'ajustement postural sur lesquelles se base ce travail de recherche. La notion de fatigue musculaire appliquée au domaine du contrôle postural est également abordée. La problématique générale de ce travail est présentée à la fin de cette première partie.

2- **La deuxième partie** présente les différents articles (au nombre de 4) qui constituent la base de ce travail doctoral. Cette deuxième partie est elle-même divisée en deux sous parties. Dans la première sous partie, les articles portant sur les effets d'une réduction de la base posturale sur les ajustements posturaux et la performance focale sont présentés. Dans la deuxième sous partie, les articles portant sur les effets de la fatigue posturale sur les ajustements posturaux et la performance focale sont présentés. Dans chacune de ces sous parties, les effets de la dominance posturale sur l'organisation posturo-cinétique du mouvement sont analysés.

3- Enfin, **la troisième partie** présente les conclusions et perspectives de ce travail doctoral.

I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

CHAPITRE I : INTRODUCTION GÉNÉRALE

1. Posture et équilibre postural

1.1. Principes fondamentaux de la mécanique

La posture (ou attitude) peut se définir comme la position dans l'espace des segments corporels les uns par rapport aux autres à un moment donné (Paillard 1976; Massion 1997). A chaque posture correspond un état d'équilibre. En termes de mécanique, l'*équilibre* est « l'état de ce qui est soumis à des forces qui se compensent ». L'équilibre d'un corps solide rigide (ou équilibre statique) est caractérisé par:

- Une résultante des forces extérieures nulle.
- Un moment résultant des forces extérieures nul.

Dans les conditions terrestres et dans le cas où le corps solide serait soumis uniquement à deux forces, le poids du solide appliqué au centre de gravité et la force de réaction du support appliquée au centre des pressions, l'équilibre (ou équilibre postural) implique deux conditions :

- La résultante des forces de réaction du support et le poids du sujet doivent être égaux et opposés.
- Les points d'application de ces deux forces doivent se trouver sur une même verticale, en l'occurrence sur la ligne de gravité.

Cependant, ces deux conditions ne sont pas vérifiées dans la pratique. En effet, chez l'être humain en station debout, l'équilibre postural statique au sens strict n'existe pas. En effet, le corps est l'objet d'oscillations permanentes (Romberg, 1953; Bouisset et Duchêne, 1994), résultant de l'activité des pompes cardiaques et respiratoires, ainsi que des fluctuations de la commande motoneuronale et du péristaltisme. L'effet perturbateur de ces forces d'origine endogène est cependant relativement discret par rapport à l'effet des forces d'origine exogène (gravité). Le

maintien de l'équilibre postural nécessite l'intervention de forces d'origine musculaire et ligamentaire. De ce fait, il est assimilé à un phénomène physiologique actif résultant de réactions de soutien antigravitaires.

C'est sur cette configuration d'équilibre postural initial que le mouvement survient.

Pour que l'homme puisse se mouvoir et se déplacer, il est nécessaire que le milieu externe offre un support sur lequel il puisse prendre appui et créer des forces de réaction qui permettront la rupture de l'équilibre postural. Une telle nécessité résulte des lois de la mécanique:

- La loi de la résultante dynamique (1).
- La loi du moment cinétique (2).

Elles permettent de relier à chaque instant forces et mouvement.

$$m \vec{\Gamma}_G = \sum \vec{F}_e \quad (1)$$

m est la masse, $\vec{\Gamma}_G$ l'accélération linéaire du centre de gravité, et $\sum \vec{F}_e$ la résultante des forces extérieures.

$$d\vec{\sigma}_G / dt = \sum \vec{M}_G(\vec{F}_e) \quad (2),$$

$\vec{\sigma}_G$ représente le moment cinétique, $\sum \vec{M}_G(\vec{F}_e)$ la somme des moments des forces extérieures par rapport au centre de gravité.

L'équation (2) peut encore s'écrire en explicitant le moment cinétique:

$$d(J_G) \vec{\Omega} / dt = \sum \vec{M}_G(\vec{F}_e) \quad (3),$$

J_G est la matrice d'inertie du système par rapport à son centre de gravité. $\vec{\Omega}$ le vecteur représentatif de la vitesse angulaire instantanée du mouvement par rapport à ce point.

De ces deux théorèmes découlent au moins deux principes fondamentaux qui sont :

Le **principe d'inertie** qui définit que si un corps n'est soumis à aucune force extérieure

($\sum F_e = 0$), il résulte de l'équation (1) que l'accélération linéaire de son centre de gravité est nulle et sa vitesse est constante ou nulle, selon la valeur initiale de la vitesse. En outre, si le moment des forces extérieures est nul, il résulte de l'équation (3) que la vitesse angulaire du mouvement autour du centre de gravité est constante ou nulle, selon les conditions initiales. Autrement dit, un système qui n'est soumis à aucune force extérieure (ou à des forces qui s'équilibrent) conserve sa vitesse linéaire en grandeur et en sens. De même, un système qui est soumis à des forces extérieures, dont le moment par rapport au centre de gravité est nul, conserve sa vitesse angulaire en grandeur et en sens. C'est le principe de l'inertie. En *termes biologiques*, le principe d'inertie exprime que si le corps de l'homme est au repos par rapport au milieu extérieur, il ne peut être mis en mouvement que par l'application d'une force extérieure (Gray, 1968). En conséquence, si l'homme doit se déplacer par ses propres efforts, il doit faire naître une force ou un moment de son environnement extérieur.

Le **principe de l'action et de la réaction** définit que pour deux systèmes en contact entre eux, la résultante et le moment résultant des actions de contact du 1^{er} système sur le 2nd sont égaux et de signes opposés. En d'autres termes, l'action du 1^{er} système sur le 2nd est donc égale et opposée à la réaction du 2nd système sur le 1^{er}.

En *termes biologiques*, le principe de l'action et de la réaction exprime le fait que pour générer une force propulsive, l'homme doit exercer contre le milieu extérieur une force ou un moment d'intensité égale et de sens opposé. En d'autres termes, l'homme ne peut se déplacer que dans la mesure où le milieu extérieur lui offre une réaction au mouvement.

Dans le cas où l'homme est en appui sur le sol et doit effectuer un mouvement à partir d'une posture initiale, il devra exercer une force contre le sol pour créer des forces extérieures qui sont les forces de réaction du sol. C'est la mise en jeu des forces musculaires et de leur contrôle qui offrent la possibilité d'une modulation de l'intensité des forces de réaction.

1.2. Le centre de gravité

Le centre de gravité (ou centre des masses), G, d'un système de points matériels est le barycentre de ses différents points, A_i , affectés de leur masse m_i . Il est défini par rapport à une origine quelconque, O, par la relation :

$$\vec{OG} = \sum m_i \vec{OA}_i / \sum m_i$$

A partir de la position des centres de gravité segmentaires, G_i , et compte tenu de la masse, m , des chaînons correspondants, on peut déterminer la localisation du centre de gravité, G , du corps entier, en appliquant la formule suivante :

$$m \vec{OG} = \sum m_i \vec{OG}_i$$

Ainsi, la position du centre de gravité d'une chaîne articulée est un point variable, qui dépend de la position relative des segments qui la composent.

1.3. Le centre des pressions

Dans le cadre d'un corps solide en appui, le centre des pressions est le point d'application de la résultante des forces de réactions verticales du sol, qui en est leur barycentre, et où leur moment résultant est nul. Le centre des pressions est défini par ses deux composantes, X et Y, situées sur le plan du sol. Les forces de réaction verticales du sol sont fonction du poids du corps, avec lequel le sol réagit selon le principe de l'action et de la réaction; elles dépendent également de l'activité musculaire. En posture debout comme le cas, où l'activité musculaire est relativement faible, il est admis que les déplacements du centre des pressions sont assimilables aux déplacements de la projection verticale au sol du centre de gravité avec une marge minimale d'erreur (Gurfinkel., 1973). Lors des activités dynamiques, l'activité musculaire est augmentée et la position du centre de pression devient davantage représentative des actions musculaires.

2. Mouvement volontaire et perturbation posturale

Selon les lois de la mécanique, le mouvement constitue une perturbation transitoire de la posture et de l'équilibre postural pour deux raisons majeures. Lorsqu'un segment corporel est déplacé d'un point de l'espace à un autre, la position initiale du centre de gravité global du corps est modifiée, ce qui crée de nouvelles conditions d'équilibre postural. D'autre part, l'accélération des segments corporels déplacés volontairement (segments « focaux ») génère, en vertu du principe de l'action et de la réaction, des forces de sens opposé qui s'appliquent au niveau de l'extrémité du segment corporel adjacent. Pour prendre l'exemple classique de l'élévation du

membre supérieur en posture debout (Belenkii et al. 1967; Bouisset et Zattara, 1990; Bouisset, 1991), l'analyse des forces réactives générées au niveau de l'épaule au tout début du mouvement focal, montre que celles-ci ont une résultante dirigée vers l'arrière et vers le bas (**Figure 1**).

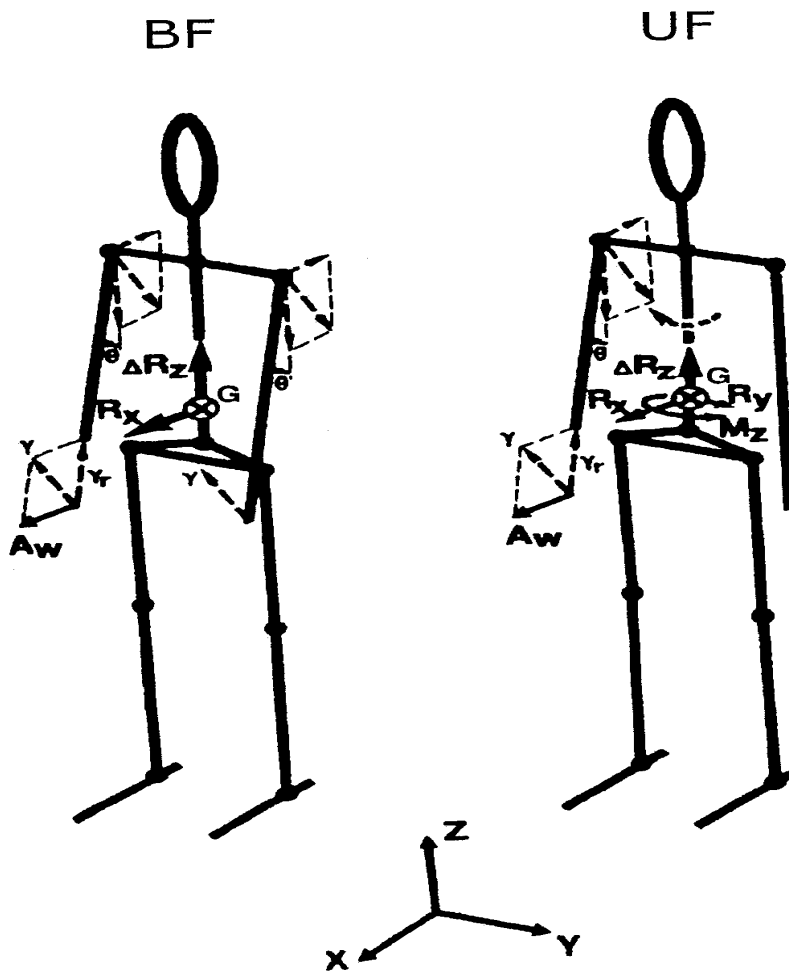


Figure 1: Représentation schématique du système des forces au début du mouvement intentionnel. Les flèches pleines correspondent aux variables biomécaniques effectivement enregistrées. Les flèches en tirets correspondent aux paramètres théoriques. Θ : déplacement angulaire du membre supérieur; R_x , R_y , ΔR_z : composantes antéro-postérieure, latérale et verticale de l'accélération du centre de gravité (CG). M_z : moment résultant d'axe vertical passant par CG; A_w : accélération tangentielle du poignet; y_r et y : accélération radiale et résultante. BF: mouvements bilatéraux; UF: mouvements unilatéraux. (Bouisset et Zattara, 1987).

Pour s'opposer à cette perturbation de l'équilibre postural, le système nerveux central doit développer, au niveau du support postural, des phénomènes dynamiques adaptés (Bouisset, 1991). Ces phénomènes dynamiques correspondent aux « ajustements posturaux ».

Il est connu que ces ajustements posturaux surviennent « avant » même le début du mouvement volontaire. Des ajustements posturaux surviennent également « pendant » et « après » la fin du mouvement volontaire. En fonction de leur date d'apparition par rapport au mouvement volontaire, ces ajustements posturaux ont été respectivement nommés « ajustements posturaux anticipateurs » (APA) (e.g. Belenkii et al., 1967; Lee, 1980; Bouisset et Zattara, 1981; Cordo et Nashner, 1982; Massion, 1992; Le Bozec et Bouisset, 2009) et les « ajustements posturaux correcteurs » (APC) (e.g. Bouisset et Zattara, 1987; Latash et al., 1995a,b; Le Bozec et al., 2008). Parmi ces ajustements posturaux, les APA ont été particulièrement étudiés en raison de leur statut privilégié. En effet, survenant par définition avant le début du mouvement volontaire, ils ne peuvent être déclenchés par l'exécution même du mouvement focal et ne résultent donc pas d'une activité réflexe provenant d'un retour afférent. Ils peuvent donc être considérés comme centralement programmés.

Les structures centrales à l'origine des APA sont encore mal connues (Massion, 1992). Il semblerait que les réseaux neuronaux responsables des APA soient situés à un niveau relativement bas (tronc cérébral, moelle épinière), mais cela n'a pas encore été clairement démontré. Des travaux récents réalisés chez le chat (e.g. Luccarini et al., 1990; Schepens et Drew, 2004, 2006) ont montré que les neurones réticulo-spinaux exercent une influence prédominante et immédiate dans la régulation du tonus antigravitaire et interviendrait dans les processus des APA.

Les caractéristiques biomécaniques des APA et APC sont décrites ci-après.

3. Les ajustements posturaux anticipateurs (APA)

3.1. Rôles fonctionnels des APA

Selon que le mouvement volontaire implique ou non une modification de la base posturale, le rôle fonctionnel des APA est différent. L'exemple de l'élévation du membre supérieur en posture debout et du processus d'initiation de la marche permet d'illustrer cette différence.

3.1.1. Base posturale fixe

Il a été montré pour la première fois par Belenkii et al. (1967) au cours du mouvement d'élévation du membre supérieur en posture debout que le système nerveux central développait des ajustements posturaux avant même que la perturbation produite par le mouvement volontaire ne survienne. Ce type de mouvement présente l'avantage de permettre une distinction aisée entre la partie du corps mobilisée volontairement, à savoir le membre supérieur, et le reste du corps qui est impliqué dans les phénomènes posturaux, c'est-à-dire le support postural.

D'un point de vue dynamique, ces APA se caractérisent par une accélération du centre de gravité vers l'avant et vers le haut (**Figure 1**), c'est-à-dire en sens opposé aux forces réactives générées par le mouvement volontaire au niveau du support postural. De ce fait, il est généralement admis que le rôle fonctionnel de ces APA est de s'opposer à la perturbation de l'équilibre postural en générant par avance des forces d'inertie au niveau du support postural, permettant ainsi de maintenir la position du centre de gravité proche de sa position initiale (Bouisset et Zattara, 1981, 1983, 1987; Friedli et al., 1988). Dans son ouvrage de référence sur les réactions posturales, Thomas (1940) proposait de distinguer « l'équilibration-réaction » de « l'équilibration-action » correspondant à la situation où la perturbation de l'équilibre pouvait être connue à l'avance. Du fait des phénomènes dynamiques qui y sont associés, les APA appartiennent ainsi à cette seconde catégorie.

Les résultats de nombreuses études confortent cette fonction d'opposition à la perturbation de l'équilibre postural des APA. D'une part, il a été montré que la durée et l'amplitude de ces APA, en termes d'accélération du centre de gravité et d'accélération segmentaire, varient en fonction de la vitesse maximale du mouvement à venir, et sont d'autant plus importantes que cette vitesse est plus élevée (Zattara et Bouisset, 1983; Horak et al., 1984; Bouisset et al., 2000). Ils n'apparaissent qu'à partir d'un certain seuil de vitesse, et leur amplitude croît de façon proportionnelle au carré de la vitesse maximale d'élévation du membre supérieur (Zattara et Bouisset, 1983; Bouisset et al., 2000). D'autre part, Bouisset et collaborateurs ont rapporté que la durée et l'amplitude de ces APA augmentent lorsque l'inertie du membre supérieur était accrue (Zattara et Bouisset, 1986a,b; Bouisset et al., 2000). Ainsi, pour un mouvement unilatéral d'élévation du bras sans inertie, ces APA surviennent environ 30 ms avant les premières accélérations du bras. Lorsqu'une inertie d'1 kg est ajoutée au bras, la durée des APA est augmentée d'environ 20 ms. Enfin, Cordo et Nashner (1982) ont montré que la durée et l'amplitude des phénomènes électromyographiques anticipateurs sont d'autant plus faibles que la

stabilité de l'équilibre postural initial est plus importante, notamment grâce à l'utilisation d'un appui thoracique. On aura l'occasion de revenir sur ce point particulier plus loin.

Au final, l'ensemble de ces résultats montre que les APA associés au mouvement d'élévation du membre supérieur sur une base posturale fixe sont programmés en fonction de la perturbation de l'équilibre postural générée par le mouvement volontaire à venir.

Les résultats de Stapley et al. (1998, 1999), portant sur l'exécution d'une tâche de saisie manuelle d'objet placé au sol, viennent nuancer le rôle fonctionnel exclusif d'opposition à la perturbation de l'équilibre postural classiquement attribué aux APA. L'analyse des coordinations posturales à un niveau segmentaire (tête, tronc, hanches, membres inférieurs) et global (déplacement du centre des pressions et du centre de gravité) a révélé que l'effet mécanique des APA, pour ce type de tâche mobilisant l'ensemble du corps, n'était pas de stabiliser la position du centre de gravité, mais plutôt de créer les conditions dynamiques permettant de déplacer le centre de gravité vers l'avant (comme pour le processus d'initiation de la marche, cf. paragraphe suivant).

Les résultats de Bouisset et al. (2000), portant sur l'analyse des accélérations segmentaires anticipatrices lors de l'élévation du membre supérieur en posture debout, permettent de réconcilier ces deux conceptions du rôle fonctionnel des APA. Ces auteurs ont montré que selon l'étage corporel considéré (épaules, hanches ou cuisses), le sens des accélérations segmentaires anticipatrices est différent, suggérant que la dynamique de certains segments corporels s'opposait par avance à la perturbation posturale, alors que celle d'autres segments, au contraire, allait dans le sens de cette perturbation. Aussi, la tendance actuelle est de considérer ce double rôle fonctionnel des APA. La prédominance d'une fonction sur l'autre dépendrait de la tâche motrice considérée. On retrouve cette double fonctionnalité des APA lorsque le mouvement volontaire nécessite le déplacement de la base posturale, comme lors du paradigme de l'initiation de la marche.

3.1.2. Base posturale changeante

Le mouvement volontaire peut également entraîner un déplacement de la base posturale, comme pour le processus d'initiation de la marche, défini comme la période transitoire comprise entre la posture initiale debout et le posé du pied pendulaire au sol (Brenière et al., 1981). Ce

processus se compose de deux phases: une phase anticipatrice, comprise entre le début des phénomènes dynamiques et le décollement du talon (considéré comme le début du mouvement volontaire), et une phase d'exécution du pas, comprise entre le décollement du talon et le posé du pied. Dans ce type de tâche, le rôle classiquement dévolu aux APA est de générer des forces propulsives nécessaires à la progression du centre de gravité vers l'avant et au transfert du poids du corps vers la jambe d'appui. Cette fonctionnalité est confirmée par l'analyse des APA associés à un mouvement de saut en hauteur (Le Pellec et Maton, 1999, 2002), de montée d'une marche (Gélat et Brenière, 2000) ou du simple pas (Dietrich et al., 1994).

Brenière et al. (1987) ont montré que la propulsion du centre de gravité vers l'avant était conditionnée par la position relative du centre des pressions et du centre de gravité. L'équation établie par ces auteurs à partir des lois de la mécanique synthétise les nécessités posturo-dynamiques à satisfaire pour que ces forces propulsives soient générées. Cette équation a pour forme:

$$KX''_G = W (X_G - X_P)$$

Avec K: constante intégrant les paramètres biomécaniques du sujet (moment d'inertie et masse); X''_G accélération du centre de gravité; W poids du sujet; X_G : projection de la position du centre de gravité et X_P : position du centre des pressions.

Cette relation montre que X''_G (accélération du centre de gravité) et $(X_G - X_P)$ ont le même signe. Du fait de son inertie, l'accélération du centre de gravité ne peut produire immédiatement un déplacement significatif du centre de gravité (Lepers et Brenière, 1995). Le centre des pressions, qui est un point sans masse, satisfait à l'équation ci-dessus en se déplaçant quasi-instantanément vers l'arrière, c'est-à-dire vers les talons (Carlsöö, 1966; Herman et al., 1973; Yamashita et Katoh, 1976; Mann et al., 1979; Brenière et al., 1981; Jian et al., 1993). De la même manière, suivant l'axe latéral, l'accélération du centre de gravité vers la jambe d'appui est produite par le déplacement du centre des pressions vers le pied oscillant (Brenière et al., 1981). Ces phénomènes dynamiques anticipateurs, qui ont lieu environ 300 à 500 ms avant le début du mouvement (comme pour le saut), sont générés grâce à l'inhibition des *soleus* (extenseurs de la cheville) suivie par l'activation des tibiaux antérieurs (fléchisseurs de la cheville). Après le décollement du talon (initié par une brusque activation du *soleus* de la jambe de départ), l'activité

des muscles tibiaux antérieurs cesse, et le pas peut être comparé à une chute balistique autour de la cheville de la jambe d'appui (Lepers et Brenière, 1995).

Il est intéressant de noter que lorsque le pas est initié à partir d'une posture debout sur la pointe des pieds, c'est-à-dire lorsque les possibilités de déplacement du centre des pressions vers l'arrière sont réduites, l'accélération du centre de gravité ne peut être initiée que par un déplacement du centre de gravité vers l'avant. Dans ces conditions expérimentales où la base posturale est expérimentalement réduite, la durée de la phase anticipatrice est considérablement allongée de façon à ce que la vitesse du centre de gravité atteinte à la fin de l'initiation du pas (c'est-à-dire la performance motrice) reste invariante (Couillandre et al., 2000). Dans ce type de tâche, le système nerveux s'adapterait donc aux conditions d'équilibre initiales précaires en développant des APA plus longs.

Comme pour l'élévation du membre supérieur en posture debout, le rôle fonctionnel des APA qui précèdent l'exécution du pas est double. L'analyse des accélérations locales segmentaires (épaules, hanches, tronc) a révélé que leur rôle n'est pas uniquement de créer les forces propulsives nécessaires à la progression du corps vers l'avant, mais également de stabiliser le tronc et les épaules à l'instant du décollement du talon (Dietrich et al., 1994). En effet, l'oscillation du membre pendulaire à cet instant génère, en vertu du principe de l'action et de la réaction, des forces réactives au niveau de l'articulation coxo-fémorale. Ces forces endogènes sont dirigées vers l'arrière (comme pour le lever du bras) et sont perturbatrices de l'équilibre postural. Dietrich et al. (1994) ont montré que les accélérations anticipatrices locales développées au niveau du tronc et des épaules, sont dirigées vers l'avant, soit en sens opposé à ces forces réactives endogènes. Comme pour le mouvement d'élévation du membre supérieur, ces auteurs ont proposé que ces phénomènes dynamiques aient pour rôle de s'opposer à l'avance à la perturbation générée par le mouvement volontaire.

3.2. Organisation des APA

Etant donné que les APA précèdent le mouvement volontaire, ils ne peuvent être déclenchés par l'exécution du mouvement et ne résultent donc pas d'une activité réflexe résultant d'un retour afférent. Ils sont donc organisés selon un système en «boucle ouverte».

Le schéma fonctionnel des systèmes de commande en chaîne ouverte est illustré à la **Figure 2**. Il s'agit d'une chaîne directe, comportant un système de commande proprement dit, ou effecteur, et un système commandé. Le signal de commande est adressé directement au système commandé: la valeur de la sortie se trouve prescrite par celle de l'entrée. Dans les systèmes en chaîne ouverte, il n'y a donc pas de contrôle permettant de vérifier si la valeur de sortie correspond effectivement à la valeur du signal de commande ou d'entrée. En d'autres termes, il n'y a pas de «rectification» possible une fois le mouvement lancé.

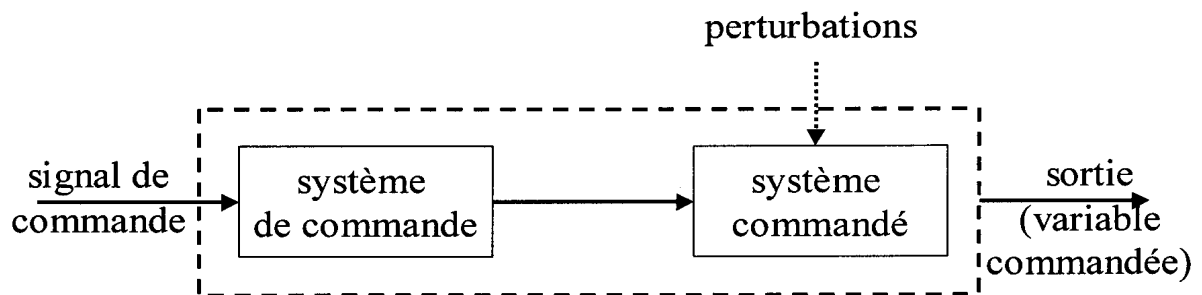


Figure 2: Modélisation cybernétique de la commande du mouvement : système de commande en boucle ouverte ou feed-forward. Le signal de commande, appliqué à un effecteur, provoque une modification de l'état du système commandé, qu'exprime la sortie. L'effet d'une perturbation éventuelle n'est pas pris en compte (Gille et al., 1975).

Toutefois l'étude récente de Ruget et al. (2008) a montré que le système nerveux central module la commande en boucle ouverte des APA pendant une modification des informations proprioceptives (par stimulation vibratoire de la cheville) survenant avant l'initiation du pas. Ces auteurs suggèrent donc que la planification de la commande motrice des APA peut être mise à jour directement avant le déclenchement de ces derniers.

Les études portant sur l'organisation des APA ont permis d'apporter des précisions sur le mode de contrôle en «boucle ouverte» et de distinguer deux modes de contrôle des APA (Massion, 1992): le mode « hiérarchique » et le mode « parallèle » (**Figure 3**).

Dans le mode « hiérarchique », les voies contrôlant le mouvement émettent des collatérales qui agissent sur les réseaux posturaux responsables des APA. Ce mode de contrôle serait impliqué dans la coordination entre la posture et le mouvement lors de la production d'une tâche de délestage bi-manuelle (e.g. Paulignan et al., 1989). Dans ce mode de coordination, le début du

mouvement volontaire et le début des APA sont synchrones. Ce modèle est principalement appuyé par la corrélation qui existe entre l'action motrice et les APA (Aruin et Latash, 1995), et par la présence des APA après une stimulation électrique au niveau du cortex moteur chez les chats (Gahéry et Massion, 1981).

Dans le mode « parallèle », la posture et le mouvement sont contrôlés par des voies parallèles indépendantes. Une même structure centrale commande ces voies parallèles, entre lesquelles existeraient des mécanismes de communication (Bouisset, 1991). Ce mode permettrait d'expliquer la précession des modifications posturales par rapport au début du mouvement volontaire. Plusieurs résultats suggèrent que le contrôle postural et celui du mouvement volontaire sont indépendants. Lors de réponses erronées à un signal d'exécution, des APA apparaissent sans que le mouvement lui-même soit exécuté (Belenkii et al., 1967; Shiratori et Latash, 2001). De même, la durée des APA augmente lorsque le mouvement est exécuté avec une charge additionnelle (Bouisset et Zattara, 1981). Dans ce cas, Cordo et Nashner (1982) ont suggéré l'existence de mécanismes inhibiteurs qui retarderaient le début du mouvement volontaire jusqu'à ce que l'amplitude des APA atteigne un niveau compatible avec la perturbation de l'équilibre postural créée par le mouvement volontaire.

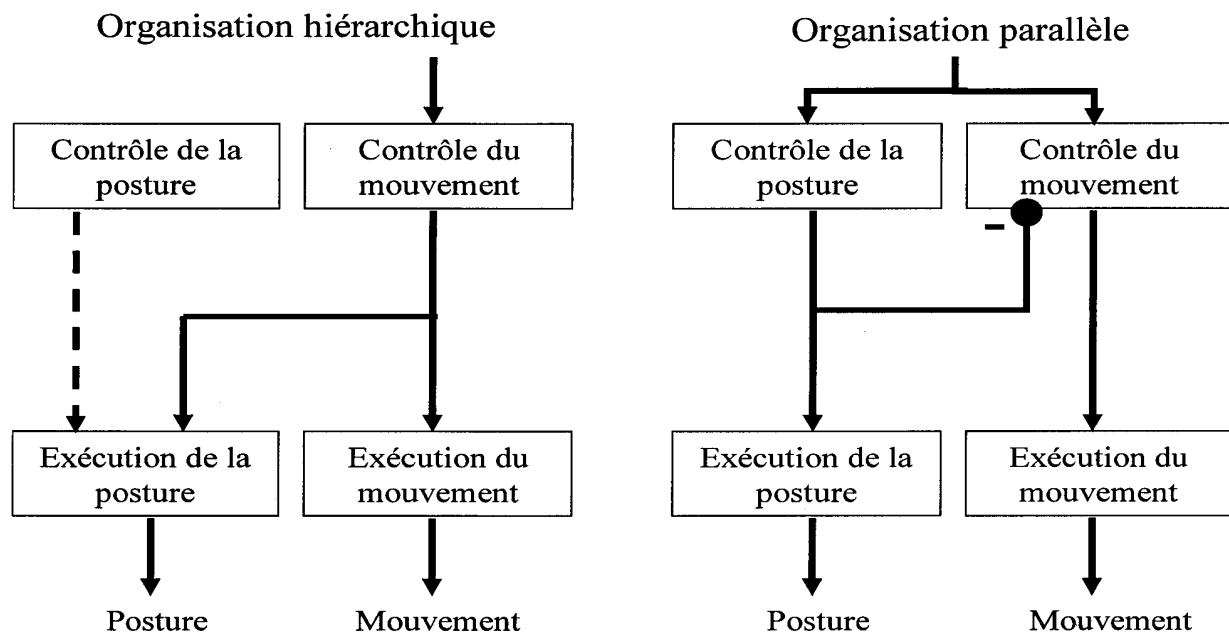


Figure 3: Les deux modes de coordination entre posture et mouvement (Massion, 1992).

Au cours des APA, le système nerveux central doit sélectionner la commande motrice appropriée. Au vu de la redondance motrice, plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer comment le système nerveux central contrôle un nombre important de muscles afin de gérer les perturbations de l'équilibre postural.

Trois hypothèses ont été avancées:

➤ Selon une première hypothèse, il existerait un répertoire de synergies fixes caractérisées par un pattern musculaire stable (Nashner, 1977; Cordo et Nashner, 1982). Ce répertoire serait génétiquement déterminé, et dépendrait de réseaux nerveux qui seraient sélectionnés en fonction de la nature et de l'intensité de la perturbation (Massion, 1997). Il pourrait également être déterminé par des contraintes biomécaniques telles que la configuration géométrique du corps ou encore les conditions de support postural (Nashner et McCollum, 1985). Cette organisation réduirait les degrés de liberté et simplifierait ainsi le problème du contrôle moteur. Cette hypothèse est en accord avec le concept de Bernstein (1967) et Gelfand et al. (1971), selon lequel une synergie motrice serait constituée de commandes motrices distinctes, s'adressant chacune à un nombre de variables de groupes hiérarchiquement organisés de sous systèmes spécialisés.

➤ Selon une deuxième hypothèse, il existerait un répertoire de synergies flexibles, déterminé par les contraintes biomécaniques (Macpherson, 1988,1991), et assuré par des réseaux construits ou modifiés par l'apprentissage. Ces réseaux seraient susceptibles d'adaptations rapides lors de modifications des conditions environnementales (Massion, 1997).

➤ Selon une troisième hypothèse, les synergies résulteraient d'un calcul instantané, où les conditions d'appui et l'intensité de la perturbation seraient prises en compte au moment de la perturbation pour définir le choix de la combinaison musculaire appropriée (Massion, 1997).

3.3. Adaptations des APA

Les APA sont des phénomènes dynamiques dont les caractéristiques varient avec les paramètres du mouvement volontaire, la stabilité posturale, la mobilité de la chaîne posturale et l'état fonctionnel du système sensori-moteur.

3.3.1. APA et paramètres du mouvement volontaire

Il a été établi que les APA sont d'autant plus importants que la vitesse d'exécution du mouvement volontaire est élevée (Zattara et Bouisset, 1983; Horak et al., 1984). Ils n'apparaissent qu'à partir d'un certain seuil de vitesse et leur importance croît ensuite de façon proportionnelle au carré de la vitesse. Il a également été montré qu'ils varient avec l'inertie du segment mobilisé. En effet, les APA sont plus précoces pour un mouvement unilatéral exécuté avec une charge additionnelle de 1 kg que sans charge additionnelle (Zattara et Bouisset, 1983; Bouisset et Zattara, 1987). Dans un paradigme de coup de pied, Béraud et Gahéry (1995), ont mis en évidence que les APA augmentent en temps et en amplitude avec la force d'exécution du mouvement. Les APA sont donc programmés en fonction des paramètres du mouvement volontaire.

3.3.2. APA et stabilité posturale

Cordo et Nashner (1982) ont montré que la durée et l'amplitude des phénomènes électromyographiques anticipateurs sont d'autant plus faibles que la stabilité de l'équilibre postural initial est rendue plus importante, notamment grâce à l'utilisation d'un appui thoracique. Pour interpréter ces résultats, les auteurs suggèrent que lorsque l'équilibre postural initial est très stable, le développement d'APA significatif n'est pas impératif pour que l'équilibre postural soit maintenu. Aussi, comme les APA ont un coût énergétique, le système nerveux central choisirait d'en faire l'« économie ».

La réduction des paramètres spatio-temporels des APA a également été mise en évidence en condition de stabilité posturale précaire. Par exemple, Pedotti et al. (1989), dans un protocole d'extension du tronc à partir de la posture érigée, ont montré que l'activité électrique des muscles posturaux est réduite lorsque le mouvement volontaire est réalisé sur une base posturale étroite. Ces résultats sont confirmés par Aruin et al. (1998) et Yiou et al. (2007) lors de mouvements impliquant les membres supérieurs réalisés en situation de stabilité précaire. Il est à noter que dans ces études, la réduction de taille de la base posturale a lieu selon l'axe de la perturbation posturale induite par le mouvement volontaire. Les possibilités de déplacement du centre des pressions, et donc de contre-perturbation posturale, sont ainsi réduites.

De la même manière, Nouillot et al. (1992, 2000) ont montré que les APA associés à l'exécution d'une flexion rapide de la cuisse, présents lorsque les sujets se tiennent initialement en appui bipodal, sont absents lorsque le mouvement est exécuté en appui unipodal. Selon les auteurs, il en résulterait une diminution de la performance focale (en terme de vitesse maximale de flexion de la hanche). Pour interpréter ces résultats, il a été proposé que les APA induisent des phénomènes dynamiques pouvant potentiellement perturber l'équilibre postural. Ainsi, en condition de stabilité posturale initiale précaire, la réduction (voire la suppression) des APA constituerait une stratégie protectrice destinée à minimiser leur effet déstabilisateur (Nouillot et al., 1992; Aruin et al., 1998; Nouillot et al., 2000).

En cohérence avec ces résultats, les études récentes d'Adkin et al. (2002) et Yiou et al. (2010) ont montré que la peur de chuter entraîne chez le sujet jeune et bien portant une stratégie protectrice similaire, caractérisée par une atténuation des APA. Dans cette étude, la peur de tomber est induite en demandant aux sujets d'exécuter une tâche motrice mobilisant l'ensemble du corps (élévation du corps sur la pointe des pieds ou flexion de la hanche) à différentes hauteurs au dessus du sol.

Les travaux de Lipshits et al. (1981), portant sur le mouvement d'élévation du corps sur l'avant pied, ont montré que les paramètres spatio-temporels des APA dépendent de la posture initiale mais également de la posture finale, ou plus précisément de l'amplitude du déplacement du centre de gravité au cours du mouvement. Lorsque les postures initiale et finale sont différentes et que le tronc est initialement incliné vers l'avant, les APA sont plus faibles et peuvent disparaître lorsque l'inclinaison augmente. Si les postures initiale et finale sont identiques, c'est-à-dire que le sujet effectue un «aller-retour», les phénomènes anticipateurs ne sont plus observés. L'importance de la stabilité de la posture finale a été établie par Do et al. (1991) dans le cas de mouvements de flexion-extension du membre inférieur se terminant avec un double appui des pieds au sol ou avec un simple appui du pied au sol. Ces auteurs ont montré une augmentation de la durée des APA en posture finale unipodale, i.e. pour un équilibre moins stable en fin de mouvement, alors que le déplacement du centre de gravité est similaire.

3.3.3. APA et mobilité de la chaîne posturale

Pour les raisons évoquées plus haut, le mouvement volontaire constitue une perturbation de l'équilibre postural. La réussite du mouvement nécessite de générer une contre-perturbation dynamique adaptée. Par conséquent, si la mobilité de la chaîne posturale est restreinte, la contre-perturbation sera également limitée, ce qui réduira la performance du mouvement. Le paradigme de pointage réalisé à partir d'une posture assise permet de tester l'effet de la variation de la mobilité de la ceinture pelvienne sur les paramètres des APA (Lino et Bouisset, 1994). Cette posture permet de faire varier expérimentalement le pourcentage de contact ischio-fémoral avec le siège (100% ou 30%). En se basant sur des données anatomiques, les auteurs ont suggéré que la mobilité de la ceinture pelvienne serait d'autant plus importante que le contact ischio-fémoral serait plus faible. Ces auteurs ont montré que l'augmentation de la mobilité de la chaîne posturale consécutive à la réduction de la surface de contact ischio-fémorale entraîne une augmentation d'amplitude des APA et, par conséquent, de la vitesse maximale du mouvement. D'autres auteurs (Le Bozec et al., 1997; Le Bozec et Bouisset, 2004) ont confirmé ces résultats sur un protocole d'efforts isométriques bimanuels et maximaux d'une poussée horizontale sur une barre dynamométrique réalisée à partir d'une posture assise. Plus précisément, ces auteurs ont montré que l'amplitude des ajustements posturaux dynamiques, ainsi que la force maximale de poussée, sont plus importantes lorsque l'aire de contact est réduite et donc la mobilité posturale augmentée.

3.3.4. APA et atteintes des centres nerveux supérieurs

Les APA sont sensibles aux atteintes des centres nerveux supérieurs. Ils sont absents chez des sujets présentant certaines atteintes cérébrales. Chez les patients présentant une tumeur de la région fronto-pariétale gauche, les mouvements d'élévation du membre supérieur controlatéral ne sont pas précédés d'ajustements posturaux (Paltsev et Elner, 1976). C'est le cas également chez les patients parkinsoniens qui ne sont pas stabilisés par un traitement (Bazalgette et al., 1987). En revanche, chez les patients hémiplegiques, pour lesquels ce même mouvement est beaucoup plus lent que chez les sujets sains, la séquence motrice d'activation n'est pas modifiée mais la mise en jeu des muscles posturaux est plus tardive du côté atteint, et certains d'entre eux ne sont plus anticipateurs (Horak et al., 1984). De façon intéressante, ce même type de comportement (caractérisé par une atténuation des APA) a été mis en évidence chez le sujet jeune et bien portant mis en situation d'instabilité posturale (cf. paragraphe « Adaptation des APA et stabilité posturale »). Aussi, il a été proposé que l'atténuation des APA chez les sujets neurologiques reflète l'existence d'une stratégie protectrice destinée à éviter l'effet potentiellement déstabilisant

induit par les APA eux-mêmes (e.g. Aruin et al., 1998). Comme il a été proposé par Bazalgette et al. (1987) et Bouisset (1991), cette stratégie d'atténuation des APA pourrait être à son tour responsable de la réduction de la performance focale généralement observée chez ces patients.

3.3.5. APA et fatigue posturale

Dans le cadre de cette thèse, la fatigue posturale est utilisée pour tester la capacité d'adaptation des commandes motrices focale et posturale à une réduction d'efficacité mécanique des muscles impliqués dans les APA. Nous n'évoquerons donc pas dans ce paragraphe la somme considérable de travaux expérimentaux portant sur les bases neurobiologiques de la fatigue. Nous nous restreindrons à la description des études portant spécifiquement sur les modifications des relations entre la posture et le mouvement volontaire avec la fatigue.

La question de savoir comment les APA associés à un mouvement volontaire mobilisant le ou les membres supérieurs sont modulés en fonction de la fatigue posturale est un thème de recherche récent de la littérature (e.g. Vuillerme et al., 2002; Morris et Allison, 2006; Strang et Berg, 2007; Kanekar et al., 2008; Strang et al., 2008, 2009). Un des résultats majeurs et récurrent de ces recherches est de montrer que la perte d'efficacité mécanique du ou des muscles posturaux fatigués est compensée, chez le jeune adulte, par des APA plus précoces qu'en condition de contrôle (état musculaire normal). A cet effet deux hypothèses explicites ont été émises par Allison et Henry (2002) et Vuillerme et al. (2002) (**Figure 4**), l'augmentation de la durée des APA permet de développer une force et donc une contre-perturbation posturale anticipatrice équivalente (**Figure 4ab**). Il a aussi été proposé que grâce à cette adaptation posturale anticipatrice, la stabilité de l'équilibre reste inchangée au cours du mouvement en situation de fatigue (Strang et Berg, 2007).

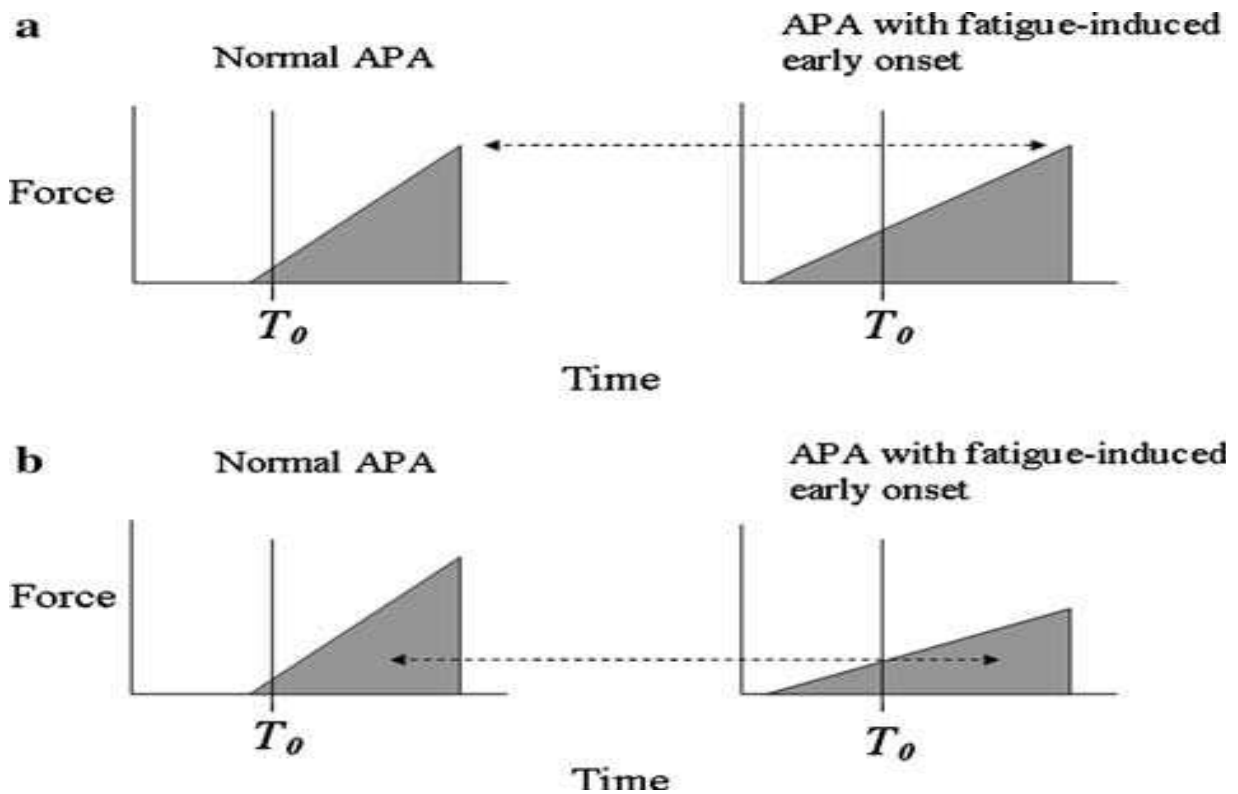


Figure 4: Un modèle représentatif des hypothèses de : (a). « l'impulsion musculaire similaire » et de (b) « la force critique ». Les zones grises indiquent la force en fonction du temps (impulsion), et les faits saillants de la ligne horizontale en pointillée indique que les pics de force (a) et les impulsions (b) des deux APA sont équivalents. T_0 : début de l'activité musculaire du mouvement focal (Allison et Henry, 2002; Vuillerme et al., 2002).

3.3.6. APA et dominance posturale

L'effet de la dominance posturale sur les APA est un thème abordé dans notre travail de thèse (Chapitre II.A) mais très peu mentionné dans la littérature. Une activation anticipatrice plus importante des muscles posturaux du tronc et de la cuisse (Teyssède et al., 2000) et un plus faible recul du centre des pressions (Ypsilanti et al., 2009) ont été observés au cours d'une tâche de pointage exécutée avec la main dominante en comparaison à la main non dominante. Pour ces auteurs, l'efficacité des APA à contrecarrer l'effet perturbateur de l'équilibre induit par le mouvement volontaire est très importante quand la main dominante est mise en jeu. Des résultats récents (Mezaour et al., 2009 ; Yiou et Do, 2010) complètent ces études en mettant en évidence une asymétrie posturale dépendante de la dominance des membres inférieurs au cours d'un mouvement volontaire soit du membre supérieur (tâche bilatérale de poussée dynamique) ou du membre inférieur (initiation de la marche).

4. Les ajustements posturaux correcteurs (APC)

Le terme général d'« ajustements posturaux correcteurs » (APC) désigne les phénomènes moteurs affectant le support postural après la fin du mouvement volontaire. Plusieurs auteurs ont mentionné l'existence de tels ajustements (Friedli et al., 1984; Bouisset et Zattara, 1987; Crenna et al., 1987; Oddson, 1990; Massion, 1992; Latash et al., 1995a,b; Le Bozec et al., 2008 ; Santos et al., 2010a,b). Les études portant sur ce type d'ajustements posturaux sont largement moins nombreuses que celles qui ont été, et qui sont encore, consacrées aux APA.

Même si les APC ne se distinguent pas des APA dans leurs caractères généraux, ils semblent, malgré tout, présenter des propriétés biomécaniques spécifiques. En comparaison aux APA, Bouisset et Zattara (1987) ont montré, pour une tâche d'élévation du membre supérieur, que la durée des APC, augmente si le mouvement est bilatéral, et ne varie pas avec l'addition d'une charge (contrairement aux APA). Il semble donc que les APC soient, pour le moins dans cette expérience, surtout sensibles à la résultante des forces exerçant une action linéaire au niveau du centre de gravité. Friedli et al. (1984) ont souligné la possibilité d'une correction posturale lors de l'exécution de mouvement de flexion et d'extension du coude en position debout, réalisés sous différentes conditions de support et de charge. Ces corrections posturales permettraient de corriger les effets d'une perturbation à partir des afférences sensorielles palliant ainsi d'éventuelles erreurs de la prédiction du système nerveux central.

Une étude récente de Le Bozec et al. (2008) a montré que la durée et l'amplitude maximale des APA et des APC sont graduées en fonction de la force de poussée isométrique maximale, mais de façon différente. « En effet, lorsque le pic de force de la poussée isométrique est élevé (en condition 30% de contact ischio-fémoral avec l'assise), la durée et l'amplitude maximale des APC sont significativement plus élevées que celles des APA ».

Au final, l'ensemble de ces travaux a permis d'établir que les APA comme les APC sont des phénomènes dynamiques dont les caractéristiques, notamment temporelles, varient en fonction de la nature de la tâche à réaliser et de ses paramètres biomécaniques.

5. Le concept de « capacité posturo-cinétique »

La mise en jeu par le système nerveux de phénomènes dynamiques tels que les APA rendrait compte de la capacité du système nerveux central à réagir efficacement aux perturbations de l'équilibre postural créées par l'exécution du mouvement. Cette capacité a été nommée «Capacité Posturo-Cinétique» (CPC, Bouisset et Zattara, 1983). Plus généralement, la CPC peut être considérée comme la capacité à s'opposer à toute contrainte perturbatrice de l'équilibre postural. Selon ce concept, la performance du mouvement (en terme de vitesse maximale d'exécution ou de force maximale) dépendrait de la CPC. Les APA constitueraient un indice de la CPC. La modification des paramètres des APA associée à une altération de la performance du mouvement rendrait compte d'une dégradation de la CPC (Bouisset, 2002).

En résumé, la capacité à développer des régulations posturales en réponse à une perturbation induite par l'exécution du mouvement, ou CPC, est altérée par une restriction de la mobilité de la chaîne posturale, de la taille de la base posturale et/ou par certaines atteintes des centres nerveux supérieurs. Une limitation de la CPC se répercute sur les APA et, par voie de conséquence, sur la performance du mouvement volontaire. Les principaux éléments qui interviennent entre la décision de réaliser une tâche déterminée (« tâche prescrite ») et sa réalisation effective (« tâche réelle ») sont très schématiquement représentés à la **Figure 5**. Le système nerveux central commande au système musculaire. La mobilisation du système ostéo-articulaire se traduit par l'exécution du mouvement permettant la réalisation de la tâche. A chacun de ses niveaux, si la CPC est insuffisante, la sortie du sous-système correspondant est elle-même inadaptée, ce qui se traduit par les grandeurs accessibles à la mesure : électromyographie (EMG), biomécaniques (cinématique, dynamique) et comportementales (performance).

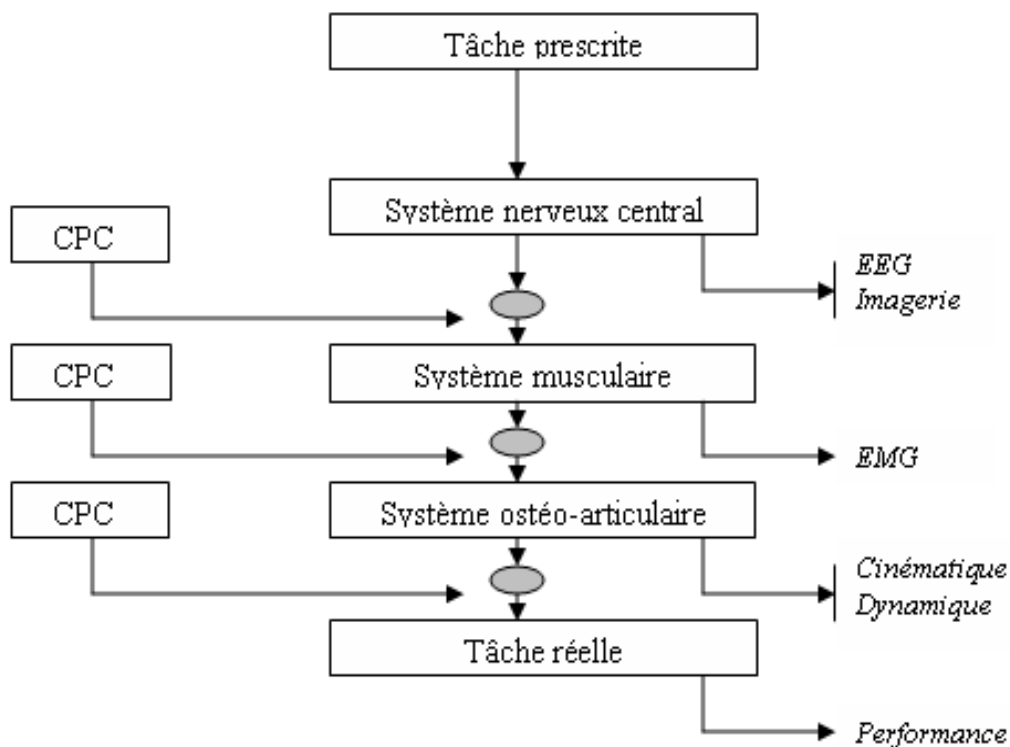


Figure 5: Capacité Posturo-Cinétique et réalisation de la tâche prescrite (D'après Bouisset, 2002).

6. Problématique

6.1. Objectifs et hypothèses de l'étude

Ce travail de thèse s'inscrit dans la thématique de la *coordination posture/mouvement*. Comme il a été développé au cours de la revue de littérature de cette thèse, l'exécution du mouvement volontaire constitue une perturbation de la posture et de l'équilibre. Pour contrecarrer cette perturbation, le système nerveux développe des phénomènes dynamiques et électromyographiques au niveau des segments corporels posturaux, i.e. au niveau des segments corporels qui ne sont pas directement impliqués dans le mouvement volontaire. Ces phénomènes surviennent avant même l'exécution du mouvement volontaire, il s'agit alors des « ajustements posturaux anticipateurs » (APA). Etant donné que ceux-ci précèdent, par définition l'exécution du mouvement volontaire, ils ne résultent pas d'un retour afférent et font donc l'objet d'une

programmation centrale. Les APA permettent donc d'appréhender la commande centrale adressée à la composante posturale associée au mouvement volontaire.

Selon le concept de « capacité posturo-cinétique », la performance du mouvement volontaire (en terme de vitesse ou de force maximale selon les critères de la tâche) dépend étroitement de la capacité du système nerveux central à générer des APA convenables, en amplitude et en durée. Cette capacité posturo-cinétique peut être affectée par le biais de facteurs posturaux de nature « purement » biomécanique. C'est typiquement le cas lorsque le déplacement du centre des pressions en direction de la perturbation posturale est expérimentalement limité par une réduction de la taille de la base posturale. Dans ces conditions, il a été montré que le système nerveux central atténue la durée et l'amplitude des APA, probablement de façon à minimiser leur effet potentiellement déstabilisateur (Nouillot et al., 1992; Aruin et al., 1998; Nouillot et al., 2000; Yiou et al., 2007). Il en résulterait une performance focale réduite.

La capacité posturo-cinétique dépend également de facteurs de nature purement « neurophysiologique », i.e. de l'efficacité du système postural à répondre à une perturbation interne ou externe. Le système postural est ici considéré dans son sens large, i.e. qu'il comprend le système nerveux et l'ensemble de la musculature posturale. Ainsi, cette capacité est altérée lorsque les voies nerveuses impliquées dans le contrôle de la posture et de l'équilibre sont atteintes, ou lorsque la musculature posturale est déficiente. C'est le cas chez certains patients atteints de troubles neurologiques (e.g. chez les sujets Parkinsoniens ou hémiplésiques) ou encore chez les seniors, du fait du déclin physiologique lié à l'avancement en âge. Chez ces sujets, il a été montré que la durée et l'amplitude des APA, de même que la performance focale (e.g. la vitesse maximale de pointage vers une cible), sont atténuées comparativement aux sujets témoins (sujets sains âgés ou jeunes adultes) réalisant la même tâche motrice dans des conditions posturales équivalentes (Horak et al., 1984; Dick et al., 1986; Bazalgette et al., 1987; Viallet et al., 1987; Slijper et al., 2002; Bleuse et al., 2008). Comme pour les sujets jeunes et sains placés en situation d'instabilité posturale, il a été proposé que cette atténuation des APA reflète l'existence d'une stratégie protectrice visant à minimiser l'effet potentiellement déstabilisant induit par les APA eux-mêmes. Dans chacune de ces situations, les APA seraient donc perçus comme une menace pour l'équilibre postural. La question se pose de savoir si les sujets jeunes et bien portants adoptent également ce type de stratégie protectrice lorsque leur capacité posturo-cinétique est spécifiquement contrainte

par des facteurs de nature « neurophysiologique ». L'objet général de cette thèse est d'apporter des éléments de réponse à cette question.

La tâche motrice retenue pour cette étude est une tâche dynamique mobilisant symétriquement les deux membres supérieurs vers l'avant. Cette tâche motrice induit une perturbation posturale essentiellement dirigée selon une direction antéro-postérieure. C'est donc essentiellement selon cet axe que la contre-perturbation s'exercera (ce point sera vérifié au cours des expérimentations). Par ailleurs, cette tâche motrice étant symétrique par rapport au plan parasagittal du corps, elle nous permettra d'examiner si la symétrie du mouvement focal se reflète dans les ajustements posturaux ou, au contraire, si ces derniers dépendent de la dominance posturale.

Trois types de situations expérimentales sont envisagés pour faire varier les contraintes posturales:

➤ Dans une première situation expérimentale, les effets d'un changement d'appui (bipodal vs unipodal) sur l'organisation posturo-cinétique du mouvement sont analysés ;

➤ Dans une deuxième situation expérimentale, les effets de la fatigue posturale sur l'organisation posturo-cinétique du mouvement sont analysés ;

➤ Enfin, dans chacune de ces situations, les effets de la dominance posturale (appui unipodal sur la jambe dominante et sur la jambe non dominante) sur l'organisation posturo-cinétique du mouvement sont envisagés.

Dans chacune de ces situations expérimentales, la possibilité de déplacement du centre des pressions reste équivalente selon la direction de la perturbation posturale (direction antéro-postérieure). La capacité de contre-perturbation n'est donc pas contrainte par un facteur de nature « mécanique », comme c'est le cas dans la littérature (e.g. Nouillot et al., 1992 ; Aruin et al., 1998 ; Yiou et al., 2007). Elle est essentiellement contrainte par des facteurs de nature « neurophysiologique », à savoir la réduction du nombre de muscles posturaux disponibles pour s'opposer à la perturbation (appui bipodal vs unipodal), la fatigue musculaire et la dominance posturale (appui unipodal sur la jambe non dominante vs sur la jambe non dominante). Si dans ces

conditions, les APA sont perçus comme une menace pour l'équilibre postural, alors on doit s'attendre à ce qu'ils soient atténués (voire supprimés) et à ce que la performance focale soit réduite. En revanche, si les APA ne sont pas perçus comme une menace pour l'équilibre postural, le système nerveux central devrait modifier la commande posturale de façon à maintenir une performance focale optimale. Dans cette hypothèse, la durée et/ou l'amplitude des APA devrait augmenter par rapport à la situation témoin pour s'adapter à la contrainte posturale imposée. Les hypothèses spécifiques à chaque situation expérimentale seront développées aux chapitres correspondants.

6.2. Méthode expérimentale

Pour tester nos hypothèses, la méthode dite « globale » est utilisée. Cette méthode est associée à la technique du plateau de force et elle est basée sur le principe direct de la mécanique pour calculer l'accélération du centre de gravité ainsi que les positions instantanées du centre des pressions, correspondant au barycentre des forces de réaction verticales. Chacun de ces points – le centre de gravité et le centre des pressions – est une expression globale propre du mouvement. L'un est l'expression instantanée des mouvements de tous les segments corporels en rapport avec l'objectif du mouvement, par exemple la vitesse maximale du mouvement de la main vers sa cible, l'autre est l'expression des conditions d'appui nécessaires à cet objectif. Comme il a été développé précédemment (cf. paragraphe 3.1.2), les positions instantanées de ces deux points traduisent les nécessités posturo-dynamiques à satisfaire pour la réalisation d'un mouvement. Le plateau de force constitue la technique appropriée à ce modèle puisqu'il permet de mesurer directement les forces extérieures qui agissent aux appuis au cours du mouvement. Il permet en outre de réaliser des mouvements sans entrave et ne nécessite aucune préparation particulière. De plus, il permet de déterminer les accélérations du centre de gravité avec une précision que ne peuvent atteindre la plupart des autres systèmes d'analyse du mouvement. L'approche biomécanique utilise en parallèle des indices de la commande motrice obtenus grâce à l'électromyographie de surface. Les coordinations inter-segmentaires sont mesurées au moyen de goniomètres mono-axiaux disposés au niveau des segments corporels posturaux et focaux.

II

PRESENTATION DES ARTICLES

A. Effets d'un changement d'appui (bipodal vs unipodal) et de la dominance posturale sur l'organisation posturo-cinétique d'une tâche de poussée bimanuelle dynamique

Article 1. Effets d'un changement d'appui (bipodal vs unipodal) sur l'organisation posturo-cinétique d'une tâche de poussée bimanuelle dynamique

Cette première expérimentation a fait l'objet d'une publication dans la revue *Motor Control* (Yiou, Mezaour, et Le Bozec, 2009)

1. Résumé

Il est connu que le mouvement volontaire est précédé de phénomènes dynamiques et électromyographiques qui surviennent dans les segments posturaux. Ces phénomènes sont connus sous le terme d'« ajustements posturaux anticipateurs ». Leur rôle fonctionnel est de s'opposer à l'avance à la perturbation de l'équilibre postural induite par le mouvement volontaire. Cette étude examine comment les sujets jeunes et bien portants adaptent i) les paramètres biomécaniques des APA associés à une tâche motrice mobilisant les membres supérieurs et ii) la performance focale, lorsque le nombre de muscles posturaux disponibles pour assurer la contre-perturbation est expérimentalement réduit par un changement des conditions posturales. Dix sujets déplacent symétriquement avec les deux membres supérieurs une barre (2 kg) à vitesse maximale vers une cible dans les trois conditions expérimentales suivantes : 1) appui unipodal sur la jambe dominante (condition « UNI_D »), 2) appui unipodal sur la jambe non dominante (condition « UNI_{ND} ») ou 3) appui bipodal (condition « BIP »). Les résultats montrent que, dans chacune de ces conditions expérimentales, des phénomènes dynamiques (accélération du centre de gravité vers l'avant et recul du centre des pressions) sont générés avant le début du mouvement volontaire. Le long de l'axe antéro-postérieur (axe de la perturbation posturale), la durée des APA est deux fois plus élevée en condition unipodale (UNI_D et UNI_{ND}) qu'en condition BIP. En revanche, l'amplitude des forces inertielles anticipatrices reste équivalente. Un effet significatif de la dominance de la jambe sur l'amplitude des APA est observé le long de l'axe médio-latéral (axe perpendiculaire à la perturbation posturale). Enfin, les résultats montrent que la performance focale ne change pas d'une condition expérimentale à l'autre. Ces résultats suggèrent que le système nerveux central

augmente la durée des APA en condition d'appui unipodal de façon à maintenir une contre-perturbation posturale et une performance focale équivalentes à la condition d'appui bipodale.

2. Introduction

Selon le concept de « capacité posturo-cinétique », la performance du mouvement volontaire dépend de la capacité du système nerveux central à générer des APA convenables, en amplitude et en durée. Cette capacité posturo-cinétique peut être affectée par le biais de facteurs posturaux de nature « purement » biomécanique. C'est le cas lorsque le déplacement du centre des pressions en direction de la perturbation posturale est expérimentalement limité par une réduction de la taille de la base posturale. Dans ces conditions, il a été montré que le système nerveux central atténue la durée et l'amplitude des APA, probablement de façon à minimiser leur effet potentiellement déstabilisateur (Nouillot et al., 1992; Aruin et al., 1998; Nouillot et al., 2000; Yiou et al., 2007). Il en résulterait une performance focale (en terme de vitesse maximale de pointage de la main vers une cible, par exemple) réduite.

La capacité posturo-cinétique dépend également de facteurs de nature purement « neurophysiologique », i.e. de l'efficacité du système postural à répondre à une perturbation interne ou externe. Ainsi, cette capacité est altérée lorsque les voies nerveuses impliquées dans le contrôle de la posture et de l'équilibre sont atteintes, ou lorsque la musculature posturale est déficiente, e.g. lors du déclin physiologique lié à l'avancement en âge ou suite à une période de confinement au lit à long terme. Comme pour les sujets jeunes et sains placés en situation d'instabilité posturale, il a été proposé que cette atténuation des APA reflète l'existence d'une stratégie protectrice visant à minimiser l'effet potentiellement déstabilisateur induit par les APA eux-mêmes. Dans chacune de ces situations, les APA sont donc perçus comme une menace pour l'équilibre postural.

La question posée dans cette première expérimentation est de savoir si les sujets jeunes et bien portants adoptent ce type de stratégie protectrice lorsque leur capacité posturo-cinétique est spécifiquement contrainte par des facteurs de nature « neurophysiologique ». Dans cette perspective, le nombre de muscles posturaux disponibles pour assurer la contre-perturbation posturale est expérimentalement réduit par le biais d'une modification des conditions d'appui. Pour cela, les sujets ont exécuté des séries de poussée bilatérale d'une barre horizontale avec les membres supérieurs à partir d'un appui bipodal ou unipodal. La perturbation posturale induite par

cette tâche de poussée s'exerce essentiellement selon l'axe antéro-postérieur. Par ailleurs, il est à noter que la possibilité de déplacement du centre des pressions selon l'axe où s'exerce cette perturbation n'est pas altérée par le changement des conditions d'appui. Autrement dit, la réduction de taille de la base posturale consécutive au passage de l'appui bipodal à l'appui unipodal ne constitue pas une contrainte (contrainte de nature « mécanique ») à la contre-perturbation posturale. Dans ces conditions, toute variation des paramètres biomécaniques des APA et/ou de la performance focale avec la condition d'appui sera attribuée à la réduction du nombre de muscles posturaux disponibles pour assurer la contre-perturbation. L'objectif principal de cette première étude est d'examiner comment le système nerveux central programme les commandes posturale et focale dans cette situation expérimentale.

L'objectif secondaire de cette étude est de tester l'effet de la dominance posturale sur l'organisation posturo-cinétique du mouvement volontaire. Des études récentes ont en effet montré l'existence d'une forte asymétrie dans la capacité de production de force des muscles de la hanche (Jacobs et al., 2005) et des membres inférieurs (Valderrabano et al., 2007) et La capacité de contre-perturbation posturale pourrait donc différer selon que les sujets se tiennent en appui unipodal sur la jambe dominante ou sur la jambe non dominante. A ce jour, l'influence de la dominance posturale sur l'organisation posturo-cinétique reste à examiner.

Selon notre hypothèse de travail, le système nerveux central ne perçoit pas les APA comme une menace pour l'équilibre postural, pour autant que la possibilité de déplacement du centre des pressions selon l'axe de perturbation soit maintenue. On s'attend donc à ce que les sujets augmentent la durée des APA en condition unipodale (sur la jambe dominante et sur la jambe non dominante) de façon à générer un niveau de contre-perturbation équivalent à celui généré en condition bipodale. Si tel est le cas, la performance focale devrait rester optimale. Ces modifications des paramètres biomécaniques des APA devraient être exacerbées lorsque les sujets se tiennent en appui unipodal sur la jambe non dominante.

3. Méthodes

3.1. Sujets

Dix sujets sains (6 hommes et 4 femmes) dont 9 droitiers ont participé à cette étude (âge moyen: 26 ± 6 ans; masse moyenne: 71 ± 9 kg et taille moyenne: 174 ± 7 cm). Tous les sujets ont donné leur consentement par écrit après avoir été informés de la nature et du but de l'expérience. Cette expérimentation est conforme aux normes établies par la déclaration d'Helsinki et a reçu la permission du comité d'éthique local.

3.2. Procédure expérimentale

L'expérience a été menée dans un environnement visuellement stable constitué de trois panneaux blancs, deux latéraux et un antérieur, placés autour du sujet. Les sujets se tenaient bien droits et saisissaient une barre (« barre de poussée », 2 kg) au niveau de l'épaule (les coudes étaient fléchis). La tâche expérimentale consistait à déplacer la barre de poussée le plus symétriquement possible (par rapport au plan parasagittal du corps) vers une cible et de garder les bras tendus pendant approximativement 3 secondes (**Figure 8**). La cible était une barre verticale placée devant les sujets dans le plan parasagittal du corps et à distance d'atteinte des membres supérieurs tendus. Sur cette cible, une marque horizontale était dessinée à hauteur d'épaule. Les sujets devaient atteindre cette marque avec la barre de poussée. En posture initiale, le regard des sujets était dirigé vers cette marque. Suite à un signal auditif, le mouvement focal était exécuté à vitesse maximale et en situation auto-initiée. Ce signal de départ était délivré entre 2 à 4 secondes par l'expérimentateur après que le sujet ait eu pour consigne de rester immobile.

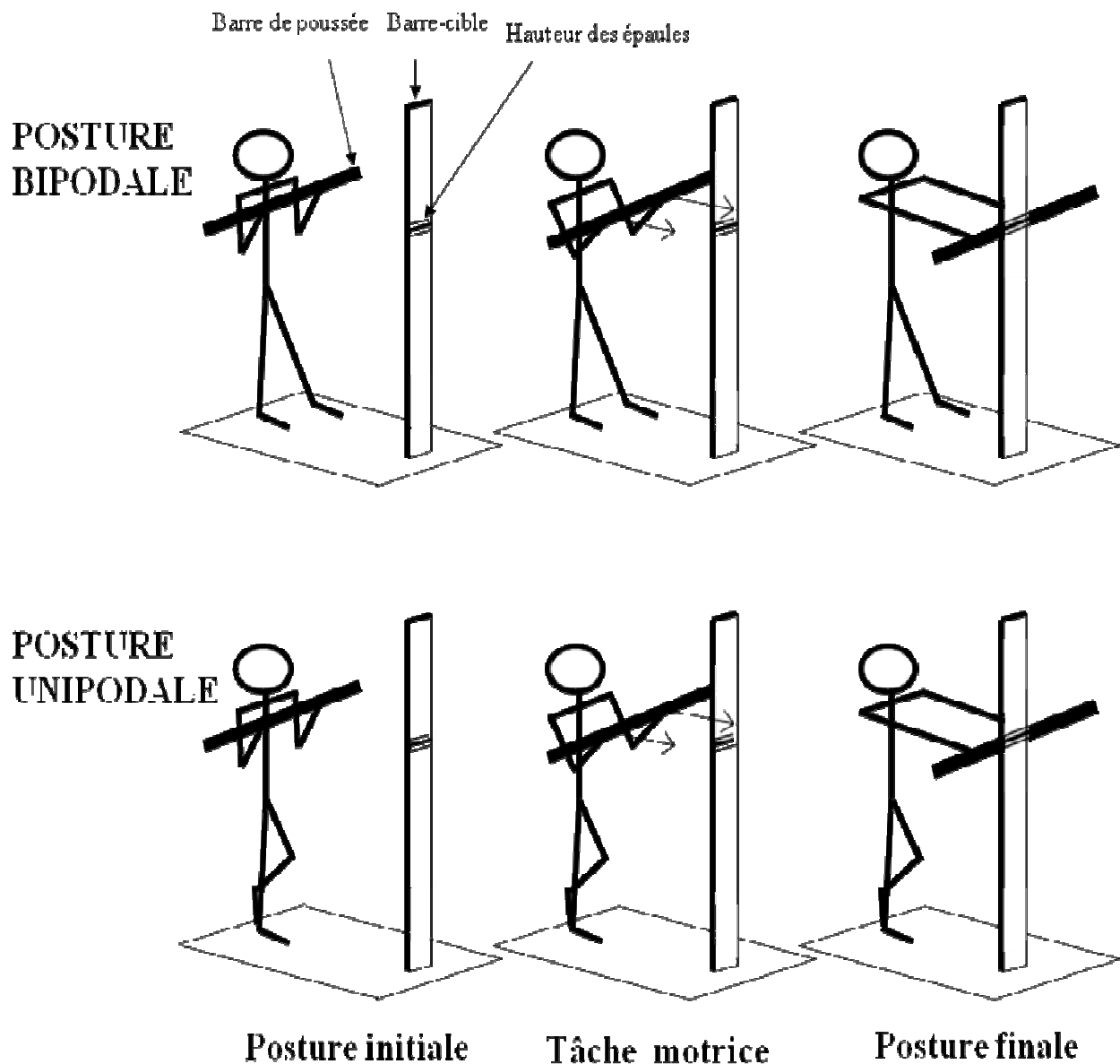


Figure 8: Représentation schématique de la tâche de poussée symétrique en condition bipodale et unipodale.

Dix essais étaient réalisés dans les trois conditions d'appui suivantes (**Figure 8**): 1/ appui unipodal sur la jambe dominante (condition UNI_D), 2/ appui unipodal sur la jambe non dominante (condition UNI_{ND}) et 3/ appui bipodal (condition BIP). En condition BIP, les sujets se tenaient debout, pieds nus avec le poids du corps uniformément réparti sur les deux jambes. En condition UNI_D et UNI_{ND} , l'orteil du pied suspendu était placé contre la malléole du pied d'appui. Pour chaque sujet, le contour du pied (ou des pieds) était marqué sur du papier millimétrique placé sur la surface d'appui. Ces marques servaient de référence visuelle permettant aux sujets de se repositionner après chaque essai sous la supervision des expérimentateurs. Avant chaque

enregistrement, il était demandé aux sujets d'effectuer deux essais préliminaires afin de se familiariser avec le matériel, la tâche et les consignes. Ces trois conditions posturales ont été testées aléatoirement d'un sujet à un autre afin d'éviter les effets de rang. Pour éviter les effets de la fatigue, les sujets pouvaient se reposer une minute entre chaque condition expérimentale et le délai entre chaque essai était approximativement de 10 à 20 secondes.

3.3. Détermination de la jambe dominante et de la jambe non dominante

Des tests classiques de dominance des membres inférieurs (Hoffman et al., 1998) ont été préalablement effectués par le sujet ;

- 1) « Shooter » dans une balle se trouvant devant eux avec une intensité modérée de façon à atteindre une petite boîte placée à 50 cm d'intervalle et distante de 3 m ;
- 2) Initier un pas volontaire vers l'avant à une vitesse modérée en posture initiale érigée stable ;
- 3) Initier un pas vers l'avant en réaction à une poussée dans le dos par l'expérimentateur.

Pour chacun de ces tests, trois essais ont été réalisés. La jambe dominante correspond à celle avec laquelle le sujet « shoote » et initie le pas volontaire ou réactif.

3.4. Enregistrements cinétiques et cinématiques

Les forces de réaction au sol et les moments ont été enregistrés grâce à une plate-forme de forces (BERTEC, Columbus, USA). Les déplacements instantanés du centre des pressions dans le sens antéro-postérieur (x_P) et médio-latéral (y_P) ont été déterminés selon l'axe antéro-postérieur et l'axe médio-latéral par les formules suivantes : $x_P = M_y / R_z$; $y_P = M_x / R_z$ (M_y : moment médiolatéral, M_x : moment antéro-postérieur, R_z : force de réaction verticale). En vertu de la seconde loi de Newton, les accélérations instantanées du centre de gravité dans le sens antéro-postérieur ($x''G$) et médio-latéral ($y''G$) sont égales au rapport entre les forces de réaction au sol dans le sens antéro-postérieur (R_x) ou médio-latéral (R_y) et la masse du sujet (m), $x''G = R_x/m$; $y''G = R_y/m$. Un accéléromètre bi-axial (ENTRAN ± 5 g, séries EGCS) dirigé selon ces deux axes a été fixé au milieu de la barre de poussée.

3.5. Traitement des données et variables

3.5.1. Ajustements posturaux anticipateurs

- Durée des APA, correspondant au délai entre la variation du tracé de l'accélération du centre de gravité (t_0) et le début du mouvement volontaire (t_1) ;
- Amplitude des APA, correspondant aux valeurs du recul du centre des pressions et de l'accélération du centre de gravité à t_1 moins la valeur à t_0 . Du fait de la présence d'oscillations médio-latérales relativement importantes des tracés de l'accélération du centre de gravité et du déplacement du centre des pressions en conditions UNI_D et UNI_{ND} , l'instant t_0 était parfois difficile à établir précisément. Par conséquent, seule l'amplitude des APA (et non leur durée) a été considérée le long de cet axe.

3.5.2. Perturbation de l'équilibre

La perturbation de l'équilibre induite par le mouvement volontaire a été quantifiée au moyen des indices suivants :

- Différence entre le maximum et le minimum des tracés de l'accélération du centre de gravité selon l'axe antéro-postérieur et l'axe médio-latéral;
- Différence entre le maximum et le minimum des tracés du déplacement du centre des pressions selon l'axe antéro-postérieur et l'axe médio-latéral. Ces valeurs ont été normalisées par rapport aux dimensions des pieds selon l'axe antéro-postérieur (correspondant à la longueur des pieds) et l'axe médio-latéral (correspondant à la largeur du ou des pieds). La longueur et la largeur des pieds ont été estimées individuellement au moyen du contour des pieds représenté sur du papier millimétrique recouvrant la plate-forme de forces.
- Déplacement « net » du centre des pressions le long de l'axe antéro-postérieur et l'axe médio-latéral. Ce déplacement « net » correspond à la différence entre la position du centre des pressions en postures initiale et finale. Ces valeurs ont été normalisées par rapport à la longueur et la largeur des pieds. Ces variables permettent une estimation du pourcentage d'utilisation de la base posturale le long de l'axe antéro-postérieur et l'axe médio-latéral (Yiou et al., 2007). Lorsque ces

valeurs tendaient vers 1, ce pourcentage d'utilisation était maximal et, par conséquent, le risque de déséquilibre postural était maximum.

3.5.3. Performance du mouvement focal

La performance du mouvement focal a été exprimée en terme de pic de vitesse de la barre de poussée selon l'axe antéro-postérieur. La symétrie du mouvement focal était estimée au moyen de la vitesse médio-latérale maximale de la barre de poussée. Le mouvement focal a été considéré comme parfaitement symétrique si cette vitesse était nulle. La vitesse de la barre de poussée a été obtenue par simple intégration du signal accélérométrique. Les données ont été échantillonnées à une fréquence de 250 Hz.

3.6. Statistiques

La moyenne de chaque variable expérimentale (± 1 écart type) a été calculée grâce au logiciel EXCEL. Des ANOVA à mesures répétées ont été appliquées séparément sur chaque variable biomécanique avec la condition d'appui comme facteur expérimental intra-sujets. Le logiciel utilisé est STATISTICA. Le seuil de significativité a été fixé à $\alpha = 0,05$. Quand ce seuil a été atteint, le test *post hoc* de Tuckey a été utilisé pour déterminer entre quelles conditions la différence résidait.

4. Résultats

4.1. Comparaison de la performance focale dans les trois conditions d'appui

Le déroulement temporel du tracé de l'accélération de la barre de poussée suivant l'axe antéro-postérieur est reproductible d'un essai à l'autre et d'un sujet à l'autre (**Figure 9**). Ce déroulement est semblable d'une condition expérimentale à l'autre. La barre de poussée est accélérée vers l'avant jusqu'à ce que la barre-cible soit atteinte. A cet instant, la vitesse de la barre de poussée atteint son maximum. La barre de poussée est l'objet d'oscillations de faible amplitude en fin de mouvement. Le déroulement temporel du tracé de l'accélération de la barre de poussée le long de l'axe médio-

latéral est, chez la plupart des sujets, très variable d'un essai à l'autre. Une description générale de ce tracé est donc difficile à établir.

Comme il était attendu compte tenu de la consigne de symétrie dans la réalisation du mouvement, l'amplitude du signal accélérométrique est beaucoup plus faible suivant l'axe médio-latéral que suivant l'axe antéro-postérieur (**Figures 9 et 10**). L'ANOVA n'a révélé aucun effet significatif de la condition d'appui sur la vitesse maximale de la barre selon l'axe antéro-postérieur ($F[2,18] = 0,54; P > 0,05$) et selon l'axe médio-latéral ($F[2,18] = 2,34; P > 0,05$).

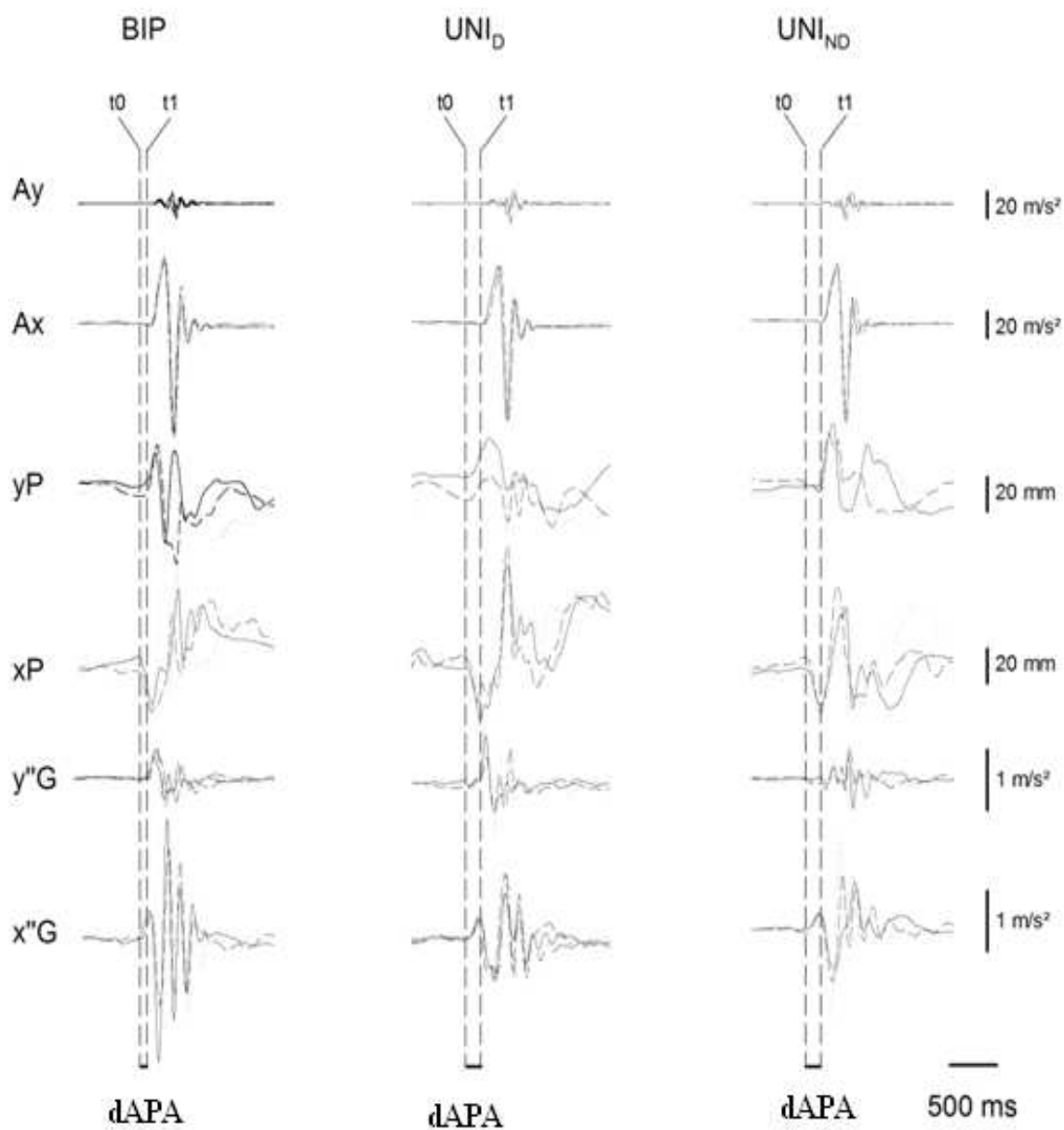


Figure 9: Tracés biomécaniques dans les trois conditions d'appui chez un sujet représentatif. Ay, Ax, yP, xP, y''G, x''G: respectivement accélération médio-latérale et antéro-

postérieure de la barre de poussée, déplacement médio-latéral et antéro-postérieur du centre des pressions, accélération médio-latérale et antéro-postérieure du centre de gravité. BIP : posture bipodale. Dans chaque condition, trois essais superposés sont reportés. Les tracés sont synchronisés par rapport au début du mouvement focal (t_1). t_0 indique le début des tracés biomécaniques (tracés $x''G$ ou xP). La durée des APA correspond au délai entre t_0 et t_1 . Une variation positive du tracé indique un déplacement ou une accélération vers l'avant ou vers le côté dominant. Une variation négative indique un recul ou une accélération vers le côté non dominant.

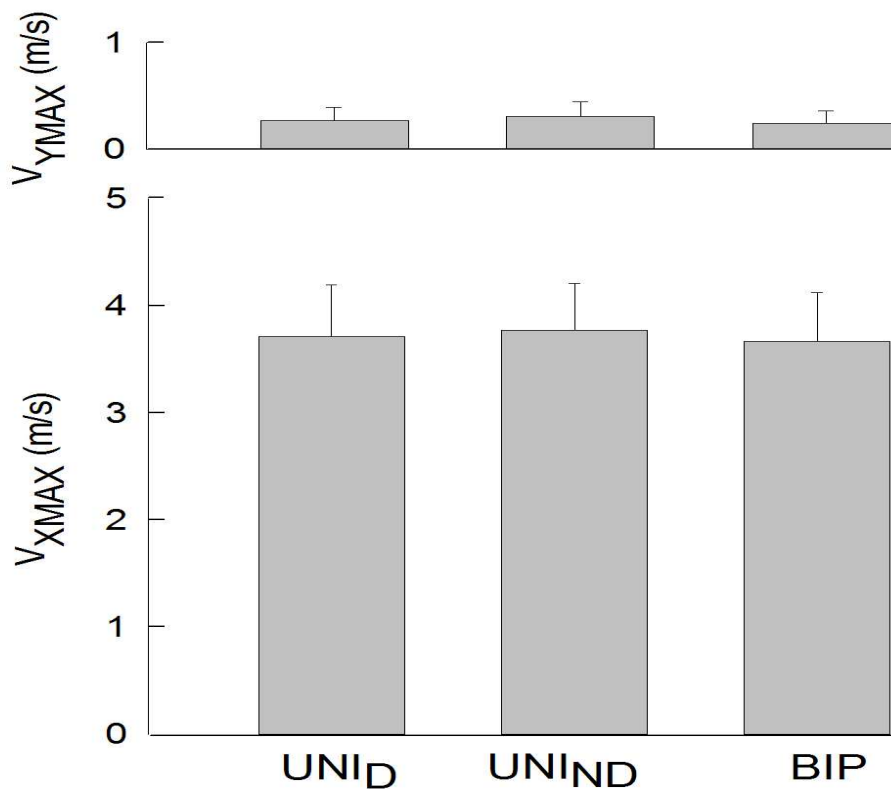


Figure 10: Comparaison de la performance focale dans les trois conditions posturales.

V_{YMAX} , V_{XMAX} : respectivement vitesses maximales médio-latérale et antéro-postérieure de la barre de poussée. BIP: posture bipodale. UNI_D, UNI_{ND} : respectivement appui sur la jambe dominante et non dominante.

4.2. Comparaison des caractéristiques spatio-temporelles des APA dans les trois conditions d'appui

4.2.1. Axe antéro-postérieur

Le déroulement temporel des tracés de l'accélération du centre de gravité ($x''G$ sur la **figure 9**) et du déplacement du centre des pressions (xP sur le tracé de la **figure 9**) au cours des APA est à peu près similaire dans chacune des conditions d'appui. Le centre de gravité est accéléré vers l'avant (le tracé $x''G$ est positif) et le centre des pressions est déplacé vers l'arrière (le tracé xP est négatif) avant le début du mouvement volontaire (**Figure 9**). L'analyse visuelle montre que la variation des tracés xP et $x''G$ survient au même instant (t_0).

L'ANOVA a révélé un effet très significatif de la condition sur la durée des APA ($F[2,18] = 10,04$; $P < 0,01$). Les tests *post hoc* montrent que la durée des APA est significativement plus courte en condition BIP qu'en condition UNI_D ($P < 0,01$) et UNI_{ND} ($P < 0,01$) (**Figure 11**). En revanche, l'ANOVA n'a révélé aucun effet significatif de la condition sur le déplacement du centre des pressions ($F[2,18] = 2,81$; $P > 0,05$) et sur l'accélération du centre de gravité au cours des APA ($F[2,18] = 0,17$; $P > 0,05$).

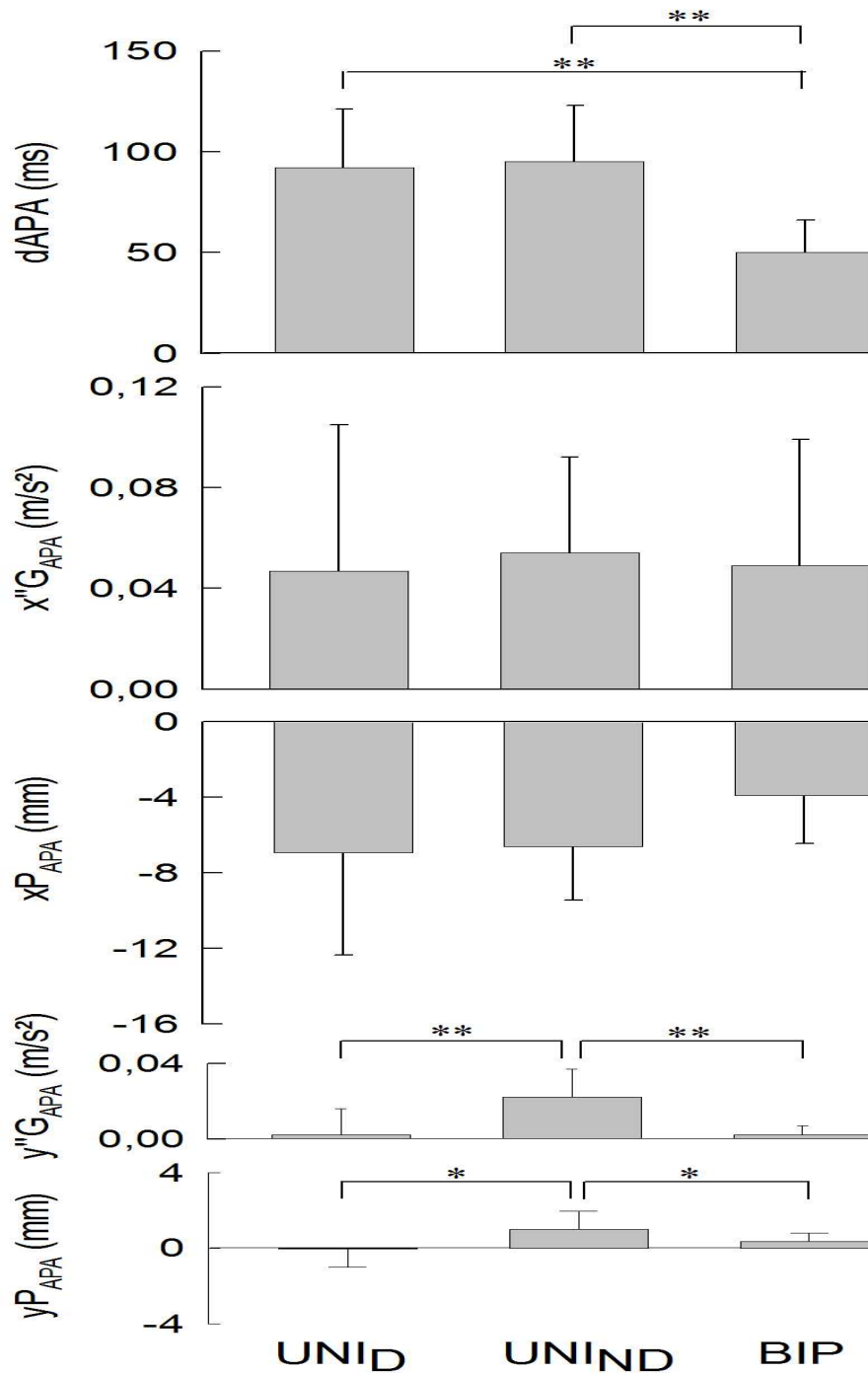


Figure 11: Comparaison des paramètres spatio-temporels des APA dans les trois conditions posturales. dAPA: durée des APA; $x''G_{APA}$, xP_{APA} : accélération du centre de gravité et déplacement du centre des pressions selon l'axe antéro-postérieure au début du mouvement focal (t_0); $y''G_{APA}$, yP_{APA} : accélération médio-latérale du centre de gravité et déplacement du centre des pressions selon l'axe médio-latéral à t_0 ; BIP, UNID, UNIND: condition bipodale, unipodale sur la jambe dominante et unipodale sur la jambe non dominante. Les valeurs présentées sont les moyennes (de l'ensemble des sujets) \pm 1SD. * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$.

4.2.2. Axe médio-latéral

L'amplitude des tracés de l'accélération du centre de gravité et du déplacement du centre des pressions selon l'axe médio-latéral est généralement très faible en comparaison à l'axe antéro-postérieur. Le début de ces tracés est difficile à dissocier de la ligne de base (c'est particulièrement le cas dans les deux conditions unipodales). La variabilité intra et inter-sujets de ces tracés est relativement importante. Comme pour l'accélération médio-latérale de la barre de poussée, une description générale de ces tracés est difficile à établir.

L'ANOVA a révélé un effet significatif de la condition d'appui sur le déplacement du centre des pressions ($F[2,18] = 3,89; P < 0,05$) et un effet très significatif sur l'accélération du centre de gravité ($F[2,18] = 7,71; P < 0,01$) au cours des APA. Les tests *post hoc* ont montré que le déplacement anticipateur du centre des pressions est plus important en condition UNI_{ND} qu'en condition UNI_D ($P < 0,05$) et BIP ($P < 0,05$; **Figure 11**). De même, l'accélération anticipatrice du centre de gravité est significativement plus importante en condition UNI_{ND} qu'en condition UNI_D ($P < 0,01$) et BIP ($P < 0,01$).

4.3 .Comparaison de la perturbation de l'équilibre dans les trois conditions d'appui

4.3.1. Axe antéro-postérieur

L'ANOVA a révélé un effet significatif de la condition d'appui sur le déplacement net du centre des pressions normalisé ($F[2,18] = 4,10; P < 0,05$) et non normalisé ($F[2,18] = 4,04; P < 0,05$), et un effet très significatif sur la variation maximale du tracé de l'accélération du centre de gravité ($F[2,18] = 12,41; P < 0,01$). Les tests *post hoc* montrent que ces deux variables sont très significativement plus élevées en condition BIP qu'en condition UNI_D et UNI_{ND} (voir **Figure 12** pour le détail des tests *post hoc*). En revanche, l'ANOVA n'a révélé aucun effet significatif de la condition d'appui sur la variation maximale du tracé du déplacement du centre des pressions normalisée ($F[2,18] = 2,19; P > 0,05$) et non normalisée ($F[2,18] = 2,87; P > 0,05$).

4.3.2. Axe médio-latéral

L'ANOVA a révélé un effet significatif de la condition sur la variation maximale du tracé du déplacement du centre des pressions ($F[2,18] = 4,31; P < 0,05$), un effet très significatif sur la variation maximale du tracé de l'accélération du centre de gravité ($F[2,18] = 7,73; P < 0,01$), sur le déplacement net du centre des pressions normalisé ($F[2,18] = 8,22; P < 0,01$) et non normalisé ($F[2,18] = 8,04; P < 0,01$) et, enfin, un effet hautement significatif sur la variation maximale du tracé du déplacement du centre des pressions normalisée ($F[2,18] = 283,61; P < 0,001$). Les tests *post hoc* montrent que ces variables atteignent des valeurs plus élevées en condition unipodale (UNI_{ND} et UNI_D) qu'en condition BIP (le détail des tests *post hoc* est reporté à la **Figure 12**). Il est à noter que les déplacements nets du centre des pressions (normalisés et non normalisés) sont plus importants en condition UNI_D qu'en condition UNI_{ND} ($P < 0,01$). Ce résultat est dû à un déplacement net du centre des pressions vers le bord externe du pied dans les deux conditions d'appui unipodal. Autrement dit, le centre des pressions est déplacé vers le côté dominant en condition UNI_D et vers le côté non dominant en condition UNI_{ND} . Lorsque la valeur absolue de ces variables est considérée, aucune différence significative n'est détectée ($P > 0,05$). On peut donc considérer qu'il n'y a pas d'effet de la dominance posturale sur cette variable.

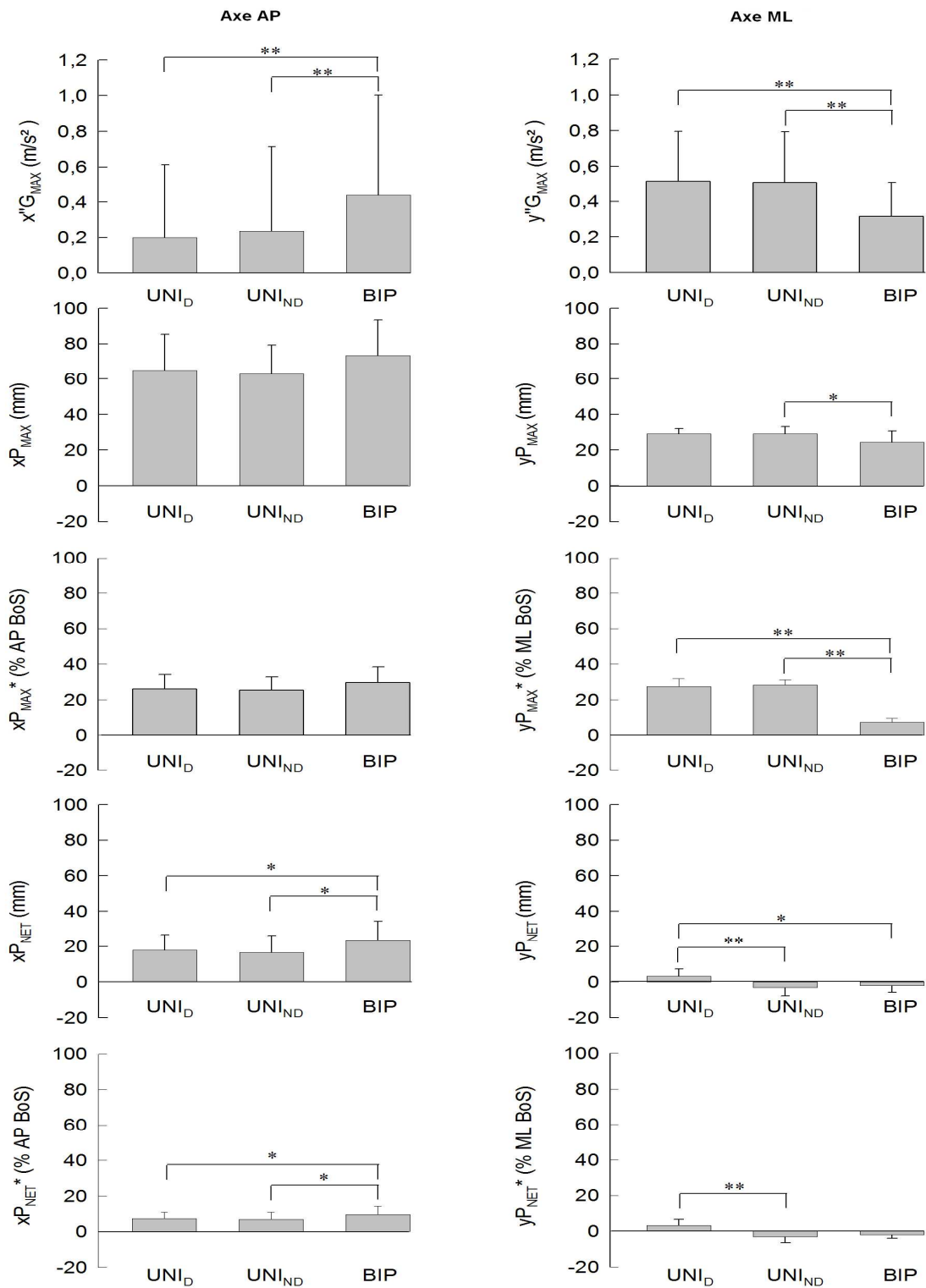


Figure 12: Comparaison des variables relatives à la perturbation de l'équilibre dans les trois conditions d'appui. AP, ML: antéro-postérieur, médio-latéral; $x''G_{MAX}$, xP_{MAX}^* , xP_{MAX} : déviation maximale du tracé de l'accélération du centre de gravité et du tracé du centre des pressions (normalisé et non normalisé, respectivement) selon l'axe AP; xP_{NET}^* , xP_{NET} : déplacement net du centre des pressions selon l'axe AP (normalisé et non normalisé,

respectivement). Les mêmes variables sont reportées pour l'axe ML. Les valeurs présentées sont les moyennes de l'ensemble des sujets ($\pm 1SD$). *, **, respectivement $P < 0,05$; $P < 0,01$.

5. Discussion

L'objectif principal de cette première étude est de tester l'hypothèse selon laquelle le système nerveux central ne perçoit pas les APA comme une menace pour l'équilibre postural, pour autant que la possibilité de déplacement du centre des pressions selon l'axe de perturbation est maintenue. Pour tester cette hypothèse, les sujets ont ainsi exécuté, à partir d'un appui bipodal ou unipodal, des séries de poussée bilatérale d'une barre horizontale avec les membres supérieurs.

5.1. Effet du changement d'appui (bipodal vs unipodal) sur le contrôle de l'équilibre antéro-postérieur (axe du mouvement focal)

Les résultats montrent que, dans chaque condition d'appui, des phénomènes dynamiques caractérisés par un recul du centre des pressions et une accélération vers l'avant du centre de gravité sont générés avant l'exécution du mouvement volontaire. La tâche de poussée dynamique induit donc des APA. La durée de ces APA est approximativement deux fois plus longue en condition UNI_D et UNI_{ND} (≈ 100 ms) qu'en condition BIP (≈ 50 ms). En revanche, l'amplitude des forces inertielles anticipatrices (en termes d'accélération du centre de gravité à l'instant t_0) ne change pas d'une condition d'appui à l'autre.

Il est généralement admis que les forces inertielles anticipatrices associées à un mouvement rapide du bras vers l'avant ont pour fonction de contrecarrer à l'avance les forces d'inertie induites par le mouvement focal qui tendent à déstabiliser l'ensemble du corps vers l'arrière (Bouisset et Zattara, 1981, 1987; Bouisset et Le Bozec, 2002; Le Bozec et Bouisset, 2004a; Yiou, 2005; Yiou et al., 2007). Les résultats de la présente étude montrent donc que « la contre-perturbation posturale » anticipatrice demeure inchangée dans les trois conditions d'appui. Il est à noter que la capacité à produire ces forces inertielles anticipatrices est réduite en condition unipodale (UNI_D et UNI_{ND}) comparativement à la condition BIP, du simple fait de la diminution du nombre de muscles posturaux disponibles. Par conséquent, un allongement de la durée des APA en condition unipodale est nécessaire pour atteindre un niveau de force inertielle équivalent à la condition BIP.

Nous proposons que le système nerveux central allonge la durée des APA en condition UNI_D et UNI_{ND} afin de maintenir un niveau de force inertielle constant, et, par conséquent, générer une contre-perturbation posturale équivalente à la condition BIP. Cette proposition est en accord avec l'idée selon laquelle le système nerveux central retarde le début du mouvement focal - et donc allonge la durée des APA - jusqu'à ce que le niveau de la contre-perturbation posturale soit en « adéquation » avec l'intensité de la perturbation posturale à venir (Cordo et Nashner, 1982 ; Zattara et Bouisset, 1986a,b; Bouisset et Zattara, 1990). Selon ces auteurs, l'amplitude de cette contre-perturbation posturale serait basée sur l'évaluation cognitive de l'effet perturbateur du mouvement focal sur l'équilibre postural.

Selon la théorie de la « capacité posturo-cinétique », la performance focale associée à un mouvement du membre supérieur dépend étroitement de la capacité du système nerveux central à générer une contre-perturbation adéquate (Bouisset et Zattara, 1981, 1987; Bouisset et Le Bozec, 2002; Le Bozec et Bouisset, 2004a). Plus spécifiquement, si cette capacité est réduite, la stabilité posturale serait menacée par l'exécution même du mouvement volontaire. Il a été proposé que, dans ces conditions, le système nerveux central réduit la performance du mouvement focal afin de minimiser son effet perturbateur. Cette conception s'est trouvée confortée par des études récentes qui ont montré que la vitesse maximale d'une tâche de pointage est réduite quand la « capacité posturo-cinétique » est expérimentalement diminuée, par exemple consécutivement à la réduction de la taille initiale de la base posturale dans le sens de la perturbation (Yiou et al., 2007) ou encore lors de la synchronisation avec une tâche motrice mobilisant le ou les membres inférieurs (Do et Yiou, 1999; Yiou et Do, 2001 ; Yiou, 2005). Dans la présente expérimentation, le maintien du niveau de force inertielle anticipatrice en condition unipodale serait donc nécessaire au maintien d'une performance focale et d'une stabilité posturale optimales. En accord avec cette conception, les résultats ont montré i°) que la performance du mouvement focal (vitesse maximale de la barre de poussée) ne change pas avec la condition d'appui, et ii) que les différents indicateurs de la perturbation posturale considérés ne changent pas non plus avec la condition d'appui et atteignent même pour certains d'entre eux des valeurs inférieures en condition unipodale en comparaison à la condition BIP. Ce dernier résultat suggère que les ajustements posturaux générés en condition unipodale « surcompensent » l'effet perturbateur associé au mouvement focal.

Il est intéressant de dresser un parallèle entre les résultats de la présente étude et les résultats d'études récentes portant sur les effets de la fatigue posturale sur les APA associés à une tâche

motrice mobilisant le (ou les) membres supérieurs (Allison et Henry, 2002; Vuillerme et al., 2002; Morris et Allison, 2006; Strang et Berg, 2007; Kanekar et al., 2008; Strang et al., 2008). Comme dans notre étude, les auteurs considèrent la fatigue des muscles posturaux comme une contrainte de nature « neurophysiologique » imposée au système postural. Les résultats de ces dernières études ont montré que i) le niveau d'activation des muscles posturaux fatigués était diminué au cours des APA en condition de fatigue et que ii) cette diminution s'accompagnait d'une activation plus précoce des muscles fatigués, et donc d'APA plus longs. De plus, ces auteurs ont montré que l'équilibre postural (en terme de déplacement maximal du centre des pressions au cours du mouvement) n'était pas perturbé par la fatigue. Ainsi, selon ces auteurs, l'allongement de la durée des APA refléterait l'existence d'une stratégie posturale dirigée à compenser les effets négatifs de la fatigue sur la capacité de production de force musculaire. Les résultats de la présente étude semblent suggérer que cette stratégie d'allongement des APA n'est pas exclusivement liée aux effets de la fatigue, mais pourrait refléter une stratégie d'adaptation plus généralement associée à des situations où la capacité de production de force par le système postural est restreinte.

Ce type de stratégie d'allongement des APA est nettement en contraste avec la stratégie d'atténuation des APA mise en évidence de façon récurrente chez les personnes dont la capacité posturo-cinétique est réduite suite à une atteinte des centres nerveux (e.g. la maladie de Parkinson, l'hémiplégie ou la sclérose en plaques; Horak et al., 1984; Dick et al., 1986; Bazalgette et al., 1987; Viallet et al., 1987; Slijper et al., 2002 ; Bleuse et al., 2008; Remelius et al., 2008) ou encore au déconditionnement physique lié à l'avancement en âge ou à une longue période d'alitement (Gurfinkel et Elner, 1973; Bleuse et al., 2006). Ce type de stratégie d'atténuation des APA est également observé chez les sujets jeunes et bien portants lors de l'exécution d'un mouvement du membre supérieur (ou du membre inférieur) dans une situation d'instabilité posturale induite par une réduction de la taille de la base posturale. Il est à noter que dans ces dernières études, cette réduction avait lieu selon l'axe de la perturbation induite par le mouvement focal (Nouillot et al., 1992; Aruin et al., 1998; Yiou et al., 2007) et constituait donc une contrainte de nature « mécanique ». Ce type de stratégie d'atténuation des APA a également été mis en évidence chez les sujets jeunes et bien portant lors de situations de menace posturale (« postural threat »), i.e. lorsque les sujets devaient exécuter des mouvements de l'ensemble du corps au bord d'une plateforme placée au-dessus du sol (Adkin et al., 2002; Yiou et al., 2010). Dans chacune de ces situations, il a été proposé que la réduction (voire la suppression) des APA reflète l'existence d'une stratégie protectrice destinée à éviter l'effet perturbateur des APA (Nouillot et al., 1992;

Aruin et al., 1998; Nouillot et al., 2000 ; Adkin et al., 2002; Yiou et al., 2007; Remelius et al., 2008). Selon le concept de « capacité posturo-cinétique », cette stratégie d'atténuation des APA pourrait être, à son tour, responsable de la réduction de la performance focale observée dans ces conditions d'instabilité (Bazalgette et al., 1987; Bouisset, 1991).

Pris ensemble, les résultats de la présente étude et ceux mentionnés ci-dessus sur les effets de la fatigue sur les APA, sont en accord avec l'hypothèse selon laquelle les sujets jeunes et bien portants n'utilisent pas de stratégie protectrice d'atténuation des APA lorsque la capacité de production de force par le système postural est contrainte par des facteurs de nature « neurophysiologique ». Au contraire, ils semblent développer des APA plus longs, ce qui leur permet d'atteindre un niveau de force inertielle anticipatrice constant, et donc de maintenir une contre-perturbation posturale anticipatrice optimale. Encore une fois, cette stratégie posturale est rendue possible car la taille de la base posturale selon l'axe où s'exerce la perturbation posturale (axe antéro-postérieur dans notre expérience) demeure inchangée d'une condition expérimentale à l'autre.

5.2. Effet du changement d'appui (bipodal vs unipodal) sur le contrôle de l'équilibre médio-latéral (axe perpendiculaire au mouvement focal)

Les résultats de la présente étude montrent que, dans chaque condition d'appui, le tracé de l'accélération médio-latérale de la barre de poussée présente des oscillations de faible amplitude (voir **figure 9**). L'amplitude des oscillations médio-latérales est ≈ 10 fois plus faible que l'amplitude des oscillations antéro-postérieures. Comme il était attendu, compte tenu des consignes expérimentales, le mouvement focal est donc exécuté quasiment - mais non strictement - de façon symétrique par rapport au plan parasagittal. Les résultats montrent également qu'en condition UNIND, le mouvement focal induit des APA de très faible amplitude selon l'axe médio-latéral. Les APA selon cet axe sont quasiment inexistantes en condition UNID et BIP et sont statistiquement plus faibles qu'en condition UNIND. Ces résultats suggèrent donc l'existence d'un léger effet de la dominance posturale sur les APA médio-latéraux. La question de savoir si les APA observés en condition UNIND ont un rôle fonctionnel ou non reste posée.

Etant donné que la composante médio-latérale du mouvement focal est négligeable en comparaison à la composante antéro-postérieure (voir **Figures 9 et 10**), on pourrait s'attendre à

priori à ce que la perturbation de l'équilibre soit également négligeable selon l'axe médio-latéral en comparaison à l'axe antéro-postérieur. Or, les résultats montrent que la déviation maximale du tracé du déplacement du centre des pressions est seulement $\approx 2,5$ fois plus élevée selon l'axe antéro-postérieur (67 ± 5 mm, valeur moyenne ± 1 écart-type pour l'ensemble des conditions) que selon l'axe médio-latéral (27 ± 3 mm). La déviation maximale du tracé de l'accélération du centre de gravité est même plus élevée selon l'axe médio-latéral ($0,45 \pm 0,11$ m/s², valeur moyenne ± 1 écart-type pour l'ensemble des conditions) que selon l'axe antéro-postérieur ($0,29 \pm 0,12$ m/s²). Il semble donc que l'effet perturbateur de la composante médio-latérale du mouvement focal soit relativement important (en comparaison de la composante antéro-postérieure), et donc *potentiellement* déstabilisant.

5.3. Relation entre la performance focale et la taille de la base posturale

Zattara et Bouisset (1987) ont montré que la vitesse maximale d'une tâche de pointage unilatérale est plus faible en condition unipodale qu'en condition bipodale. Ce résultat a été confirmé lors de la flexion du membre inférieur, réalisée en condition unipodale ou bipodale (Nouillot et al., 1992). Les résultats de la présente étude montrent qu'il n'y a aucun effet significatif de la condition d'appui sur la vitesse maximale du mouvement focal. Il est probable que cette différence entre nos résultats et ceux de la littérature est due au degré d'asymétrie du mouvement focal. Le pointage vers une cible réalisé avec un seul membre supérieur, comme la flexion du membre inférieur, sont des mouvements hautement asymétriques par rapport à l'axe parasagittal du corps. Ce type de mouvement induit une perturbation posturale médio-latérale beaucoup plus importante que lors de la réalisation des mouvements symétriques. Par exemple, il a été montré que le mouvement de pointage vers une cible avec un seul membre induisait une variation maximale du tracé du déplacement du centre des pressions de l'ordre de 8 cm en condition bipodale (Yiou, 2005 ; Yiou et al., 2007). Dans notre étude, ce déplacement était de l'ordre de 3 cm dans les trois conditions d'appui, ce qui correspond à un pourcentage d'utilisation de la base posturale d'environ 27 % en condition unipodale. On peut estimer qu'une variation de 8 cm en condition unipodale correspondrait à un pourcentage d'utilisation de la base posturale d'environ 80 % (en supposant une largeur moyenne de pied de l'ordre de 10 cm). Or, il est généralement admis qu'un déplacement du centre des pressions au delà de 60% de la taille de la base posturale (ce qui correspond à la limite de la « zone de stabilité ») est susceptible d'induire un déséquilibre postural (e.g. Murray et al., 1975). Il est donc probable qu'en condition de pointage unilatéral réalisé en condition unipodale, les sujets réduisent leur vitesse de pointage afin

de minimiser le déplacement médio-latéral du centre des pressions. Une telle contrainte posturale sur la performance focale n'est pas présente dans notre situation expérimentale du fait que le mouvement focal soit symétrique et donc n'induit pas de dynamique médio-latérale importante.

Ainsi, les résultats de la présente étude complètent les études précédentes (Nouillot et al., 1992; Zattara et Bouisset, 1987; Yiou, 2005, Yiou et al., 2007) et suggèrent que la taille de la base posturale est un facteur limitant de la vitesse maximale du mouvement focal pour autant que le déplacement du centre des pressions associé est susceptible de dépasser la zone de stabilité posturale. Comme ce n'est pas le cas dans notre étude, la diminution de la performance focale n'était pas nécessaire en condition unipodale.

Article 2. L'exécution d'une tâche motrice mobilisant symétriquement les membres supérieurs induit-elle des ajustements posturaux symétriques?

Cette deuxième expérimentation a fait l'objet d'une publication dans la revue *Gait and Posture* (Mezaour, Yiou, et Le Bozec, 2009).

1. Résumé

Cette étude a testé l'hypothèse selon laquelle l'exécution d'une tâche motrice mobilisant les membres supérieurs de façon symétrique induit des ajustements posturaux asymétriques. Les sujets (N = 10) ont exécuté des séries de poussée bilatérale d'une barre horizontale en se tenant sur la jambe dominante, sur la jambe non dominante (conditions « unilatérales ») ou sur les deux jambes (condition « bipodale »). Pour chaque jambe, l'activité électromyographique intégrée (iEMG) toutes les 20 ms sur une période allant de 300 ms avant le début du mouvement volontaire (t_0) à 1000 ms après t_0 a été comparée entre les conditions unipodale et bipodale. Cette fenêtre temporelle comprend les ajustements posturaux « anticipateurs », « en ligne » et « correcteurs », c'est-à-dire des ajustements posturaux ayant lieu respectivement avant (APA), pendant (OPA), et après (APC) le mouvement volontaire. Au cours des APA, les résultats ont montré que, pour les deux jambes, la modification des conditions d'appui de bipodale à unipodale n'entraînait aucun changement d'iEMG au niveau des muscles posturaux enregistrés (*tibialis anterior*, *soleus*, *semitendinosus*, *rectus femoris*). En revanche, au cours des OPA, une augmentation précoce du niveau d'activité du *semitendinosus* de la jambe dominante et une augmentation tardive du niveau d'activité du *soleus* de la jambe non dominante étaient observées. Au cours des APC, une augmentation du niveau d'activité du *soleus*, du *tibialis anterior* et du *semitendinosus* de la jambe non dominante étaient détectées. En revanche, aucune modification du niveau d'activité de ces mêmes muscles n'était observée pour la jambe dominante. Ces résultats montrent que, chez les

sujets jeunes et bien portants, l'exécution d'une tâche motrice mobilisant les membres supérieurs de façon symétrique induit des ajustements posturaux asymétriques.

2. Introduction

Depuis les travaux pionniers de Belenkii et al. (1967), il est connu que le mouvement volontaire est précédé, accompagné et suivi de phénomènes dynamiques et électromyographiques qui surviennent dans l'ensemble des segments corporels posturaux. Ces phénomènes posturaux correspondent respectivement aux ajustements posturaux "anticipateurs" (APA), "en-ligne" (OPA) et "correcteurs" (APC) (Belenkii et al., 1967; Le Bozec et al., 2008). Il est généralement admis que le rôle fonctionnel de ces ajustements posturaux est de s'opposer à la perturbation de la posture et de l'équilibre induite par le mouvement focal (Belenkii et al., 1967; Cordo et Nashner, 1982; Bouisset et Zattara, 1987; Bouisset, 1991; Massion, 1992; Yiou et al., 2007; Yiou et al., 2009a). Une des caractéristiques importantes de ces ajustements posturaux est leur adaptabilité aux contraintes biomécaniques et neurophysiologiques appliquées au système postural, par exemple la réduction de la taille de la base posturale (Aruin et al., 1998; Yiou et al., 2007; Yiou et al., 2009b), la réduction de la surface de contact aux appuis (Aruin et al., 1998; Le Bozec et Bouisset, 2004a; Yiou et al., 2009b) ou encore la fatigue des muscles posturaux (Vuillerme et al., 2002; Le Bozec et Bouisset, 2004b ; Morris et Allison; 2006; Strang et Berg, 2007; Strang et al., 2008 ; Yiou et al., 2009a). Dans la littérature, les études portant sur l'analyse des propriétés adaptatives des ajustements posturaux utilisent, dans leur grande majorité, des paradigmes expérimentaux mobilisant les membres supérieurs de façon symétrique, par exemple la poussée isométrique bilatérale d'une barre (Le Bozec et Bouisset, 2004a,b), la tâche de saisie ou de relâchement de charge portée par les membres supérieurs (Aruin et al., 1998, 2003), l'extension ou la flexion des épaules ou des coudes (Slijper et Latash, 2000, Fujiwara et al., 2003 ; Strang et al., 2008) etc.

Dans ces études, l'analyse de l'activité électrique des muscles posturaux ne porte généralement que sur un seul hémicorps, le droit ou le dominant. Aussi, l'hypothèse de la symétrie de la réponse musculaire posturale induite par des contraintes biomécaniques et/ou neurophysiologiques est implicite. Or, la littérature atteste de la latéralisation des ajustements posturaux au cours de tâches motrices apparemment symétriques telles que « se lever pour se tenir debout » (Gilleard et al., 2008) ou encore lors de la locomotion établie (e.g. Ounpuu et Winter, 1989). Par ailleurs, les résultats d'une étude récente (Yiou et al., 2009b) ont mis en évidence que

la durée et l'amplitude des APA associés à l'exécution d'une tâche motrice mobilisant symétriquement les membres supérieurs (tâche de poussée bimanuelle d'une barre horizontale), étaient équivalentes lorsque les sujets se tenaient debout en appui unipodal (UNI) sur la jambe dominante ou sur la jambe non dominante. Dans cette étude, la durée des APA correspondait au délai entre le début de la variation des tracés mécaniques obtenus au moyen d'une plate-forme de forces et le début du mouvement volontaire, t_0 ; l'amplitude correspondait à l'accélération maximale du centre de gravité à l'instant t_0 . Comparée à la condition bipodale, l'amplitude des APA était équivalente et la durée des APA était deux fois plus importante. Cette augmentation de la durée des APA permettait aux sujets de développer des forces inertielles anticipatrices comparables en condition bipodale et unipodale. Ces résultats suggéraient donc l'existence d'une réponse musculaire posturale adaptée au changement des conditions d'appui. Les caractéristiques de cette réponse musculaire posturale n'étaient cependant pas quantifiées.

Aussi, l'objectif de cette étude est de tester l'hypothèse selon laquelle la réponse musculaire posturale induite par le changement des conditions d'appui de bipodal à unipodal est asymétrique et, plus spécifiquement, qu'elle dépend de la dominance des membres inférieurs. Des sujets jeunes et bien portants ont exécuté des séries de tâches de poussée bilatérale d'une barre horizontale vers une cible dans les trois conditions d'appui suivantes : appui bipodal et appui unipodal sur la jambe dominante et sur la jambe non dominante. Les caractéristiques *spatiales* et *temporelles* de la réponse musculaire posturale au changement d'appui ont été déterminées pour chaque jambe considérée isolément. Plus précisément, les muscles des membres inférieurs dont l'activité changeait avec les conditions d'appui, ainsi que les intervalles temporels (APA, OPA et/ou APC) durant lesquels ces changements survenaient, ont été identifiés. L'asymétrie de la réponse musculaire posturale sera conclue si les caractéristiques *spatiales* et/ou *temporelles* de la réponse musculaire posturale induites par le changement d'appui changent en fonction de la dominance des membres inférieurs.

3. Méthodes

3.1. Sujets

Dix sujets sains, tous de sexe masculin (âge moyen: 26 ± 6 ans ; masse moyenne: 71 ± 9 kg et taille moyenne: 174 ± 7 cm) ont donné leur consentement par écrit après avoir été informés de la nature et du but de l'expérience. Cette expérimentation est conforme aux normes établies par la déclaration d'Helsinki a reçu la permission du comité d'éthique local.

3.2. Procédure expérimentale

La tâche consistait à déplacer une barre horizontale de 2 kg avec les deux mains, à vitesse maximale et le plus symétriquement possible, vers une cible située en face du sujet dans le plan parasagittal (tâche de poussée symétrique; cf. **Figure 13**). La cible était une barre de bois flexible verticale (2 m de hauteur; 5 cm de largeur; 0,5 cm d'épaisseur) sur laquelle était positionnée, au niveau des épaules, une marque horizontale de 5 cm de largeur. Les sujets devaient positionner le centre de la barre de poussée sur cette marque. Dix essais ont été réalisés dans les trois conditions d'appui suivantes: 1/ appui unipodal sur la jambe dominante (UNI_D), 2/ appui unipodal sur la jambe non dominante (UNI_{ND}) et 3/ appui bipodal. Des tests classiques de dominance des membres inférieurs (Hoffman et al., 1998) ont été préalablement effectués. En condition bipodale, les sujets se tenaient debout, pieds nus avec le poids du corps uniformément réparti sur les deux jambes. En condition UNI_D et UNI_{ND} , l'orteil du pied suspendu était placé contre la malléole du pied d'appui.

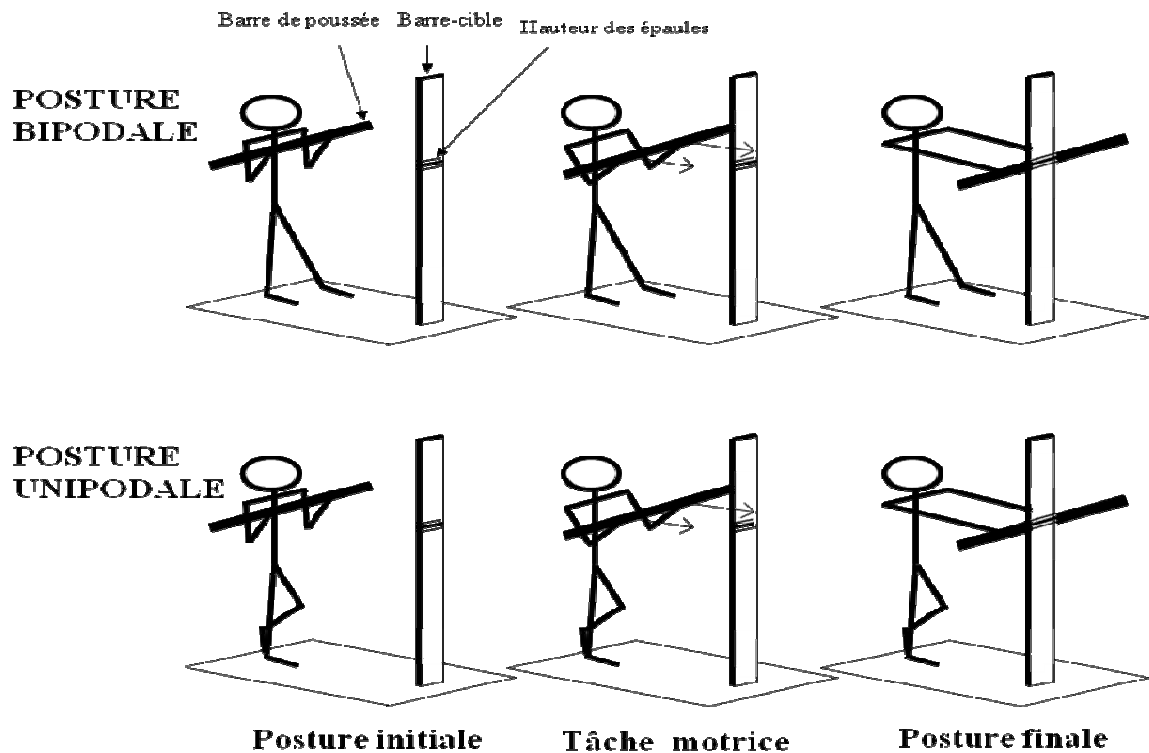


Figure 13: Représentation schématique de la tâche de poussée symétrique en condition bipodale et unipodale.

3.3. Enregistrements

L'activité électrique des *soleus*, *tibialis anterior*, *semitendinosus*, *rectus femoris* (muscles posturaux) et *deltoïdus anterior* (muscle focal, *primum movens*) a été enregistrée bilatéralement au moyen d'électrodes de surface (Biometrics Ltd; impédance: 10^{15} Ohms; distance inter-électrodes: 2 cm). L'augmentation visuelle de l'activité électromyographique du *deltoïdus anterior* correspond au « temps zéro », t_0 . Le signal électromyographique a été pré-amplifié (*1000) et filtré (bande passante comprise entre 15 et 450 Hz) avant d'être échantillonné à une fréquence de 1000 Hz. Un accéléromètre tri-axial (ENTRAN, $\pm 5g$) a été placé au centre de la barre à déplacer. Les signaux accélérométriques ont été échantillonnés à une fréquence de 250 Hz.

3.4. Traitement des signaux et variables expérimentales

Pour chaque jambe et chaque essai, le signal électromyographique a été redressé, puis intégré par intervalles de 20 ms sur une fenêtre temporelle allant de -1000 ms avant le début du mouvement volontaire (t_0) à t_0+1000 ms. Cette fenêtre temporelle inclue les APA (période

comprise entre t_0-300 ms et t_0+50 ms), les OPA (période comprise entre t_0+50 ms et la fin du mouvement volontaire) et les APC (période comprise entre la fin du mouvement volontaire et t_0+1000 ms). Cette fenêtre temporelle inclue également la phase de maintien postural statique (période allant de t_0-1000 ms à t_0-300 ms). Pour chaque essai, la valeur moyenne de l'activité électromyographique intégrée (iEMG) par intervalles de 20 ms a été calculée sur une période comprise entre t_0-1000 ms et t_0-500 ms. Cette valeur moyenne (iEMG_{QS}) est représentative du niveau d'activité musculaire au cours du maintien postural statique sur un intervalle de 20 ms. Cette valeur a été systématiquement retirée de chacune des valeurs d'iEMG obtenues sur la fenêtre temporelle complète (fenêtre comprise entre t_0-1000 ms et t_0+1000 ms). Les valeurs d'activité iEMG ainsi obtenues ont été ensuite normalisées par rapport à la valeur d'iEMG_{QS} calculée en condition UNI. Une normalisation effectuée par rapport à la valeur d'iEMG_{QS} calculée en condition BIP n'aurait pas donnée de résultats différents.

La vitesse de la barre a été obtenue par simple intégration du signal accélérométrique. La performance focale a été estimée au moyen des indices suivants : vitesse maximale antéro-postérieure de la barre de poussée et durée du mouvement focal, correspondant au délai entre t_0 et l'instant où la vitesse antéro-postérieure s'annule (fin du mouvement volontaire). Le degré de symétrie du mouvement focal a été évalué au moyen de la vitesse médio latérale de la barre (V_{ML}). Le mouvement focal est considéré comme strictement symétrique si $V_{ML} = 0$.

3.5. Statistiques

Pour chaque jambe, une ANOVA à mesures répétées est réalisée sur les variables iEMG avec la condition d'appui (unipodal vs bipodal) et le temps (fenêtres temporelles de 20 ms) comme facteurs intra-sujets. En cas de différence significative ($P < 0,05$), le test *post hoc* de Tukey a été utilisé.

4. Résultats

L'analyse visuelle des **Figures 14** et **15** montre que le décours temporel des tracés électromyographiques est globalement similaire en condition unipodale et bipodale, pour la jambe dominante et la jambe non dominante. La tâche motrice entraîne une activité électromyographique

phasique qui débute systématiquement avant t_0 ; autrement dit, la tâche de poussée symétrique génère des APA.

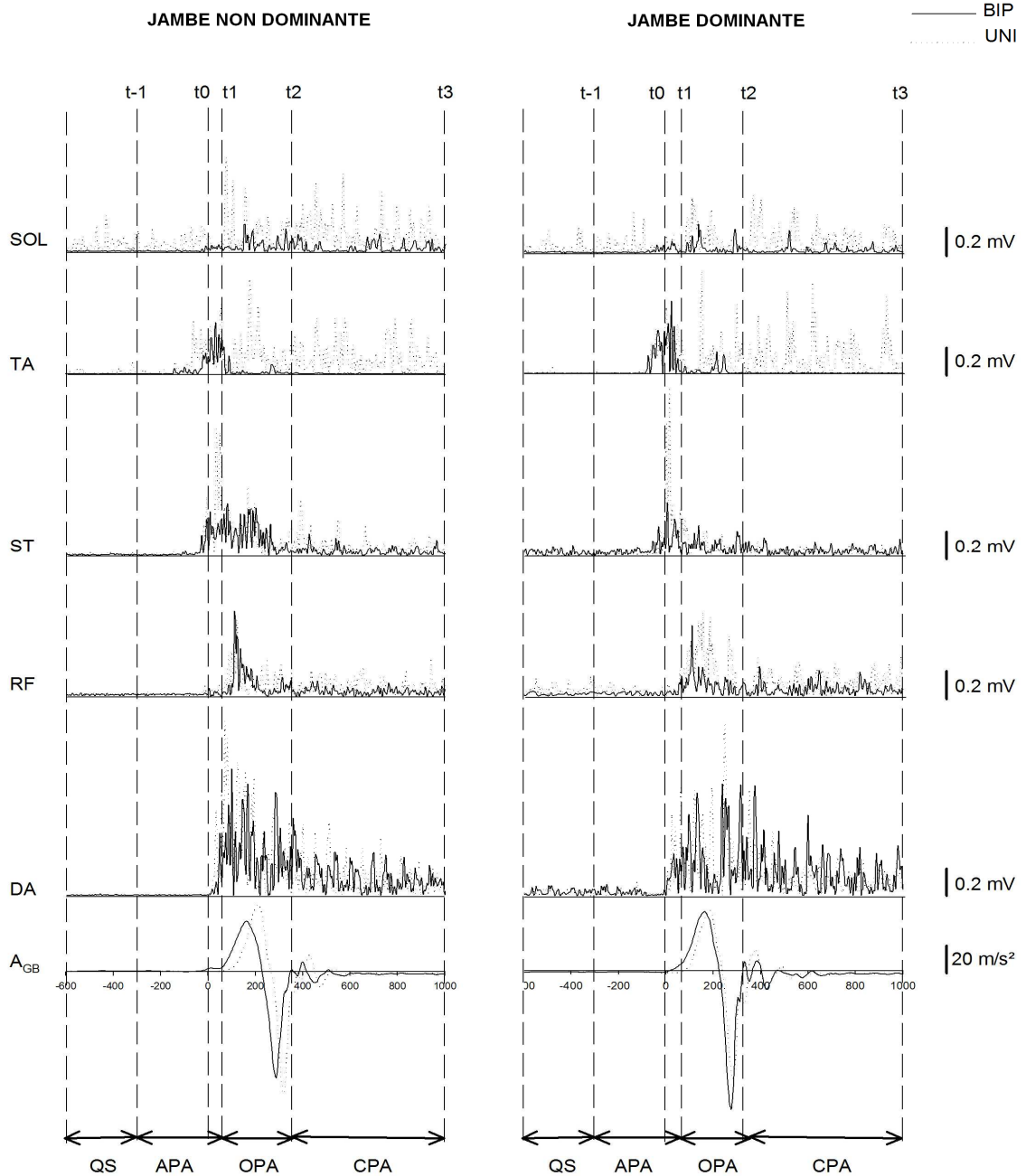


Figure 14: Décours temporel des tracés électromyographiques et accélération antéro-postérieure de la barre de poussée (A_{GB}) en condition unipodale (traits pointillés) et bipodale (traits pleins). SOL, TA, ST, RF, DA : respectivement *soleus*, *tibialis anterior*, *semitendinosus*, *rectus femoris* et *deltoïdus anterior*. Ces tracés sont obtenus au cours d'un essai

représentatif. Graphiques de droite: jambe dominante ; graphiques de gauche: jambe non dominante. Les tracés sont synchronisés par rapport au début du mouvement volontaire ($t_0 = 0$). $t_1 = t_0 - 300$ ms ; $t_2 = t_0 + 50$ ms ; $t_3 = t_0 + 1000$ ms. QS, APA, OPA, APC : respectivement phase de maintien postural statique, ajustements posturaux « anticipateurs », « en-ligne » et « correcteurs ».

L'analyse statistique a montré qu'il n'y a pas d'effet significatif de la condition d'appui (unipodal vs bipodal) sur le niveau d'activité des muscles posturaux de la jambe dominante et de la jambe non dominante au cours des APA (avec $P > 0,05$ pour chaque muscle). En revanche, au cours des OPA, l'analyse statistique a révélé un effet significatif de la condition d'appui sur le niveau d'activité du *semitendinosus* de la jambe dominante ($F [1,9] = 6,97$; $P < 0,05$; **Figure 15**). Les tests *post hoc* ont montré que, pour ce muscle et cette jambe, chacune des valeurs d'iEMG est significativement plus élevée en condition UNI_D qu'en condition BIP sur une période temporelle allant de $t_0 + 80$ ms à $t_0 + 140$ ms (avec $0,029 < P < 0,047$). En revanche, il n'y a aucun effet significatif de la condition d'appui sur le niveau d'activité des autres muscles posturaux (*soleus*, *tibialis anterior*, *rectus femoris*).

Pour la jambe non dominante, l'analyse statistique a révélé un effet très significatif de la condition d'appui sur le niveau d'activité du *soleus* au cours des OPA ($F [1,9] = 11,87$; $P < 0,01$). Les tests *post hoc* ont montré que, pour ce muscle et cette jambe, chacune des valeurs d'iEMG est significativement plus élevée en condition UNI_{ND} qu'en condition BIP sur une période temporelle allant de $t_0 + 200$ ms à $t_0 + 240$ ms (avec $0,005 < P < 0,008$). En revanche, il n'y a aucun effet significatif de la condition d'appui sur le niveau d'activité des autres muscles posturaux (*semitendinosus*, *tibialis anterior*, *rectus femoris*).

Au cours des APC, l'analyse statistique a révélé un effet respectivement significatif, très significatif et hautement significatif de la condition d'appui sur le niveau d'activité du *semitendinosus* ($F [1,9] = 8,19$; $P < 0,05$), du *tibialis anterior* ($F [1,9] = 18,87$; $P < 0,01$) et du *soleus* ($F [1,9] = 29,79$; $P < 0,001$) de la jambe non dominante. Les tests *post hoc* ont montré que chacune des valeurs d'iEMG est significativement plus élevée en condition UNI_{ND} qu'en condition BIP sur une période temporelle allant de $t_0 + 320$ ms à $t_0 + 360$ ms pour le *semitendinosus* (avec $0,00006 < P < 0,0002$), de $t_0 + 400$ ms à $t_0 + 760$ ms pour le *tibialis anterior* (avec $0,016 < P < 0,019$), et de $t_0 + 460$ ms à $t_0 + 600$ ms pour le *soleus* (avec $0,01 < P < 0,035$).

En revanche, il n'y a aucun effet significatif de la condition d'appui sur le niveau d'activité des muscles posturaux de la jambe dominante au cours des APC.

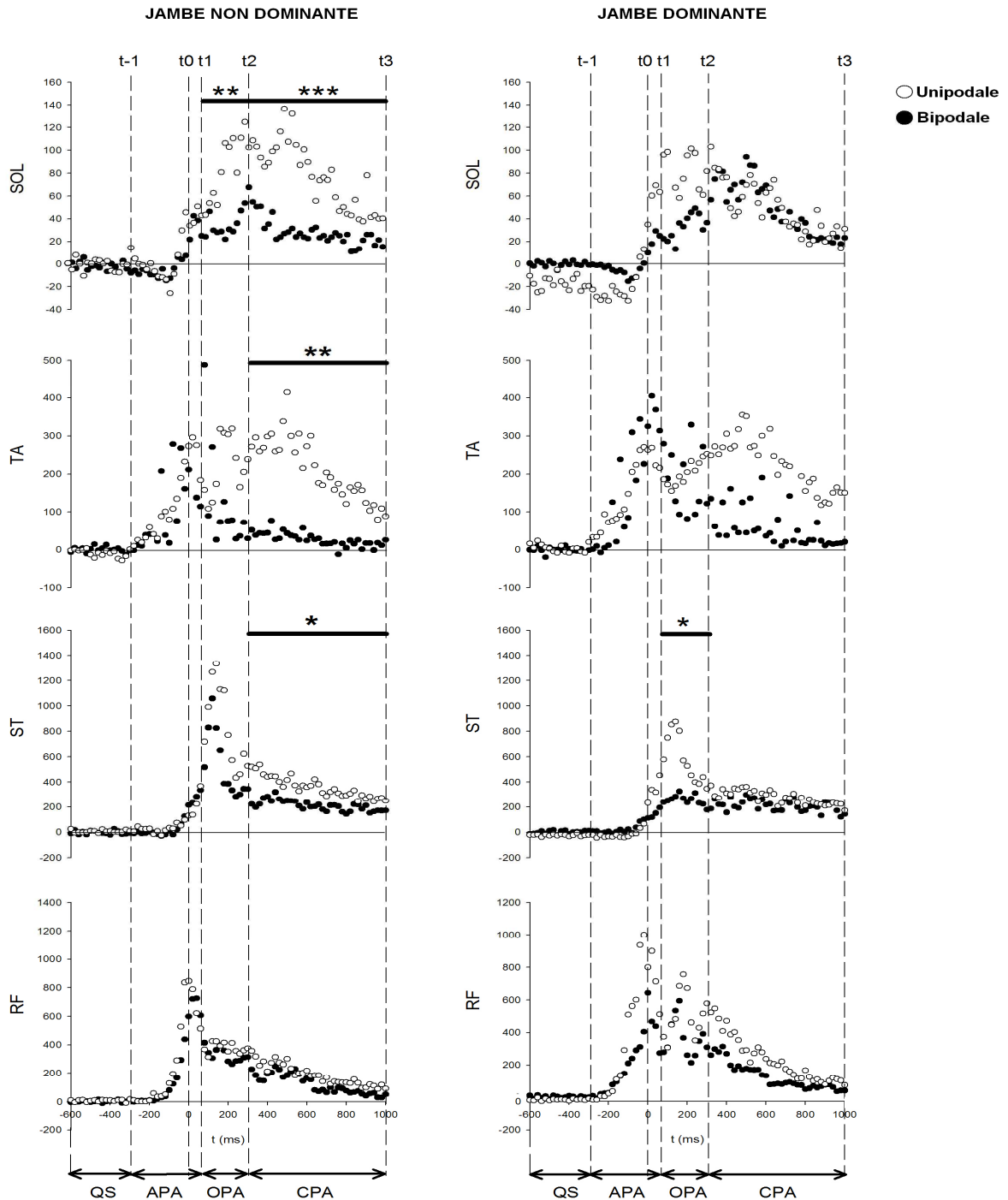


Figure 15: Comparaison du niveau d'activation des muscles posturaux par intervalle de 20 ms en condition unipodale (cercles vides) et bipodale (cercles pleins). SOL, TA, ST, RF, DA : respectivement *soleus*, *tibialis anterior*, *semitendinosus*, *rectus femoris* et *deltoïdus anterior*. Graphiques de droite: jambe dominante ; graphiques de gauche : jambe non dominante.

Chaque cercle représente le niveau d'activation musculaire moyen (tous sujets confondus) calculé sur un intervalle de 20 ms. Ces tracés sont synchronisés par rapport à t0. Les traits horizontaux épais indiquent les fenêtres temporelles où une différence significative entre les conditions d'appui (UNI vs BIP) est détectée par l'ANOVA. *: P < 0,05 ; **: P < 0,01 ; *** : P < 0,001. QS, APA, OPA, APC : respectivement phase de maintien postural statique, ajustements posturaux « anticipateurs », « en-ligne » et « correcteurs ».

Finalement, aucun effet significatif de la condition d'appui sur la vitesse maximale antéro-postérieure de la barre et sur la durée du mouvement (229 ± 15 ms, moyenne toutes conditions confondues) n'a été observé. Les différences d'amplitude et de timing d'activation des muscles posturaux entre les deux membres inférieurs ne peuvent donc être attribuées à une différence de performance focale. Par ailleurs, la vitesse antéro-postérieure maximale de la barre (3,8 m/s, moyenne toutes conditions confondues) est environ 20 fois plus élevée que la vitesse maximale médio-latérale (0,18 m/s). Le mouvement focal de poussée peut donc être considéré comme symétrique.

5. Discussion

Cette étude se proposait de tester l'hypothèse selon laquelle la réponse musculaire posturale induite par le changement des conditions d'appui de bipodal à unipodal est asymétrique et, plus spécifiquement, qu'elle dépend de la dominance des membres inférieurs. Les résultats ont montré que, pour les deux jambes, la modification des conditions d'appui n'entraînait aucun changement significatif du niveau d'activité anticipateur des muscles posturaux enregistrés. En revanche, au cours des OPA, une augmentation *précoce* du niveau d'activité du *semitendinosus* de la jambe dominante (survenant 40 ms après le début des OPA) et une augmentation *tardive* du niveau d'activité du *soleus* de la jambe non dominante (survenant 160 ms après le début des OPA) étaient observées. Au cours des APC, une augmentation du niveau d'activité du *soleus*, du *tibialis anterior* et du *semitendinosus* de la jambe non dominante était détectée. En revanche, aucune modification du niveau d'activité de ces mêmes muscles n'était observée pour la jambe dominante.

Il est connu que l'amplitude et la durée des ajustements posturaux dépendent de la performance focale (Bouisset, 1991; Le Bozec et Bouisset, 2004a ; Yiou et al., 2007). Dans la présente étude, les différences observées entre les deux jambes ne peuvent cependant être attribuées à une performance focale différente puisque la vitesse maximale de la barre de poussée et la durée du mouvement focal restaient inchangées entre les conditions expérimentales.

5.1. Contrôle de l'équilibre en condition unipodale vs bipodale

Nos résultats montrent que le changement des conditions d'appui entraîne, au niveau de chaque membre inférieur, une élévation significative du niveau d'activité du système musculaire postural. Résultat attendu puisque, lors d'une étude précédente (Yiou et al., 2009b), nous avons montré que la perturbation de l'équilibre postural associée à l'exécution de la poussée symétrique (estimée en termes d'accélération maximale du centre de gravité et de déplacement maximal du centre des pressions au cours du mouvement), était significativement plus faible en condition unipodale qu'en condition bipodale alors que la performance focale restait identique. Nous avons suggéré que ce résultat témoignait de l'existence d'un contrôle de l'équilibre plus « étroit » en situation de stabilité posturale précaire.

Nos résultats montrent également que l'augmentation du niveau d'activité du système musculaire postural survient, selon la jambe considérée, au cours des OPA et/ou au cours des APC. L'absence de modification du niveau d'activité des muscles posturaux au cours des APA n'était pas un résultat attendu puisque nous avons précédemment montré que la durée des APA associés à la tâche de poussée symétrique était significativement plus longue en condition unipodale (UNI_D et UNIN_{ND}) qu'en condition bipodale (Yiou et al., 2009b). Cet allongement de la durée des APA en condition unipodale était nécessaire pour générer un niveau de force inertielle anticipatrice équivalent à la condition bipodale et, par là même, pour atteindre une contre-perturbation posturale anticipatrice équivalente. Compte tenu des ces derniers résultats, nous nous attendions donc à ce que le niveau d'activation des muscles posturaux soit supérieur en condition unipodale qu'en condition bipodale au tout début de la phase anticipatrice; ce qui n'était pas le cas. Toutefois, il est à noter que cette dernière étude ne se basait que sur des enregistrements cinétiques obtenus au moyen d'une plate-forme de forces; aucun enregistrement électromyographique n'était réalisé. Il est donc probable que l'augmentation de la durée des APA « cinétique » en condition unipodale est due à une activation précoce de muscles posturaux autres

que ceux enregistrés dans la présente étude. Les muscles du tronc, dont l'activation est connue pour être anticipatrice au cours de la tâche de poussée symétrique (Yiou et al., 2009a), pourraient être candidats à cette augmentation de durée.

Les résultats de la présente étude complètent ceux de nos deux études précédentes (Yiou et al., 2009a,b). En particulier, ils montrent que le contrôle de l'équilibre en condition posturale instable (UNI_D et UNI_{ND}) n'implique pas uniquement un allongement de la durée des APA, mais implique également une augmentation du niveau d'activité du système musculaire postural, et ce, au cours des OPA et/ou des APC. Ces résultats devraient être pris en considération dans les études portant sur l'adaptabilité des ajustements posturaux aux contraintes biomécaniques ou physiologiques imposées au système postural, lesquelles ne portent généralement que sur l'analyse de la phase anticipatrice.

5.2. Asymétrie de la réponse musculaire posturale au changement d'appui

Nos résultats montrent également que les caractéristiques spatiales et temporelles de la réponse musculaire posturale au changement d'appui diffèrent selon la jambe considérée (dominante ou non dominante). Cette réponse musculaire est donc asymétrique. Plus spécifiquement, ils mettent en évidence un effet de la dominance des membres inférieurs sur la stratégie de contrôle de l'équilibre:

- un contrôle « précoce » de la musculature de la hanche pour la jambe dominante, mis en évidence par l'augmentation significative du niveau d'activité du *semitendinosus* au tout début des OPA;
- un contrôle « tardif » de la musculature de la hanche *et* de la cheville pour la jambe non dominante, mis en évidence par l'augmentation significative du niveau d'activité du *semitendinosus*, du *soleus* et du *tibialis anterior* vers la fin des OPA ou au cours des APC.

Si nous nous référons aux stratégies posturales bien connues de « cheville » et de « hanche » (Horak et Nashner, 1986), il semblerait que le système postural favorise - du moins pour la tâche motrice de poussée symétrique utilisée dans notre étude - une stratégie « précoce » de hanche pour la jambe dominante, et une combinaison de stratégie « tardive » de hanche *et* de cheville pour la

jambe non dominante. Le maintien de l'équilibre nécessiterait donc un niveau d'activation du système musculaire postural plus important en condition UNI_{ND} qu'en condition UNI_D .

La question de l'efficacité de ces deux types de stratégie posturale se pose. Les résultats de l'étude de Yiou et al. (2009b), combinés à ceux de la présente étude, révèlent que la perturbation de l'équilibre postural induite par la tâche de poussée symétrique (évaluée par l'accélération maximale du centre de gravité et le déplacement maximal du centre des pressions), de même que la vitesse antéro-postérieure maximale et la durée du mouvement focal, ne sont pas significativement différentes en condition UNI_D et UNI_{ND} . Il semblerait donc qu'un niveau d'activation plus important du système musculaire postural soit nécessaire pour atteindre une contre-perturbation posturale et une performance focale équivalentes en condition UNI_D et UNI_{ND} . Autrement dit, nos résultats suggèrent que les stratégies musculaires développées au niveau de la jambe dominante et de la jambe non dominante sont également efficaces pour contrebalancer l'effet perturbateur du mouvement focal et assurer une performance focale optimale ; la stratégie musculaire développée par la jambe non dominante (combinaison des stratégies de hanche et de cheville) serait cependant moins « économique », en terme énergétique, que celle développée par la jambe dominante (stratégie de hanche uniquement).

Ces derniers résultats contrastent avec ceux d'Ounpuu et Winter (1989) obtenus lors de la marche établie chez l'adulte sain. Ces auteurs ont montré que le niveau d'activation des fléchisseurs plantaires de la jambe dominante était plus élevé que celui de la jambe non dominante, alors que la cinématique articulaire restait équivalente. Les auteurs en ont conclu que l'hémicorps dominant génère plus d'énergie que l'hémicorps non dominant. Pris ensemble, nos résultats et ceux de la littérature suggèrent donc que la manifestation de la dominance des membres inférieurs sur le contrôle postural dépend de la tâche motrice considérée.

**B. Effets de la fatigue posturale sur
l'organisation posturo-cinétique
d'une tâche de poussée bimanuelle
dynamique**

Article 3. Effet de la fatigue posturale induite par des contractions isométriques de haute intensité sur les ajustements posturaux et le maintien postural lors de l'exécution d'une tâche de poussée bimanuelle dynamique

Cette troisième expérimentation a fait l'objet d'une publication dans la revue *Gait and Posture* (Yiou, Heugas, Mezaour, et Le Bozec, 2009).

1. Résumé

Le but de cette étude est de tester l'effet de la fatigue des membres inférieurs induite par des séries de contractions isométriques de haute intensité sur les ajustements posturaux et le maintien postural. Sept sujets ont déplacé avec les deux mains une barre horizontale à vitesse maximale en direction d'une cible (tâche symétrique de poussée bimanuelle) avant et après un protocole destiné à fatiguer les muscles de la partie dorsale des deux membres inférieurs. Ce protocole impliquait des séries de contractions isométriques des ischio-jambiers réalisées à 60 % de la force maximale volontaire. Les variations angulaires des articulations posturales (cheville, genou, hanche, rachis), le mouvement de la barre de poussée, ainsi que l'activité électrique des muscles posturaux et focaux, ont été enregistrés. L'activité électromyographique des muscles posturaux a été intégrée toutes les 20 ms sur une période allant de 400 ms avant le début du mouvement volontaire (t_0) à 400 ms après t_0 . Cette activité a été comparée avant et après le protocole de fatigue. Cette fenêtre temporelle a été choisie de façon à inclure les ajustements posturaux «anticipateurs», «en ligne» et «correcteurs», c'est-à-dire les ajustements posturaux ayant lieu respectivement avant (APA), pendant (OPA) et après (APC) l'exécution du mouvement volontaire. Contrairement à la littérature, les résultats ont montré que le protocole de fatigue n'avait pas d'incidence sur la latence d'activation des muscles posturaux, ni sur le niveau d'activation des muscles posturaux enregistrés et ce, quelle que soit la fenêtre temporelle

considérée (APA, OPA ou APC). Il est proposé que l'effet de la fatigue sur les ajustements posturaux est dépendant de l'«adéquation» entre les unités motrices fatiguées et les unités motrices recrutées au cours des ajustements posturaux. L'élévation de l'intensité des contractions isométriques au cours du protocole de fatigue n'augmenterait donc pas nécessairement les effets de fatigue sur le contrôle postural mis en évidence lors de contractions isométriques de plus faible intensité. Cette hypothèse se base sur le « principe de la taille » (Henneman et al., 1965) selon lequel le recrutement des unités motrices au cours d'une contraction musculaire isométrique ou dynamique, s'effectue de façon ordonnée avec les unités motrices lentes et résistantes à la fatigue (unités motrices de type I, sollicitées au cours du maintien postural) recrutées avant les unités motrices rapides et hautement fatigables (unités motrices de type II, sollicitées pour des niveaux de contractions élevés). Ainsi, selon cette hypothèse, les unités motrices II seraient les unités motrices principalement affectées par le protocole de fatigue et ne seraient pas recrutées au cours des APA, OPA et APC.

2. Introduction

La question de savoir comment les APA sont modulés suite à la fatigue des muscles posturaux est un thème émergent de la littérature (Allison et Henry, 2002; Chabran et al., 2002; Vuillerme et al., 2002; Le Bozec et Bouisset, 2004b; Morris et Allison, 2006; Strang et Berg, 2007). Dans ces études, la fatigue posturale est considérée comme une contrainte de nature « neurophysiologique » à laquelle le système nerveux central doit s'adapter pour réaliser le mouvement volontaire efficacement. Ces études ont montré de façon récurrente que la perte d'efficacité mécanique du ou des muscles posturaux fatigués était compensée par des APA plus précoces. Il a été proposé que, grâce à cette adaptation posturale anticipatrice, la stabilité de l'équilibre pouvait rester inchangée au cours du mouvement (Strang et Berg, 2007 ; Kanekar et al., 2008).

Bien qu'importantes, ces études procuraient une vision incomplète des effets de la fatigue sur le contrôle postural au cours du mouvement volontaire, et ce, pour les raisons suivantes :

1) Dans la majorité de ces études, la fatigue posturale était systématiquement induite par des contractions isométriques de faible intensité. Par exemple, des séries de contractions isométriques à 30 % de la force maximale volontaire (FMV) ont été utilisées pour fatiguer les extenseurs du coude (considérés comme les muscles posturaux durant la flexion/extension du poignet; Chabran et al., 2002), des séries de contractions isométriques à 10 % FMV ont été utilisées pour fatiguer les ischio-jambiers (Vuillerme et al., 2002), des séries de contractions isométriques à 35 % FMV ont été utilisées pour fatiguer les muscles du dos et des membres inférieurs (Strang et Berg, 2007). Or, au cours des activités quotidiennes ou sportives, des niveaux de contractions isométriques élevés (≥ 60 % FMV) peuvent être atteints. A notre connaissance, seule une étude a testé les effets d'une série de contractions isométriques de haute intensité (60 % de la FMV des extenseurs du tronc) sur les APA d'une tâche motrice mobilisant les membres supérieurs (Allison et Henry, 2002). Cependant, comme ces auteurs le soulignent, la puissance statistique des tests statistiques utilisés était faible au vu de la petite taille de l'échantillon utilisé (4 sujets), et également en raison de la grande variabilité des résultats. De plus, le niveau d'activation anticipatrice des muscles fatigués n'a pas été quantifié dans cette étude.

Aussi, le premier objectif de cette étude est de répondre à la question de savoir si les effets de la fatigue sur les ajustements posturaux et la performance motrice sont exacerbés ou, au contraire, s'ils sont atténués lorsque la fatigue est induite par des contractions isométriques de haute intensité. En accord avec cette dernière hypothèse, Gantchev (1990) a montré que le niveau d'activation du *triceps surae* n'était pas modifié en posture debout consécutivement à un exercice de « tip-toes » (montée sur la pointe des pieds) exécuté jusqu'à épuisement. Pour interpréter ce résultat, cet auteur a proposé que les unités motrices nécessaires au maintien de la posture debout (unités motrices à faible seuil et non fatigables) n'étaient probablement pas celles recrutées au cours de l'exercice fatigant.

2) Deuxièmement, les études sur les effets de la fatigue sur le contrôle postural au cours de tâches motrices dynamiques portaient exclusivement sur l'activité musculaire au cours des APA. Cette période ne représente qu'un aspect limité de l'activité posturale. Les muscles posturaux sont en effet fortement activés au cours du mouvement volontaire (« on-line postural adjustments », OPA) et après l'exécution du mouvement volontaire (« ajustements posturaux correcteurs » ou « corrective postural adjustments », CPA) (Bouisset et Zattara, 1987). La fatigue pourrait, *a priori*, influencer indépendamment l'activité des muscles posturaux au cours de chacune de ces fenêtres temporelles. Notre second objectif est de répondre à la question de savoir si l'activité musculaire au cours des OPA et des APC est sensible à la fatigue induite par une série de contractions isométriques de haute intensité.

3) Enfin, les études sur les effets de la fatigue sur les APA se sont exclusivement focalisées sur l'influence de la fatigue sur la stabilité de l'équilibre postural, quantifiée au moyen de mesures relatives au déplacement du centre des pressions (e.g. Strang et Berg, 2007; Kanekar et al., 2008). Ces études n'ont pas examiné l'influence de la fatigue sur la posture, laquelle peut être définie comme la position relative des segments corporels les uns par rapport aux autres (Paillard, 1976). Or, il est classiquement admis que l'équilibre postural et le maintien postural sont des phénomènes distincts qui pourraient être contrôlés indépendamment (Bouisset, 1991; Massion, 1992). Ainsi, notre troisième objectif est de tester l'effet de la fatigue posturale induite par des contractions isométriques de haute intensité sur le maintien postural.

Cette étude examine les effets de la fatigue posturale induite par des contractions isométriques de haute intensité (60% FMV des ischio-jambiers) sur l'activité musculaire posturale

au cours des APA, OPA et APC associés à un mouvement rapide du bras et sur le maintien postural. Selon notre hypothèse, les effets de la fatigue sur les ajustements posturaux et sur le maintien postural dépendent de l'adéquation entre les unités motrices fatiguées au cours du protocole de fatigue et les unités motrices recrutées au cours des ajustements posturaux. Par conséquent, l'augmentation de l'intensité des contractions isométriques fatigantes ne devrait pas nécessairement exacerber les effets de la fatigue sur le contrôle postural mis en évidence lors de contractions isométriques de faible intensité.

3. Méthodes

3.1. Sujets

Sept sujets jeunes et bien portants (sexe masculin ; âge moyen: 28 ± 6 ans; masse moyenne: 69 ± 9 kg) ont participé à l'expérience qui a été approuvée par le comité d'éthique local et conduite en accord avec la déclaration d'Helsinki.

3.2. Procédure expérimentale

En posture initiale, les sujets étaient debout en appui bipodal et tenaient dans leurs mains une barre horizontale (« barre de poussée », 2 kg) au niveau des épaules. Les pieds étaient nus et écartés de la largeur des hanches, et le poids était réparti uniformément sur les deux jambes. La tâche consistait à déplacer une barre horizontale de 2 kg avec les deux mains, à vitesse maximale et le plus symétriquement possible, vers une cible située en face du sujet dans le plan parasagittal (tâche de poussée symétrique; **Figure 16**). Chaque mouvement était exécuté en réponse à un signal sonore en situation auto-initiée. La cible était une barre de bois flexible verticale (2 m de hauteur; 5 cm de largeur; 0,5 cm d'épaisseur) sur laquelle était positionnée, au niveau des épaules, une marque horizontale de 5 cm de largeur. Les sujets devaient positionner le centre de la barre de poussée sur cette marque. Le regard était dirigé vers cette marque. En posture finale, les sujets devaient garder leurs bras tendus pendant approximativement 3 secondes.

Dix essais ont été exécutés dans chacune des deux conditions expérimentales suivantes:

1) en condition « non fatigue », le mouvement était exécuté dans un état musculaire normal ;

2) en condition « fatigue », le mouvement était exécuté après un protocole destiné à épuiser les muscles dorsaux des deux cuisses.

Deux essais à vide étaient réalisés dans chaque condition (non enregistrés). Un temps de repos de 15 secondes étant imposé entre les essais pour éviter la fatigue des membres supérieurs.

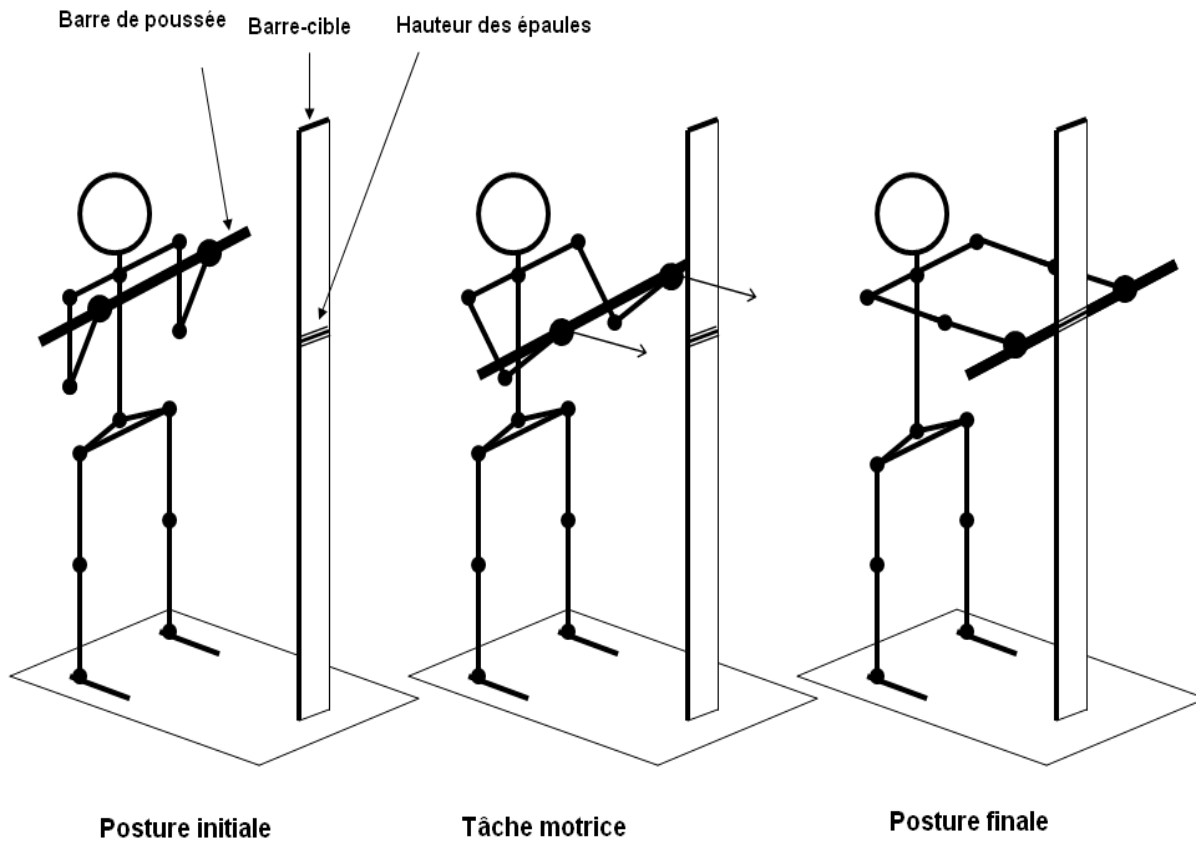


Figure 16: Représentation schématique de la tâche de poussée bimanuelle vers une cible verticale, de la posture initiale et de la posture finale, en condition bipodale.

3.3. Protocole de fatigue

Au cours du protocole de fatigue, les sujets étaient allongés sur le ventre sur un appareil communément utilisé en body-building (« hamstring curl ») pour renforcer les muscles dorsaux de la jambe (ischio-jambiers). Avant le protocole de fatigue, les sujets se sont échauffés sur un ergocycle pendant 10 min à vitesse modérée puis exécutaient 10 flexions/extensions du genou sur l'appareil sans charge additionnelle. La charge maximale pouvant être maintenue avec les genoux fléchis à 120° était alors évaluée (180° correspondant à une extension complète du genou). La charge maximale correspondait à la charge la plus élevée pouvant être maintenue avec les deux jambes au cours de trois essais successifs de 3 secondes séparés par une minute de repos

(contraction isométrique). Puis, des séries de contractions isométriques de 30 secondes avec une charge correspondant à 60 % de la charge maximale (séries fatigantes), suivies immédiatement de 30 secondes de repos, étaient répétées jusqu'à ce que le niveau de fatigue requis soit atteint. La charge maximale était alors évaluée à nouveau. Puis, les sujets exécutaient immédiatement la tâche expérimentale (le délai entre la fin des séries fatigantes et le premier essai de poussée était inférieur à 10 secondes). Durant le protocole de fatigue, l'angle de flexion du genou était contrôlé en ligne par les sujets sur un écran d'ordinateur grâce à un signal délivré par un électrogoniomètre (Penny Giles, $\pm 1^\circ$ de précision). Une alarme était émise lorsque cet angle dépassait 120 degrés. Les sujets étaient alors fortement encouragés à corriger l'angle de flexion des genoux. Le niveau de fatigue requis était atteint lorsque les sujets ne pouvaient plus maintenir cet angle pendant 15 secondes consécutives. Malgré de forts encouragements, les sujets interrompaient eux mêmes les séries fatigantes avant la fin de cette fenêtre temporelle.

3.4. Enregistrements

Au cours du protocole de fatigue et de la tâche de poussée bimanuelle, l'activité électrique du *semitendinosus*, *soleus*, *erector spinae*, enregistré au niveau de la vertèbre lombaire L3 (muscles posturaux) et du *deltoidus anterior* (*primum movens* du mouvement focal) était enregistrée avec des électrodes de surface bipolaires qui sont restées au même endroit pendant toute la durée de l'expérience. L'activité du *biceps femoris* était aussi enregistrée, mais puisque son comportement lors du protocole de fatigue et de la tâche expérimentale était similaire à celui du *semitendinosus* (ces deux muscles sont des *primum movens* de la flexion du genou), son activité n'a pas été rapportée. Ces muscles posturaux ont été choisis parce qu'ils étaient tous activés au cours des séries fatigantes (le *semitendinosus* était le plus intensément activé) et pouvaient donc être potentiellement affectés par le protocole de fatigue. La variation du tracé de l'activité électromyographique du *deltoidus anterior* correspondait au « temps zéro », t_0 . Le signal électromyographique a été pré-amplifié (*1000) et filtré (bande passante comprise entre 15 et 450 Hz) avant d'être échantillonné (1000 Hz).

Les mouvements du tronc, de la hanche, du genou et de la cheville au cours de la tâche de poussée bimanuelle ont été détectés au moyen d'électrogoniomètres mono-axiaux (Penny Giles, $\pm 1^\circ$ de précision) placés sur les segments corporels adéquats. Pour simplifier l'analyse des résultats, nous avons considéré que la posture et la tâche de poussée bimanuelle étaient symétriques par

rapport au plan parasagittal du corps. Par conséquent, l'activité électromyographique et la cinématique articulaire n'ont été enregistrées que du côté droit du corps. Un accéléromètre mono-axial (axe actif dans le sens antéro-postérieur) a été fixé au milieu de la barre de poussée. Les signaux accélérométriques et goniométriques ont été échantillonnés à 250 Hz.

3.5. Traitement des signaux et variables expérimentales

Les signaux électromyographiques de chaque essai ont été rectifiés et intégrés par intervalles temporels de 20 ms allant de $t_0 - 400$ ms à $t_0 + 400$ ms. Les APA, OPA et APC sont définis sur des périodes temporelles allant respectivement de $t_0 - 200$ ms à $t_0 + 50$ ms (Massion, 1992), de $t_0 + 50$ ms à la fin de la tâche de poussée bimanuelle (t_1 , moment où le tracé de la vitesse de la barre de poussée revient à zéro) et de t_1 à $t_0 + 400$ ms. La fin des APC coïncidait avec le moment où le niveau d'activation des muscles posturaux devenait visuellement stable.

L'activité électromyographique intégrée (EMGi) obtenue au cours du maintien postural statique (ou activité de base) a été soustraite aux valeurs d'EMGi obtenues durant chaque période de 20 ms de la fenêtre temporelle considérée (- 400 ms/+ 400 ms). Cette activité de base a été obtenue en faisant la moyenne de l'EMGi sur 10 périodes successives de 20 ms comprises entre 400 et 200 ms avant t_0 . Pour normaliser le signal électromyographique, chaque EMGi obtenue durant la fenêtre temporelle [- 400 ms/+ 400 ms] a été divisée par l'activité de base (Vuillerme et al., 2002; Morris et Allison, 2006; Strang et Berg, 2007).

Pour vérifier que la fatigue avait effectivement lieu, des analyses spectrales ont été réalisées sur le signal électromyographique obtenu au cours des 5 premières secondes de la première série fatigante et au cours des 5 dernières secondes de la dernière série fatigante. Ces signaux ont été traités en utilisant la fenêtre de Hanning. Les spectres de puissance ont été calculés en utilisant la technique de la transformée de Fourier. La fréquence moyenne des spectres de puissance (MPF, « Mean Power Frequency » des anglo-saxons) et l'activité EMGi (représentatif du niveau d'excitation des muscles) ont été calculées sur la première et la dernière série fatigante. Le déplacement de la MPF en direction des basses fréquences a été considéré comme un indicateur de la fatigue musculaire s'il n'était pas accompagné d'une diminution de l'EMGi correspondante (Chabran et al., 2002; Le Bozec et Bouisset, 2004b). Dans le but de permettre des comparaisons

entre les sujets, l'EMGi et la MPF obtenues durant la dernière série fatigante étaient exprimées en pourcentage de leurs valeurs obtenues durant la première série fatigante.

La perturbation de la posture correspondait à la déviation maximale des tracés angulaires de la cheville, du genou, de la hanche et du tronc. La performance focale correspondait à la vitesse maximale antéro-postérieure de la barre de poussée. Le signal accélérométrique a été intégré pour obtenir la vitesse de la barre de poussée.

3.6. Statistiques

Une ANOVA à mesures répétées a été réalisée sur les variables iEMG avec la condition (« fatigue » vs « non fatigue ») et le temps (fenêtres temporelles de 20 ms) comme facteurs intra-sujets. En cas de différence significative ($P < 0,05$), le test *post hoc* de Tukey est utilisé. Une ANOVA à mesures répétées a également été effectuée sur les variables cinématiques avec la condition (« fatigue » vs « non fatigue ») comme facteur intra-sujets.

4. Résultats

4.1. Indicateurs de la fatigue

L'analyse statistique a montré que la succession des séries fatigantes a entraîné une diminution significative de la charge maximale supportée par les sujets en conditions isométriques ($P < 0,001$). Cette charge maximale était initialement de 160 ± 8 kg. Après la succession de séries fatigantes, celle-ci était de 90 ± 9 kg. L'analyse statistique a également montré que le niveau d'excitation du *semitendinosus* a significativement augmenté entre la première et la dernière série fatigante (13 ± 7 % ; $P < 0,01$) et que la MPF a significativement diminué (21 ± 13 % ; $P < 0,01$). En revanche, la MPF et le niveau d'activation du *soleus* et de l'*erector spinae* n'ont pas été modifiés significativement entre la première et la dernière série fatigante ($P > 0,05$).

4.2. Comparaison des variables cinématiques et électromyographiques entre les conditions « fatigue » et « non fatigue »

L'analyse visuelle des **Figures 17** et **18** montre que l'allure générale des tracés expérimentaux cinématiques et électromyographiques était très semblable en condition « fatigue » et « non fatigue ».

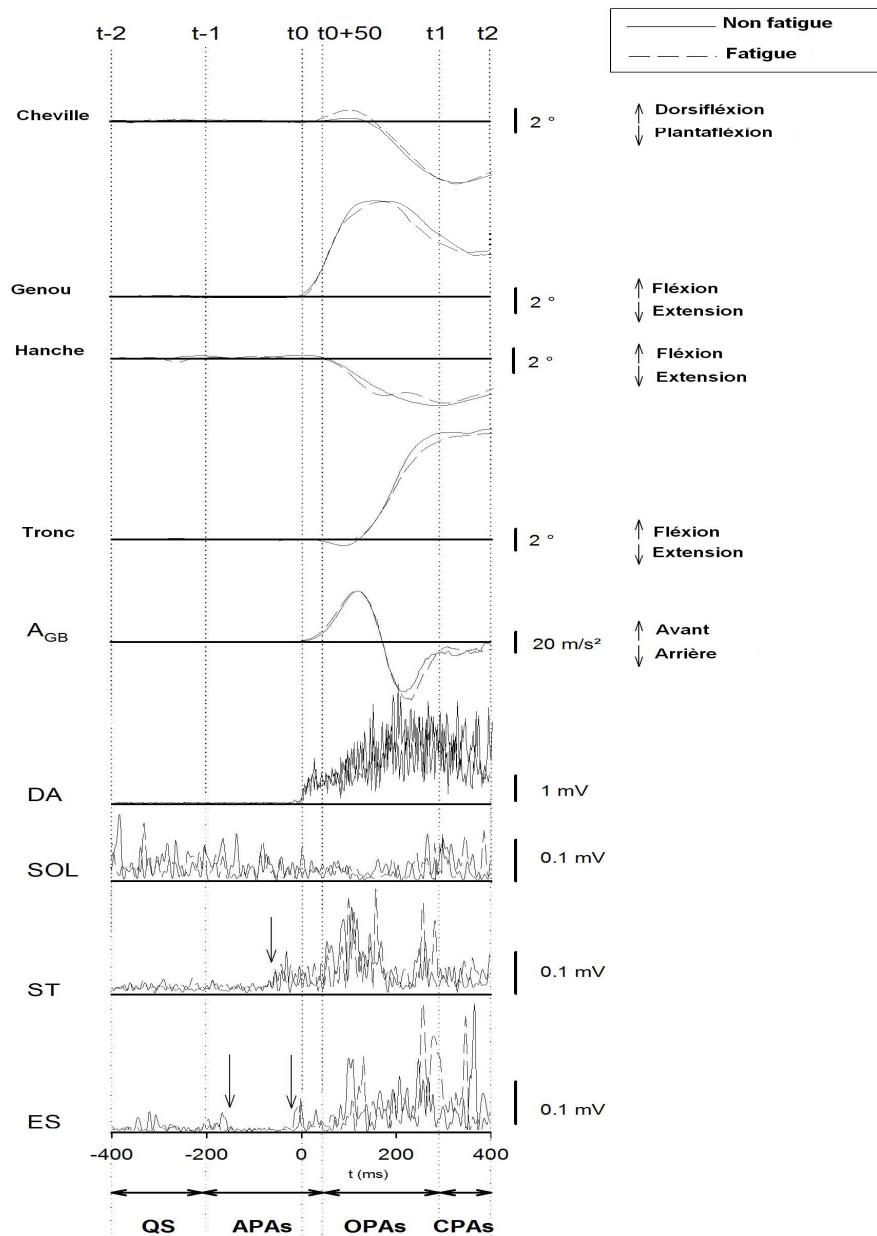


Figure 17: Mouvement angulaire des articulations de la cheville, du genou, de la hanche et du tronc, accélération antéro-postérieure de la barre de poussée (A_{GB}), activité électrique du *deltoïdus anterior* (DA), du *soleus* (SOL), du *semitendinosus* (ST ; muscle fatigué) et de l'*erector spinae* (ES) en condition NF et F (un sujet représentatif). Les tracés sont synchronisés par rapport au début du mouvement volontaire ($t_0 = 0$). $t_{-2} = t_0 - 400$ ms; $t_{-1} = t_0 - 200$ ms; t_1 : fin du mouvement volontaire ; $t_2 = t_0 + 400$ ms. QS, APA, OPA, APC :

respectivement fenêtres temporelles de la phase de maintien postural statique, des ajustements posturaux « anticipateurs », « en ligne » et « correcteurs ». Les tracés correspondent à la moyenne de 10 essais synchronisés par rapport à t_0 . Les flèches sur les tracés de l'activité des muscles posturaux indiquent le début d'activation ou d'inhibition musculaire.

L'analyse statistique a montré qu'il n'y avait pas d'effet significatif de la condition (« fatigue » vs « non fatigue ») sur le niveau d'activation du *semitendinosus*, du *soleus* et de l'*erector spinae* au cours de la fenêtre temporelle considérée (- 400 ms / + 400 ms) ($P > 0,05$; **Figure 18**).

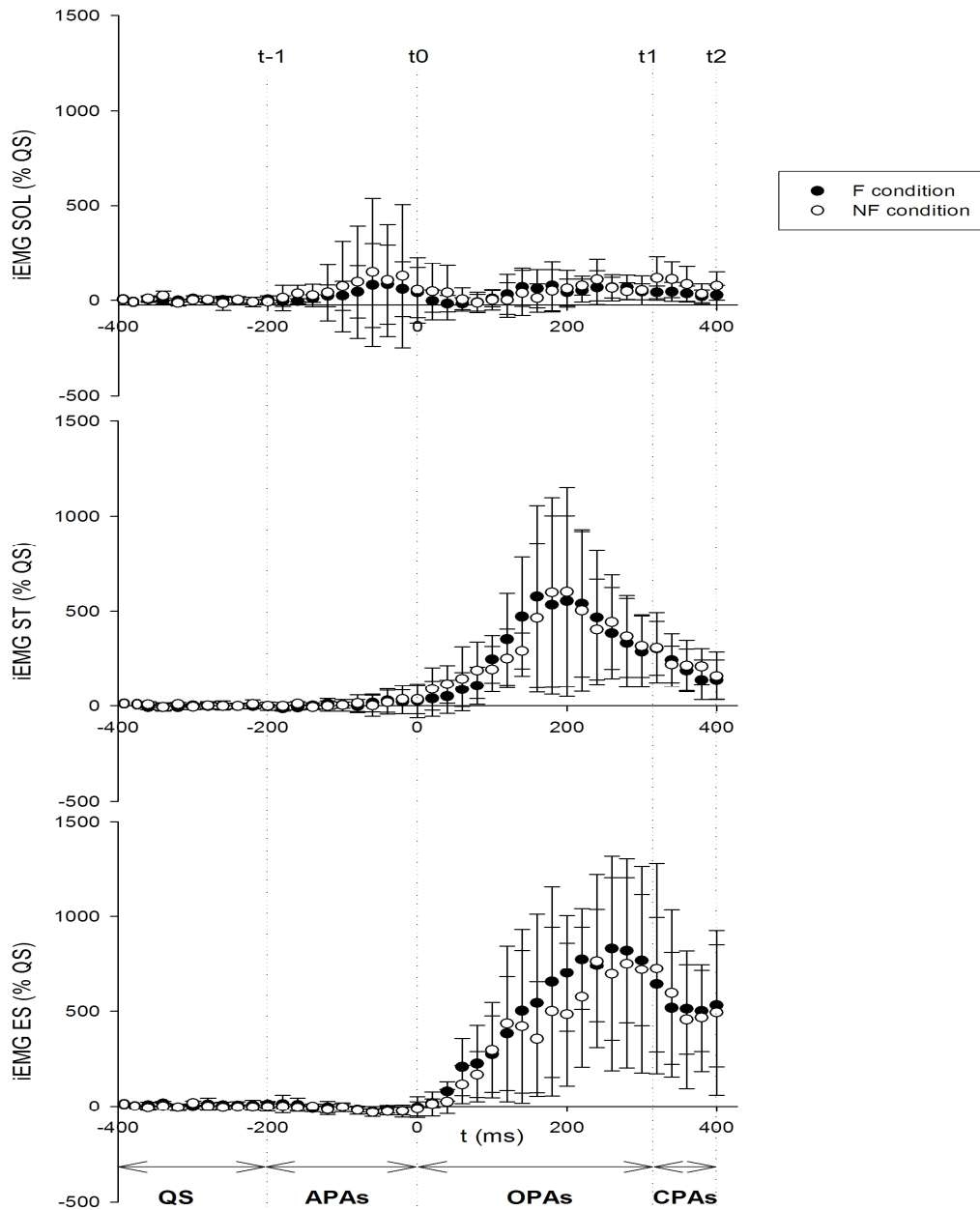


Figure 18: Comparaison de l'activité électromyographique intégrée (EMGi) des muscles posturaux par période de 20 ms entre la condition « non fatigue » et la condition « fatigue » (tous sujets confondus). SOL, ST, ES : *soleus*, *semitendinosus*, *erector spinae*. Pour les lignes verticales et les fenêtres temporelles, voir légendes de la **Figure 17. Les valeurs correspondent aux valeurs moyennes ± 1 écart-type Ces tracés sont synchronisés par rapport au début du mouvement volontaire (t_0).**

De même, l'analyse statistique a montré qu'il n'y avait pas d'effet significatif de la condition sur les valeurs de variation angulaire maximale des articulations de la cheville, du

genou, de la hanche et du tronc ($P > 0,05$). Enfin, l'analyse statistique a montré qu'il n'y avait pas d'effet significatif de la condition sur la vitesse antéro-postérieure de la barre de poussée ($P > 0,05$; **Figure 19**).

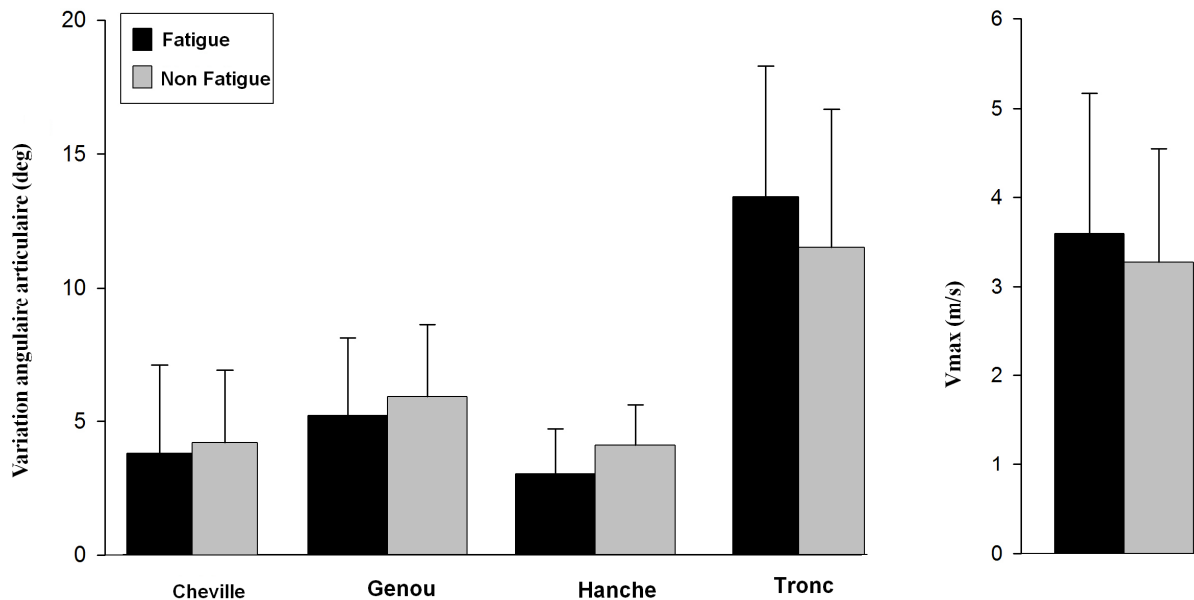


Figure 19: Comparaison des variations angulaires maximales des articulations de la cheville, du genou, de la hanche et du tronc et comparaison de la vitesse maximale de la barre de poussée (V_{max}) entre la condition « non fatigue » et la condition « fatigue » (tous sujets confondus).

5. Discussion

5.1. Efficacité du protocole de fatigue

L'efficacité du protocole de fatigue est attestée par la diminution significative de la MPF (21 %), accompagnée d'une élévation du niveau d'excitation du *semitendinosus* (13 %) entre la première et la dernière série fatigante. En revanche, la MPF et le niveau d'excitation du *soleus* et de l'*erector spinae* n'ont pas changé significativement entre la première et la dernière série fatigante. Bien que ces deux derniers muscles n'aient pas été ciblés par le protocole de fatigue, ils ont toutefois montré qu'il n'y avait pas de changements adaptatifs de leur niveau d'activation. Enfin, la fatigue est attestée par la diminution significative de la charge maximale supportée par

les sujets en condition isométrique consécutivement à la série de contractions isométriques fatigantes (diminution de 15 %).

5.2.. Effets de la fatigue posturale sur les APA

Durant la tâche de poussée bimanuelle, les résultats ont montré que le niveau d'activation des muscles posturaux enregistrés n'a pas été modifié par le protocole de fatigue. Ce résultat suggère indirectement que le début d'activation des muscles posturaux n'a pas été modifié par le protocole de fatigue. En effet, si tel avait été le cas, un effet de la fatigue sur le niveau d'activation des muscles posturaux aurait du être détecté au tout début de la fenêtre temporelle des APA, ce qui n'était pas le cas. Enfin, les résultats ont montré que la déviation maximale des tracés angulaires des articulations de la cheville, du genou, de la hanche et du tronc n'a pas été modifiée par le protocole de fatigue.

Les résultats relatifs à l'analyse électromyographique contrastent avec ceux de la littérature. En effet, il avait été montré de façon récurrente dans la littérature que le niveau d'excitation des muscles posturaux diminuait avec la fatigue et que le début de leur activation était plus précoce et, par conséquent, que la durée des APA était plus élevée (Vuillerme et al., 2002; Morris et Allison, 2006; Strang et Berg, 2007; Kanekar et al., 2008; Strang et al., 2008). Cette différence avec la littérature pourrait *à priori* être attribuée aux muscles ciblés par le protocole de fatigue, à la tâche expérimentale et/ou au protocole de fatigue employé (Enoka et Stuart, 1992). Or, un tel effet de la fatigue sur le niveau d'excitation musculaire et sur la durée des APA a été reporté au niveau des muscles du tronc (Morris et Allison, 2006; Strang et Berg, 2007), ainsi que des muscles de la partie postérieure (comme dans la présente étude) et antérieure des cuisses (Vuillerme et al., 2002; Strang et Berg, 2007; Kanekar et al., 2008). Par ailleurs, dans ces expérimentations, la tâche motrice mobilisait le ou les membres supérieurs en posture debout bipodale, comme dans la présente étude. Ces résultats écartent donc l'hypothèse d'un effet du muscle ciblé par le protocole de fatigue et de la tâche expérimentale. D'autre part, le protocole de fatigue utilisé dans notre expérimentation était très similaire à celui utilisé dans l'étude de Vuillerme et al. (2002) qui consistait à fatiguer les ischio-jambiers au moyen du même appareil de musculation (« harmstring curl »). La différence notable est que l'intensité des contractions isométriques utilisées pour induire la fatigue était beaucoup plus faible que dans notre étude. En effet, dans l'étude de Vuillerme et al. (2002), des séries de contractions isométriques du genou étaient exécutées contre

une charge de 7 kg. Puisque la population testée dans cette dernière étude (sujets jeunes et bien portants) et la posture adoptée au cours des séries fatigantes (posture allongée sur le ventre et jambes fléchies) étaient comparables dans cette dernière étude et dans la notre, on peut supposer que cette charge de 7 kg ne représentait que $\approx 7\%$ de la charge maximale (vs 60 % dans la présente étude). Par conséquent, il est probable que différents types d'unités motrices aient été sollicités au cours de ces deux protocoles de fatigue. En effet, selon « le principe de la taille » (Henneman et al., 1965), les unités motrices lentes et résistantes à la fatigue (unités motrices de type I) sont recrutées avant les unités motrices rapides et fatigables (unités motrices de type II). Ce principe a été initialement mis en évidence chez le chat cérébré lors de stimulations réflexes (Henneman et al., 1965), puis confirmé plus tard chez l'humain lors de contractions isométriques volontaires d'intensité croissante (Milner-Brown et al., 1973; Stephens et Usherwood, 1977; Yemm, 1977; Duchateau et Hainaut, 1990; Carpentier et al., 2001). Il est donc fortement probable que le protocole de fatigue utilisé dans l'étude de Vuillerme et al. (2002) ait principalement fatigué les unités motrices de type I. Cette interprétation est en accord avec l'étude de Krogh-Lund (1993) selon laquelle l'arrêt (du à l'épuisement) d'une tâche de contraction isométrique de faible intensité (10% de la force maximale volontaire) des fléchisseurs du coude était principalement dû à la fatigue de ce type d'unités motrices.

En vertu du « principe de la taille », nous proposons, avec d'autres auteurs (e.g. Chabran et al., 2002), que les unités motrices lentes sont celles principalement recrutées au cours des APA puisque le niveau d'activation des muscles posturaux nécessaire à la contre-perturbation anticipatrice est relativement faible. Il est en effet connu que ces mêmes unités motrices sont activées au cours des contractions isométriques et dynamiques, et que leur ordre de recrutement ne dépend que de la force à développer (Maton, 1980). Il s'ensuit que les modifications des caractéristiques électromyographiques des APA reportées dans la littérature pour des contractions isométriques fatigantes de faible intensité pourraient refléter l'existence d'une adaptation de la commande motrice à la fatigue des unités motrices de type I.

Au cours de la présente étude, il est très vraisemblable que des unités motrices de type II (en plus d'unités motrices de type I) aient été recrutées lors du protocole de fatigue de façon à atteindre le niveau de force isométrique imposé (60 % FMV). Or, il est connu que ces unités motrices sont plus fatigables que les unités motrices de type I (Burke et al., 1973). L'arrêt des séries fatigantes pourrait donc principalement résulter de la fatigue des unités motrices de type II.

En accord avec cette hypothèse, Carpentier et al. (2001) ont montré, au cours de contractions intermittentes (50 % FMV) du premier *interosseus dorsalis*, que l'arrêt de la tâche était principalement lié à des changements de la fonction contractile des unités motrices de type II et au dé-recrutement de certaines de ces unités motrices, plutôt qu'à la fatigue des unités motrices de type I. Pour la raison mentionnée ci-dessus, les unités motrices de type II n'ont probablement pas été recrutées au cours des APA. En conséquence, il est probable que, dans la présente étude, l'augmentation de durée des APA avec la fatigue (comme il a été montré dans la littérature) ne soit pas nécessaire pour assurer l'efficacité de la contre-perturbation anticipatrice. Maintenant, il est clair que cette interprétation nécessite d'être validée par d'autres expériences puisqu'avec la méthode employée (électromyographie de surface), il n'est pas possible de comparer directement les unités motrices recrutées au cours des APA avec les unités motrices recrutées au cours des séries fatigantes.

5.3. Effets de la fatigue posturale sur les OPA et APC

Les résultats ont également montré que le niveau d'activation du *semitendinosus* (et de l'*erector spinae*) était beaucoup plus élevé durant les OPA et les APC que durant les APA. La question se pose de savoir si, contrairement aux APA, les unités motrices recrutées durant ces fenêtres temporelles pourraient être celles fatiguées par les séries de contractions isométriques de haute intensité. Étant donné que le niveau d'activation du *semitendinosus* (et du *biceps femoris*) n'a augmenté sur aucune de ces fenêtres temporelles, on pourrait s'attendre, dans cette hypothèse, à ce que l'efficacité de ce muscle à contrer l'effet perturbateur induit par le mouvement volontaire soit affectée. Il est en effet connu que l'efficacité mécanique des fibres musculaires est réduite en condition de fatigue (Duchateau et al., 1985) et, par conséquent, que les fibres musculaires fatiguées doivent être activées de façon plus intense pour développer le même niveau de force que les fibres musculaires intactes (Edwards et Lippold, 1956). Or, les résultats ont montré que la perturbation posturale induite par le mouvement volontaire (en terme de variation angulaire maximale des articulations posturales) ne variait pas entre les conditions « fatigue » et « non fatigue ». Ces résultats suggèrent que les fibres musculaires recrutées au cours des OPA et des APC ne sont probablement pas celles fatiguées par les séries de contractions isométriques de haute intensité.

Alternativement, il est envisageable que des muscles posturaux autres que ceux enregistrés dans la présente étude aient adapté leur niveau d'activité et/ou leur début d'activation à la réduction d'efficacité mécanique du *semitendinosus* fatigué. Il a en effet été montré dans la littérature que la fatigue pouvait conduire à une réorganisation générale de la coordination multi-articulaire au cours de mouvements complexes. Spécifiquement, la contribution de certaines articulations non fatiguées augmentait de façon à compenser la déficience des articulations fatiguées (Bonnard et al., 1994; Coté et al., 2002). Cependant, deux résultats de la présente étude sont en contradiction avec cette hypothèse:

- Premièrement, le degré de superposition des tracés cinématiques obtenus en condition « fatigue » et « non fatigue » était relativement élevé, ce qui suggère que la stratégie de coordination multi-articulaire restait la même dans les deux conditions expérimentales.

- Deuxièmement, les résultats ont montré que l'activité du *semitendinosus* et du *biceps femoris* (enregistré mais non présenté ici) n'était pas affectée par la fatigue. Or, ces deux muscles sont des *Primum Movens* de la flexion du genou. Il est donc probable que le comportement de ces muscles superficiels soit représentatif de l'ensemble des fléchisseurs du genou, incluant les muscles profonds et non accessibles avec la technique de l'électromyographie de surface. Cette hypothèse se base sur le concept de « muscle équivalent » (Bouisset et al., 1977) selon laquelle un groupe de muscles assurant une même action au niveau d'une articulation peut être réduit à un seul muscle dont l'action mécanique est représentative.

Au final, nous proposons que les unités motrices atteintes par le protocole de fatigue (essentiellement les unités motrices de type II) n'étaient pas celles recrutées au cours des ajustements posturaux (essentiellement les unités motrices de type I), probablement parce que le niveau de force requis pour s'opposer à la perturbation posturale induite par la tâche de poussée bimanuelle était trop faible. Par conséquent, aucun changement adaptatif de l'activité musculaire posturale n'était requis pour assurer le maintien postural (la déviation angulaire maximale des articulations posturales ne changeait pas en condition « fatigue » et « non fatigue »). Cette hypothèse pourrait sembler surprenante puisque la perturbation posturale induite par la tâche de poussée bimanuelle était relativement élevée. Cependant, elle ne l'était probablement pas suffisamment pour solliciter les unités motrices rapides. La perturbation maximale (F) peut être estimée au moyen de l'équation suivante: $F = M \times A$, $F = 9 \times 25 = 225 \text{ N}$ (F : pic de force dirigée

vers l'arrière au cours du mouvement et appliquée au niveau des épaules ; M, masse des deux bras correspondant à 1/10 de la masse corporelle, [Miller et Nelson, 1973] + masse de la barre de poussée ; A, accélération maximale de la barre de poussée). Ainsi, nous proposons que lorsque la fatigue est induite par des contractions isométriques d'intensité élevée ($\geq 60\%$ FMV), le seuil de perturbation posturale qui pourrait induire une modification adaptative de la commande musculaire posturale est également élevé. L'effet de la fatigue sur le contrôle postural en condition dynamique pourrait donc dépendre du rapport entre l'intensité de la perturbation posturale induite par le mouvement volontaire et l'intensité des contractions isométriques fatigantes.

La question se pose alors de savoir si le système nerveux central est capable d'adapter l'activité électrique des muscles posturaux fatigués lorsque le niveau de force devant être développé par le système musculaire postural pour assurer une contre-perturbation efficace est plus élevé. L'objet de l'étude suivante est de répondre à cette question.

Article 4. Effet de la fatigue musculaire des membres inférieurs sur les ajustements posturaux anticipateurs lors d'une tâche de poussée bimanuelle dynamique exécutée en conditions unipodale dominant vs non dominant

Cette quatrième expérimentation a fait l'objet d'une publication d'un article dans la revue *European Journal of Applied Physiology* ([Mezaour](#), Yiou, et Le Bozec, 2010).

1. Résumé

La présente étude examine comment le système nerveux central organise les ajustements posturaux anticipateurs (APA) en condition de fatigue posturale induite par des séries de contractions isométriques de haute intensité, doublée d'une instabilité posturale induite par une réduction de la taille de la base posturale. Quatorze sujets ont déplacé avec les deux mains une barre horizontale à vitesse maximale en direction d'une cible (tâche symétrique de poussée bimanuelle) avant et après un protocole destiné à fatiguer les muscles de la partie dorsale des membres inférieurs. Ce protocole impliquait des séries de contractions isométriques des ischio-jambiers réalisées à 60 % de la force maximale volontaire. Dans l'expérimentation principale, les mouvements ont été réalisés en posture unipodale (sur la jambe dominante et la jambe non dominante) *avant* (condition "non fatigue") et *après* (condition "fatigue") un protocole destiné à fatiguer bilatéralement les ischio-jambiers. L'accélération du centre de gravité, le recul du centre des pressions, et l'activité électrique des muscles des jambes et du tronc ont été enregistrés et quantifiés sur une fenêtre temporelle correspondant aux APA. Les résultats ont montré qu'il n'y avait pas d'effet significatif de la fatigue sur le niveau d'activation des muscles posturaux et le début des APA (quantifié au moyen des données électromyographiques et cinétiques). Autrement dit, aucun changement adaptatif anticipateur n'a pu être mis en évidence. En revanche, les tests statistiques ont montré qu'il y avait un effet significatif de la fatigue sur l'amplitude du recul

anticipateur du centre des pressions et sur l'accélération anticipatrice du centre de gravité. Plus précisément, ces deux quantités étaient significativement plus faibles en condition « fatigue » qu'en condition « non fatigue ». Les mêmes résultats ont été obtenus en condition d'appui unipodal sur la jambe dominante et sur la jambe non dominante. Ces résultats suggèrent que l'état de fatigue de la musculature posturale n'est pas pris en compte de façon adéquate lors de la programmation des APA lorsque la fatigue est spécifiquement induite par des contractions isométriques de haute intensité. En conséquence, la dynamique posturale anticipatrice est considérablement atténuée en condition « fatigue ».

2. Introduction

Dans l'étude précédente, les résultats ont montré que la fatigue des ischio-jambiers induite par des contractions isométriques de haute intensité ne modifiait pas le « timing » et le niveau d'activation du *semitendinosus*, du *soleus* et de l'*erector spinae*. Ces résultats nous ont amené à émettre l'hypothèse selon laquelle les unités motrices atteintes par le protocole de fatigue (essentiellement les unités motrices rapides et fatigables) n'étaient pas celles recrutées au cours des ajustements posturaux (essentiellement les unités motrices lentes et résistantes), probablement parce que le niveau de force requis pour s'opposer à la perturbation posturale induite par la tâche de poussée bimanuelle était trop faible. Par conséquent, aucun changement adaptatif de l'activité musculaire posturale n'était requis pour assurer le maintien postural.

Les résultats de cette étude amènent à se poser la question de savoir si le système nerveux central est capable d'adapter l'activité électrique des muscles posturaux fatigués lorsque le niveau de force devant être développé par le système musculaire postural pour assurer une contre-perturbation efficace est plus élevé. Dans cette nouvelle situation, les fibres musculaires fatiguées pourraient correspondre (en partie du moins) à celles recrutées au cours des APA. L'objet de l'étude suivante est de répondre à cette question.

Afin d'augmenter le niveau de force développé par la musculature posturale au cours des APA, la masse de la barre de poussée a été doublée (4 kg) par rapport à notre étude précédente (2 kg). L'augmentation de l'inertie est en effet connue pour augmenter l'intensité des phénomènes posturaux. Par ailleurs, les sujets se tenaient debout sur une seule jambe pour effectuer le mouvement focal (tâche de poussée bimanuelle dynamique). Le niveau de force développé par une seule jambe est en effet doublé en condition d'appui unipodal en comparaison à la condition d'appui bipodal (Yiou et al., 2009b). Les résultats précédents ont également montré que la réponse de la musculature posturale aux changements des conditions d'appui (appui bipodal vs appui unipodal) pouvait légèrement varier en fonction de la dominance des membres inférieurs (Mezaour et al., 2009 ; Yiou et al., 2009b). Ainsi, la possibilité d'un effet différentiel de la fatigue sur les APA en fonction de la dominance posturale est envisagée.

Les trois hypothèses suivantes ont été contrastées :

Selon une première hypothèse, les caractéristiques biomécaniques des APA demeurent équivalentes en conditions de fatigue et de non fatigue car le système nerveux central adapte la commande posturale anticipatrice à la diminution d'efficacité mécanique des muscles fatigués. Dans cette hypothèse, la durée des APA est augmentée en condition de fatigue comme il a été montré dans la littérature.

Selon une deuxième hypothèse, le système nerveux central adapte la performance du mouvement focal à la diminution d'efficacité mécanique des muscles fatigués. Dans cette hypothèse, l'accélération et/ou la vitesse maximale de la barre de poussée est réduite en condition de fatigue.

Selon une troisième hypothèse, la capacité du système nerveux central à générer des changements électromyographiques adaptatifs est altérée lorsque la fatigue est spécifiquement induite par des séries de contractions isométriques de haute intensité. Dans cette hypothèse, l'activité électromyographique anticipatrice des muscles posturaux demeure inchangée en condition de fatigue musculaire (comme dans notre étude précédente) mais, puisque la force qu'un muscle fatigué puisse produire est moindre que le muscle non fatigué pour un même niveau d'activation (Edwards et Lippold, 1956), la contre-perturbation posturale anticipatrice devrait être moins efficace.

3. Méthodes

3.1. Sujets

Deux expériences ont été réalisées. Quatorze sujets (9 masculins / 6 féminins; âge moyen: 25 ± 6 ans; masse moyenne: 68 ± 12 kg; taille moyenne: 173 ± 10 cm) ont participé à la première expérience (expérience principale). Dix sujets (6 masculins / 4 féminins; âge moyen 24 ± 4 ans; masse moyenne 71 ± 11 kg; taille moyenne 174 ± 11 cm) ont participé à la deuxième expérience (expérience complémentaire). Sept sujets parmi ces dix ont participé à l'expérience principale. Pour ces sept sujets, un délai d'au moins 2 semaines entre les deux expériences a été imposé afin

de leur permettre une récupération complète de la fatigue. Ces deux expériences ont été menées en conformité avec la déclaration d'Helsinki et ont été approuvées par le comité d'éthique local.

3.2. Procédure expérimentale

3.2.1. Expérience principale

Les sujets se tenaient debout bien droit sur une seule jambe (condition « unilatérale »), les pieds nus, et saisissaient une barre horizontale ("barre de poussée", 4 kg) à hauteur d'épaule avec les coudes fléchis. La tâche consistait à déplacer cette barre avec les deux mains, à vitesse maximale et le plus symétriquement possible, vers une cible située en face du sujet dans le plan parasagittal (tâche de poussée symétrique; **Figures 8 et 16**). Chaque mouvement était exécuté en réponse à un signal sonore en situation auto-initiée. La cible était une barre de bois flexible verticale (2 m de hauteur; 5 cm de largeur; 0,5 cm d'épaisseur) sur laquelle était positionnée, au niveau des épaules, une marque horizontale de 5 cm de largeur. Les sujets devaient positionner le centre de la barre de poussée sur cette marque. Le regard était dirigé vers cette marque. En posture finale, les sujets devaient garder leurs bras tendus pendant approximativement 3 secondes.

Dix essais de poussée (séries expérimentales) ont été exécutés dans chacune des deux conditions expérimentales suivantes:

- 1) en condition « non fatigue », le mouvement était exécuté dans un état musculaire normal ;
- 2) en condition « fatigue », le mouvement était exécuté après un protocole destiné à épuiser les muscles de la partie dorsale des deux cuisses.

Un temps de repos de 15 secondes étant imposé entre les essais pour éviter la fatigue des membres supérieurs.

En condition « fatigue » et « non fatigue », les sujets se tenaient debout sur la jambe dominante (condition « unilatérale dominante », UNI_D) ou sur la jambe non dominante (condition « unilatérale non dominante », UNI_{ND}). Chaque sujet a donc exécuté quatre conditions expérimentales. Pour normaliser la posture initiale, le gros orteil du pied libre devait être en contact avec la malléole du pied d'appui. Le regard était orienté vers la cible. L'expérimentateur vérifiait avant chaque essai que la posture initiale adéquate a bien été adoptée. Des tests adéquats ont été effectués pour déterminer la dominance des membres inférieurs (cf. Hoffman et al., 1998).

Un essai à vide a été effectué en condition « non fatigue » pour s'assurer que les sujets aient bien compris les consignes expérimentales (non enregistré).

3.2.2. *Expérience complémentaire*

L'expérience complémentaire a été menée dans les mêmes conditions expérimentales que l'expérience principale, à la différence près que les sujets se tenaient debout sur les deux jambes (condition « bipodale ») et que la masse de la barre de poussée n'était que de 2 kg. Le poids du corps devait être uniformément réparti entre les deux jambes, et l'écart entre les deux pieds était de la largeur des épaules. L'activité électromyographique du *semitendinosus*, du *soleus* et de l'*erector spinae* (i.e. des mêmes muscles que dans l'*expérience principale*), ainsi que la cinématique des segments corporels posturaux (cheville, genou, hanche, tronc) ont été enregistrées dans une étude précédente et comparées entre les conditions « non fatigue » et « fatigue » (cf. Chapitre précédent). Cette expérience complémentaire a été menée pour compléter les résultats de cette dernière étude en comparant la dynamique posturale anticipatrice (en termes d'accélération du centre de gravité et déplacement du centre des pressions) entre les conditions « fatigue » et « non fatigue ».

3.3. **Protocole de fatigue**

Le même protocole de fatigue a été utilisé dans l'expérience principale et l'expérience complémentaire. Les sujets étaient allongés sur un appareil conçu à fatiguer bilatéralement les ischio-jambiers (**Figure 20.A**). Ces muscles ont été ciblés par la fatigue pour plusieurs raisons: (i) ils sont activés avant le début du mouvement volontaire, c'est-à-dire qu'ils produisent des APA (Bouisset, 1991; Vuillerme et al., 2002; Yiou et al., 2009a); (ii) leur activité est sensible à la fatigue (Vuillerme et al., 2002; Kanekar et al., 2008); (iii) ils ont un rôle prédominant dans le déplacement anticipateur du centre des pressions (Shiratori et Latash, 2000). Avant le protocole de fatigue, les sujets se sont échauffés pendant 10 minutes sur un ergocycle puis effectuaient trois contractions isométriques des genoux contre une barre horizontale (cf. description du matériel expérimental ci-dessous) avec une force correspondant à environ 30% de la force maximale volontaire isométrique. Les genoux étaient fléchis à 120° (180° correspond à l'extension complète du genou). Cet angle a été contrôlé en ligne au moyen d'un électro-goniomètre (Penny et Gilles, précision $\pm 1^\circ$) placé au genou droit. Après l'échauffement, la contraction maximale volontaire

isométrique a été mesurée avec les genoux fléchis à 120°. Cette contraction maximale volontaire isométrique « maximal voluntary isometric contraction »:(MIC1) correspondait à la plus grande force isométrique qui pouvait être exercée au cours de trois essais successifs de 3 secondes avec une période d'une minute de repos. Ensuite, des séries de 30 secondes de contractions isométriques réalisées à 60% MIC1 ("séries fatigantes"), immédiatement suivies par 30 secondes de repos, ont été répétées jusqu'à ce que le niveau de fatigue requis soit obtenu. La force maximale volontaire isométrique a ensuite été évaluée à nouveau (MIC2). Suite à l'évaluation de MIC2, les sujets effectuaient à nouveau la tâche expérimentale, en condition « fatigue » cette fois. La diminution de la force entre MIC1 et MIC2 a été considérée comme un indicateur de la fatigue des ischio-jambiers. Les sujets pouvaient visualiser sur l'écran d'un oscilloscope le niveau de force exercé au cours de chaque contraction isométrique (**Figure 20.A**). Le niveau de fatigue requis était atteint lorsque les sujets ne pouvaient pas maintenir la force « cible » pendant quinze secondes consécutives.

Au cours des séries fatigantes, les sujets ont été vivement encouragés à maintenir le niveau de force « cible ». Le délai entre la fin du protocole de fatigue et le premier essai de la série expérimentale était inférieur à 30 secondes. De plus, la force maximale volontaire isométrique a été évaluée une troisième fois (MIC3) entre les conditions UNID et UNIND de la condition « fatigue » (expérience principale). Avec ces précautions, nous nous sommes assurés que les sujets exécutaient bien la tâche de poussée dynamique en étant fatigués.

Au cours des séries fatigantes, la force isométrique a été exercée au niveau des pieds contre une barre en aluminium légère enveloppée dans de la mousse afin d'éviter les sensations douloureuses (**Figure 20.A**). La force isométrique exercée par chaque jambe a été mesurée avec 2 capteurs (Celtron; gamme de sensibilité de ± 100 Newtons, précision ± 1 Newton) vissés sur la barre d'aluminium derrière les pieds du sujet en position couchée. Les deux capteurs sont reliés par un câble en fer léger qui a été fixé sur une barre mobile qui pouvait être déplacée verticalement par l'expérimentateur. Cette barre pouvait être ajustée en fonction de la longueur de la jambe de chaque sujet en position couchée. Pour chaque sujet, celle-ci a été placée de sorte à ce que le câble en fer soit parallèle au sol.

Un résumé du protocole de fatigue est illustré à la **Figure 20**.

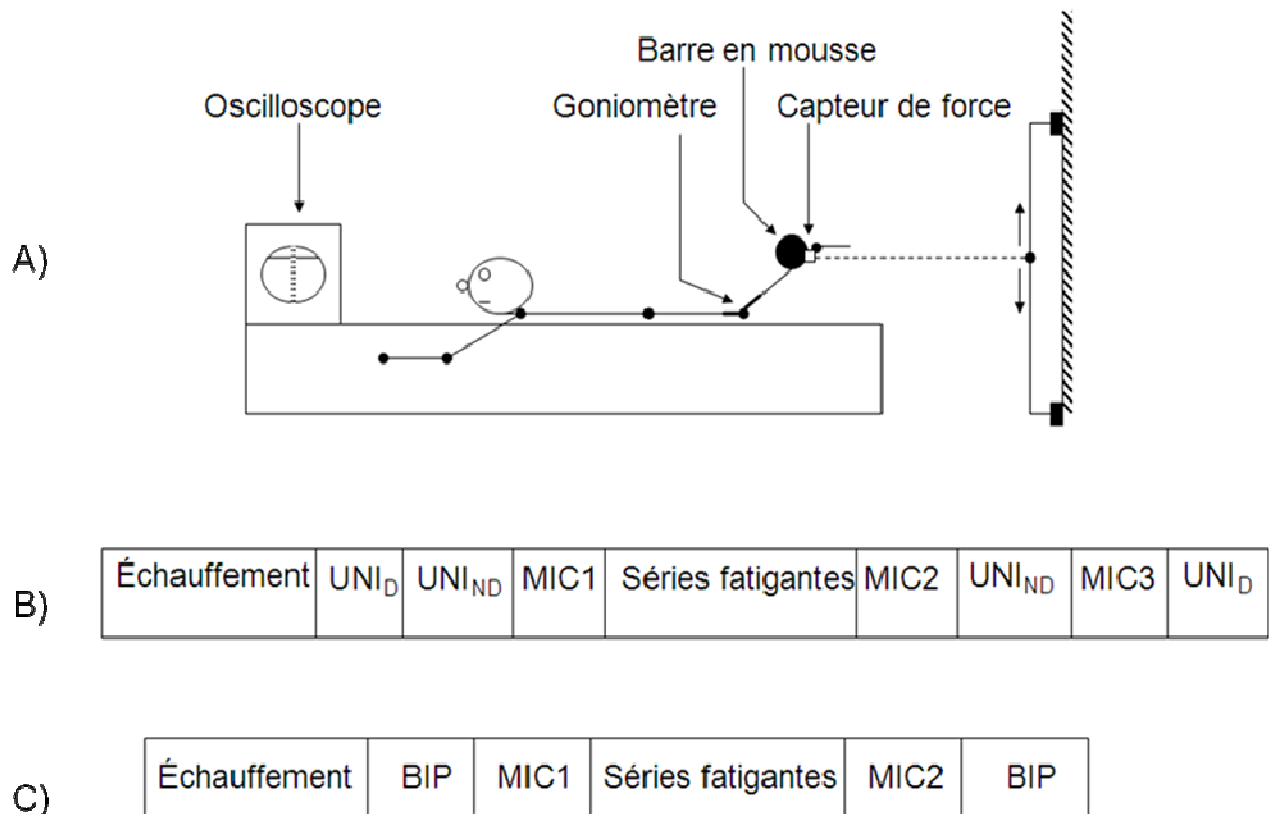


Figure 20: Dispositif expérimental (A) et ordre des séries fatigantes dans l'expérience principale (B) et l'expérience complémentaire (C). UNI_D, UNI_{ND}, BIP : Posture debout respectivement sur la jambe dominante, la jambe non dominante et les deux jambes. MIC: contraction volontaire isométrique maximale, évaluée trois fois (B) et deux fois (C).

3.4. Electromyographie

Enregistrements. Au cours du protocole de fatigue et des séries expérimentales, l'activité électrique du *deltoidus anterior*, (*primum movens* du mouvement focal) et de trois muscles posturaux (*semitendinosus* : muscle ciblé par la fatigue; *soleus*, *erector spinae*, au niveau de la vertèbre lombaire L3) a été enregistrée au moyen d'électrodes bipolaires de surface (Biometrics, Ltd). Les électrodes étaient restées au même endroit pendant toute la durée de l'expérience. Comme l'activité électrique de ces muscles avait déjà été enregistrée et analysée en condition bipodale (cf. Chapitre précédent), celle-ci n'a été enregistrée que dans l'expérience principale (conditions « unipodale »). L'élévation visuelle du niveau d'activité du *deltoidus anterior* correspondait au "temps zéro", t_0 . Dans cette expérimentation, seuls les muscles posturaux de la partie dorsale des membres inférieurs ont été enregistrés. Ces muscles posturaux ont été choisis parce que tous étaient activés au cours des séries fatigantes (comme il était attendu, le

semitendinosus était le plus intensément activé) et pouvaient donc être potentiellement atteints par la fatigue. Enfin, les muscles posturaux de la partie ventrale du corps n'ont pas été enregistrés puisque les sujets étaient allongés sur le ventre et les cuisses au cours du protocole de fatigue (**Figure 20.A**). Par conséquent, les électrodes auraient pu être déplacées ou comprimées au cours des séries fatigantes, ce qui aurait altéré le signal électromyographique.

3.5. Traitement du signal et variables expérimentales

Le signal électromyographique a été pré-amplifié à la source (x1000) et filtré (bande passante 15-450 Hz) avant d'être échantillonné (1000 Hz). Les signaux électromyographiques de chaque essai individuel ont été rectifiés et intégrés au cours de périodes temporelles successives de 20 ms allant de t_0-1000 ms à t_0-300 ms (fenêtre temporelle 1), et de t_0-300 ms à $t_0 + 50$ ms (fenêtre temporelle 2). Au cours de la fenêtre temporelle 1, les sujets se tenaient en posture debout immobile. Aussi, l'activité électromyographique intégrée (EMGi) des muscles posturaux au cours de la période temporelle 1 était représentative de l'activité posturale de base. La fenêtre temporelle 2 était typique des APA. L'analyse visuelle des tracés électromyographiques a montré que le début d'activation des muscles posturaux avait lieu au cours de cette fenêtre temporelle. Cette fenêtre a été étendue à $t_0+ 50$ ms puisqu'aucune composante posturale réflexe induite par l'exécution du mouvement volontaire n'est attendue durant cette période (Massion, 1992). Pour chaque essai et chaque muscle postural, l'activité de base a été soustraite des valeurs d'EMGi par période de 20 ms sur toute la période temporelle considérée (de $t_0 - 1000$ ms à $t_0 + 50$ ms). L'activité de base a été obtenue en moyennant l'ensemble des valeurs d'EMGi de la fenêtre temporelle 1. Pour normaliser les valeurs d'EMGi, chaque valeur d'EMGi obtenue au cours de la fenêtre temporelle considérée a ensuite été divisée par l'EMGi de base. Enfin, les débuts d'activation et d'inhibition du *semitendinosus* (muscle ciblé par le protocole de fatigue) ont été déterminés.

3.6. Dynamique posturale et performance focale

3.6.1. Enregistrements

Au cours des séries expérimentales, les forces de réaction au sol et les moments ont été enregistrés au moyen d'une plate-forme de forces (Bertec, Columbus). Dans l'étude présente, seule la dynamique posturale le long de l'axe antéro-postérieur (axe principal de la perturbation) a

été considérée. L'accélération instantanée du centre de gravité a été calculée au moyen de la formule suivante [force de réaction / masse du sujet (+2kg ou + 4kg, selon les conditions expérimentales)]. Le déplacement instantané du centre des pressions (xP) a été calculé au moyen de la formule suivante : $xP = My / Rz$ (My : moment médiolatéral, Rz : force de réaction verticale). Un accéléromètre mono-axial (ENTRAN, ± 5 g) a été fixé au milieu de la barre de poussée avec l'axe actif dirigé le long de la direction antéro-postérieure.

3.6.2. Variables expérimentales

Les variables biomécaniques étaient les suivantes:

- Durée des APA, correspondant au délai entre le début de la variation du tracé du centre des pressions et le début du mouvement volontaire (t_0);
 - Amplitude des APA, correspondant aux valeurs de l'accélération du centre de gravité et du déplacement du centre des pressions à t_0 ;
 - Vitesse et accélération maximales de la barre de poussée, correspondant à la performance focale.
- La vitesse de la barre de poussée a été obtenue par simple intégration du signal accélérométrique. Les enregistrements biomécaniques ont été échantillonnés à 250 Hz.

3.7. Statistiques

Pour chaque jambe considérée séparément, des ANOVA à mesures répétées ont été menées sur les variables électromyographiques avec le temps (périodes de 20ms sur la fenêtre temporelle allant de [t_0-1000 ms à t_0+50 ms]) et la condition (« fatigue » vs « non fatigue ») comme facteur intra-sujets. Les fenêtres temporelles 1 et 2 ont été examinées séparément. L'analyse électromyographique n'a été effectuée que dans l'expérience principale pour les raisons évoquées ci-dessus. Lors de l'expérience principale et de l'expérience complémentaire, les tests statistiques ont été menés sur les variables biomécaniques avec la condition expérimentale (« fatigue » vs « non fatigue ») comme facteur intra-sujets. La même procédure a été utilisée pour comparer la force maximale isométrique des ischio-jambiers avant (MIC1) et après (MIC2) le protocole de fatigue. De même, en conditions UNID et UNIND, la dominance de la jambe est considérée comme facteur intra-sujets. Le niveau statistique de significativité était $P < 0,05$.

4. Résultats

4.1. Indicateur de la fatigue

L'analyse statistique a montré que le protocole de fatigue a entraîné une diminution significative de la force maximale isométrique des ischio-jambiers, à la fois dans l'expérience principale (MIC1 = 127 ± 36 kg vs MIC2 = 73 ± 19 kg; $F[1,13] = 107,67$, $P < 0,0001$) et dans l'expérience complémentaire (MC1 = 140 ± 34 kg vs MC2 = 81 ± 16 kg; $F[1,11] = 81,45$, $P < 0,0001$).

4.2. Tracés électromyographiques et biomécaniques

Le déroulement temporel des tracés biomécaniques et électromyographiques était globalement similaire dans les conditions « fatigue » et « non fatigue » et ce, quelles que soient les conditions d'appui (UNI_D, UNI_{ND} ou BIP). Par conséquent, seuls les tracés expérimentaux obtenus en condition UNI_D ont été reportés à la **Figure 21**. L'analyse visuelle des tracés biomécaniques montre que la poussée bilatérale dynamique induit des phénomènes dynamiques posturaux anticipateurs, caractérisés par un recul du centre des pressions et une accélération vers l'avant du centre de gravité. Cette dynamique posturale anticipatrice était précédée et accompagnée par une variation d'activité (activation ou inhibition) des muscles posturaux enregistrés.

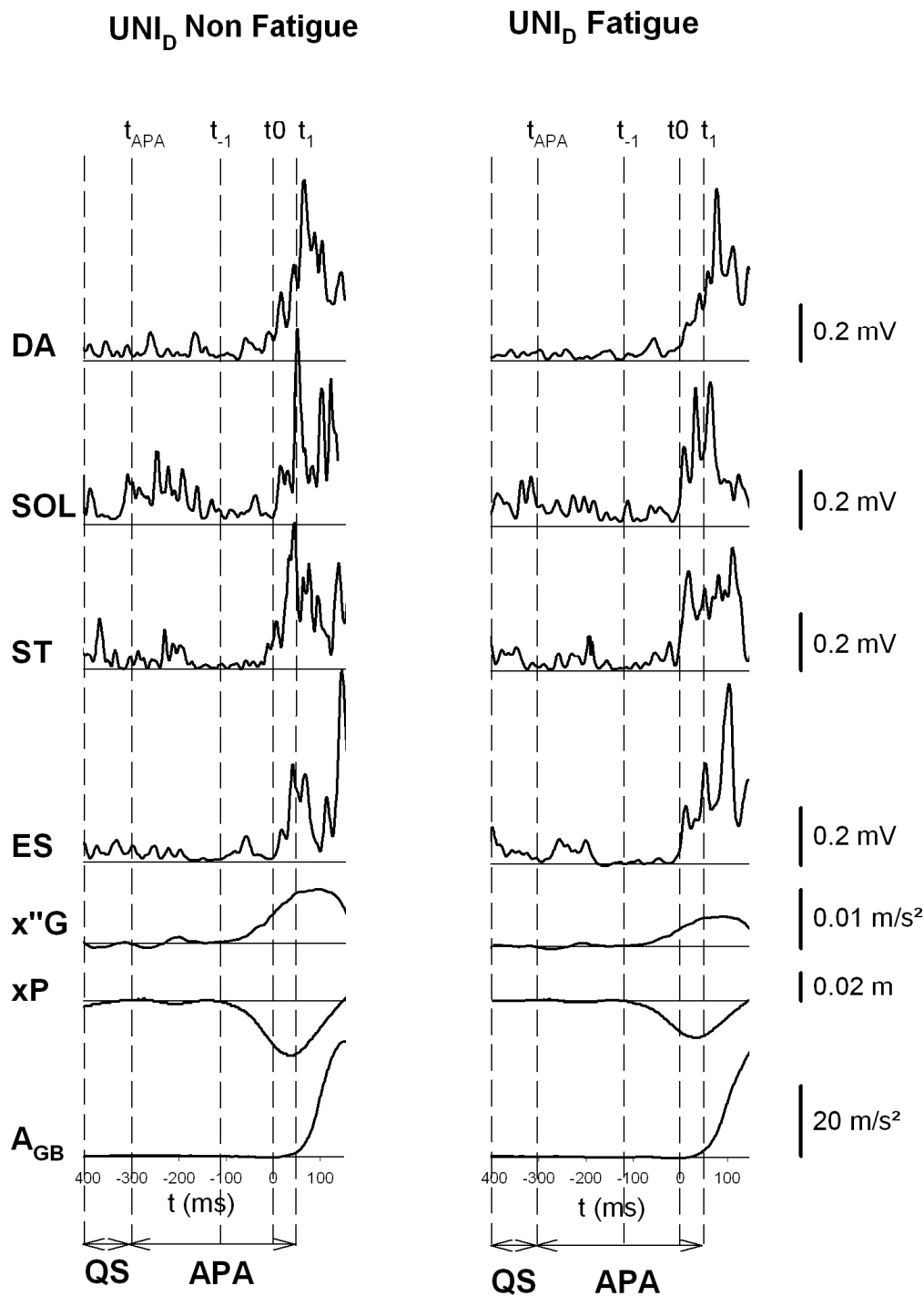


Figure 21: Tracés électromyographiques et biomécaniques en condition « fatigue » et « non fatigue » (un sujet représentatif en appui sur la jambe dominante). DA, SOL, ST, ES: respectivement, *deltoïdus anterior*, *soleus*, *semitendinosus* et *erector spinae*. X''_G , xP , A_{GB} : respectivement accélération antéro-postérieure du centre de gravité, recul du centre des pressions et accélération de la barre de poussée. t_{APA} , t_{-1} , t_0 , t_{+1} : respectivement début de la fenêtre temporelle des APA, début du tracé de variation xP , début de l'activité musculaire du DA, et fin

de la fenêtre temporelle des APA. QS, APA : respectivement phase de maintien postural statique, ajustements posturaux anticipateurs. Ces tracés sont synchronisés par rapport à t_0 .

4.3. Comparaison des caractéristiques électromyographiques des APA en condition « fatigue » et « non fatigue »

Dans l'expérience principale, l'analyse statistique a révélé qu'il n'y avait pas d'effet significatif de la fatigue sur l'amplitude des signaux électromyographiques intégrés par période de 20 ms au niveau du *semitendinosus*, de l'*erector spinae*, et du *soleus* et ce, quelle que soit la fenêtre temporelle (phase de maintien postural statique ou APA) considérée (**Figure 22**). L'analyse statistique a également révélé qu'il n'y avait pas d'effet significatif de la fatigue sur le début de l'activation (survenant 27 ± 17 ms avant t_0 ; valeur moyenne des conditions UNI_D et UNI_{ND} confondues) et sur le début de l'inhibition anticipatrice (survenant 197 ± 61 ms avant t_0 ; valeur moyenne des conditions UNI_D et UNI_{ND} confondues) du *semitendinosus* ($P < 0,05$).

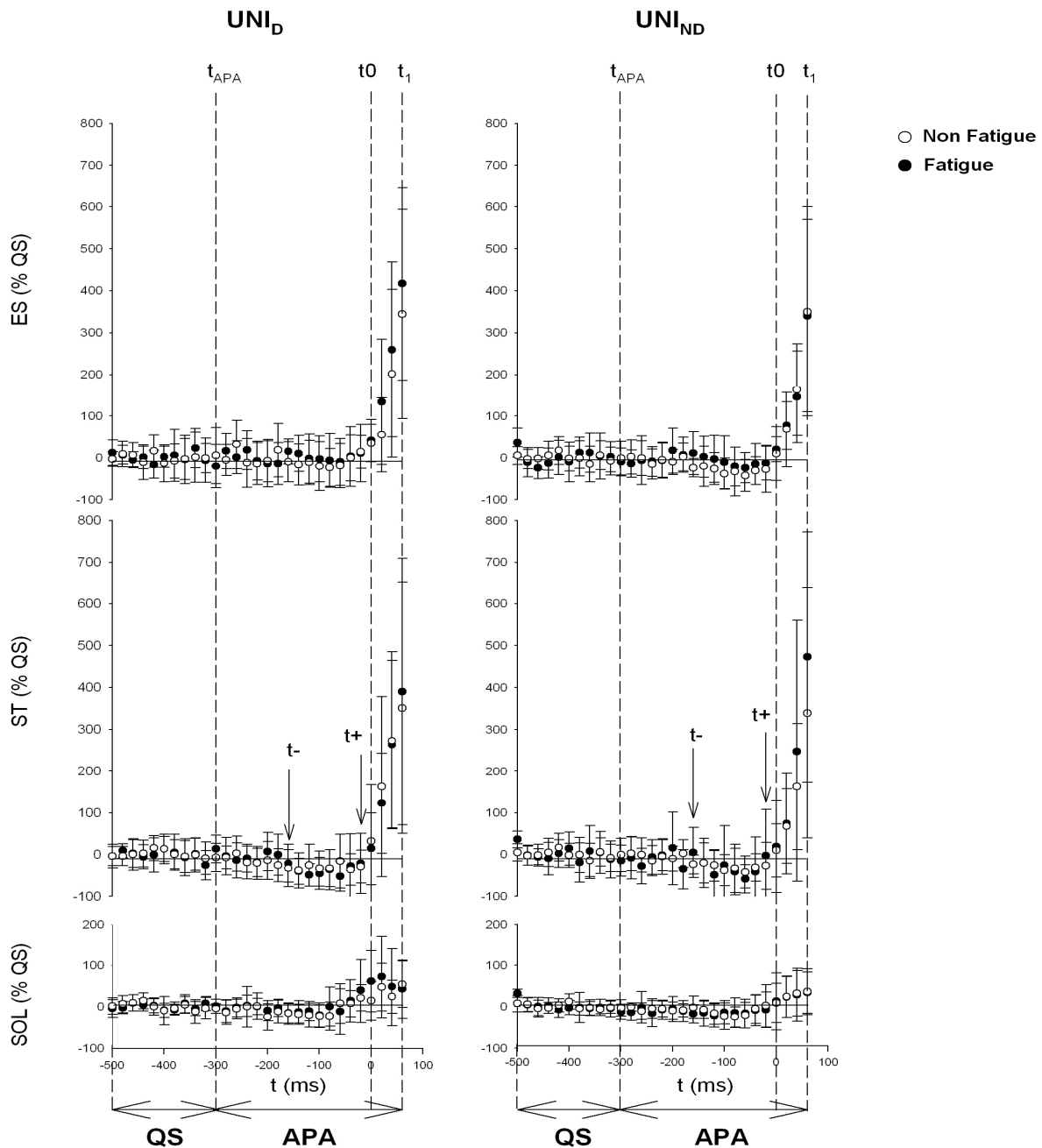


Figure 22: Comparaison de l'activité électromyographique intégrée des muscles posturaux par périodes de 20 ms en condition « fatigue » (cercles pleins) et « non fatigue » (cercles vides). Graphiques de droite: jambe non dominante; graphiques de gauche: jambe dominante. SOL, ST, ES: respectivement *soleus*, *semitendinosus*, *erector spinae*. t_{APA} , t_0 , t_{+1} : respectivement fenêtre temporelle des APA, début de l'activité musculaire du *deltoïdus anterior* et fin de la fenêtre temporelle des APA. t^+ , t^- : respectivement début d'activation du ST, début d'inhibition du ST. Chaque point représente la valeur moyenne ± 1 écart type de tous les sujets confondus ($N = 14$). Les valeurs indiquées sont les valeurs d'EMGi normalisées (voir cf. « Méthodes »). Ces tracés sont synchronisés par rapport à t_0 . QS, APA: respectivement phase de

maintien postural statique, ajustements posturaux anticipateurs. Notons qu'il n'y a aucune différence significative entre les conditions « fatigue » et « non fatigue » en conditions d'appui UNI_D et UNI_{ND} .

4.4. Comparaison des caractéristiques biomécaniques des APA en condition « fatigue » et « non fatigue »

Dans l'expérience principale, l'analyse statistique a révélé un effet significatif de la fatigue sur le recul anticipateur du centre des pressions ($F[3,13] = 6,02$, $P = 0,028$) et sur l'accélération anticipatrice du centre de gravité vers l'avant ($F[3,13] = 11,79$, $P = 0,004$; **Figure 23**). Plus précisément, les tests *post hoc* ont montré que le recul anticipateur du centre des pressions est plus faible (en valeur absolue) en condition F qu'en condition NF, et ce en posture UNI_D ($P = 0,009$) comme en en posture UNI_{ND} ($P = 0,002$). Similairement, l'accélération anticipatrice vers l'avant du centre de gravité est plus faible en condition F qu'en condition NF, et ce en posture UNI_D ($P = 0,021$) comme en posture UNI_{ND} ($P = 0,010$). En revanche, il n'y a aucun effet de la dominance de la jambe, ni d'interaction entre la fatigue et la dominance posturale sur la durée des APA. Dans l'expérience complémentaire, l'analyse statistique n'a révélé aucun effet de la fatigue sur le recul anticipateur du centre des pressions, l'accélération vers l'avant du centre de gravité et la durée des APA.

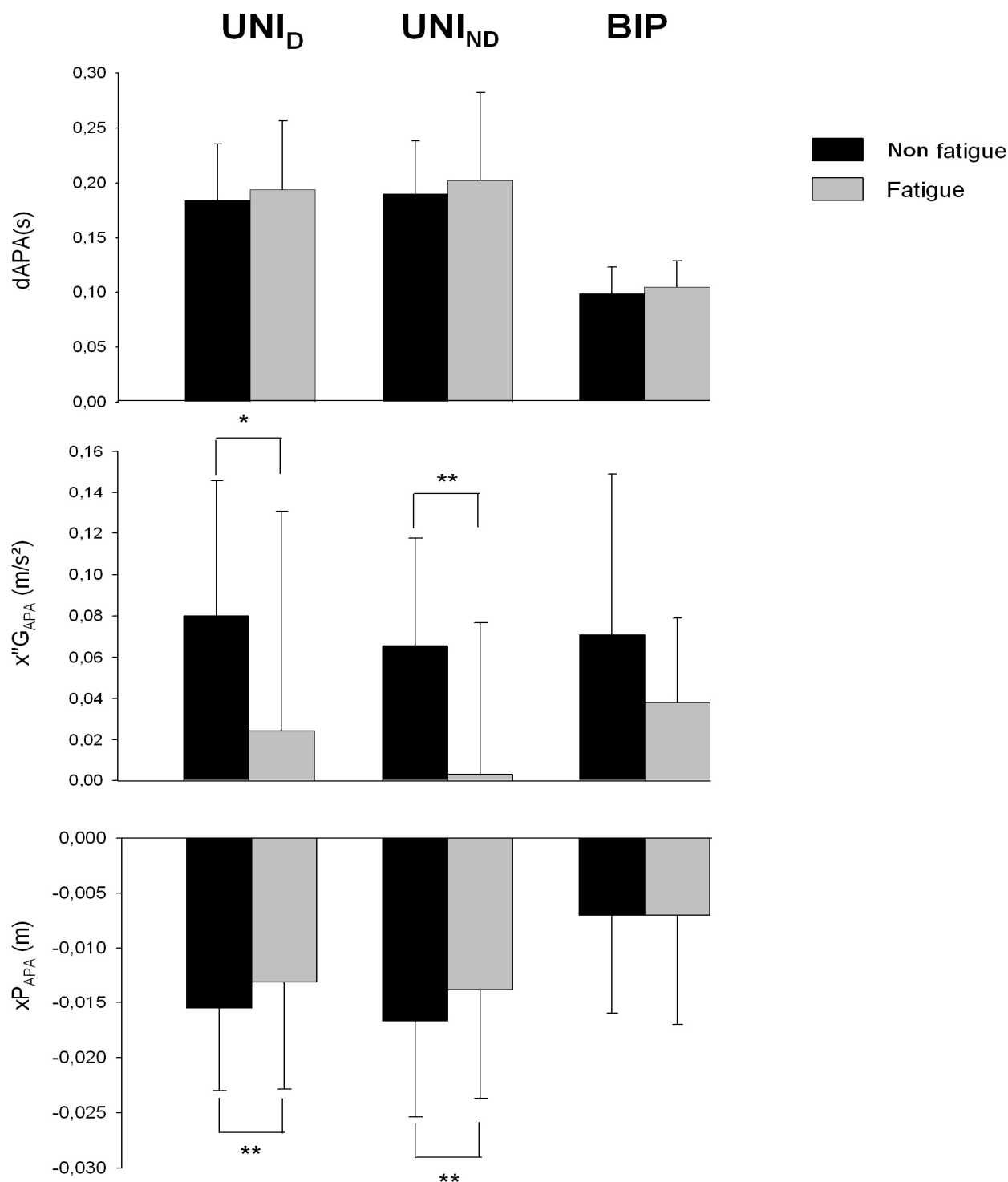


Figure 23: Comparaison de la dynamique posturale anticipatrice entre la condition « fatigue » et la condition « non fatigue » en postures UNI_D, UNI_{ND} et BIP. Les valeurs sont des moyennes ± 1 écart type (tous sujets confondus). d_{APA}, x''G_{APA}, xP_{APA}: respectivement durée des APA, accélération anticipatrice du centre de gravité et recul anticipateur du centre des pressions. *, **: respectivement P < 0,05 ; P < 0,01.

4.5. Comparaison de la performance focale en condition « fatigue » et « non fatigue »

Dans l'expérience principale et l'expérience complémentaire, l'analyse statistique a révélé qu'il n'y avait aucun effet significatif de la fatigue sur la vitesse et l'accélération maximale de la barre de poussée (**Figure 24**). De même, l'analyse statistique a montré qu'il n'y avait aucun effet de la dominance des membres inférieurs sur ces deux variables. La modification des paramètres biomécaniques des APA mise en évidence dans l'expérience principale ne peut donc pas être attribuée à une différence de performance focale.

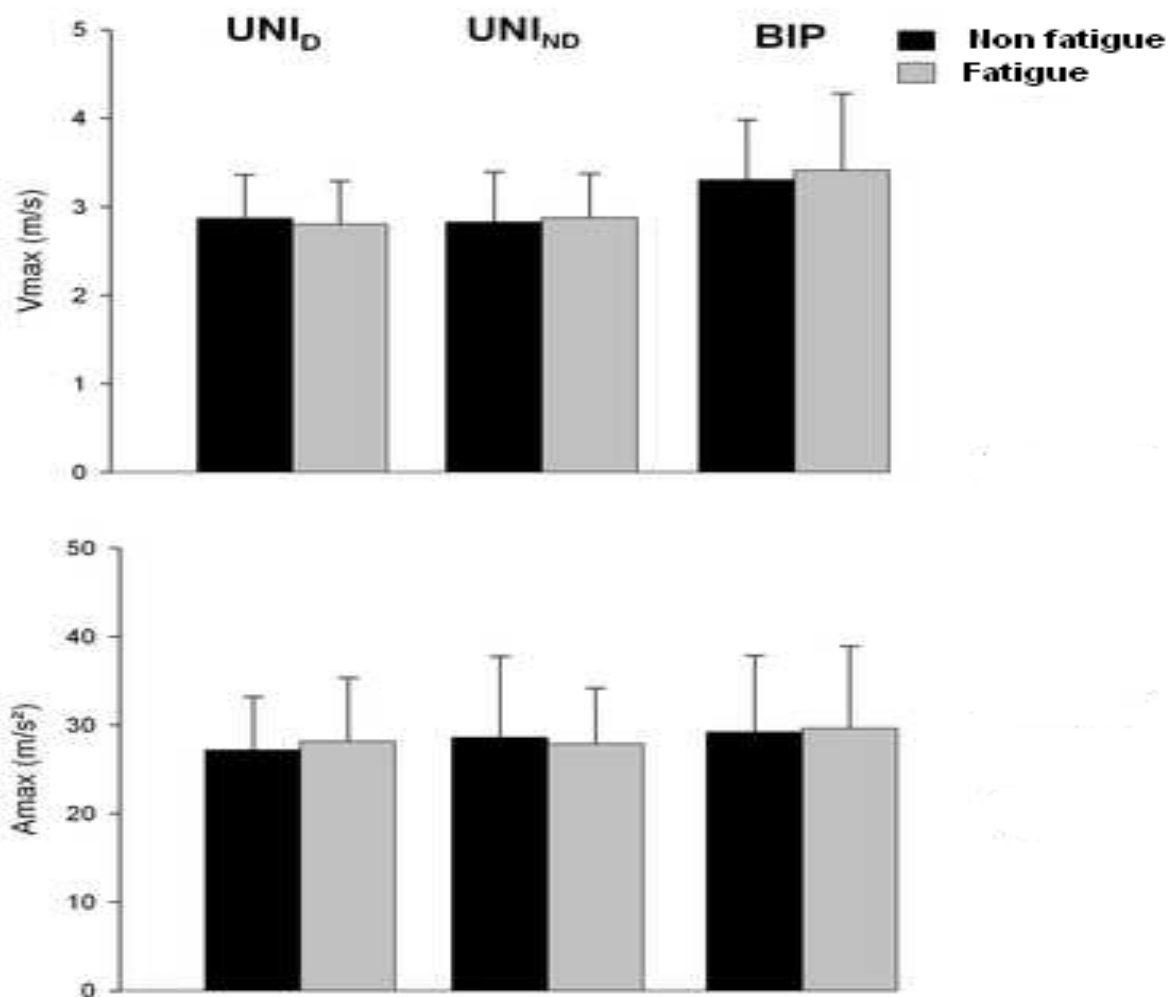


Figure 24: Comparaison de la performance focale entre la condition « fatigue » et la condition « non fatigue » en postures UNI_D, UNI_{ND} et BIP. Les valeurs sont des moyennes \pm 1 écart type (tous sujets confondus). V_{MAX}, A_{MAX}: respectivement vitesse maximale antéro-

postérieure et accélération maximale antéro-postérieure de la barre de poussée. BIP: posture bipodale. UNI_D, UNI_{ND} : respectivement appui sur la jambe dominante et non dominante.

5. Discussion

L'objet de la présente expérimentation était d'examiner comment le système nerveux central organise les APA en condition de fatigue des muscles posturaux induite par des séries de contractions isométriques de haute intensité. Dans l'expérience principale, les sujets exécutaient des séries de poussée bimanuelle dynamique en condition d'appui unilatéral sur la jambe dominante et la jambe non dominante avant et après un protocole destiné à fatiguer les muscles de la partie dorsale des cuisses. L'efficacité de ce protocole est attestée par une diminution significative de 43% de la force maximale isométrique des ischio-jambiers de MIC1 à MIC2 consécutivement aux séries fatigantes, à la fois dans l'expérience principale et l'expérience complémentaire.

5.1. Effets du protocole de fatigue sur l'activité électromyographique posturale anticipatrice

Dans l'expérience principale, les résultats ont montré que le niveau d'excitation et le « timing » d'activation des muscles posturaux n'ont pas été modifiés par le protocole de fatigue. Ces résultats sont analogues à ceux obtenus lors de l'expérimentation du chapitre précédent (Yiou et al., 2009a). Le protocole de fatigue utilisé au cours de cette dernière expérimentation était le même que celui de la présente étude. En revanche, la tâche expérimentale différait sur des points de détail. Plus précisément, la masse de la barre de poussée était plus faible (2 kg vs 4 kg dans l'expérience principale de la présente étude) et l'appui était bipodal (vs unipodal dans l'expérience principale de la présente étude).

L'expérimentation du chapitre précédent avait également montré que le protocole de fatigue n'affectait pas les valeurs de variation angulaire maximale des articulations du tronc, de la hanche, du genou et de la cheville. Le résultat de l'expérience complémentaire de la présente étude (tâche de poussée bilatérale dynamique en condition d'appui bipodal), selon lequel le protocole de fatigue n'affecte pas la dynamique posturale anticipatrice (en termes de recul du centre des

pressions et accélération vers l'avant du centre de gravité), est en accord avec ces derniers résultats, i.e. il semblerait que l'organisation posturale « globale » aussi bien que « locale » du mouvement ne change pas avec la fatigue. Ce résultat est *à priori* surprenant car il est connu que l'efficacité mécanique des fibres musculaires fatiguées est réduite (Duchateau et Hainault, 1985) et que ces celles-ci ont besoin d'un niveau d'activation plus important pour développer une force équivalente à celle des fibres intactes (Edwards et Lippold, 1956). Ainsi, puisque l'activité anticipatrice des muscles posturaux n'était pas augmentée en condition « fatigue », on aurait pu s'attendre à un effet de la fatigue sur les caractéristiques biomécaniques des APA. Et ce, d'autant plus qu'au cours de tâches symétriques vers l'avant mobilisant les membres supérieurs (comme celle utilisée dans l'expérience présente), la contre-perturbation posturale anticipatrice est connue pour être principalement induite par l'action des muscles proximaux (Shiratori et Latash, 2000), tels que les ischio-jambiers, qui étaient les muscles ciblés par le protocole de fatigue dans la présente étude. Selon Shiratori et Latash (2000), les muscles distaux (*tibialis anterior* et *soleus*) ne seraient impliqués que lors de perturbations posturales asymétriques, e.g. lors du lever unilatéral du membre supérieur. Pour expliquer ce résultat, il a été proposé dans l'étude précédente que les unités motrices fatiguées par les séries de contractions isométriques de haute intensité (unités motrices rapides, fatigables) n'étaient probablement pas celles majoritairement recrutées au cours des APA (unités motrices lentes et résistantes à la fatigue), car le niveau de force nécessaire pour s'opposer à la perturbation posturale induite par le mouvement focal était trop faible au cours des APA. Par conséquent, aucun changement adaptatif de l'activité musculaire posturale n'était requis pour contrebalancer la perturbation posturale avec une même efficacité qu'en condition « non fatigue ».

En contraste avec ces derniers résultats, les résultats de l'expérience principale de la présente étude ont montré que la dynamique posturale anticipatrice était considérablement réduite en condition de fatigue musculaire. Les mêmes résultats ont été obtenus lorsque les sujets se tenaient debout sur la jambe dominante ou sur la jambe non dominante, sans interaction significative entre la fatigue et la dominance des membres inférieurs. Cette différence peut, en partie du moins, s'expliquer si on considère que, dans l'expérience principale, il y'a « chevauchement » entre les unités motrices fatiguées du *semitendinosus* et les unités motrices recrutées au cours des APA. Ce « chevauchement » supposé des unités motrices n'est cependant probablement pas le seul facteur responsable de la réduction d'amplitude de la dynamique posturale anticipatrice (i.e. de la diminution d'amplitude du recul du centre des pressions et de l'accélération vers l'avant du centre

de gravité) en condition « fatigue ». En effet, les résultats ont montré que, pour chaque condition d'appui, le début de la variation des tracés mécaniques précède le début d'activation du *semitendinosus*. Le début de la variation des tracés mécaniques ne peut donc être attribué à l'activation de ce muscle postural. Comme il a été montré dans la littérature (e.g. Shiratori et Latash, 2000), la dynamique posturale anticipatrice n'est pas le résultat de l'activation d'un seul groupe de muscles posturaux agissant sur une articulation mais vraisemblablement le résultat de la mise en activation d'un ensemble de muscles posturaux. Plus spécifiquement, ces auteurs ont montré que, lors de mouvement impliquant symétriquement les deux membres supérieurs, les muscles antagonistes proximaux contribuaient de façon prépondérante à la composante antéro-postérieure de la contre-perturbation anticipatrice, et que les muscles antagonistes distaux contribuaient de façon prépondérante à la composante médio-latérale et à la composante rotatoire d'axe vertical de la contre-perturbation anticipatrice. Il a été montré précédemment que ces deux dernières composantes étaient négligeables (Yiou et al., 2009a). Nous proposons donc que la fatigue du *semitendinosus* (et des ischio-jambiers) contribue à l'atténuation de la dynamique posturale anticipatrice en condition « fatigue » mais qu'il est hautement probable que des muscles posturaux autres que ceux enregistrés dans la présente étude (e.g. les muscles posturaux de la partie ventrale du corps ou profonds) et non ciblés par le protocole de fatigue, aient modifié leur niveau d'activation.

Les résultats de la présente étude complètent ainsi l'étude précédente (Yiou et al., 2009a) en montrant que, même dans des conditions où les unités motrices fatiguées du *semitendinosus* semblent correspondre, du moins en partie, aux unités motrices recrutées au cours des APA, l'activité électrique de ce muscle postural (ainsi que celle des muscles posturaux *soleus* et *erector spinae* non ciblés par la fatigue) demeure inchangée en condition « fatigue ». Il semble donc que, dans notre expérimentation, le système nerveux central ne prenne pas en compte, ou alors de façon inadéquate, l'état de fatigue du système musculaire postural lors de la programmation des APA. L'atténuation consécutive de la dynamique posturale anticipatrice pourrait alors être compensée par des ajustements posturaux adaptatifs survenant pendant et/ou après le mouvement volontaire, i.e. au cours des « ajustements posturaux correcteurs ». Si on considère que le développement des APA représente la solution la plus économique mise en œuvre par le système nerveux central pour s'opposer à la perturbation posturale induite par le mouvement volontaire (Bouisset, 1991; Bouisset et Do, 2008), une telle stratégie posturale compensatrice pourrait être considérée comme sous optimale.

5.2. La capacité d'induire des changements adaptatifs des APA pourrait dépendre du niveau d'intensité des contractions isométriques fatigantes

Les résultats de nos deux études sur les effets de fatigue sur les APA contrastent avec les résultats de la littérature qui ont montré qu'avec la fatigue, le niveau d'activation des muscles posturaux était réduit (Vuillerme et al., 2002; Morris et Allison, 2006; Strang et Berg, 2007; Kanekar et al., 2008) et que le début de leur activation était plus précoce (Vuillerme et al., 2002; Strang et Berg, 2007; Kanekar et al., 2008; Strang et al., 2008). La méthode que nous avons utilisée dans nos études pour détecter le début des APA à partir des tracés électromyographiques était similaire à celle utilisée dans la littérature, ce qui écarte ce biais méthodologique. Le résultat que chacune des valeurs EMGi regroupées par périodes de 20 ms soit restée équivalente en condition « fatigue » et « non fatigue » tout au long de la fenêtre temporelle des APA atteste également que le début des APA n'a pas changé avec la fatigue. Si tel avait été le cas, une différence du niveau d'activation musculaire aurait dû être détectée au tout début de la fenêtre temporelle des APA, ce qui n'a pas été le cas. Enfin, le résultat que la durée des APA enregistrée au moyen du tracé du centre des pressions n'a pas changé entre les conditions « fatigue » et « non fatigue » s'oppose à la possibilité que d'autres muscles que ceux enregistrés aient un début d'activation plus précoce en condition « fatigue ». Enfin, des résultats similaires ont été obtenus lorsque les sujets se tenaient debout sur la jambe dominante ou non dominante.

Dans la littérature, il a été proposé que l'allongement de la durée des APA reflète l'adaptation du système nerveux central à la capacité réduite de production de force dans les muscles posturaux fatigués. Cette interprétation est fondée sur l'hypothèse généralement admise qu'un niveau critique de force inertielle anticipatrice doit être atteint par le système musculaire postural avant que le mouvement focal puisse être initié (e.g. Cordo et Nashner, 1982; Zattara et Bouisset, 1986; Strang et Berg, 2007; Yiou et al., 2009b). Ces forces inertielles anticipatrices servent à s'opposer à l'avance à l'effet déstabilisateur induit par le mouvement focal (Bouisset et Zattara, 1987; Bouisset, 1991; Bouisset et Do, 2008). Ainsi, il a été supposé que les muscles posturaux fatigués avaient besoin d'un temps plus long pour atteindre un niveau de force anticipateur équivalent à celui des muscles intacts. Ce type de réponse électromyographique adaptative a été mis en évidence au niveau des muscles posturaux du tronc et des cuisses et ce, lors de mouvements mobilisant les deux membres supérieurs (e.g. Kanekar et al., 2008) ou un seul

membre supérieur (e.g. Vuillerme et al., 2002) réalisés en posture bipodale. Par conséquent, la différence entre nos résultats et ceux de la littérature ne peut vraisemblablement pas être attribuée à la tâche expérimentale utilisée dans notre étude ou encore au muscle ciblé par la fatigue. Ainsi, nous proposons que cette différence provienne de la différence de niveau d'intensité des contractions isométriques utilisée pour induire la fatigue dans la présente étude et notre étude précédente (Yiou et al., 2009a. contractions isométriques de haute intensité) et les études de la littérature (contractions isométriques de moyenne et faible intensité). En d'autres termes, la capacité du système nerveux central à adapter la programmation des APA à la réduction d'efficacité mécanique des muscles posturaux fatigués dépendrait de l'intensité des séries de contractions isométriques fatigantes. Plus précisément, cette capacité pourrait être maintenue lorsque la fatigue est induite par des séries de contractions isométriques d'intensité faible à modérée. En revanche, lorsque la fatigue est induite par des séries de contractions isométriques de haute intensité, cette capacité d'adaptation serait altérée, avec comme conséquence une modification de la dynamique posturale anticipatrice.

5.3. Comment l'intensité des contractions isométriques pourrait-elle influencer les mécanismes du contrôle postural?

Il est connu que les mécanismes du contrôle postural dépendent des informations proprioceptives (et extéroceptives) (e.g. Gurfinkel et al. 1988; Ruget et al., 2008), et qu'une altération de ces informations, consécutive aux modifications biochimiques survenant dans le muscle actif, se produit lorsque la fatigue s'installe. Plus précisément, il a été montré que l'accumulation de métabolites intramusculaires modifiait les influx sensoriels en provenance de nombreux capteurs musculaires, parmi lesquels les fuseaux neuromusculaires (Taylor et al., 2000). Des études précédentes ont montré que la sensibilité des fuseaux neuromusculaires diminuait lors d'exercices prolongés, probablement sous l'influence directe des changements thermiques et/ou métaboliques survenant dans le muscle actif (Fukami, 1988; Bongiovanni et Hagbarth, 1990; Zhang et Rymer, 2001) ou encore via une élévation des influx sensoriels en provenance des afférences du groupe III et IV sur les motoneurones-gamma se projetant sur les fuseaux neuromusculaires (Ljubisavljević et Anastasijević, 1996; Pedersen et al., 1998). Cette élévation des influx sensoriels a été attribuée à l'accumulation des produits métaboliques libérés et/ou accumulés dans le tissu musculaire. Or, on sait que l'accumulation de métabolites (en particulier l'accumulation d'ions d'hydrogène associés à la production du lactate) dans le muscle fatigué

dépend de l'intensité de la contraction musculaire (Wilmore et Costill, 1999). Ainsi, lors de séries de contractions isométriques de faible intensité, la production d'ions d'hydrogène et de lactate intramusculaire est relativement faible car seules les fibres musculaires lentes à métabolisme oxydatif sont recrutées. En revanche, lors des séries de contractions isométriques d'intensité élevée, la production et l'accumulation de ces métabolites deviennent très élevées, car les fibres musculaires rapides à métabolisme glycolytique sont alors recrutées.

En conséquence de ces différences de concentrations en métabolites, la perturbation des informations proprioceptives nécessaires au contrôle de la posture et de l'équilibre pourrait être plus importante en condition de fatigue musculaire induite par des séries de contractions isométriques de haute intensité que par des séries de faible ou d'intensité modérée. Il est probable que cette perturbation plus importante des informations proprioceptives ait altéré la capacité d'adaptation des mécanismes du contrôle postural à la fatigue. Vuillerme et Hintzy (2007) ont montré qu'une forte concentration de lactate sanguin contribuait à dégrader le contrôle postural en condition bipodale statique. Bizid et al. (2009) ont montré que le contrôle postural en condition bipodale statique était plus dégradé lorsque les *quadriceps femoris* étaient fatigués que lorsque les *triceps surae* étaient fatigués. Le *quadriceps femoris* contenant plus de fibres rapides que le *triceps surae* (Harridge et al., 1996), la fatigue de ce muscle entraînerait une production plus élevée d'ions hydrogène et de lactate. En conséquence, l'altération des informations proprioceptives - et donc la réduction d'efficacité des mécanismes de contrôle postural - seraient plus importantes lors de la fatigue des *quadriceps femoris* que lors de la fatigue des *triceps surae*.

V

CONCLUSION GÉNÉRALE

&

PERSPECTIVES

CONCLUSION GÉNÉRALE & PERSPECTIVES

L'objectif général de ce travail de thèse était d'examiner, chez le sujet jeune et bien portant, l'adaptabilité des commandes motrices posturale et focale associées à une tâche de poussée bilatérale dynamique lorsque la capacité posturo-cinétique est spécifiquement contrainte par des facteurs de nature « neurophysiologique ». Dans cette perspective, trois types de contraintes posturales ont été envisagées : i) le changement d'appui de bipodal à unipodal (chapitre II.A, articles 1 et 2), la fatigue posturale (chapitre II.B, articles 3 et 4) et la dominance posturale (appui unipodal sur la jambe dominante ou sur la jambe non dominante) (chapitre II.A et chapitre II.B, article 4).

Dans chacune de ces situations expérimentales, la capacité de contre-perturbation posturale n'était pas limitée par une réduction de la taille de la base posturale selon la direction du mouvement (direction antéro-postérieure). Les possibilités de déplacement du centre des pressions selon cette direction ne variaient donc pas d'une situation à l'autre, contrairement aux études de la littérature qui se sont intéressées aux effets des conditions de stabilité posturale initiale sur les ajustements posturaux et la performance focale (e.g. Nouillot et al., 1992; Aruin et al., 1998 ; Nouillot et al., 2000 ; Yiou et al. 2007). Dans ces dernières études, il a été montré de façon récurrente que le système nerveux central atténuait, voire supprimait, le développement des APA, de façon à minimiser, voire à supprimer, leur effet potentiellement déstabilisateur. Selon le concept de capacité posturo-cinétique (Bouisset 1991), il en résulterait une réduction de la performance focale (généralement exprimée en terme de vitesse maximale). Il est à noter que ce type de « stratégie de protection », caractérisé par une réduction des APA et de la performance focale, a également été mis en évidence chez le sujet âgé et le sujet pathologique (e.g. chez le sujet hémiplégique et le sujet atteint de la maladie de Parkinson) placés dans des conditions posturales identiques à celle des sujets témoins.

Les résultats de la présente étude ont montré que ce type de stratégie de protection n'était utilisé dans aucune de nos situations expérimentales, suggérant ainsi que les APA n'étaient pas perçus comme une menace pour l'équilibre postural. Au contraire, les résultats de la première expérimentation (cf. Chapitre II.A., article 1) ont montré que le système nerveux central

augmentait la durée des APA en condition unipodale de façon à maintenir un niveau de forces inertielles équivalent à celui obtenu en condition bipodale et donc à maintenir un niveau de contre-perturbation anticipatrice équivalent. Il en résulterait une performance focale optimale. Les résultats de cette expérimentation, basée sur une analyse des caractéristiques biomécaniques des ajustements posturaux, ont également montré que ce type de stratégie adaptative caractérisée par un allongement de la durée des APA ne dépendait pas de la dominance posturale. En revanche, l'analyse électromyographique (Chapitre II.A., article 2) a révélé que la réponse adaptative des muscles posturaux au changement d'appui (de bipodal à unipodal) était asymétrique, i.e. que le niveau d'activation des muscles posturaux nécessaire à assurer une contre-perturbation posturale et une performance focale optimale était plus élevé lorsque les sujets se tenaient en appui unipodal sur la jambe non dominante que sur la jambe dominante. La capacité d'adaptation au changement d'appui serait donc meilleure dans cette dernière situation car plus « économique » en terme énergétique. Enfin, les résultats de la troisième (Chapitre II.B, article 3) et de la quatrième expérimentation (Chapitre II.B, article 4) suggèrent que cette capacité d'adaptation est altérée suite à la répétition intensive de séries de contractions isométriques de haute intensité. Les résultats ont en effet montré que, dans ces conditions de fatigue, l'amplitude des APA (recul du centre des pressions et accélération du centre de gravité) est en effet drastiquement réduite. Cet effet négatif de la fatigue sur le contrôle postural anticipateur ne semble pas être latéralisé.

L'ensemble de ces résultats contribue ainsi à une meilleure connaissance des capacités d'adaptation des commandes motrices posturales et focales associées à l'exécution du mouvement volontaire.

A partir de ces travaux, plusieurs perspectives de travail sont envisagées :

1. Perspectives relatives aux effets de la fatigue sur le contrôle postural en condition dynamique

Les résultats de la littérature ont montré de façon récurrente l'adaptabilité de la commande motrice posturale à la fatigue des muscles posturaux induite par des contractions isométriques de basse intensité ou d'intensité modérée. Dans ces conditions de fatigue, le système nerveux central augmente la durée des APA de façon à maintenir un niveau de contre-perturbation postural optimal, i.e. équivalent à celui généré en condition de non fatigue. Comme il a été dit précédemment, les résultats de la présente recherche suggèrent que cette capacité d'adaptation est

altérée lorsque la fatigue est induite par des contractions isométriques de haute intensité. Il semble donc probable que, pour une tâche motrice donnée, la capacité d'adaptation se dégrade avec le niveau d'intensité des contractions isométriques fatigantes. Nous souhaiterions examiner la façon dont évolue cette dégradation des capacités d'adaptation en faisant varier le niveau d'intensité des contractions isométriques fatigantes (de faible à maximale). Il est probable que pour une tâche motrice donnée, il existe un niveau seuil à partir duquel le système nerveux central n'est plus capable d'adapter les commandes posturale et/ou focale à la réduction d'efficacité mécanique des muscles posturaux fatigués, avec des effets potentiellement délétères sur l'équilibre postural.

Par ailleurs, les résultats ont montré que, suite à la série de contractions isométriques fatigantes, l'amplitude des APA (en termes de déplacement du centre des pressions et accélération du centre de gravité) était drastiquement réduite. La question se pose de savoir comment, au final, les sujets contrôlent leur équilibre postural. Il est probable qu'ils comptent sur les ajustements posturaux correcteurs. L'influence de la fatigue sur ce type d'ajustement postural reste à déterminer.

Enfin, les effets de la fatigue sur les APA n'ont été étudiés (dans cette étude et dans la littérature) que lors de la production de tâches motrices mobilisant les membres supérieurs à partir d'une situation où la base posturale restait inchangée. Les effets de la fatigue sur le contrôle postural anticipateur lors de tâches motrices impliquant un déplacement de la base posturale, telles que l'initiation de la marche ou lors de tâches sportives, telles que la fente en escrime, sont envisagées.

2. Perspectives relatives à la symétrie des ajustements posturaux

Nos résultats ont montré que la réponse posturale à un changement d'appui était asymétrique et semblait dépendre de la dominance des membres inférieurs. Ce concept d'asymétrie postural pourrait être généralisé à d'autres types de tâches, telles que l'initiation du pas, où il est généralement admis, implicitement ou explicitement, qu'un comportement asymétrique est le signe d'une pathologie sous-jacente (e.g. Viton et al., 2000 ; Bensoussan et al., 2006). Or, compte tenu des résultats de la présente étude, la question se pose de savoir si l'initiation de la marche chez le sujet sain est un processus symétrique ou, au contraire, dépend de

la dominance des membres inférieurs. Outre la question fondamentale de la symétrie du contrôle postural, la distinction entre une asymétrie « normale » et une asymétrie « pathologique » au cours de l'initiation du pas peut être pertinente pour le diagnostic du clinicien. Dans cette perspective, la comparaison des caractéristiques biomécaniques et électromyographiques de l'initiation du pas, réalisé à différentes vitesses de façon à faire varier les contraintes d'équilibre postural, est envisagée chez le sujet sain, puis éventuellement chez le sujet pathologique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADKIN, A.L., FRANK, J.S., CARPENTER, M.G. and PEYSAR, G.W. (2002). Fear of falling modifies anticipatory postural control. *Experimental Brain Research*, 143, 160-170.

ALLISON, G.T. and HENRY, G.T. (2002). The influence of fatigue on trunk muscle responses to sudden arm movements, a pilot study. *Clinical Biomechanics (Bristol Avon)*, 17, 414–417.

ARUIN, A.S. and LATASH, M.L. (1995). The role of motor action in anticipatory postural adjustments studied with self-induced and externally triggered perturbations. *Experimental Brain Research*, 106, 291-300.

ARUIN, A.S., FORREST, W.R. and LATASH, M.L. (1998). Anticipatory postural adjustments in conditions of postural instability. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 109, 350–359.

ARUIN, A., MAYKA, M. and SHIRATORI, T. (2003). Could a motor action that has no direct relation to expected perturbation be associated with anticipatory postural adjustments in humans? *Neuroscience Letters*, 341, 21–24.

BAZALGETTE, D., ZATTARA, M., BATHIEN, N., BOUISSET, S. and RONDOT, P. (1987). Postural adjustments associated with rapid voluntary arm movements in patients with Parkinson's disease. *Advances in Neurology*, 45, 371–374.

BELENKII, Y.Y., GURFINKEL, V.S. and PALTSEV, Y.I. (1967). Elements of control of voluntary movements. *Biofizika*, 12, 135-141.

BENSOUSSAN, L., MESURE, S., VITON, J.M. and DELARQUE, A. (2006). Kinematic and kinetic asymmetries in hemiplegic patients gait initiation patterns. *Journal of Rehabilitation Medicine*, 38, 287-294.

BERAUD, P. and GAHERY, Y. (1995). Relationships between the force of voluntary leg movements and the associated postural adjustments. *Neuroscience Letters*, 194, 177-180.

BERNSTEIN, N. (1967). The Coordination and regulation of movement. *Pergamon Press*, London, 196p.

BIZID, R., MARGNES, E., FRANÇOIS, Y., JULLY, J.L., GONZALEZ, G., DUPUI, P. and PAILLARD, T. (2009). Effects of knee and ankle muscle fatigue on postural control in the unipedal stance. *European Journal of Applied Physiology*, 106, 375-380.

BLEUSE, S., CASSIM, S., BLATT, J.L., LABYT, E., DERAMBURE, P., GUIEU, J.D. and DEFEBVRE, L. (2006). Effect of age on anticipatory postural adjustments in unilateral arm movement. *Gait and Posture*, 24, 203–210.

BLEUSE, S., CASSIM, F., BLATT, J.L., LABYT, E., BOURRIEZ, J.L., DERAMBURE, P., DESTEE, A., and DEFEBVRE, L. (2008). Anticipatory postural adjustments associated with arm movement in Parkinson's disease: a biomechanical analysis. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 79(8), 881-887.

BOUISSET, S., LESTIENNE, F. and MATON, B. (1977). The stability of synergy in agonists during the execution of a simple voluntary movement. *Electroencephalography Clinical Neurophysiology*, 42, 543–551.

BOUISSET, S. and ZATTARA, M. (1981). A sequence of postural movements precedes voluntary movement. *Neuroscience Letters*, 22, 263–270.

BOUISSET, S., and ZATTARA, M. (1983). Anticipatory postural movements related to a voluntary movement. In *Space Physiology, Cepadues Pubs*, 137-141.

BOUISSET, S. and ZATTARA, M. (1987). Biomechanical study of the programming of anticipatory postural adjustments associated with voluntary movement. *Journal of Biomechanics*, 20(8), 735-742.

BOUISSET, S. and ZATTARA, M. (1990). Segmental movement as a perturbation to balance? Facts and concepts. In J.L. Winters and S.L.Y. Woo (Eds). Multiple muscle systems: Biomechanics and movement organization. *Springler Verlag*, New York, 498-502.

BOUISSET, S. (1991). Relationship between postural support and intentional movement: biomechanical approach. *Arch. Int. Physiol. Biochim. Biophys.*, 99: A77-92.

BOUISSET, S. and DUCHENE, J.L. (1994). Is body balance more perturbed by respiration in seating than in standing posture? *Neuroreport*, 5, 957-960.

BOUISSET, S., RICHARDSON, J. and ZATTARA, M. (2000). Do anticipatory postural adjustments occuring in different segments of the postural chain follow the same organisational rule for different task movement velocities, independently of the inertial load value? *Experimental Brain Research*, 132, 79-86.

BOUISSET, S. (2002). *Biomécanique et physiologie du mouvement*. Masson, Paris.

BOUISSET, S. and LE BOZEC, S. (2002). Posturo-kinetic capacity and postural function in voluntary movements. In: M.L. Latash (Eds.), *Progress in motor control*. Vol. II: Structure-function relations in voluntary movements. *Human Kinetics*, Champaign, Illinois, 25-52.

BOUISSET, S. and DO, M.C. (2008). Posture, dynamic stability, and voluntary movement. *Clinical Neurophysiology*, 38, 345-362.

BONGIOVANNI, L.G. and HAGBARTH, K.E. (1990). Tonic vibration reflexes elicited during fatigue from maximal voluntary contractions in man. *Journal of Physiology*, 423, 1-14.

BONNARD, M., SIRIN, A.V., ODDSON, L. and THORSTENSSON, A. (1994). Different strategies to compensate for the effects of fatigue revealed by neuromuscular adaptation processes in human. *Neuroscience Letters*, 166, 101-105.

BRENIERE, Y., DO, M.C. and SANCHEZ, J. (1981). A biomechanical study of gait initiation process. *Journal of Biophysics and Nuclear Medicine*, 5, 197-205.

BRENIERE, Y., DO, M.C. and BOUISSET, S. (1987). Are dynamic phenomena prior to stepping essential to walking? *Journal of Motor Behavior*, 19, 62-76.

BURKE, R.E., LEVINE, P., TSAIRIS, P. and ZAJAC, F.E. (1973). Physiological types and histochemical profiles in motor units of the cat gastrocnemius. *Journal of Physiology*, 234, 723-48.

CARLSOO, S. (1966). The initiation of walking. *Acta Anatomical*, 65, 1-9.

CARPENTIER, A., DUCHATEAU, J. and HAINAUT, K. (2001). Motor unit behavior and contractile changes during fatigue in the human first dorsal interosseus. *Journal of Physiology*, 534, 903-12.

CHABRAN, E., MATON, B. and FOURMENT, A. (2002). Effects of postural muscle fatigue on the relation between segmental posture and movement. *Journal of Electromyography and Kinesiology*; 12, 67-79.

CORDO, P.J. and NASHNER, L.M. (1982). Properties of postural adjustments associated with rapid arm movements. *Journal of Neurophysiology*, 47(2), 287-302.

COTE, J.N., MATHIEU, P.A., LEVIN, M.F. and FELDMAN, A.G. (2002). Movement reorganization to compensate for fatigue during sawing. *Experimental Brain Research*, 146, 394-398.

COUILLANDRE, A., BRENIERE, Y. and MATON, B. (2000). Is human gait initiation program affected by a reduction of the postural basis? *Neuroscience Letters*, 285, 150-154.

CRENNA, P.J., FRIGO, C., MASSION, J. and PEDOTTI, A. (1987). Forward and backward axial synergies in man. *Experimental Brain Research*, 65, 538-548.

DICK, J.P., ROTHWELL, J.C., BERARDELLI, A., THOMPSON, P.D., GIOUX, M., BENECKE, R., and al. (1986). Associated postural adjustments in Parkinson's disease. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 49, 1378–1385.

DIETRICH, G., BRENIERE, Y. and DO, M.C. (1994). Organization of local anticipatory movements in single step initiation. *Human Movement Science*, 13, 195-210.

DO, M.C., NOUILLOT, P. and BOUISSET, S. (1991). Is balance or posture at the end of voluntary movement programmed? *Neuroscience Letters*, 130, 9-11.

DO, M.C. and YIOU, E. (1999). Do centrally programmed anticipatory postural adjustments in forward stepping movement affect the performance of an associated pointing task? *Experimental Brain Research*, 12, 462–466.

DUCHATEAU, J. and HAINAUT, K. (1985). Electrical and mechanical failures during sustained and intermittent contractions in humans. *Journal of Applied Physiology*, 58, 942–947.

DUCHATEAU, J. and HAINAUT, K. (1990). Effects of immobilization on contractile properties, recruitment and firing rates of human motor units. *Journal of Physiology*, 422, 55–65.

EDWARDS, R.G. and LIPPOLD, O.C.J. (1956). The relation between force and integrated electrical activity in fatigued muscle. *Journal of Physiology*, 132, 677-681.

ENOKA, R.M. and STUART, D.G. (1992). Neurobiology of muscle fatigue. *Journal of Applied Physiology*, 72, 1631–1648.

FRIEDLI, W.G., HALLET, M.S. and SIMON, S.R. (1984). Postural adjustments associated with rapid arm movements. I. Electromyographic data. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 47, 611–622.

FRIEDLI, W.G., COHEN, L., HALLET, M.S., STANHOPE, S. and SIMON, S.R. (1988). Postural adjustments associated with rapid voluntary arm movements. II. Biomechanical analysis. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 51, 232-243.

FUJIWARA, K., TOYAMA, H. and KUNITA, K. (2003). Anticipatory activation of postural muscles associated with bilateral arm flexion in subjects with different quiet standing positions. *Gait and Posture*, 17, 254–263.

FUKAMI, Y. (1988). The effects of NH₃ and CO₂ on the sensory ending of mammalian muscle spindles: intracellular pH as a possible mechanism. *Brain Research*, 463, 140-143.

GAHERY, Y. and MASSION, J. (1981). Co-ordination between posture and movement. *Trends in Neurosciences*, 4, 199-202.

GANTCHEV, G.N. (1990). Adaptive postural processes during changes in the functional capacity of the muscular system. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.

GELAT, T. and BRENIERE, Y. (2000). Adaptation of the gait initiation process for stepping on to a new level using a single step. *Experimental Brain Research*, 133, 538-546.

GELFAND, I.M., GURFINKEL, V.S., TSETLIN, M.L. and SHIK, M.L. (1971). Some problems in movement analysis. In: *Models of Structure – Functional Organization of Certain Biological Systems*. Ed Gelfand IM, Gurfinkel VS, Fomin SV, Tsetlin MI. MIT Press, Cambridge, 329-345.

GILLE, J.C., DECAULNE, P. et PELEGRIN, M. (1975). Systèmes asservis non linéaires, généralités, méthodes usuelles. Dunod, Paris.

GILLEARD, W., CROSBIE, J. and SMITH, R. (2008). Rising to stand from a chair: symmetry, and frontal and transverse plane kinematics and kinetics. *Gait and Posture*; 27, 8–15.

GURFINKEL, V.S. and ELNER, A.M. (1973). On two types of static disturbances in patients with local lesions of the brain. *Aggressologie: Revue Internationale de Physio-Biologie et de Pharmacologie Appliquées Aux Effets de l'Aggression*, 14, 65–72.

GURFINKEL, E.V. (1993). Physical foundations of the stabilography. *Aggressologie*, 14, 9 -14.

GURFINKEL, V.S., LEVIK, YU.S., POPOV, K.E., SMERTANIN, B.N. and SHLIKOV, V.YU. (1988). Body scheme in the control of postural activity. In: Gurfinkel VS, Loffe ME, Massion J, Roll JP (editors). *Stance and motion, facts and concepts*. New York: Plenum Press, pp185-193.

GRAY, J. (1968). *Animal locomotion*. Weidenfeld and Nicolson, London.

HARRIDJE, S.D., BOTTINELLI, R., CANEPARI, M., PELLEGRINO, M.A., REGGIANI, C., ESBJORNSSON, M. and SALTIN, B. (1996). Whole-muscle and single-fibers contractile properties and myosin heavy chain isoforms in human. *Pflugers Archives*, 432, 913-20.

HENNEMAN, E., SOMJEN, G. and CARPENTER, D. (1965). Functional significance of cell size in spinal motoneurons. *Journal of Neurophysiology*, 28, 560–580.

HERMAN, R., COOK, T., COZZENS, B. and FREEDMAN, W. (1973). Control of postural reactions in man: The initiation of gait. In R. S. Stein. K.G. Pearson. R.S. Smith and J.B. Redford (Eds). *Control of posture and locomotion*. New York, Plenum Press, 363-388.

HOFFMAN, M., SCHRADER, J., APPLGATE, T. and KOCEJA, D. (1998). Unilateral postural control of the functionally dominant and non dominant extremities of healthy subjects. *Journal of Athletic Training*, 33, 319–322.

HORAK, F.B., ESSELMAN, P., ANDERSON, M.E. and LYNCH, M.K. (1984). The effects of movement velocity, mass displaced, and task certainty on associated postural adjustments made by normal and hemiplegic individuals. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 4, 1020–1028.

HORAK, F.B. and NASHNER, L.M. (1986). Central programming of postural movements: adaptation to altered support surface configurations. *Journal of Neurophysiology*, 55, 1369–1381.

JACOBS, C., UHL, T.L., SEELEY, M., STERLING, W. and GOODRICH, L. (2005). Strength and fatigability of the dominant and non dominant hip abductors. *Journal of Athletic Training*, 40, 203–206.

JIAN, Y., WINTER, D.A., ISHAC, M.G., and GILCHRIST, L. (1993). Trajectory of the body CoG and CoP during initiation and termination of gait. *Gait and Posture*, 1, 9-22.

KANEKAR, N., SANTOS, M.J. and ARUIN, A.S. (2008). Anticipatory postural control following fatigue of postural and focal muscles. *Clinical Neurophysiology*, 119, 2304-2313.

KROGH-LUND, C. (1993). Myo-electric fatigue and force failure from submaximal static elbow flexion sustained to exhaustion. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 67, 389–401.

LATASH, M.L., ARUIN, A.S., NEYMAN, I., NICHOLAS, J.J. and SHAPIRO, M.B. (1995a). Feed-forward postural adjustments in a simple two-joint synergy in patients with Parkinson's disease. *Electroencephalography Clinical Neurophysiology*, 97(2), 77-89.

LATASH, M.L., ARUIN, A.S., NEYMAN, I. and NICHOLAS, J.J. (1995b). Anticipatory postural adjustments during self inflicted and predictable perturbations in Parkinson's disease. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 58(3), 326-334.

LE BOZEC S., GOUTAL, L. et BOUISSET, S. (1997). Ajustements posturaux dynamiques associés au développement de forces isométriques chez les sujets assis. *C.R. Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Vie*, 320, 715-720.

LE BOZEC, S. and BOUISSET, S. (2004a). Does postural chain mobility influence muscular control in sitting ramp push? *Experimental Brain Research*, 158, 427–437.

LE BOZEC, S. and BOUISSET, S. (2004b). Do bimanual isometric push efforts in humans stop as a consequence of postural muscle exhaustion? *Neuroscience Letters*, 356, 61–65.

LE BOZEC, S., BOUISSET, S. and RIBREAU, C. (2008). Postural control in isometric ramp pushes: the role of Consecutive Postural Adjustments (CPAs). *Neuroscience Letters*, 448, 250-254.

- LE BOZEC, S. and BOUISSET, S. (2009). Contribution of seat and foot reaction forces to anticipatory postural adjustments (APAs) in sitting isometric ramp pushes. *Gait and Posture*, 30, 282-287.
- LEE, W.A. (1980). Anticipatory control of posture and task muscles during rapid arm flexion. *Journal of Motor Behavior*, 12, 185-196.
- LE PELLECC, A. and MATON, B. (1999). Anticipatory postural adjustments are associated with single vertical jump and their timing is predictive of jump amplitude. *Experimental Brain Research*, 129, 551-558.
- LE PELLECC, A. and MATON, B. (2002). Initiation of a vertical jump: the human body's upward propulsion depends on control of forward equilibrium. *Neuroscience Letters*, 323, 183-186.
- LEPERS, R. and BRENIERE, Y. (1995). The role of anticipatory postural adjustments and gravity in gait initiation. *Experimental Brain Research*, 107, 118-124.
- LINO, F. and BOUISSET, S. (1994). Is velocity of a pointing movement performed in a sitting posture increased by upper body instability? *Journal of Biomechanics*, 27, 411-419.
- LIPSHITS, M.L., MAURITZ, K., and POPOV, K.E. (1981). Quantitative analysis of anticipatory postural components of a complex voluntary movement. *Fiziologia Cheloveka*, 7, 411-419.
- LJUBISAVLJEVIC, M. and ANASTASIJEVIC, R. (1996). Fusimotor system in muscle fatigue. *Journal of the Peripheral Nervous System*, 1, 83-96.
- LUCCARINI, P., GAHERY, Y. and POMPEIANO, O. (1990). Cholinoceptive pontine reticular structures modify the postural adjustments during the limb movements induced by cortical stimulation. *Archives Italiennes de Biologie*, 128(1), 19-45.
- MACPHERSON, J.M. (1988). The neural organization of postural control. Do muscle synergies exist? In: *Posture and Gait Development, Adaptation and Modulation*. Ed Amblard B, Berthoz A, Clarac F. *Elsevier*, Amsterdam, 381-390.

MACPHERSON, J.M. (1991). How flexible are muscle synergies? Dahlem Konferenzen. In: Motor Control: Concepts and Issues. Ed Humphrey DR, Freund HJ, John Wiley. Chichester.

MANN, R.A., HAGY, J.L., WHITE, V. And LIDDELL, D. (1979). The initiation of walking. *Journal of Bone and Joint Surgery*, 61(A), 232-239.

MASSION, J. (1992). Movement, posture and equilibrium: interaction and coordination. *Progress in Neurobiology*, 38, 35-56.

MASSION, J. (1997). Cerveau et motricité. Fonctions sensori-motrices. Paris: Presses Universitaires de France. Pratiques corporelles.

MATON, B. (1980). Fast and slow motor units: their recruitment for tonic and phasic contraction in normal man. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 43, 45–55.

MEZAOUR, M., YIOU, E. and LE BOZEC, S. (2009). Does symmetrical upper limb task involve symmetrical postural adjustments? *Gait and Posture*, 30, 239-244.

MEZAOUR, M., YIOU, E. and LE BOZEC, S. (2010). Effect of lower limb muscle fatigue on anticipatory postural adjustments associated with bilateral forward reach in the unipedal dominant and non dominant stance. *European Journal of Applied Physiology*. [Epub ahead of print].

MILLER, D.I., NELSON, R.C. (1973). Biomechanics of sports Philadelphia: Lea and Febiger.

MILNER-BROWN, H.S., STEIN, R.B. and YEMM, R. (1973). The orderly recruitment of human motor units during voluntary isometric contractions. *Journal of Physiology*, 230, 359–370.

MORRIS, S.L. and ALLISON, G.T. (2006). Effects of abdominal muscle fatigue on anticipatory postural adjustments associated with arm raising. *Gait and Posture*, 24, 342–348.

MURRAY, M.P., SEIREG, A.A. and SEPIC S.B. (1975). Normal postural stability and steadiness: Quantitative assessment. *Journal of Bone and Joint Surgery*, 57, 510–516.

NASHNER, L.M. (1977). Fixed patterns of rapid postural responses among leg muscles during stance. *Experimental Brain Research*, 30, 13-24.

NASHNER, L.M. and MACCOLLUM, G. (1985). The organization of human postural movements: a formal basis and experimental synthesis. *Behavior Brain Science*, 8, 135-172.

NOUILLOT, P., BOUISSET, S., and DO, M.C. (1992). Do fast voluntary movements necessitate anticipatory postural adjustments even if equilibrium is unstable? *Neuroscience Letters*, 147, 1-4.

NOUILLOT, P., BOUISSET, S. and DO, M.C. (2000). Are there anticipatory segmental adjustments associated with lower limb flexion when balance is poor in human? *Neuroscience Letters*, 279, 77-80.

ODDSSON, L. (1990). Control of voluntary trunk movements in man. Mechanisms for postural equilibrium during standing. *Acta Physiologica. Scandinavia*, 140, Suppl. 595.

OUNPUU, S. and WINTER, D. (1989). Bilateral electromyographical analysis of the lower limbs during walking in normal adults. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 72, 429-438.

PAILLARD, J. (1976). Tonus, Posture et Mouvement. In: Kayser C.H., (Eds). *Traité de Physiologie*, Flammarion, Paris.

PALTSEV, Y.I. and ELNER, A.M. (1976). Preparatory and compensatory period during voluntary movement in patients with involvement of the brain of different localization. *Biofizica*, 12(1), 142-147.

PAULIGNAN, Y., DUFOSSE, M., HUGON, M., and MASSION, J. (1989). Acquisition of coordination between posture and movement in bimanual task. *Experimental Brain Research*, 77, 337-348.

PEDERSEN, J., LJUBISAVLJEVIC, M., BERGENHEIM, M. and JOHANSSON, H. (1998). Alterations in information transmission in ensembles of primary muscle spindle afferents after muscle fatigue in heteronymous muscle. *Neuroscience*, 84, 953-999.

PEDOTTI, A., CRENNNA, P., DEAT, A., FRIGO, C. and MASSION, J. (1989). Postural synergies in axial movements: short and long-term adaptation. *Experimental Brain Research*, 74: 3-10.

REMELIUS, J.G., HAMILL, J., KENT-BRAUN, J. and VAN EMMERIK, R.E.A. (2008). Gait initiation in Multiple Sclerosis. *Motor Control*, 12, 93–108.

ROMBERG, M.H. (1953). *Manuel of nervous disease man*. London, Sydeham Society, 395-401.

RUGET, H., BLOUIN, J., TEASDALE, N. and MOUCHNINO, L. (2008). Can prepared anticipatory postural adjustments be updated by proprioception? *Neuroscience*, 155, 640-648.

SANTOS, M.J., KANEKAR, N. and ARUIN, A.S. (2010a). The role of anticipatory postural adjustments in compensatory control of posture: 1. Electromyographic analysis. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 20(3), 388-397.

SANTOS, M.J., KANEKAR, N. and ARUIN, A.S. (2010b). The role of anticipatory postural adjustments in compensatory control of posture: 2. Biomechanical analysis. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 20(3), 398-405.

SCHEPENS, B. and DREW, T. (2004). Independent and convergent signals from the pontomedullary reticular formation contribute to the control of posture and movement during reaching in the cat. *Journal of Neurophysiology*, 92(4), 2217-2238.

SCHEPENS, B. and DREW, T. (2006). Descending signals from the pontomedullary reticular formation are bilateral, asymmetric and gated during reaching movements in the cat. *Journal of Neurophysiology*, 96(5), 2229-2252.

SHIRATORI, T. and LATASH, M. (2000). The roles of proximal and distal muscles in anticipatory postural adjustments under asymmetrical perturbations and during standing on rollerskates. *Clinical Neurophysiology*, 111, 613-623.

SHIRATORI, T. and LATASH, M. (2001). Anticipatory postural adjustments during load catching in standing subjects. *Clinical Neurophysiology*, 112, 1250-1265.

SLIJPER, H. and LATASH, M. (2000). The effects of instability and additional hand support on anticipatory postural adjustments in leg, trunk, and arm muscles during standing. *Experimental Brain Research*, 135, 81–93.

SLIJPER, H., LATASH, M.L., RAO, N. and ARUIN, A.S. (2002). Task-specific modulation of anticipatory postural adjustments in individuals with hemiparesis. *Clinical Neurophysiology*, 11, 642–655.

STAPLEY, P., POZZO, T. and GRISHIN, A. (1998). The role of anticipatory adjustments during whole body reaching movements. *Neuroreport*, 9, 395-401.

STAPLEY, P., POZZO, T., CHERON, G., and GRISHIN, A. (1999). Does the coordination between posture and movement during whole body reaching task ensure centre of mass stabilization? *Experimental Brain Research*, 129, 134-146.

STEPHENS, J.A. and USHERWOOD, T.P. (1977). The mechanical properties of human motor units with special reference to their fatigability and recruitment threshold. *Brain Research*, 125, 91–97.

STRANG, A.J. and BERG, W.P. (2007). Fatigue-induced adaptive changes of anticipatory postural adjustments. *Experimental Brain Research*, 178, 49–61.

STRANG, A.J., CHOI, H.J. and BERG, W.P. (2008). The effect of exhausting aerobic exercise on the timing of anticipatory postural adjustments. *Journal of Sports, Medicine, and Physical Fitness*, 48, 9–16.

STRANG, A.J., BERG, W.P. and HIERONYMUS, M. (2009). Fatigue induced early onset of anticipatory postural adjustments in non fatigued muscles support for a centrally mediated adaptation. *Experimental Brain Research*, 197, 245-254.

TAYLOR, J.L., BUTLER, J.E., and GANDEVIA, S.C. (2000). Changes in muscle afferents, motoneurons and motor drive during muscle fatigue. *European Journal of Applied Physiology*, 83, 106-115.

TEYSSEDRE, C., LINO, F., ZATTARA, M., and BOUISSET, S. (2000). Anticipatory EMG patterns associated with preferred and non preferred arm pointing movements. *Experimental Brain Research*, 134(4), 435-440.

THOMAS, A. (1940). *Equilibre et équilibration*. Masson et Cie, Paris, 1 vol., 586p.

VALDERRABANO, V., NIGG, B.M., HINTERMANN, B., GOEPFERT, B., DICK, W., FRANK, C.B., and al. (2007). Muscular lower leg asymmetry in middle-aged people. *Foot and Ankle International*, 28, 242–249.

VIALLET, F., MASSION, J., MASSARINO, R., and KHALIL, R. (1987). Performance of a bimanual load lifting task by Parkinsonian patients. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 50, 1274–1283.

VITON, J.M., TIMSIT, M., MESURE, S., MASSION, J., FRANCESCHI, J.P. and DELARQUE, A. (2000). Asymmetry of gait initiation in patients with unilateral knee arthritis. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 81, 194-200.

VUILLERME, N., NOUGIER, V. and TEASDALE, N. (2002). Effects of lower limbs muscular fatigue on anticipatory postural adjustments during arm motions in humans. *Journal of Sports, Medicine and Physical Fitness*, 42, 289–294.

VUILLERME, N., and HINTZY, F. (2007). Effects of a 200 W-15 min cycling exercise on postural control during quiet standing in healthy young adults. *European Journal of Applied Physiology*, 100, 169-175.

- WILMORE, J.H., and COSTILL, D.L. (1999). *Physiology of sport and exercise*. Human Kinetics.
- YAMASHITA, T. and KATOH, R. (1976). Moving pattern of point of application of vertical resultant force during level walking. *Journal of Biomechanics*, 9, 93-99.
- YEMM, R. (1977). The orderly recruitment of motor units of the masseter and temporal muscles during voluntary isometric contraction in man. *Journal of Physiology*, 265, 163–74.
- YIOU, E. and DO, M.C. (2001). In a complex sequential movement, what component of the motor program is improved with intensive practice, sequence timing or ensemble motor learning? *Experimental Brain Research*, 137, 197–204.
- YIOU, E. (2005). Performance and postural interactions during synchronous pointing and lower limb flexion. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 37, 91–99.
- YIOU, E., HAMAOU, A. and LE BOZEC, S. (2007). Influence of base of support size on arm pointing performance and associated anticipatory postural adjustments. *Neuroscience Letters*, 423, 29–34.
- YIOU, E., HEUGAS, A.M., MEZAOUR, M. and LE BOZEC, S. (2009a). Effect of lower limb muscle fatigue induced by high-level isometric contractions on postural maintenance and postural adjustments associated with bilateral forward-reach task. *Gait and Posture*, 29, 97-101.
- YIOU, E., MEZAOUR, M. and LE BOZEC, S. (2009b). Anticipatory postural adjustments and focal performance during bilateral forward-reach task under different stance conditions. *Motor Control*, 13, 142-60.
- YIOU, E. and DO, M.C. (2010). Control of mediolateral stability during rapid step initiation with preferred and non preferred leg. Is it symmetrical? *Gait and Posture*. [Epub ahead of print].
- YIOU, E., DEROCHE, T., DO, M.C. and WOODMAN, T. (2010). Influence of fear falling on anticipatory postural control of medio-lateral stability during rapid flexion. *European Journal of Applied Physiology*. [Epub ahead of print].

YPSILANTI, A., HATZITAKI, V. and GROUIOS, G. (2009). Lateralized effect of hand and eye on anticipatory postural adjustments in visually guided aiming movements. *Neuroscience Letters*, 462(2), 121-124.

ZATTARA, M. et BOUISSET, S. (1983). Influence de la vitesse d'exécution du mouvement volontaire sur les accélérations locales anticipatrices. VIIIe congrès de la société Biomécanique, Lyon, 113-114.

ZATTARA, M. and BOUISSET, S. (1986a). Chronometric analysis of the posturo-kinetic programming of voluntary movement. *Journal of Motor Behavior*, 1, 215–223.

ZATTARA, M. et BOUISSET, S. (1986b). Etude chronométrique du programme posturo-cinétique lié au mouvement volontaire. *Journal de Physiologie*, 81, 14- 16.

ZATTARA, M. and BOUISSET, S. (1987). Posturo-kinetics organization during upper limb movement performed from varied foot positions. *Neuroscience Letters, Supplement*, 22, 1969.

ZHANG, L.Q. and RYMER, W.Z. (2001). Reflex and intrinsic changes induced by fatigue of human elbow extensor muscles. *Journal of Neurophysiology*, 86, 1086-1094.

ANNEXES

ANNEXES

PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS

● Articles dans des revues à comité de lecture international

YIOU, E., HEUGAS, A.M., **MEZAOUR, M.** and LE BOZEC, S. (2009). Effect of lower limb muscle fatigue induced by high-level isometric contractions on postural maintenance and postural adjustments associated with bilateral forward-reach task. *Gait and Posture*, 29(1), 97-101. ISSN: 0966-6362-Impact Factor 2,743 (ISI).

YIOU, E., **MEZAOUR, M.** and LE BOZEC, S. (2009). Anticipatory postural adjustments and focal performance during bilateral forward-reach task under different stance conditions. *Motor Control*, 13(2), 142-160. ISSN: 1087-1640- Impact factor 1,6 (ISI).

MEZAOUR, M., YIOU, E. and LE BOZEC, S. (2009). Does bilateral arm movement made symmetrically with respect to sagittal plane induce symmetrical postural muscle response with respect to leg dominance? *Gait and Posture*, 30(2), 239-244. *Impact Factor 2,743 (ISI)*.

MEZAOUR, M., YIOU, E. and LE BOZEC, S. (2010). Effect of lower limb muscle fatigue induced by high-level isometric contractions on postural adjustments associated with bilateral-forward reach in the unipedal dominant and non-dominant stance. *European Journal of Applied Physiology. Impact Factor 2,047 (ISI)*.

● Articles dans des ouvrages issus de congrès (soumis à comité de lecture)

MEZAOUR, M., YIOU, E., HEUGAS, A.M. and LE BOZEC, S. (2008). Effect of lower limb muscle fatigue induced by high-level isometric contractions on postural maintenance and postural adjustments associated with bilateral upper limb push. *Computer Methods in Biomechanics and Biomechanical Engineering*, vol.11, supplement 1, 157-158.

MEZAOUR, M., YIOU, E. and LE BOZEC, S. (2008). Does bilateral arm movement made symmetrically with respect to sagittal plane induce symmetrical postural muscle response with respect to leg dominance? *Clinicat Neurophysiology*, 38(6), 495-496.

MEZAOUR, M., YIOU, E. and LE BOZEC, S. (2009). L'exécution d'une tâche motrice mobilisant symétriquement les membres supérieurs induit-elle des ajustements posturaux symétriques ? *Posture et Equilibre*. Editions : *SOLAL*, Paris, 219-229.

● Communications avec actes

MEZAOUR, M., YIOU, E. et LE BOZEC, S. (2006). Efficacité du contrôle postural lors d'un mouvement volontaire réalisé en posture instable. *Association Posture et Equilibre*, Marseille.

MEZAOUR, M., YIOU, E. et LE BOZEC, S. (2006). Efficacité du contrôle postural lors d'un mouvement volontaire réalisé en posture instable. *Journées annuelles du Réseau des Sciences Cognitives d'Ile de France*.

MEZAOUR, M., YIOU, E., HEUGAS, A.M. and LE BOZEC, S. (2008). Effect of lower limb muscle fatigue induced by high-level isometric contractions on postural maintenance and postural adjustments associated with bilateral forward-reach task. *33^{ième} Congrès de la Société de Biomécanique*. Université de Technologie de Compiègne.

MEZAOUR, M., YIOU, E., HEUGAS, A.M. and LE BOZEC, S. (2008). Effect of lower limb muscle fatigue induced by high-level isometric contractions on postural maintenance and postural adjustments associated with bilateral forward-reach task. *25^{ième} Congrès du Club Locomotion et Motricité Rythmiques*. Muséum d'histoire naturelle de Paris.

MEZAOUR, M., YIOU, E., and LE BOZEC, S. (2008). Does bilateral arm movement made symmetrically with respect to sagittal plane induce symmetrical postural muscle response with respect to leg dominance? *15^{ième} Congrès Association Posture et Equilibre, Faculté de Médecine de Toulouse*.



Effect of lower limb muscle fatigue induced by high-level isometric contractions on postural maintenance and postural adjustments associated with bilateral forward-reach task

E. Yiou^{*}, A.M. Heugas, M. Mezaour, S. Le Bozec

Laboratory of Motor Control and Perception, Faculty of Sport Sciences, University of Paris-Sud 11, 91440 Orsay Cedex, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 13 December 2007
Received in revised form 28 May 2008
Accepted 8 July 2008

Keywords:

Postural adjustments
Posture
Fatigue
Bilateral upper limb task
Human

ABSTRACT

This study tested the effect of lower limb muscle fatigue induced by series of high-level isometric contractions (IC) on postural adjustments and maintenance of erect posture. Subjects ($N = 7$) displaced a bar (grasp-bar) forward with both hands at maximal velocity towards a target (“bilateral forward-reach” task, BFR), before and after a procedure designed to induce fatigue in dorsal leg muscles. This procedure included IC at 60% of maximum. Postural joint and grasp-bar motion, along with electrical activity of postural and focal muscles were recorded. Integrated electromyographical (EMG) activity per 20 ms period ranging from 400 ms before BFR onset (t_0) to 400 ms after t_0 was compared before and after the fatiguing procedure. This time-window included “anticipatory”, “on-line” and “corrective” postural adjustments, i.e. those postural adjustments occurring *before* (APAs), *during* (OPAs) and *after* (CPAs) BFR, respectively. In contrast to the literature, results showed that the fatiguing procedure had no effect on muscle excitation or timing in any of the recorded postural muscles, regardless of APA, OPA or CPA-related time-window. Therefore, the postural drive did not change with fatigue. Furthermore, the peak-to-peak motion at postural joints did not change. Postural maintenance was therefore not additionally challenged. These results are in line with the hypothesis that the effect of fatigue on postural adjustments is dependent on the adequacy between fatigued motor units (MUs) and MUs recruited during the postural adjustments. Increasing IC intensity during the fatiguing procedure might therefore not necessarily exacerbate the effect of fatigue on postural control highlighted during lower level IC.

© 2008 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Rapid voluntary arm movements are preceded by a complex pattern of postural muscle activation/deactivation called “anticipatory postural adjustments” (APAs) [1–6]. APAs are directed to counter in advance the postural perturbation elicited by the voluntary movement [1–6]. This perturbation originates from internal forces and torques transmitted through the whole-body to the support surface. The question of how APAs are modulated following postural muscle fatigue (hereafter referred to as “fatigue”) has been investigated in recent studies [7–12]. These later reported that anticipatory excitation of lower limbs [9,12] and trunk muscles [11,12] might be hindered under fatigued state which might be compensated by earlier APAs onset [7,9,12]. It has further been reported that the stability of postural equilibrium was not

additionally affected as compared to normal muscular state, which has been ascribed to these adaptive changes in APA timing [12].

Although important, these studies provide an incomplete picture of the effects of fatigue on postural control during voluntary movement. First, most of them used low-level isometric contraction (IC) to elicit fatigue. For example, authors used 30% maximal IC (MIC) to fatigue elbow extensors (considered as postural muscles during wrist flexion/extension) [8], IC with a 7 kg load hanging at the ankles to fatigue dorsal leg muscles [9], and dead-lift exercise at 35% MIC to fatigue leg and back muscles [12]. However, during daily and athletic motor tasks, postural muscles might be exposed to high-level IC. To date, in only one study, high-level IC (60% MIC) was used to elicit fatigue in postural muscles (trunk extensors) [7]. However, as stressed by authors, statistical power for differences in timing of specific muscles was weak due to small sample size (only four subjects were provided) and high variance in data sets. Also, anticipatory excitation of muscles was not provided. So, it remained unclear from the literature whether the above-reported effects of fatigue on APAs timing and amplitude following low-level IC might

^{*} Corresponding author. Tel.: +33 1 69 15 43 15; fax: +33 1 69 15 62 22.
E-mail address: e.yiou@libertysurf.fr (E. Yiou).

be exacerbated – or conversely, eradicated – following high-level IC ($\geq 60\%$ MIC). Our first objective is to answer this question. In line with this later issue, an absence of modification in the excitation level of the *triceps surae* in a standing posture, after a tip-toe exercise performed until endurance time, has been reported [13]. The author attributed this result by the weak motor units (MUs) recruitment required to maintain the erect posture, probably involving only low-threshold, non-fatigable MUs.

Second, these studies focused exclusively on muscle activity during APAs, which represents only a limited aspect of postural phenomena. Postural muscles are known to be activated during (“on-line postural adjustments”, OPAs) and following voluntary movement (“corrective postural adjustments”, CPAs) [3]. Fatigue might *a priori* independently influence muscle excitation and timing during each of these time-windows. Our second objective is to answer the question of whether muscle activity during OPAs and CPAs is sensitive to fatigue elicited by high-level IC.

Third, these studies did not investigate the effect of fatigue on postural maintenance – which can be defined as the relative position of postural segments [14] – but focused only on the stability of postural equilibrium [12]. It is classically admitted that postural equilibrium and maintenance are distinct phenomena which might be controlled independently [4,14]. So, our third objective is to answer the question of whether postural maintenance is disturbed more under fatigued state induced by high-level IC than under normal muscular state.

So, this study tested the effect of fatigue of lower limbs induced by high-level IC on muscular electrical activity during APAs, OPAs and CPAs associated with rapid arm movement, and on the maintenance of the erect posture. We hypothesized that the effect of fatigue on postural adjustments and postural maintenance is dependent on the adequacy between MUs fatigued during the fatiguing procedure and MUs recruited during the postural adjustments. Increasing IC intensity during the fatiguing procedure might therefore not necessarily exacerbate the effect of fatigue on postural control highlighted during lower level IC.

2. Methods

Seven subjects (male: 28 ± 6 years; 69 ± 9 kg) participated in the experiment which was approved by the local ethics committee and conducted in accordance with

the Declaration of Helsinki. Subjects stood upright and grasped a bar (“grasp-bar”, 2 kg) at shoulder level. They were barefooted, with feet hip-width apart and evenly distributed body weight. Their task was to displace the grasp-bar forward at maximal velocity toward a target (“bilateral forward-reach”, BFR) and to keep arms outstretched for approximately 3 s (Fig. 1). The target was a vertical bar placed at arm’s length with a mark at shoulder level. Subjects had to hit this mark with the grasp-bar. Subjects’ gaze was directed toward this mark. Each BFR was performed following a tone delivered 2–5 s after subjects were instructed to remain immobile. Subjects were required to stand as immobile as possible during the recordings. Ten BFR were performed under each of the following two conditions: under the “no-fatigue” condition (NF), BFR was performed in normal muscular state; under the “fatigue” condition (F), BFR was performed after a fatiguing procedure designed to obtain major fatigue in dorsal leg muscles. Two blank trials were provided in each condition (not recorded). Fifteen second rest-time was imposed between trials to avoid arm fatigue.

During the fatiguing procedure, subjects lay prone on an apparatus commonly used in body-building to strengthen dorsal leg muscles (hamstring-curl). Before the fatiguing procedure, subjects warmed up for 10 min on an ergocycle at slow speed then performed 10 knee flexions/extensions with the hamstring-curl load free. The maximal load (ML) to be held under IC with knees flexed 120° was then evaluated (180° corresponded to full knee extension). ML corresponded to the highest load that could be held with both legs in three successive 3 s trials with 1 min rest in-between. Then, series of 30 s IC at 60% ML1 (“fatiguing-series”), immediately followed by 30 s rest, were repeated until the required fatigue level was obtained. ML was then re-evaluated (ML2). Following ML2, subjects immediately performed the BFR. During the fatiguing procedure, the 120° knee angle was monitored on-line by subjects on a computer screen with the signal delivered by an electrogoniometer (Penny Giles, $\pm 1^\circ$ precision). An alarm was sounded by speakers when the knees overshot this angle. Subjects were then encouraged to recover the target-angle. Fatigue occurred when subjects could not maintain this angle for 15 consecutive seconds. Despite strong encouragements, subjects stopped themselves the ongoing fatiguing-series before the end of this time-window. Four to eight repetitions were performed.

During the fatiguing procedure and BFR, electrical activity of postural (*semitendinosus*, ST; *soleus*, SOL; *erector spinae*, ES, at L3) and focal muscles (*deltoidus anterior*, DA, *primum movens* [PM] of focal movement) was recorded with surface bipolar electrodes which remained in the same place during the entire experiment. *Biceps femoris* (BF) was also recorded, but, because its behaviour during the fatiguing procedure and BFR was similar to that of ST (both are PM of knee flexion), it was not reported. Visual rise of DA EMG activity was referred to as “zero-time”, t_0 . These postural muscles were chosen because all were activated during the fatiguing-series (ST was the most intensively activated) and could therefore all be fatigued. Trunk, hip, knee and ankle motion during BFR was detected using electrogoniometers. As posture and BFR were roughly symmetrical with respect to sagittal plane, EMG activity and joint kinematics were recorded only on right body-side. An accelerometer (active axis along antero-posterior direction) was affixed at the middle of the grasp-bar. The signal was integrated to obtain grasp-bar velocity.

EMG signal was pre-amplified ($1000\times$) and band-pass filtered (15–450 Hz cut-off frequencies) prior to being sampled (1000 Hz). EMG signal of individual trials was rectified, Butterworth-filtered (100 Hz) and integrated during successive 20 ms periods ranging from $t_0 - 400$ to $t_0 + 400$ ms. This method let us approximate

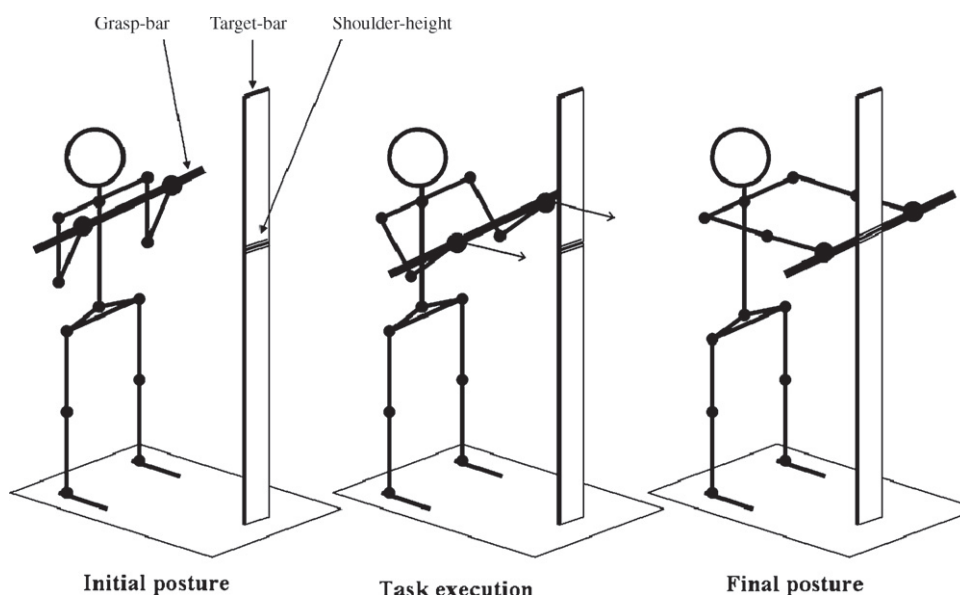


Fig. 1. Stick figure representation of the bilateral forward-reach, the initial posture and the final posture.

whether and when electrical inputs to postural muscles (or “postural drive”) might change under fatigue. APA ranged from $t_0 - 200$ to $t_0 + 50$ ms [4,9,11,12]; OPA ranged from $t_0 + 50$ ms to BFR ending, t_1 (instant when the velocity trace returned to zero); CPA ranged from t_1 to $t_0 + 400$ ms. CPA end coincided with the time at which the excitation level in all postural muscles became visually stable. Integrated EMG activity (iEMG) obtained during quiet-standing posture (or background activity, BKG) was removed from iEMG obtained during each 20 ms period of the $[-400$ ms/ $+400$ ms] time-window. BKG was obtained by averaging iEMG of 10 successive 20 ms periods ranging from 400 to 200 ms before t_0 . To normalize EMG signal, each iEMG obtained during the $[-400$ ms/ $+400$ ms] time-window was then divided by BKG iEMG [9,11,12].

To check that fatigue actually occurred, spectral analyses were performed off-line on EMG signal during the first 5 s of the first fatiguing-series (FS1) and the last 5 s of the last fatiguing-series (FS2). These signals were processed using Hanning

window function. Power spectrum was calculated using Fourier transform technique. Mean power frequency (MPF) and iEMG activity were calculated. MPF shift towards low frequencies was taken as a sign of muscle fatigue if it was not accompanied by a decrease in corresponding iEMG [8,10]. In order to allow intra-subject comparisons, iEMG and MPF obtained during FS2 were expressed as a percentage of their value displayed during FS1.

Perturbation to posture was quantified with peak-to-peak angular motion of ankle, knee, hip and trunk. Focal performance was quantified with maximal grasbar antero-posterior velocity. Kinematical recordings were sampled at 500 Hz.

Repeated-measure (RM) ANOVAs were conducted on kinematical variables with conditions as intra-subject factor. The same procedure was used to assess difference across ML1 and ML2, and across indicators of fatigue. In addition, RM ANOVAs were conducted on iEMG variables with condition and time (20 ms periods of the $[-400$ ms/ $+400$ ms] time-window) as intra-subject factors. Level of statistical significance was $P < 0.05$.

3. Results

Statistical analysis showed that ML decreased significantly following the fatiguing procedure (ML1 = 106 ± 8 kg vs. ML2 = 90 ± 9 kg; $P < 0.001$). Also, ST iEMG significantly increased ($13 \pm 7\%$; $P < 0.01$) while MPF significantly decreased ($21 \pm 13\%$; $P < 0.01$) from FS1 to FS2. In contrast, neither MPF nor iEMG in SOL and ES changed significantly ($P > 0.05$).

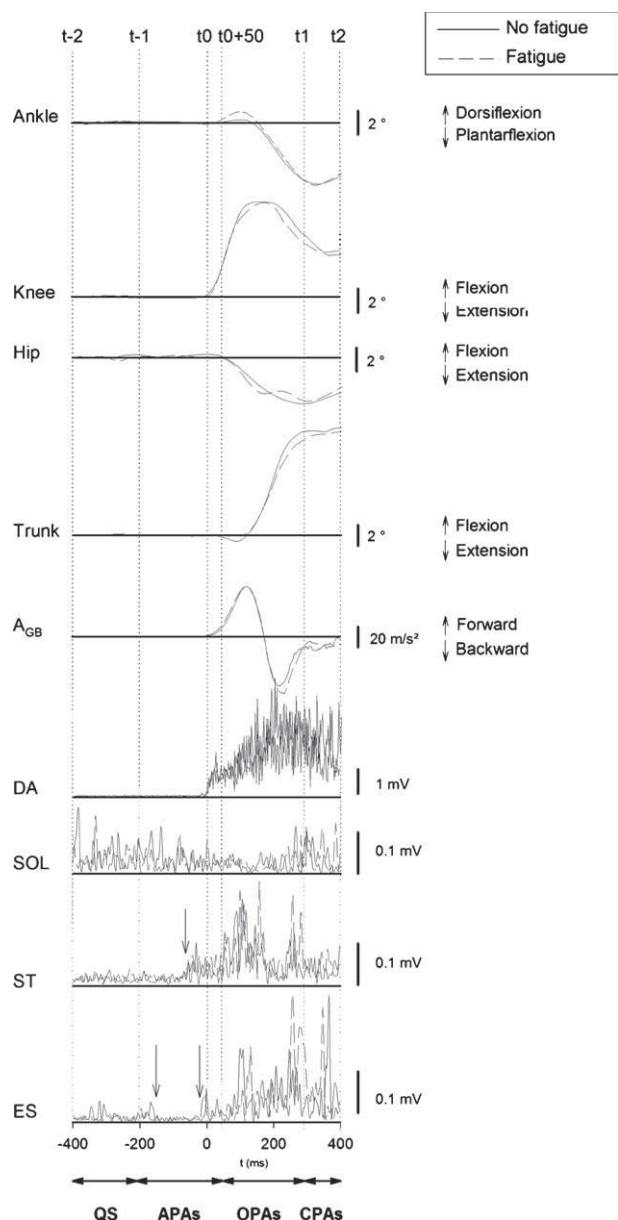


Fig. 2. Grasp-bar acceleration (A_{GB}), *deltoidus anterior* activity (DA), *soleus* (SOL), *semitendinosus* (ST; fatigued muscle) and *erector spinae* (ES) along with ankle, knee and trunk angular motion in NF and F (one representative subject). $t - 2$, $t - 1$, t_0 , $t_0 + 50$, t_1 , t_2 : time $t = t_0 - 400$ ms, time $t = t_0 - 200$ ms, BFR onset, BFR onset + 50 ms, BFR end, time $t = t_0 + 400$ ms, respectively; QS, APAs, OPAs, CPAs: quiet-standing, “anticipatory”, “on-line” and “corrective” postural adjustments time-windows, respectively. Full (NF) and dashed line (F) are mean of 10 trials synchronized on t_0 . Arrows on the traces of postural muscle activity indicate the onset of visual change from BKG activity (rise and depression). For this subject, the onset of visual change in the SOL was difficult to date.

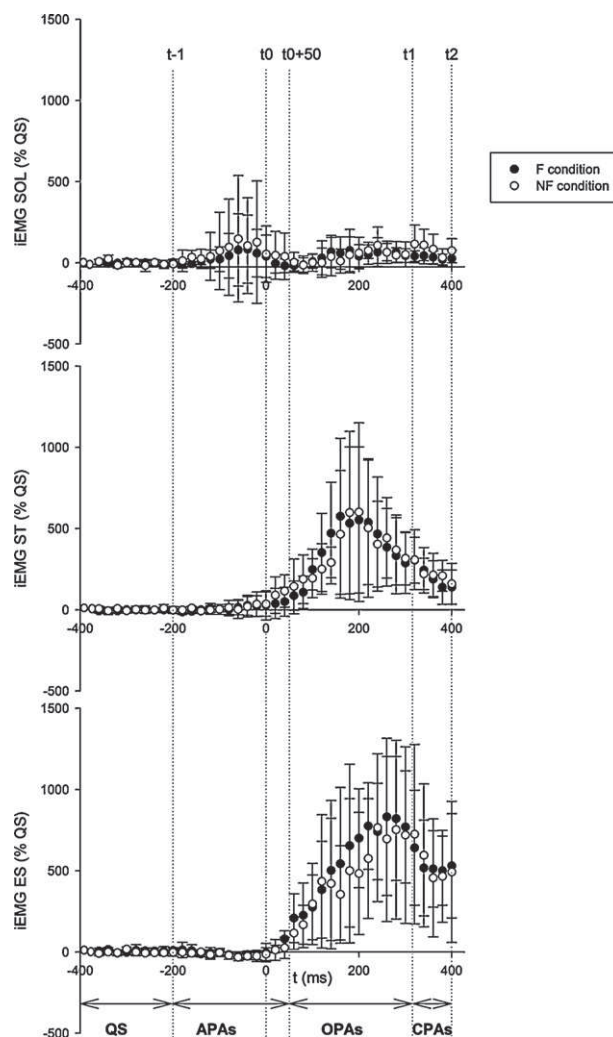


Fig. 3. Comparison of integrated EMG activity (iEMG) in the postural muscles plotted per 20-ms period between NF and F (all subjects together). SOL, ST, ES: *soleus*, *semitendinosus*, *erector spinae*, respectively. For vertical lines and time-windows, see legends of Fig. 2. Values are mean \pm 1S.D. These traces are synchronized on t_0 .

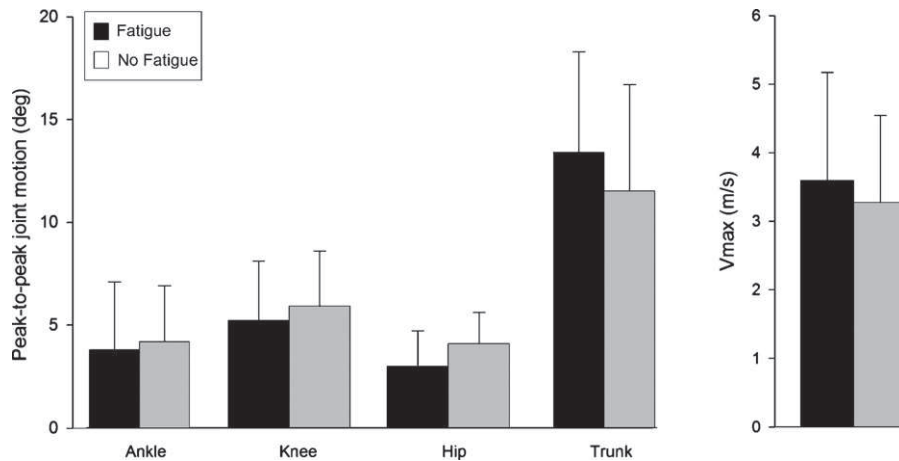


Fig. 4. Comparison of the peak-to-peak joint motion and the grasp-bar maximal velocity (V_{max}) between NF and F (all subjects together).

Visual analysis of traces reported in Figs. 2 and 3 shows that the time-course of kinematical and EMG traces were very similar in F and NF. In addition, statistical analysis showed that there was no significant effect of fatigue on the excitation level in ST, SOL and ES in any 20 ms period of the $[-400 \text{ ms}/+400 \text{ ms}]$ time-window ($P > 0.05$; Fig. 3). Similarly, neither the peak-to-peak motion at the ankle, knee, hip and trunk, nor maximal grasp-bar antero-posterior velocity changed following fatigue (all with $P > 0.05$; Fig. 4).

4. Discussion

The efficacy of the fatiguing procedure was confirmed with a 21% MPF decrease, concomitant with a 13% iEMG increase in ST from FS1 to FS2. In contrast, neither MPF nor iEMG in SOL and ES changed significantly. Hence, although these two muscles were not targeted for fatigue, they still showed a lack of adaptive changes in excitation level. Fatigue was also confirmed with a 15% ML decrease from ML1 to ML2. During BFR, results showed that fatigue had no effect on the excitation level in any of the postural muscles recorded nor did it additionally challenge postural maintenance (the peak-to-peak motion at each joint remained unchanged). These latter results further suggest that the timing of postural muscle activation did not change. If it had, a difference in muscle excitation between F and NF should have been detected at the onset of APAs time-window.

The result that anticipatory muscle excitation and timing did not change with fatigue is in discrepancy with other studies which reported a significant decrease in excitation level [9,11,12] and earlier activation [9,12] in muscles fatigued by low-level IC. This discrepancy might be ascribed *a priori* to a difference in the muscle to be fatigued, the task and/or the fatiguing procedure [15]. Now, this effect has been reported to occur in both trunk [11,12] and leg muscles [9,12] during voluntary arm movement, which is not in line with the first two issues. Besides, the fatiguing procedure used in this study was very similar to the one used in a previous study [9]. The noteworthy difference was that the IC intensity used to elicit fatigue was much higher in this study. In the previous study [9], series of knee IC against a 7 kg load were performed. Because the population, posture and apparatus were similar in both studies, it can be assumed that this load represented only $\approx 7\%$ ML1. Consequently, different MUs might have been fatigued during the fatiguing procedures. Indeed, according to the “size principle” [16], slow and fatigue-resistant MUs (MU_I) are recruited before fast, more fatigable MUs (MU_{II}). This principle was originally stated in cerebrate cats

during reflex stimulation [16] and later confirmed in humans during voluntary increasing IC [17–21]. These later studies reported that the twitch tension of MUs varied quasi-linearly as a function of their threshold recruitment. MUs recruitment thus takes place in an orderly fashion with the “units of increasing power (and most fatigable) [22] being recruited after the lightest forces were achieved by means of activation of the smallest (most fatigue-resistant) [22] units” [19]. Hence, the fatiguing procedure used in the previous study [9] might have predominantly fatigued those MU_I . In support, during low-level IC (10% MIC) of elbow flexors sustained to exhaustion, authors [23] showed that task failure was mainly related to MU_I fatigue. Following the “size principle”, we assume, along with other authors [8], that these MUs are mainly recruited by the relatively low EMG level required during APAs. It is indeed known that the same MUs are active both during isometric and dynamic contractions with their order of recruitment being dependent only on the force to be developed [24]. It follows that APA changes documented in the literature for low-level IC might reflect central adaptation to MU_I fatigue.

In this study, presumably MU_{II} were recruited additionally during the fatiguing-series to reach the much higher required force level. As these MUs are more fatigable than MU_I [22], task failure might be a main consequence of MU_{II} fatigue. In support, during intermittent IC (50% MIC) of the first *interossei dorsalis*, authors [21] showed that task failure was primarily related to changes in the contractile function of MU_{II} and to derecruitment of some of these MUs, rather than to reduction in the mechanical contribution of MU_I . For the reason given above, those MU_{II} were probably not recruited during APAs. Consequently, no fatigue-induced adaptive changes in APAs might be required in the current study. Now, it is clear that this interpretation needs further experiments to be validated as we could not directly compare MUs recruited during APAs with MUs recruited during fatiguing-series.

Our results and interpretation might *a priori* contrast with a recent study [7] which reported earlier APAs onset in the *obliquus externus* (PM of trunk flexion) following high-level IC of trunk extensors (60% MIC). Now, this effect occurred in one single non-fatigued back flexor, but did not occur in the back extensors, which were the main muscles targeted by the fatiguing procedure. This later result would thus merely strengthen the hypothesis that high-level IC does not necessarily induce changes in the timing of fatigued muscles. It is not excluded that, in the current study, earlier APAs onset had occurred in ST antagonists (not recorded here).

Results further showed that the excitation level in ST (and ES) was much higher during OPAs and CPAs than during APAs. The question thus arises as to whether, in contrast to APAs, the MUs recruited during these time-windows might be those fatigued during high-level IC. As ST excitation level did not increase with fatigue in any time-window, ST efficiency to counter the postural perturbation elicited by BFR should be affected. Indeed, it is known that the mechanical efficiency of muscular fibres is reduced under fatigued state [25] and that they need a greater excitation level to develop the same force level as intact fibres [26]. Hence, based on the result that postural maintenance was not additionally disturbed with fatigue, it might be hypothesized that muscles other than those recorded had adapted their behaviour to the altered ST mechanical efficiency. In tasks involving different body segments that can be combined in different ways, it has indeed been reported that fatigue may lead to a reorganisation of multi-joint coordination, with the contribution of some joints being increased to compensate those being fatigued [27,28]. In fact, two current results are in contradiction with this hypothesis. First, the degree of superimposition of kinematical traces in F and NF was relatively high, which suggests that the strategy of multi-joint coordination remained the same with fatigue. Second, the behaviour of both ST and BF (recorded but not presented here), which are knee flexor PM, did not change with fatigue. We assume that the behaviour of these muscles is representative of the knee flexors muscle group. This assumption is inherent to the concept of “equivalent muscle” [29] according to which a group of muscles ensuring the same action at a joint might be reduced to a single muscle whose mechanical action is representative.

Alternatively, we propose that those MUs that were fatigued were not those predominantly recruited during the whole postural adjustments time-windows, probably because the force level required to counter the postural perturbation elicited by BFR was too weak. No adaptive-change might therefore be required following the fatiguing procedure. This hypothesis could *a priori* be surprising since the perturbation elicited by BFR was relatively – but probably not sufficiently – high. The maximal perturbation could be estimated with the peak of backward-oriented force (*F*) elicited at shoulders: $F = M \times A$, $F = 9 \times 25 = 225 \text{ N}$ (*M*, mass of the two arms (1/10 body mass [30]) + grasp-bar; *A*, maximal grasp-bar acceleration). It is therefore proposed that, when exposed to fatiguing high-level IC, the perturbation threshold that might necessitate postural adaptation is also high. The effect of fatigue on postural control would therefore depend on the combination of the intensity of the postural perturbation and the intensity of the fatiguing procedure.

In conclusion, the current results suggest that the effect of fatigue on postural control depends on the adequacy between MUs fatigued and MUs recruited during postural adjustments. Increasing IC intensity during the fatiguing procedure might therefore not necessarily exacerbate the effect of fatigue highlighted during lower level IC. This statement should be taken into account in future studies investigating the fatigue-induced adaptive changes of APAs.

Conflicts of interest statement

We the undersigned declare that no financial conflict of interest exists with any commercial entity whose products are described, reviewed, evaluated or compared in the manuscript.

Acknowledgement

The authors would like to thank Dr Yiou F. and Dr Raisbeck G. for corrections of English.

References

- [1] Belenkii VE, Gurfinkel VS, Paltsev EI. On elements of control of voluntary movements. *Biofizika* 1967;12:135–41.
- [2] Cordo PJ, Nashner LM. Properties of postural adjustments associated with rapid arm movements. *J Neurophysiol* 1982;47:287–302.
- [3] Bouisset S, Zattara M. Biomechanical study of the programming of anticipatory postural adjustments associated with voluntary movement. *J Biomech* 1987;20:735–42.
- [4] Massion J. Movement, posture and equilibrium: interaction and coordination. *Prog Neurobiol* 1992;38:35–6.
- [5] Patla AE, Ishac MG, Winter DA. Anticipatory control of center of mass and joint stability during voluntary arm movement from a standing posture: interplay between active and passive control. *Exp Brain Res* 2002;143:318–27.
- [6] Yiou E, Hamaoui A, Le Bozec S. Influence of base of support size on arm pointing performance and associated anticipatory postural adjustments. *Neurosci Lett* 2007;423:29–34.
- [7] Allison GT, Henry GT. The influence of fatigue on trunk muscle responses to sudden arm movements, a pilot study. *Clin Biomech (Bristol Avon)* 2002;17:414–7.
- [8] Chabran E, Maton B, Fourment A. Effects of postural muscle fatigue on the relation between segmental posture and movement. *J Electromyogr Kinesiol* 2002;12:67–79.
- [9] Vuillerme N, Nougier V, Teasdale N. Effects of lower limbs muscular fatigue on anticipatory postural adjustments during arm motions in humans. *J Sports Med Phys Fitness* 2002;42:289–94.
- [10] Le Bozec S, Bouisset S. Do bimanual isometric push efforts in humans stop as a consequence of postural muscle exhaustion? *Neurosci Lett* 2004;356:61–5.
- [11] Morris SL, Allison GT. Effects of abdominal muscle fatigue on anticipatory postural adjustments associated with arm raising. *Gait Posture* 2006;24:342–8.
- [12] Strang AJ, Berg WP. Fatigue-induced adaptive changes of anticipatory postural adjustments. *Exp Brain Res* 2007;178:49–61.
- [13] Gantchev GN. Adaptive postural processes during changes in the functional capacity of the muscular system. Stuttgart: Georg Thieme Verlag; 1990.
- [14] Bouisset S. Relationship between postural support and intentional movement: biomechanical approach. *Arch Int Physiol Biochim Biophys* 1991;99:A77–92.
- [15] Enoka RM, Stuart DG. Neurobiology of muscle fatigue. *J App Physiol* 1992;72:1631–48.
- [16] Henneman E, Somjen G, Carpenter D. Functional significance of cell size in spinal motoneurons. *J Neurophysiol* 1965;28:560–80.
- [17] Milner-Brown HS, Stein RB, Yemm R. The orderly recruitment of human motor units during voluntary isometric contractions. *J Physiol* 1973;230:359–70.
- [18] Stephens JA, Usherwood TP. The mechanical properties of human motor units with special reference to their fatigability and recruitment threshold. *Brain Res* 1977;125:91–7.
- [19] Yemm R. The orderly recruitment of motor units of the masseter and temporal muscles during voluntary isometric contraction in man. *J Physiol* 1977;265:163–74.
- [20] Duchateau J, Hainaut K. Effects of immobilization on contractile properties, recruitment and firing rates of human motor units. *J Physiol* 1990;422:55–65.
- [21] Carpentier A, Duchateau J, Hainaut K. Motor unit behaviour and contractile changes during fatigue in the human first dorsal interosseus. *J Physiol* 2001;534:903–12.
- [22] Burke RE, Levine P, Tsairis P, Zajac FE. Physiological types and histochemical profiles in motoneurons of the cat gastrocnemius. *J Physiol* 1973;234:723–48.
- [23] Krogh-Lund C. Myo-electric fatigue and force failure from submaximal static elbow flexion sustained to exhaustion. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 1993;67:389–401.
- [24] Maton B. Fast and slow motor units: their recruitment for tonic and phasic contraction in normal man. *Eur J Appl Physiol Occup Physiol* 1980;43:45–55.
- [25] Duchateau J, Hainaut K. Electrical and mechanical failures during sustained and intermittent contractions in humans. *J Appl Physiol* 1985;58:942–7.
- [26] Edward RG, Lippold OJ. The relation between force and integrated electrical activity in fatigued muscle. *J Physiol* 1956;132:677–81.
- [27] Bonnard M, Sirin AV, Oddsson L, Thorstensson A. Different strategies to compensate for the effects of fatigue revealed by neuromuscular adaptation processes in human. *Neurosci Lett* 1994;166:101–5.
- [28] Coté JN, Mathieu PA, Levin MF, Feldman AG. Movement reorganization to compensate for fatigue during sawing. *Exp Brain Res* 2002;146:394–8.
- [29] Bouisset S, Lestienne F, Maton B. The stability of synergy in agonists during the execution of a simple voluntary movement. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1977;42:543–51.
- [30] Miller DI, Nelson RC. Biomechanics of sports. Philadelphia: Lea and Febiger; 1973.

Anticipatory Postural Adjustments and Focal Performance During Bilateral Forward-Reach Task Under Different Stance Conditions

Eric Yiou, Malha Mezaour, and Serge Le Bozec

This study investigated how young healthy subjects control their equilibrium in situations of instability specifically elicited by a reduced capacity of force production in the postural muscle system. Ten subjects displaced a bar forward with both hands at maximal velocity toward a target while standing on the dominant leg (UNI_D), on the nondominant leg (UNI_{ND}), or on both legs. In each stance condition, anticipatory postural adjustments (APAs) were elicited. Along the anteroposterior axis, APAs were two-times longer in UNI_D and UNI_{ND} than in bipedal stance, while the anticipatory inertia forces remained equivalent. The focal performance was maintained without any additive postural perturbation. A small effect of leg dominance could be detected on APAs along the mediolateral axis (i.e., anticipatory inertia forces were higher in UNI_{ND} than in UNI_D). These results stress the adaptability of the central nervous system to the instability specifically elicited by reduced postural muscle system efficiency.

Keywords: motor control, biomechanics, motor behavior

According to the laws of mechanics, voluntary arm movement induces a perturbation to posture and equilibrium. This perturbation can be ascribed to the redistribution of mass and to the inertia forces developed during the movement that flow throughout the postural segments to the support surface. To counter this perturbation, inertia forces in the opposite direction have to be developed in the postural segments (Bouisset & Zattara, 1981, 1987; Bouisset & Le Bozec, 2002; Le Bozec & Bouisset, 2004). The performance of the focal movement (e.g., its maximal force or velocity) has been shown to depend on the capacity of the central nervous system (CNS) to develop the adequate counter-perturbation (i.e., it depends on the “posturo-kinetic capacity”; Bouisset & Zattara, 1981, 1987; Bouisset & Le Bozec, 2002; Le Bozec & Bouisset, 2004; Yiou, 2005; Yiou, Hamaoui, & Le Bozec, 2007). This postural counter-perturbation is known to be triggered *before* the onset of the voluntary movement (i.e., it occurs during the “anticipatory

The authors are with the Laboratory of Motor Control and Perception, Faculty of Sport Sciences, University of Paris-Sud 11, 91440 Orsay Cedex, France.

postural adjustments” [APAs]; Belenkii, Gurfinkel, & Paltsev, 1967; Lee, 1980; Bouisset & Zattara, 1981; Cordo & Nashner, 1982; Massion, 1992).

The question of how the focal movement performance and the associated APAs scale with changes in postural stability has been thoroughly investigated in the literature. As stressed by Bouisset (1991), postural stability depends on both strictly mechanical factors (e.g., the initial height of the center of gravity, the size of the base of support, the presence of an additive support) and on strictly neurophysiological factors (i.e., on the capacity of the postural muscle system to efficiently counter external or internal perturbations). Hence, when the posture is mechanically highly *stable*—for example, when standing upright with an additive thoracic support (Cordo & Nashner, 1982), when leaning against a wall (Friedli, Hallet, & Simon, 1984), or when sitting or lying (Van der Fits, Klip, Van Eykern, & Hadders-Algra, 1998)—APAs have been reported to be attenuated, very likely because they are then not crucial to maintain posture and equilibrium during task execution. When the posture is mechanically highly *unstable*—for example, when the base of support (BoS) size is drastically reduced in the direction of the perturbation applied to posture—attenuation of APAs has also been reported (Nouillot, Bouisset, & Do, 1992; Aruin, Forrest, & Latash, 1998; Yiou et al., 2007). According to the authors, this attenuation would reflect a strategy of protection against the potential destabilizing effect induced by the center of pressure (CoP) shift during the APAs. In line with the posturo-kinetic capacity theory, this strategy of APAs attenuation might be, in turn, responsible for the reduction of the focal movement performance observed under these unstable conditions (Bouisset, 1991; Nouillot et al., 1992; Yiou et al., 2007).

Results from the literature further show that APAs are also attenuated when instability is specifically induced by long-lasting impairment of the postural muscle system (e.g., resulting from neuropathology or physical deconditioning). For example, APAs in seniors (Bleuse et al., 2006), those who have completed long-time confinement to bed (Gurfinkel & Elnor, 1973), patients with Parkinson’s disease (Bazalgette, Zattara, Bathien, Bouisset, & Rondot, 1987; Dick et al., 1986; Viallet, Massion, Massarino, & Khalil, 1987), those with hemiparesis (Horak, Esselman, Anderson, & Lynch, 1984; Slijper, Latash, Rao, & Aruin, 2002), or those with multiple sclerosis (Remelius, Hamill, Kent-Braun, & Van Emmerik, 2008) have been reported to be attenuated as compared with respective matched groups performing voluntary movement from a similar stance condition (erect posture). It has been proposed that this attenuation might reflect a purposeful scaling down strategy, similar to how young healthy persons scale down APAs in conditions of reduced BoS size (Aruin et al., 1998; Remelius et al., 2008). As proposed by Bouisset (1991) and Bazalgette et al. (1987), this strategy of APAs attenuation might be, in turn, partly responsible for the reduced focal movement performance generally observed in these disabled persons.

Now, it could be questioned whether young healthy persons also use such a protective strategy of APAs attenuation when exposed to a situation of instability specifically elicited by a reduced capacity of force production in the postural muscle system (we will hereafter refer to this as “reduced postural muscle system efficiency”). Results of recent studies on the effects of fatigue of the postural muscle system on the APAs suggest that it might not be the case. These studies indeed showed that young healthy persons do not attenuate but, instead, lengthen

APAs duration when the postural muscle system is in a fatigued state as compared with a nonfatigued state (Vuillerme, Nougier, & Teasdale, 2002; Allison & Henry, 2002; Morris & Allison, 2006; Strang & Berg, 2007; Strang, Choi, & Berg, 2008). Because both the focal performance and the posture remained unchanged, this lengthening of APAs duration has been interpreted as a major adaptation of the CNS to the reduced postural muscle system efficiency. Hence, it seems plausible that, in contrast to persons with long-lasting postural impairment, young healthy subjects do not perceive APAs as a potential source of disequilibrium, provided that the BoS size is not drastically reduced in the direction of the perturbation. Now, it remains to investigate whether the adaptive changes in APAs duration reported in the literature are exclusively related to the effects of fatigue or, in contrast, whether they might reflect a more general strategy directed to compensate for reduced postural muscle system efficiency. The main goal of the current study was to address this question. We will herein more specifically focus on kinetic measurements so that both the inertia forces developed during the APAs and the perturbation to equilibrium could be quantified.

Besides fatigue, situations of instability specifically elicited by a reduced postural muscle system efficiency might be experimentally induced by having subjects perform a bilateral forward arm movement in the horizontal plane (displacing a bar straight forward toward a target with both hands; see Figure 1) from the unipedal erect stance (UNI). Performing bilateral, upper-limb movement from UNI stance might often be found in sports, for example, in Tai Chi Chuan (Kou & Yiou, 2005), Judo (Paillard, Montoya, & Dupui, 2007), etc. The salient difference of the UNI stance as compared with the normal bipedal stance (BIP) can be stressed as follows. First, the capacity of the postural muscle system to restore equilibrium is obviously hindered because fewer postural muscles are available to counter the perturbation. This reduction of efficiency might even be exacerbated if subjects stand on the nondominant leg rather than on the dominant leg. Recent studies indeed reported the existence of strength asymmetry in the lower legs (Valderrabano et al., 2007) and hip abductors (Jacobs, Uhl, Seeley, Sterling, & Goodrich, 2005) in subjects grouped by leg dominance. To date, the influence of leg dominance on the postural phenomena associated with a voluntary arm movement is unknown because most studies did not differentiate between the dominant and the nondominant leg during single stance (e.g., Nouillot et al., 1992; Aruin et al., 1998; Vernazza-Martin, Martin, Cincera, Pedotti, & Massion, 1999; Santos & Aruin, in press). One subsidiary goal of the current study is, thus, to address the question of leg dominance on postural control during voluntary arm movement. Second, in terms of mechanics, the postural stability along the anteroposterior (AP) direction is equivalent in UNI and BIP because the BoS length remains unchanged. In contrast, the postural stability along the mediolateral (ML) direction is lower in UNI than in BIP because the BoS width is reduced. Now, the focal movement is expected to induce very low ML perturbation to equilibrium because it should be symmetrical with respect to the sagittal plane. Thus, we assume that any change in APAs or in focal movement performance with the stance condition will predominantly reflect adaptation to the reduced postural muscle system efficiency rather than adaptation to the reduced ML BoS size.

The current study was, therefore, designed to test the hypothesis that young healthy subjects do not use a protective strategy of APAs attenuation when exposed

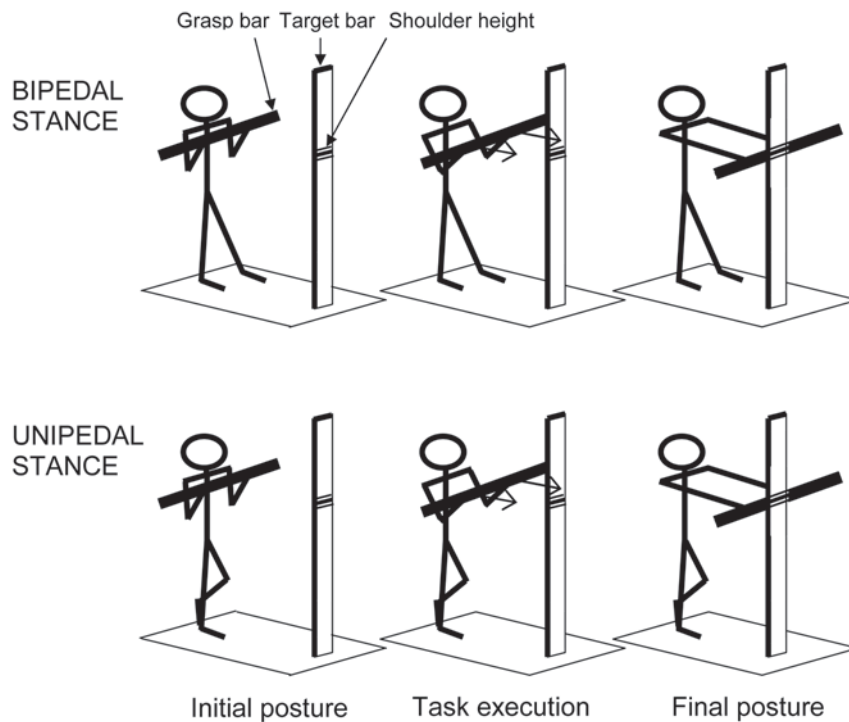


Figure 1 — Stick figure representation of the bilateral forward-reach, the initial posture, and the final posture in the unipedal and the bipedal stance conditions.

to a situation of instability specifically elicited by reduced postural muscle system efficiency. Instead, we expect that, when confronted with such a situation—herein experimentally elicited by having subjects standing either on the dominant or on the nondominant leg—young healthy subjects lengthen the APAs duration to reach as efficient an anticipatory postural counter-perturbation (in terms of whole-body anticipatory inertia forces) as under the more stable bipedal posture. As a consequence, they might maintain an equivalent focal performance (maximal velocity) without any additive postural perturbation.

Methods

Participants

The study was performed on 10 healthy subjects (6 men and 4 women; 9 right-handed; 26 ± 6 years; 71 ± 9 kg; height, 174 ± 7 cm). All subjects gave written informed consent of the nature and purpose of the experiment, which was approved by the local ethics committees. The study conformed to the standards set by the Declaration of Helsinki.

Experimental Procedure

The experiment was conducted in a stabilized visual environment made of 2-square-meter white sheets hanging on subjects' right, left, and front sides. The subject stood upright and grasped firmly a bar (2 kg; grasp-bar) with full pronation at the shoulders level. The hands were shoulder-width apart, and the upper arms were aligned along the trunk. Their task was to displace the grasp-bar forward at maximal velocity toward a target ("bilateral forward-reach" task, BFR) and to keep arms outstretched for approximately 3 s (Figure 1). The target was a vertical bar (target-bar) placed at arm's length and with a mark positioned at the shoulder level. The subject had to hit this mark with the grasp-bar. In the initial posture, the subject's gaze was directed toward this mark. The BFR was initiated in a self-paced manner and at a maximal velocity following an acoustic tone (go signal). This go signal was delivered 2–4 s after the subject was verbally asked to stand motionless.

Ten BFR trials were performed in the three following stance conditions (Figure 1): (1) standing on the dominant leg (UNI_D), (2) standing on the nondominant leg (UNI_{ND}), and (3) standing on both legs (BIP). In BIP, the subject stood barefooted with the feet shoulder-width apart and with the weight equally distributed on the legs. In the two unipedal stance conditions (UNI_D and UNI_{ND}), the toe of the nonsupporting foot hung against the supporting foot's malleolus. For each subject, the feet/foot outlines were marked on a millimetric paper placed over the support surface. These marks were used as a visual reference on which the subject had to position under the supervision of the experimenters. Before each recording, the subject had two practice trials to familiarize with the apparatus, the task, and the instructions. The three stance conditions were tested in a random order among subjects to avoid rank effects. The subject had a 1-min rest between the experimental conditions, and the intertrials delay was 10–20 s to avoid the effects of fatigue.

Determination of the Dominant and Nondominant Leg

The subject performed three functional tests inspired from the study of Hoffman, Schrader, Applegate, and Koceja (1998) to determine the dominant leg and the nondominant leg: the ball-kick, the stepping initiation, and the balance recovery test. Three trials in each test were conducted. In the ball-kick test, the subject had to kick a soccer ball with moderate intensity and maximal accuracy through plots placed 50 cm apart and 3 m distant. In the stepping initiation test, the subject had to initiate a voluntary step from the quiet standing posture at a moderate velocity. In the balance recovery test, the subject was nudged off balance from behind by one experimenter. The perturbation was a nudge applied at the back (midpoint between the scapulae) and sufficient to require the subject to initiate a reactive step for balance recovery. Depending on the test, the dominant leg corresponded to the kicking leg, the voluntary stepping leg, and the reactive stepping leg. The three tests were presented in a random order among subjects.

Kinetics and Kinematics Recordings

The ground reaction forces (GRF) were recorded by means of a 120 cm × 80 cm force plate (BERTEC, Columbus, USA). The instantaneous coordinates of the CoP along the AP (xP) and ML (yP) axes were approximated according to the formulas: $xP = My/Rz$, where My is moment along the ML axis and Rz is vertical GRF, and $yP = Mx/Rz$, where Mx is moment along the AP axis. The accelerations of the center of gravity (CoG) along the AP (x''G) and the ML (y''G) axes were obtained by the ratio between the GRF and the subject's mass (Newton's law). A biaxial accelerometer (ENTRAN, ±5 g, with active axis directed along the AP and the ML axes of the force plate) was fixed at the middle of the grasp-bar.

Data Processing and Variables

Anticipatory Postural Adjustments. The APAs duration corresponded to the delay between the first rise of the CoG acceleration trace from the baseline (t0) and the onset of the BFR (t1). The APAs amplitude corresponded to the CoP displacement and CoG acceleration value at t1 minus the value obtained at t0 (Yiou & Do, 2001; Le Bozec & Bouisset, 2004). Along the AP axis, these variables were labeled xP_{APA} and $x''G_{APA}$, respectively. Along the ML axis, these variables were labeled yP_{APA} and $y''G_{APA}$, respectively. Because of the relatively large ML baseline oscillations that might occur in some subjects in UNI_D and UNI_{ND}, the t0 time was sometimes difficult to precisely establish. Consequently, only the amplitude of the APAs (and not the APAs duration) was considered along the ML axis.

Perturbation to Equilibrium. The perturbation to equilibrium elicited by the BFR was quantified with the following variables. It was assumed that the higher these variables are, the higher the perturbation is.

- The peak-to-peak value of the x''G trace ($x''G_{MAX}$) and y''G trace ($y''G_{MAX}$).
- The peak-to-peak value of the xP trace (xP_{MAX}) and yP trace (yP_{MAX}). xP_{MAX} and yP_{MAX} were normalized with respect to the AP BoS size (or foot/feet length, L_{AP}) and to the ML BoS size (or foot/feet width, L_{ML}), respectively. These normalized values were labeled xP_{MAX}^* and yP_{MAX}^* , with $xP_{MAX}^* = xP_{MAX} / L_{AP}$ and $yP_{MAX}^* = yP_{MAX} / L_{ML}$. L_{AP} and L_{ML} were estimated individually with the traces of the feet outline (or of the foot's outline in the two unipedal stance conditions) on the millimetric paper covering the force plate. L_{AP} and L_{ML} corresponded to the distance between the two most distant points of the BoS outline along the AP and the ML axis, respectively.
- The net CoP displacement along the AP axis (xP_{NET}) and ML axis (yP_{NET}). The net CoP displacement corresponded to the difference between the CoP position in the initial and the final posture. xP_{NET} and yP_{NET} were normalized with respect to L_{AP} and L_{ML} . These normalized values were labeled xP_{NET}^* and yP_{NET}^* , with $xP_{NET}^* = xP_{NET} / L_{AP}$ and $yP_{NET}^* = yP_{NET} / L_{ML}$.

The normalized values allowed the estimation of the percentage of use of the BoS size along the AP and the ML axis (Yiou et al., 2007). As these values tended

to unity, this percentage was maximal. Consequently, the postural equilibrium was maximally threatened.

Focal Movement Performance. The performance of the BFR was expressed in terms of peak velocity of the grasp-bar along the AP direction (V_{XMAX}). In addition, the symmetry of the focal movement was estimated with the maximal ML grasp-bar velocity (V_{YMAX}). The BFR was considered to be perfectly symmetrical if V_{YMAX} was zero. The AP and ML velocities of the grasp-bar were obtained by a simple integration of the signals delivered by the accelerometers.

Timing Detection. The mean values of all biomechanical traces were computed in the initial and final posture during a 500-ms time window ranging from -1500 ms to -1000 ms before t_0 (the subject stood in the initial posture) and $+1500$ ms to 2000 ms after t_0 (the subject stood in the final posture). A representative value of the baseline level could thus be obtained. t_0 corresponded to the instant when the CoP displacement or the CoG acceleration trace deviated from the mean baseline value computed in the initial posture ($\pm 2 SD$). A similar method was used with the acceleration signal of the grasp-bar to estimate t_1 . The mean CoP values in the initial and final postures were also used to quantify the xP_{NET} and yP_{NET} values (described previously).

The data were digitized at a sampling rate of 500 Hz and stored on a PC hard disk for subsequent analysis with customized software.

Statistics

Mean and standard deviations (SD) were calculated. Repeated-measures ANOVAs were conducted on the biomechanical variables with the stance condition as a within-subjects factor. When necessary, the Tukey's post hoc test was used. The level of statistical significance was set at $p < .05$.

Results

Comparison of the Focal Performance in the Three Stance Conditions

The time course of the grasp-bar acceleration trace along the AP axis was reproducible between trials and between individuals (Figure 2). It was also similar in the different stance conditions (i.e., the grasp-bar was accelerated forward until the target-bar was reached). At this time, the AP velocity (not shown in Figure 2) was maximal. It was then accelerated backward. Slight oscillations then occurred before the trace was stabilized. The time course of the grasp-bar acceleration trace along the ML axis was, in most subjects, very variable between trials, and a general pattern was difficult to establish. As expected, the amplitude of the signal was much lower along the ML axis than along the AP axis (Figures 2 and 3). The ANOVA did not reveal any significant effect of the stance condition on V_{XMAX} , $F(2, 18) = 0.54$, $p > .05$, and V_{YMAX} , $F(2, 18) = 2.34$, $p > .05$.

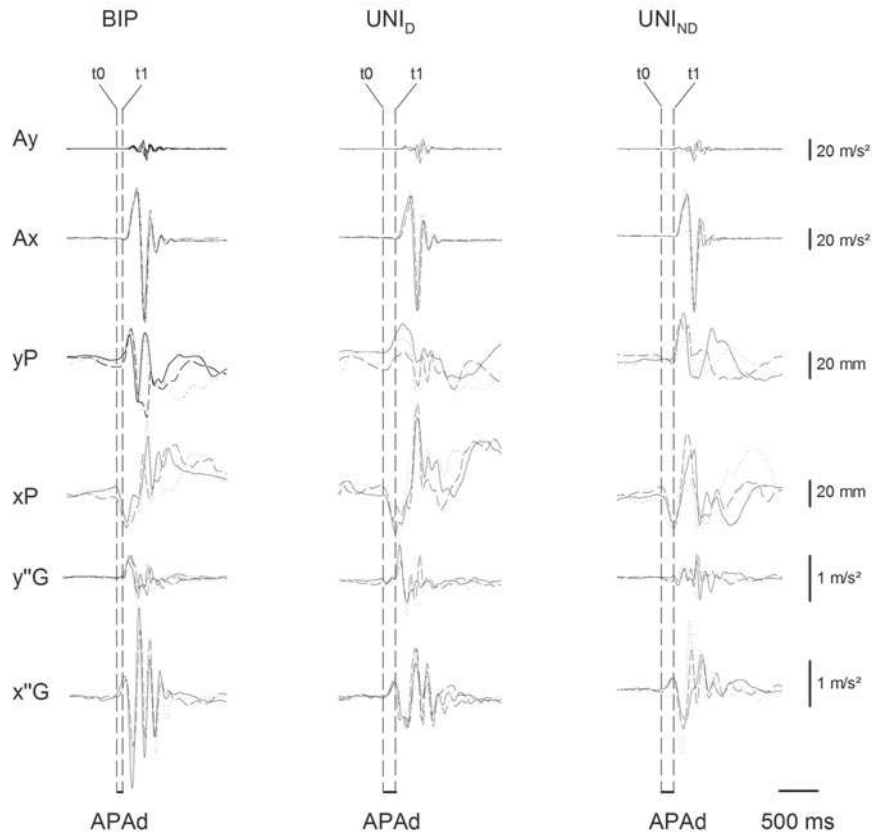


Figure 2 — Biomechanical profiles in the three stance conditions (one representative subject). Ay, Ax, yP, xP, y''G, x''G: mediolateral (ML) and anteroposterior (AP) acceleration of the grasp-bar, ML and AP displacement of the center of foot pressure, ML and AP acceleration of the center of gravity, respectively. BIP: bipedal stance. In each condition, three superimposed trials are reported. Traces are synchronized with respect to the onset of the focal movement (t1). t0 indicates the onset of the biomechanical traces (x''G or xP trace). APAs duration corresponds to the delay between t0 and t1. A positive variation of the trace indicates a forward or a dominant-side directed acceleration or displacement. A negative variation indicates a backward or nondominant-side directed acceleration or displacement.

Comparison of the Spatiotemporal Features of the AP and ML APAs in the Three Stance Conditions

AP Axis. The general time course of the x''G and xP traces during the APAs was roughly similar in every stance condition (i.e., the CoG was accelerated forward

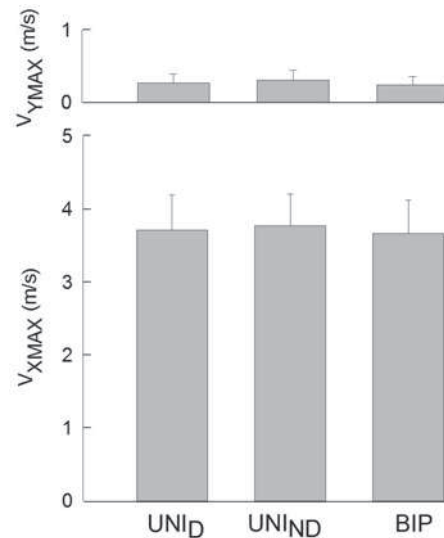


Figure 3 — Comparison of the focal movement performance in the three stance conditions. V_{YMAX} , V_{XMAX} : maximal anteroposterior and mediolateral velocity of the grasp-bar, respectively. BIP: bipedal stance. Values are mean (all subjects together) \pm 1 SD.

[$x''G$ was positive] and the CoP was displaced backward [xP was negative]; Figure 2). Visual analysis showed that the rise of the xP and $x''G$ traces occurred at the same moment (t_0). The ANOVA revealed a very significant effect of the stance condition on the duration of the APAs (dAPA), $F(2, 18) = 10.04$, $p < .01$. The post hoc tests showed that dAPA was significantly shorter in BIP than in UNI_D and UNI_{ND} (both with $p < .01$; Figure 4). In contrast, the ANOVA did not reveal any significant effect of the stance condition on xP_{APA} , $F(2, 18) = 2.81$, $p > .05$, and $x''G_{APA}$, $F(2, 18) = 0.17$, $p > .05$.

ML Axis. The amplitude of the $y''G$ and yP traces during the APAs was generally very low as compared with the AP axis, and their onset was difficult to dissociate from the baseline, especially in the two unipedal stance conditions. In addition, the intra- and intersubject variability was relatively high. As for the ML kinematics of the focal movement, a general pattern was, therefore, difficult to establish. The ANOVA revealed a significant effect of the stance condition on yP_{APA} , $F(2, 18) = 3.89$, $p < .05$, and a very significant effect on $y''G_{APA}$, $F(2, 18) = 7.71$, $p < .01$, respectively. The post hoc tests showed that yP_{APA} was significantly higher in UNI_{ND} than in UNI_D ($p < .05$) and BIP ($p < .05$; Figure 4). Similarly, $y''G_{APA}$ was significantly higher in UNI_{ND} than in UNI_D ($p < .01$) and BIP ($p < .01$).

Comparison of the AP and ML Perturbation to Equilibrium in the Three Stance Conditions

AP Axis. The ANOVA revealed a significant effect of the stance condition on xP_{NET} , $F(2, 18) = 4.04$, $p < .05$, and xP_{NET}^* , $F(2, 18) = 4.10$, $p < .05$, and a very

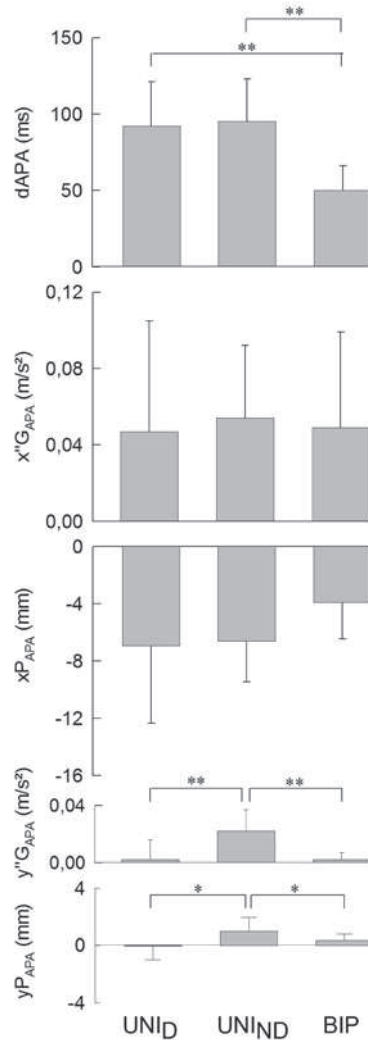


Figure 4 — Comparison of the spatiotemporal features of APAs in the three stance conditions. dAPA: APAs duration; $x''G_{APA}$, xP_{APA} : anteroposterior acceleration of the center of gravity and displacement of the center of pressure at the onset of the focal movement (t_0), respectively; $y''G_{APA}$, yP_{APA} : mediolateral acceleration of the center of gravity and displacement of the center of pressure at t_0 , respectively; BIP: bipedal stance. Values are mean (all subjects together) $\pm 1 SD$. * $p < .05$; ** $p < .01$.

significant effect on $x''G_{MAX}$, $F(2, 18) = 12.41, p < .01$. The post hoc tests showed that these variables were significantly higher in BIP than in UNI_D and UNI_{ND} (see Figure 5 for the details of the post hoc tests). In contrast, the ANOVA did not reveal any significant effect of the stance condition on xP_{MAX} , $F(2, 18) = 2.19, p > .05$, or xP_{MAX}^* , $F(2, 18) = 2.87, p > .05$.

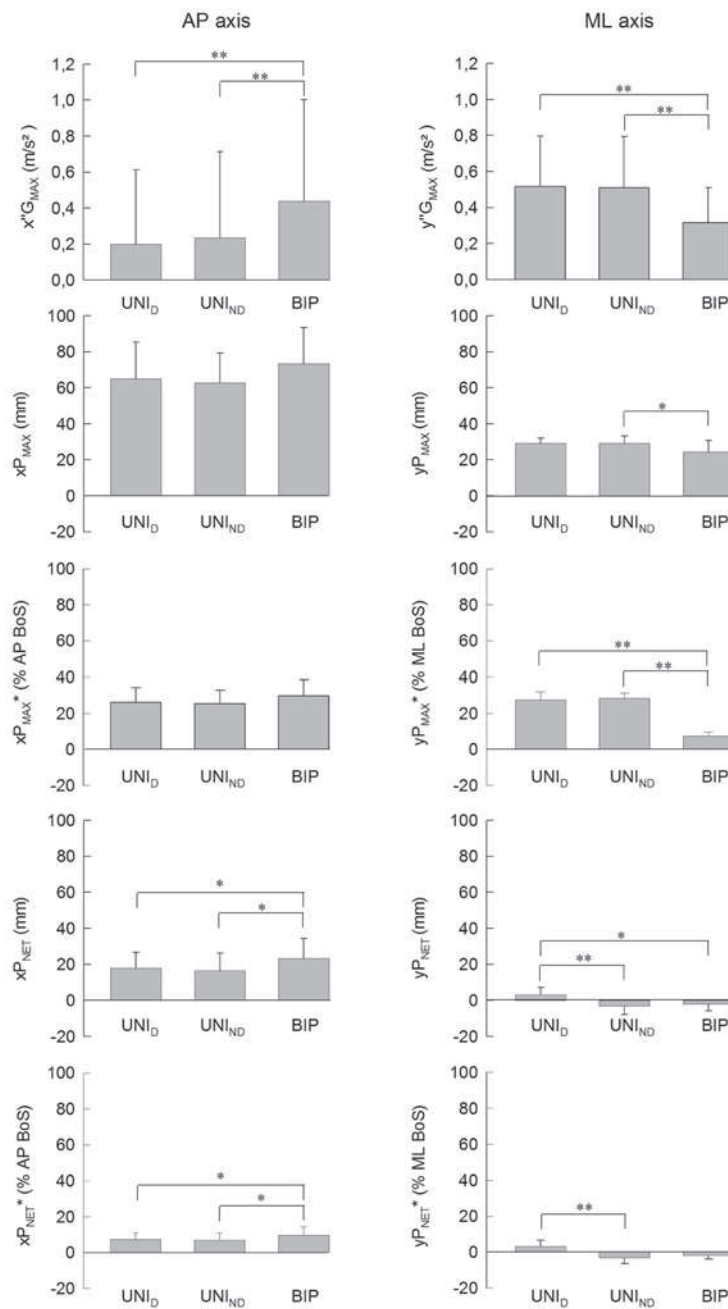


Figure 5 — Comparison of the variables related to the perturbation to equilibrium in the three stance conditions. AP, ML: anteroposterior, mediolateral; BoS: base of support; $x''G_{MAX}$, xP_{MAX} , xP_{MAX}^* , xP_{NET} , xP_{NET}^* : AP peak-to-peak value of the center of gravity acceleration trace, AP peak-to-peak value of the center of pressure displacement trace, normalized xP_{MAX} value, net AP center of pressure displacement, normalized xP_{NET} value, respectively. The same variables are presented for the ML axis. BIP: bipedal stance. Values are mean (all subjects together) ± 1 SD. * $p < .05$; ** $p < .01$.

ML Axis. The ANOVA revealed a significant effect of the stance condition on yP_{MAX} , $F(2, 18) = 4.31$, $p < .05$; a very significant effect on $y''G_{MAX}$, $F(2, 18) = 7.73$, $p < .01$, yP_{NET} , $F(2, 18) = 8.22$, $p < .01$, and yP_{NET}^* , $F(2, 18) = 8.04$, $p < .01$; and a highly significant effect on yP_{MAX}^* , $F(2, 18) = 283.61$, $p < .001$. Note that almost all of these variables were significantly higher in UNI_{ND} and/or UNI_D than in BIP (the details of the post hoc tests are reported in Figure 5). Note also that yP_{NET} and yP_{NET}^* were significantly higher in UNI_D than in UNI_{ND} ($p < .01$). This latter result originates from a net CoP displacement toward the external boundary of the foot in both unipedal stance conditions (i.e., the CoP was displaced toward the dominant side in UNI_D and toward the nondominant side in UNI_{ND}). Whenever the absolute value of these variables was considered, no significant difference was detected ($p > .05$). The net ML CoP displacement in UNI_D and UNI_{ND} , therefore, mirrored each other, which suggests that there was actually no effect of leg dominance on this variable.

Discussion

The current study was designed to investigate how young healthy subjects control their postural equilibrium when exposed to a situation of instability specifically elicited by reduced postural muscle system efficiency. The effect of leg dominance on postural control was also investigated. Subjects purposely performed series of BFR at maximal velocity while standing on the dominant or on the non-dominant leg. The capacity of force production in the postural muscle system was thus experimentally reduced as compared with the bipedal stance, while the possibility of AP CoP displacement was not altered.

Control of AP Equilibrium During Bilateral Forward-Reach

Results showed that, in each stance condition, postural dynamics along the AP axis (main axis of perturbation) occurred before the onset of the focal movement (i.e., APAs were elicited). The APAs duration was approximately two times longer in UNI_D and UNI_{ND} (≈ 100 ms) than in BIP (≈ 50 ms). In contrast, the forward inertia forces generated during the APAs (in terms of forward CoG acceleration at the onset of the BFR) did not change with the stance condition.

It is generally accepted that the inertia forces generated during the APAs associated with a fast forward-oriented arm movement from static stance are directed to counter in advance the inertia forces elicited by the focal movement that tend to destabilize the whole body backward (Bouisset & Zattara, 1981, 1987; Bouisset & Le Bozec, 2002; Le Bozec & Bouisset, 2004; Yiou, 2005; Yiou et al., 2007). Results, therefore, show that the anticipatory “postural counter-perturbation” remained unchanged in the three stance conditions. However, because the capacity of force production in the postural muscle system was reduced in UNI_D and UNI_{ND} , a longer APAs development was required to reach an equivalent inertia forces level as in BIP. We, therefore, propose that the APAs duration was lengthened in the two unipedal stance conditions to maintain a constant level of inertia forces, thus keeping the anticipatory postural counter-perturbation unchanged. This proposal is in line with the conception that the CNS delays the onset of the focal movement—and thus lengthens the APAs duration—until the adequate

counter-perturbation is attained (Zattara & Bouisset, 1986; Bouisset & Zattara, 1990; Cordo & Nashner, 1982). The amplitude of this counter-perturbation would be based on a cognitive evaluation of the perturbing effect that the forthcoming focal movement will induce on the postural equilibrium.

According to the posturo-kinetic capacity theory, the focal movement performance of an upper-limb movement strongly depends on the capacity of the postural muscle system to generate the adequate anticipatory counter-perturbation (Bouisset & Zattara, 1981, 1987; Bouisset & Le Bozec, 2002; Le Bozec & Bouisset, 2004). More specifically, if this capacity is impaired, the postural stability might then be threatened by the focal movement execution; consequently, the CNS reduces the focal movement performance to minimize the disturbing effect. This theory has been supported by recent studies that reported that the maximal velocity of a pointing movement was reduced when the posturo-kinetic capacity was hindered, for example, following the reduction of the initial BoS size in the direction of the perturbation (Yiou et al., 2007) or during the synchronization with a lower-limb task such as lunging (Do & Yiou, 1999; Yiou & Do, 2001) or ipsilateral/contralateral leg flexion (Yiou, 2005). Thus, maintaining constant the level of inertia forces during the APAs in the two unipedal stance conditions might be necessary to keep optimal the focal movement performance without causing any additional risk of postural destabilization. In support, the focal movement performance did not change with the stance condition, and the various indicators of the perturbation to equilibrium remained unchanged or even reached lower values in the two unipedal stance conditions as compared with the bipedal stance condition. This later result further suggests that, besides APAs, adaptation of postural adjustments probably also occurs *during* the focal movement in the two unipedal stance conditions (these postural adjustments were called “corrective postural adjustments,” or CPAs, by Bouisset & Zattara, 1987). Within the current method, CPAs could, however, not be investigated.

The current results can interestingly be put together with the results of recent studies on the effect of fatigue of postural muscles (in the trunk and thigh) on the APAs associated with an upper-limb task (Vuillerme et al., 2002; Allison & Henry, 2002; Morris & Allison, 2006; Strang & Berg, 2007; Strang et al., 2008). These studies reported that the anticipatory excitation of the fatigued postural muscles was lowered under the fatigued state, which was compensated for by an earlier activation and, therefore, longer APAs. Those authors further reported that the postural equilibrium (quantified with CoP measures) was not additionally disturbed as compared with the normal muscular state, which has been specifically ascribed to these adaptive changes in APAs duration (Strang & Berg, 2007). According to the authors, the longer APAs in the fatigued muscles would reflect a strategy directed to compensate for their altered capacity of force production. The current results thus extend these previous studies and suggest that the reported changes in APAs duration (herein highlighted with kinetic measurements) are not exclusively related to the effect of fatigue, but might merely reflect a more general strategy directed to adapt to situations of instability specifically elicited by decreases in the force-producing capability of the postural muscle system.

Such strategy of APAs lengthening thus markedly contrasts with the strategy of APAs attenuation reported in persons suffering from long-lasting postural muscle system impairment from neuropathology or physical deconditioning

(Gurfinkel & Elner, 1973; Horak et al., 1984; Bazalgette et al., 1987; Dick et al., 1986; Viallet et al., 1987; Slijper et al., 2002; Remelius et al., 2008). A strategy of APAs attenuation has also been reported in young healthy persons performing upper- or lower-limb movement in a situation of instability elicited by a reduction of the BoS size in the direction of the focal movement (Nouillot et al., 1992; Aruin et al., 1998; Yiou et al., 2007) and in a situation of postural threat or fear of falling (e.g., when performing a voluntary rise-to-toes task at the edge of a platform distant from the ground; Adkin, Frank, Carpenter, & Peysar, 2002). It has been proposed that, in these situations, APAs attenuation would reflect a purposeful scaling down strategy directed to avoid the possible destabilizing effect of APAs (Nouillot et al., 1992; Aruin et al., 1998; Adkins et al., 2002; Yiou et al., 2007; Remelius et al., 2008). In line with the posturo-kinetic capacity theory, this strategy of APAs attenuation might be, in turn, responsible for the altered focal movement performance generally reported in these conditions of instability (Bazalgette et al., 1987; Bouisset, 1991).

The current results, along with the previously cited results on the effect of fatigue, are in line with the force hypothesis that young healthy subjects do not use a protective strategy when exposed to a situation of instability specifically elicited by reduced postural muscle system efficiency. Instead, young healthy subjects develop longer APAs probably to reach an equivalent level of anticipatory inertia forces and, thus, reach an equivalent anticipatory postural counter-perturbation. This was made possible in the current study because the AP BoS size did not change with the stance condition. Consequently, the focal movement performance might remain unchanged in the unstable conditions without any additional risks of postural threat.

Control of ML Equilibrium During Bilateral Forward-Reach

Results further showed that, in each stance condition, the focal movement velocity included a small ML component. This component was ≈ 10 times lower than its AP counterpart. As expected, the focal movement was, therefore, quasi—but not strictly—symmetrical with respect to the sagittal plane. Results also showed that APAs in UNI_{ND} included a very small ML component. As for the focal movement, APAs were, therefore, not strictly symmetrical with respect to the sagittal plane. ML APAs were quasi-inexistent in UNI_D and BIP, thus suggesting a small effect of leg dominance on APAs.

The question arises whether the ML APAs observed in UNI_{ND} , albeit very small, might reflect an attempt to counter in advance the ML perturbation to equilibrium due to the asymmetry of the BFR. The result that the time course of the ML kinematics of the focal movement—and, therefore, the direction of the ML disturbing inertia forces—was highly variable between trials and subjects (in contrast to the AP kinematics) seems incompatible with the “predictive” nature of the APAs. In addition, it would seem unclear why larger ML APAs were generated in UNI_{ND} as compared with UNI_D and BIP, given that the ML disturbing inertia forces elicited by the focal movement were equivalent in the three stance conditions. We, therefore, merely propose that, within the current experiment, the presence of ML APAs is a negative outcome that might reflect some difficulty of the postural muscle system to generate strictly unidirectional anticipatory dynamics.

As mentioned earlier, the ML component of the focal movement velocity was negligible as compared with the AP component (see Figures 2 and 3). Consequently, a much smaller perturbation to equilibrium might have been expected—within each stance condition—along the ML axis than along the AP axis. In contrast, results showed that the mean peak-to-peak CoP displacement was only 2.5 times greater along the AP axis ($xP_{MAX} = 67 \pm 5$ mm, mean value ± 1 SD all stance conditions together) than along the ML axis ($yP_{MAX} = 27 \pm 3$ mm). The mean peak-to-peak CoG acceleration was even greater along the ML axis (0.45 ± 0.11 m/s², mean value ± 1 SD all stance conditions together) than along the AP axis ($x''G_{MAX} = 0.29 \pm 0.12$ m/s²). The ML perturbation to equilibrium was, therefore, relatively important for the small ML component of the focal movement. The potential for ML postural destabilization due to the asymmetry of the focal movement seems, therefore—in each stance condition—important. This potential was obviously higher when subjects stood on one single leg because, in addition to the reduced postural muscles available to counter the ML component of the focal movement, the ML BoS size was reduced as compared with bipedal stance. In line, results showed that the perturbation to equilibrium was greater in UNI_D and UNI_{ND} than in BIP.

Now, it should be stressed that even in the two unipedal stance conditions, both the ML peak-to-peak CoP displacement and the ML net CoP displacement were relatively small with respect to the ML BoS size, as revealed by the yP_{MAX}^* ($\approx 27\%$) and yP_{NET}^* ($\approx 3\%$) values. The percentage of the ML BoS that can still be used for ML CoP displacement remained, therefore, still relatively important, and consequently, the actual risks of ML postural destabilization due to the asymmetry of the focal movement were moderate. In support, none of the subjects experienced ML (nor AP) postural destabilization.

The important ML perturbation to equilibrium relative to the very small ML component of the focal movement might be ascribed to the following factors. The musculoskeletal constraints of frontal plane postural movement, such as a short ankle joint lever arm, limiting corrective torque production available at the ankle, or the lack of knee joint movement, clearly hinder the capacity of the postural muscle system to counter the ML perturbation. However, this sole anatomical constraint is probably not responsible for the observed results. Indeed, it could be extrapolated from the current results that, if the focal arm movement had been performed in the frontal plane (e.g., lateral single arm rising or pointing at maximal velocity), thus generating a much greater ML perturbation to equilibrium than the current BFR, sideway imbalance would then occur. Daily experience obviously shows that young healthy persons are able to perform rapid lateral arm movements, from unipedal (dominant and nondominant) and bipedal stance, without losing their equilibrium. This stems from the capacity of the CNS to develop feedforward controls that efficiently minimize the ML perturbation to equilibrium (Vernazza-Martin et al., 1999; Santos & Aruin, in press). In the current study, ML APAs were either very small (UNI_D) or inexistent (UNI_{ND}, BIP). Hence, it seems that, for the current task, the control of the ML equilibrium was very limited (or inexistent), perhaps because the actual ML perturbation was not sufficient enough to induce ML imbalance, or perhaps because the CNS was not able to detect the small asymmetry of the focal movement. Future study will investigate these issues.

Relationship Between Focal Movement Performance and BoS Size

Zattara and Bouisset (1987) reported that the maximal velocity of a forward unilateral arm pointing was lower from the unipedal stance than from the bipedal stance. This later result has been confirmed for lower-limb flexion, performed either from unipedal or bipedal initial stance (Nouillot et al., 1992). In contrast, the current results showed that there was no effect of the stance condition on the maximal velocity of the BFR. This discrepancy might probably be ascribed to the degree of asymmetry of the focal movement. The single arm pointing (and to a greater extent the lower-limb flexion) is a highly asymmetrical movement that elicits a larger peak-to-peak ML CoP displacement (≈ 8 cm in the bipedal stance condition; Yiou, 2005) than the quasi-symmetrical BFR movement used in the current study (≈ 3 cm in all three stance conditions). Considering the foot width (≈ 10 cm), the level of use of the ML BoS size might be estimated to be 80% in the unipedal stance during single arm pointing versus 27% in the current study. Consequently, subjects might have scaled down the maximal velocity of the single arm pointing (and lower-limb flexion) to reduce this ML CoP displacement and, thus, protect them from ML destabilization. In support, a recent study (Yiou et al., 2007) showed that the maximal velocity of a forward pointing made from various fencing-like postures decreased when the possibility of maximal AP CoP displacement was experimentally hindered by the reduction of the AP BoS size (corresponding to the AP distance between the two feet). Thanks to this reduction of the focal performance, the level of use of the BoS size never exceeded $\approx 60\%$, which was considered to be the surface over which weight could be safely shifted and maintained or “stability area” (Murray, Seireg, & Sepic, 1975).

The current results thus extend those previous studies (Zattara & Bouisset, 1987; Nouillot et al., 1992; Yiou, 2005; Yiou et al., 2007) and suggest that the BoS size (AP or ML) might be a limiting factor of the maximal velocity of a forward-directed arm movement in so far as the associated CoP displacement might exceed the stability area (AP or ML). As it was not the case for the current task, the scaling down of the focal movement performance was not needed, but the adaptation of APAs was required to maintain postural stability.

Conclusion

Taken together, these results show that, in contrast to persons living with long-lasting postural impairment, young healthy subjects do not use a protective strategy of APAs attenuation when exposed to a situation of instability specifically elicited by reduced postural muscle system efficiency. Instead, young healthy subjects seem to lengthen the APAs duration to maintain a constant level of inertia forces during the APAs, thus keeping the efficiency of the anticipatory postural counter-perturbation unchanged. As a consequence, they could maintain an equivalent focal performance without any additive perturbation to equilibrium.

The subsidiary goal of the study was to investigate the influence of leg dominance on postural control. The sole effect that could be highlighted was on the APAs perpendicular to the main axis of perturbation (i.e., the amplitude of the ML APAs was higher when subjects stood on the nondominant leg than on the

dominant leg; however, the amplitude of these APAs was very slight). We propose that, within the current task involving a quasi-symmetrical focal movement, the presence of ML APAs is a negative outcome that might reflect some difficulty of the postural muscle system to generate strictly unidirectional anticipatory dynamics. Future study will investigate whether the recording of electrical activity of postural muscles might be more discriminative than kinetics at detecting asymmetries in the postural adjustments associated with a symmetrical movement.

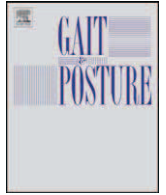
References

- Adkin, A.L., Frank, J.S., Carpenter, M.G., & Peysar, G.W. (2002). Fear of falling modifies anticipatory postural control. *Experimental Brain Research*, *143*, 160–170.
- Allison, G.T., & Henry, G.T. (2002). The influence of fatigue on trunk muscle responses to sudden arm movements, a pilot study. *Clinical Biomechanics (Bristol, Avon)*, *17*, 414–417.
- Aruin, A.S., Forrest, W.R., & Latash, M.L. (1998). Anticipatory postural adjustments in conditions of postural instability. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *109*, 350–359.
- Bazalgette, D., Zattara, M., Bathien, N., Bouisset, S., & Rondot, P. (1987). Postural adjustments associated with rapid voluntary arm movements in patients with Parkinson's disease. *Advances in Neurology*, *45*, 371–374.
- Belenkii, V.E., Gurfinkel, V.S., & Paltsev, E.I. (1967). On elements of control of voluntary movements. *Biofizika*, *12*, 135–141.
- Blause, S., Cassim, S., Blatt, J.L., Labyt, E., Derambure, P., Guieu, J.D., et al. (2006). Effect of age on anticipatory postural adjustments in unilateral arm movement. *Gait & Posture*, *24*, 203–210.
- Bouisset, S., & Le Bozec, S. (2002). Posturo-kinetic capacity and postural function in voluntary movements. In: M.L. Latash (Ed.), *Progress in motor control. Vol. II: Structure-function relations in voluntary movements* (pp. 25–52). Champaign, IL: Human Kinetics.
- Bouisset, S. (1991). Relationship between postural support and intentional movement: Biomechanical approach. *Archives Internationales de Physiologie, de Biochimie et de Biophysique*, *99*, A77–A92.
- Bouisset, S., & Zattara, M. (1981). A sequence of postural movements precedes voluntary movement. *Neuroscience Letters*, *22*, 263–270.
- Bouisset, S., & Zattara, M. (1987). Biomechanical study of the programming of anticipatory postural adjustments associated with voluntary movement. *Journal of Biomechanics*, *20*, 735–742.
- Bouisset, S., & Zattara, M. (1990). Segmental movement as a perturbation to balance? Facts and concepts. In J.L. Winters & S.L.Y. Woo (Eds.), *Multiple muscle systems: Biomechanics and movement organization* (pp. 498–506). New York: Springer-Verlag.
- Cordo, P.J., & Nashner, L.M. (1982). Properties of postural adjustments associated with rapid arm movements. *Journal of Neurophysiology*, *47*, 287–302.
- Dick, J.P., Rothwell, J.C., Berardelli, A., Thompson, P.D., Gioux, M., Benecke, R., et al. (1986). Associated postural adjustments in Parkinson's disease. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, *49*, 1378–1385.
- Do, M.C., & Yiou, E. (1999). Do centrally programmed anticipatory postural adjustments in forward stepping movement affect the performance of an associated pointing task? *Experimental Brain Research*, *12*, 462–466.

- Friedli, W.G., Hallet, M.S., & Simon, S.R. (1984). Postural adjustments associated with rapid arm movements. I. Electromyographic data. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, *47*, 611–622.
- Gurfinkel, V.S., & Elnor, A.M. (1973). On two types of static disturbances in patients with local lesions of the brain. *Agressologie: Revue Internationale de Physio-Biologie et de Pharmacologie Appliquees Aux Effets de l'Agression*, *14*, 65–72.
- Hoffman, M., Schrader, J., Applegate, T., & Kocejka, D. (1998). Unilateral postural control of the functionally dominant and nondominant extremities of healthy subjects. *Journal of Athletic Training*, *33*, 319–322.
- Horak, F.B., Esselman, P., Anderson, M.E., & Lynch, M.K. (1984). The effects of movement velocity, mass displaced, and task certainty on associated postural adjustments made by normal and hemiplegic individuals. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, *47*, 1020–1028.
- Kou, J., & Yiou, E. (2005). *Tai Chi Chuan* [DVD]. Marabout.
- Jacobs, C., Uhl, T.L., Seeley, M., Sterling, W., & Goodrich, L. (2005). Strength and fatigability of the dominant and nondominant hip abductors. *Journal of Athletic Training*, *40*, 203–206.
- Le Bozec, S., & Bouisset, S. (2004). Does postural chain mobility influence muscular control in sitting ramp push? *Experimental Brain Research*, *158*, 427–437.
- Lee, W.A. (1980). Anticipatory control of postural and task muscles during rapid arm flexion. *Journal of Motor Behavior*, *12*, 185–196.
- Massion, J. (1992). Movement, posture and equilibrium: Interaction and coordination. *Progress in Neurobiology*, *38*, 35–56.
- Morris, S.L., & Allison, G.T. (2006). Effects of abdominal muscle fatigue on anticipatory postural adjustments associated with arm raising. *Gait & Posture*, *24*, 342–348.
- Murray, M.P., Seireg, A.A., & Sepic, S.B. (1975). Normal postural stability and steadiness: Quantitative assessment. *Journal of Bone and Joint Surgery*, *57*, 510–516.
- Nouillot, P., Bouisset, S., & Do, M.C. (1992). Do fast voluntary movements necessitate anticipatory postural adjustments even if equilibrium is unstable? *Neuroscience Letters*, *147*, 1–4.
- Paillard, T., Montoya, R., & Dupui, P. (2007). Postural adaptations specific to preferred throwing techniques practiced by competition-level judoists. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, *17*, 241–244.
- Remelius, J.G., Hamill, J., Kent-Braun, J., & Van Emmerik, R.E.A. (2008). Gait initiation in Multiple Sclerosis. *Motor Control*, *12*, 93–108.
- Santos, M.J., & Aruin, A.S. (in press). Effects of lateral perturbations and changing stance conditions on anticipatory postural adjustment. *Journal of Electromyography and Kinesiology*.
- Slijper, H., Latash, M.L., Rao, N., & Aruin, A.S. (2002). Task-specific modulation of anticipatory postural adjustments in individuals with hemiparesis. *Clinical Neurophysiology*, *113*, 642–655.
- Strang, A.J., Choi, H.J., & Berg, W.P. (2008). The effect of exhausting aerobic exercise on the timing of anticipatory postural adjustments. *Journal of Sports, Medicine, and Physical Fitness*, *48*, 9–16.
- Strang, A.J., & Berg, W.P. (2007). Fatigue-induced adaptive changes of anticipatory postural adjustments. *Experimental Brain Research*, *178*, 49–61.
- Valderrabano, V., Nigg, B.M., Hintermann, B., Goepfert, B., Dick, W., Frank, C.B., et al. (2007). Muscular lower leg asymmetry in middle-aged people. *Foot & Ankle International*, *28*, 242–249.
- van der Fits, I.B., Klip, A.W., van Eykern, L.A., & Hadders-Algra, M. (1998). Postural adjustments accompanying fast pointing movements in standing, sitting and lying adults. *Experimental Brain Research*, *120*, 202–216.

- Vernazza-Martin, S., Martin, N., Cincera, M., Pedotti, A., & Massion, J. (1999). Arm raising in humans under loaded vs. unloaded and bipedal vs. unipedal conditions. *Brain Research, 846*, 12–22.
- Viallet, F., Massion, J., Massarino, R., & Khalil, R. (1987). Performance of a bimanual load-lifting task by Parkinsonian patients. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry, 50*, 1274–1283.
- Vuillerme, N., Nougier, V., & Teasdale, N. (2002). Effects of lower limbs muscular fatigue on anticipatory postural adjustments during arm motions in humans. *Journal of Sports, Medicine, and Physical Fitness, 42*, 289–294.
- Yiou, E., Hamaoui, A., & Le Bozec, S. (2007). Influence of base of support size on arm pointing performance and associated anticipatory postural adjustments. *Neuroscience Letters, 423*, 29–34.
- Yiou, E. (2005). Performance and postural interactions during synchronous pointing and lower limb flexion. *Medicine and Science in Sports and Exercise, 37*, 91–99.
- Yiou, E., & Do, M.C. (2001). In a complex sequential movement, what component of the motor program is improved with intensive practice, sequence timing or ensemble motor learning? *Experimental Brain Research, 137*, 197–204.
- Zattara, M., & Bouisset, S. (1986). Chronometric analysis of the posturo-kinetic programming of voluntary movement. *Journal of Motor Behavior, 18*, 215–223.
- Zattara, M., & Bouisset, S. (1987). Posturo-kinetics organization during upper limb movement performed from varied foot positions. *Neuroscience Letters. Supplement, 22*, 1969.

Copyright of *Motor Control* is the property of Human Kinetics Publishers, Inc. and its content may not be copied or emailed to multiple sites or posted to a listserv without the copyright holder's express written permission. However, users may print, download, or email articles for individual use.



Does symmetrical upper limb task involve symmetrical postural adjustments?

M. Mezaour, E. Yiou*, S. Le Bozec

Laboratory of Motor Control and Perception, EA 4042, UFR STAPS, University of Paris-Sud 11, 91440 Orsay Cedex, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 22 October 2008
Received in revised form 9 February 2009
Accepted 11 May 2009

Keywords:

Postural adjustments
Symmetry
Bilateral upper limb task
Electromyography
Human

ABSTRACT

This study tested the hypothesis that, in young healthy subjects, a symmetrical upper limb task involves asymmetrical postural adjustments with respect to lower limb dominance. Subjects ($N = 10$) purposely performed a series of bilateral forward-reach tasks (BFR) while standing unilaterally on the dominant leg, on the non-dominant leg (unilateral conditions) or on both legs (bipedal condition). For each leg, the integrated electromyographical (iEMG) activity per 20-ms periods ranging from 300 ms before BFR onset (t_0) to 1000 ms after t_0 was compared between the unipedal and bipedal stance conditions. This time-window included “anticipatory”, “on-line” and “corrective” postural adjustments, i.e. those postural adjustments occurring *before* (anticipatory postural adjustments, APAs), *during* (on-line postural adjustments, OPAs) and *after* (corrective postural adjustments, CPAs) the BFR. During the APAs, results showed that, for each leg, changing the stance condition from bipedal to unipedal did not elicit any iEMG changes in any of the postural muscles investigated. In contrast, during the OPAs, an early increase in the excitation level of the *semitendinosus* for the dominant leg and a late increase in the excitation level of the *soleus* for the non-dominant leg were detected. During the CPAs, an increase in the excitation level of the *soleus*, *tibialis anterior* and *semitendinosus* was detected in the non-dominant leg whereas, in the dominant leg, no change in the excitation level for any postural muscle recorded was observed. These results support the concept of side dominance in the postural component of a symmetrical upper limb task.

© 2009 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Voluntary arm movements are preceded, accompanied and followed by a complex pattern of muscle activation/deactivation in lower limbs and trunk muscles called “anticipatory” (APAs), “on-line” (OPAs) and “corrective” (CPAs) postural adjustments [1–7]. It is generally admitted that their functional goal is to counter the perturbation to posture and equilibrium elicited by the focal movement [1–7]. One of the well-recognized features of these postural adjustments is their adaptability to the changing biomechanical and physiological constraints that may be applied to the postural system, e.g. the size of the base of support [6,8,9], the size of the support surface contact [8–10] or the level of fatigue in the postural muscles [7,11–15].

One way that is most often used in the literature to reduce the complexity in the analysis of postural adjustments, is to investigate the electrical activity of muscles in one single side of the body – e.g. the dominant or the right side – and/or to restrict the analysis to the sole APA time-window. These “short-cuts” have been typically used during bilateral arm movements performed symmetrically with respect to the sagittal plane, e.g. bilateral isometric ramp push

[10,15], bilateral forward reach-to-grasp [7], load releasing or catching from extended arms [9,16], bilateral shoulder and elbow flexion/extension [14,17,18] etc.

If the electromyographical (EMG) patterns are analysed unilaterally, then the assumption is implicitly made that changing the postural constraints will induce symmetrical EMG response in homologous muscles of the dominant and non-dominant leg. This assumption has, however, exclusively been based on visual inspections of the EMG traces obtained in both sides, and has never been subjected to experimental verification. It therefore remains speculative. Moreover, there is growing evidence in the literature supporting “the concept of side dominance in the postural component of apparently symmetrical motor tasks” [19], such as rising to stand from a chair [19] or level walking in normal adults [20].

A first attempt to investigate the symmetry of postural adjustments associated with the performance of a symmetrical upper limb movement (bilateral forward-reach task, BFR) was carried out in a recent study [8]. It was shown that the duration and the amplitude of APAs, as well as the amplitude of the postural destabilisation elicited along the antero-posterior (AP) direction (or main direction of the perturbation elicited by the BFR), were equivalent whether subjects stood unilaterally on the dominant or on non-dominant leg. Compared to bipedal standing, APA duration was longer and postural destabilisation was even lower. These

* Corresponding author. Tel.: +33 1 69 15 43 15; fax: +33 1 69 15 62 22.
E-mail address: e.yiou@libertysurf.fr (E. Yiou).

results suggested the existence of adaptive changes in postural muscle activity when stance changed from bipedal (BIP) to unipedal (UNI)-dominant or non-dominant. These adaptive EMG changes were, however, not quantified in this study [8] as it exclusively focused on the “global” expression (centre of pressure displacement and whole-body centre of gravity acceleration recordings) of postural adjustments. Furthermore, it remains to explore whether these adaptive EMG changes are symmetrical with respect to leg dominance. The present study will therefore focus on the “local” expression (EMG level) of postural adjustments.

So, the current study was designed to test the hypothesis that, in young healthy subjects performing a symmetrical upper limb task, varying the stance condition from BIP to UNI, will elicit, in homologous muscles of the dominant and non-dominant leg, asymmetrical adaptive EMG responses. Subjects purposely performed a series of BFR while standing (i) unilaterally on the dominant leg, (ii) on the non-dominant leg, or (iii) on both legs. For each leg taken separately, the adaptive EMG changes were characterized by their *spatial* and *temporal* components. In other words, the postural muscles that changed their activity when stance varied from BIP to UNI were identified, and the time-window(s) (APAs, OPAs and/or CPAs) during which these changes occur were determined. Asymmetry was claimed whether the spatial and/or the temporal components of the postural response to the changing stance conditions differed between the dominant and the non-dominant leg.

2. Methods

The study was performed on ten healthy male subjects (26 ± 6 years; 71 ± 9 kg). All subjects gave written consent after having been informed as to the nature and purpose of the experiment which was approved by local ethics committees. The study conformed to the standards set by the Declaration of Helsinki.

Subjects stood upright and grasped a bar (2 kg; “grasp-bar”) with both hands at shoulder level. Their task was to displace the grasp-bar straight-forward at maximal velocity toward a target placed in front of them (“bilateral forward-reach” task, BFR). The target was a vertical flexible wooden bar (2 m high, 5 cm large, 0.5 cm deep) placed at arm’s length, in the parasagittal plane, and with a 2 cm-large mark positioned at the shoulder level (see Fig. 1 of a previous study [7]). Subjects had to hit this mark with the grasp-bar so that it was mainly displaced in the horizontal plane. Each BFR was performed in a self-paced mode following an acoustic signal.

Subjects performed a series of ten BFR in each of the three following stance conditions: standing on both legs (BIP), standing unilaterally on the dominant leg (UNI_D), and standing unilaterally on the non-dominant leg (UNI_{ND}). Adequate tests were performed to determine leg dominance [8,21]. In BIP, subjects stood barefooted with the feet shoulder-width apart and body-weight evenly distributed. In UNI_D and UNI_{ND}, the toe of the unsupported foot hung against the supporting foot’s malleolus.

Electrical activity of postural (*tibialis anterior*; *soleus*, *semitendinosus*, *rectus femoris*) and focal (*deltoidus anterior*, DA) muscles was recorded bilaterally with surface bipolar electrodes (Biometrics Ltd., 8 mm square active surface each, 10^{15} ohms impedance, 2 cm inter-electrode distance). Visual rise of DA electrical activity was referred to as “time zero” (t_0). The EMG signal was pre-amplified ($\times 1000$) and band-pass filtered (15–450 Hz cut-off frequencies) prior to being sampled (1 kHz). EMG signal of individual trials was rectified and integrated during successive 20 ms epochs. For each postural muscle, a series of integrated EMG values per 20 ms epoch (20-ms iEMG values) was thus obtained. This method enabled us to approximate whether and when the electrical inputs to the postural muscles might change when stance varied from BIP to UNI [7]. In addition, the onset time of EMG bursts for each postural muscle was determined when the EMG voltage exceeded two standard deviations from the background level (BKG) activity [10]. Onset time was dated with respect to t_0 .

APA time-window ranged from $t_0 - 300$ ms to $t_0 + 50$ ms. This time-window included the occurrence of the first visible rise of EMG activity among all the traces of the postural muscles. Time of APA ending was chosen because feedback effects are not expected during the first 50 ms after t_0 [4]; OPA time-window ranged from $t_0 + 50$ ms to BFR ending (t_1 , corresponding to the instant when the grasp-bar velocity trace returned to zero); CPA time-window ranged from t_1 to $t_0 + 1000$ ms. CPA ending coincided with the time at which the excitation level in all postural muscles became visually stable.

Postural adjustment was defined as EMG change from BKG activity. BKG activity corresponded to the EMG activity required to stand quietly in the initial posture. It was obtained by averaging successive 20-ms iEMG values ranging from $t_0 - 1500$ ms to $t_0 - 1000$ ms (subjects then stood in the quiet standing posture, QS). To obtain the iEMG activity specifically related to postural adjustments, BKG

activity was systematically removed from each of the 20-ms iEMG values computed during APA, OPA and CPA time-windows.

In order to allow, for each leg, the comparison of muscle excitation between BIP and UNI, it was necessary to normalize each of the 20-ms iEMG values with respect to the same reference value. We arbitrarily choose the BKG activity obtained in UNI. Hence, for the dominant leg, each of the 20-ms iEMG values obtained in UNI_D and BIP was expressed as a percentage of the mean BKG activity obtained in UNI_D. Similarly, for the non-dominant leg, each of the 20-ms iEMG values obtained in UNI_{ND} and BIP was expressed as a percentage of the mean BKG activity obtained in UNI_{ND}. Normalizing data with respect to BKG activity obtained in BIP would not give different results in terms of between-conditions difference.

A tri-axial accelerometer (ENTRAN, ± 5 g) was affixed at the middle of the grasp-bar. Only the acceleration signal along the AP direction was reported. The signal was integrated to obtain the grasp-bar velocity. BFR duration corresponded to the delay between t_1 and t_0 .

For each leg taken separately (dominant and non-dominant), repeated-measures (RM) ANOVAs were conducted on iEMG variables with stance (UNI vs BIP) and time (20-ms epochs of APAs, OPAs and CPAs) as intra-subject factors. Separate analyses were conducted on APAs, OPAs and CPAs. Whenever statistical difference occurred, Tukey *post hoc* tests were used to determine every 20-ms epoch when the difference occurred. For each postural muscle, RM ANOVAs were also conducted on the onset time of muscle activation with stance and leg dominance as intra-subject factors. In addition, RM ANOVAs were conducted on BFR duration with stance as intra-subject factor. Level of statistical significance was $P < 0.05$.

3. Results

Visual analysis of the traces reported in Figs. 1 and 2 shows that the general time-course of the EMG traces was similar in the dominant and the non-dominant leg. For every postural muscle and stance condition, the BFR elicited phasic EMG activity that systematically occurred before t_0 . The BFR thus elicited APAs. In all postural muscles, strong EMG activity was further observed during OPAs and CPAs.

During APAs, statistical analysis showed that, for each leg taken separately, there was no significant effect of stance on the excitation level in any of the postural muscles recorded (all with $P > 0.05$). Similarly, there was no significant effect of stance and dominance on the onset time of postural muscle activation. In contrast, during OPAs, statistical analysis revealed a significant effect of stance on the excitation level in the *semitendinosus* for the dominant leg ($F [1,9] = 6.97$; $P < 0.05$; see Fig. 2). *Post hoc* tests further showed that, for this muscle, each of the 20-iEMG values was significantly higher in UNI_D than in BIP for time varying from $t_0 + 80$ ms to $t_0 + 140$ ms (with $0.029 < P < 0.047$). There was no statistical effect of stance on the other postural muscles of the dominant leg during this time-window. For the non-dominant leg, statistical analysis revealed an effect of stance on the excitation level in the *soleus* during OPAs ($F [1,9] = 11.87$; $P < 0.01$). *Post hoc* tests further showed that, for this muscle, each iEMG value was significantly higher in UNI_{ND} than in BIP for time varying from $t_0 + 200$ ms to $t_0 + 240$ ms (with $0.005 < P < 0.008$).

During CPAs, statistical analysis revealed a significant effect of stance on the excitation level in the *soleus* ($F [1,9] = 29.79$; $P < 0.001$), *tibialis anterior* ($F [1,9] = 18.87$; $P < 0.01$) and *semitendinosus* ($F [1,9] = 8.19$; $P < 0.05$) of the non-dominant leg. *Post hoc* tests further showed that each iEMG value was significantly higher in UNI_{ND} than in BIP for time varying from $t_0 + 320$ ms to $t_0 + 360$ ms in the *semitendinosus* (with $0.0006 < P < 0.0002$), from $t_0 + 400$ ms to $t_0 + 760$ ms in the *tibialis anterior* (with $0.016 < P < 0.019$), and from $t_0 + 460$ ms to $t_0 + 600$ ms in the *soleus* (with $0.01 < P < 0.035$). In contrast, there was no significant effect of stance on the excitation level in any of the tested postural muscles of the dominant leg during CPAs. Finally, there was no significant effect of stance on BFR duration (mean duration with all conditions taken together: 299 ± 15 ms).

4. Discussion

The current study tested the hypothesis that, in young healthy subjects performing a symmetrical upper limb task, changing

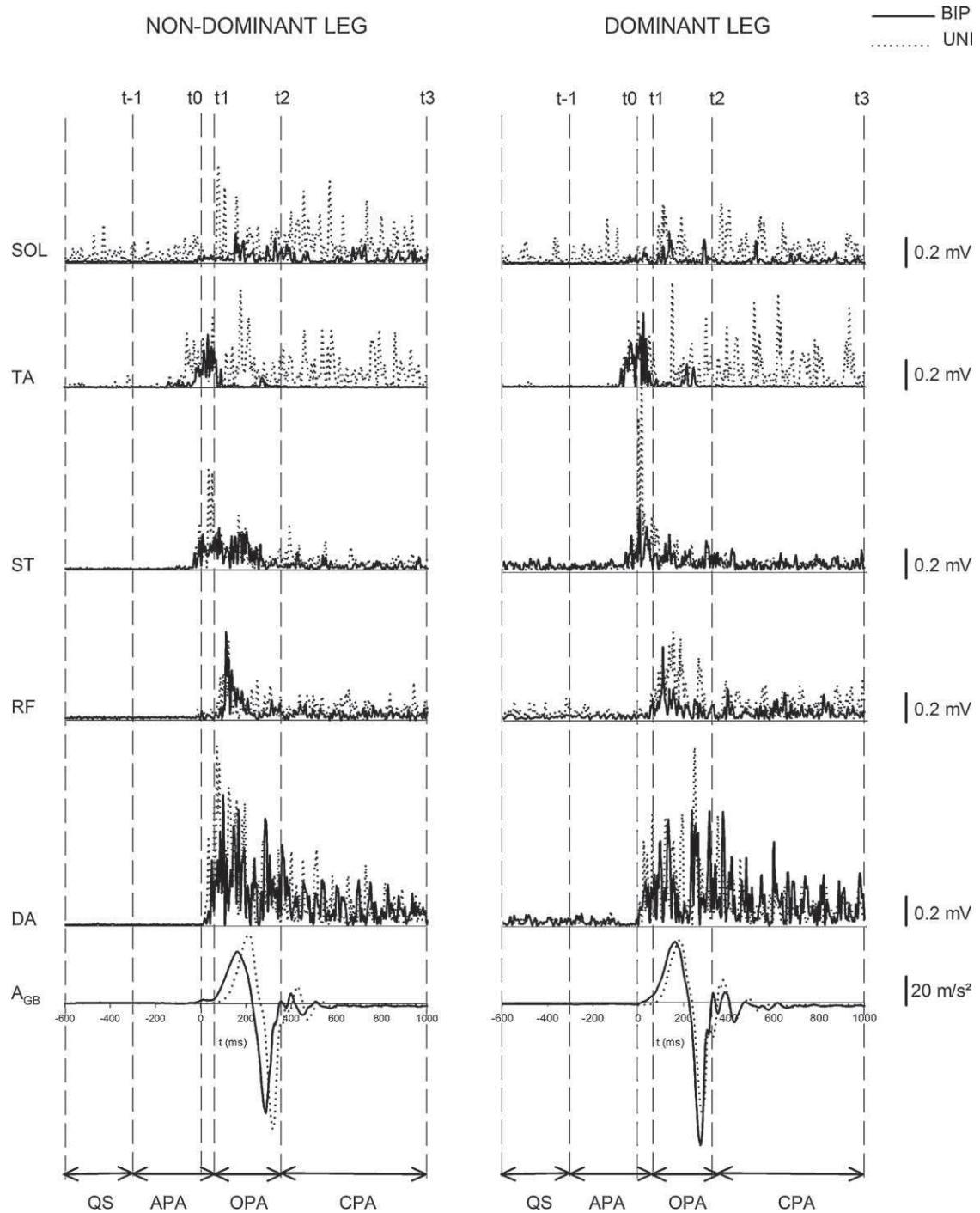


Fig. 1. Grasp-bar acceleration (A_{GB}), *deltoidius anterior* (DA), *soleus* (SOL), *tibialis anterior* (TA), *semitendinosus* (ST) and *rectus femoris* (RF) activity in the unipedal (dotted lines) and bipedal (solid lines) stance conditions, and in the dominant (right panels) and the non-dominant leg (left panels). Traces correspond to one trial in one representative subject. EMG traces were Butterworth-filtered (100 Hz). These traces are synchronized on t_0 . $t-1$, t_0 , t_1 , t_2 , t_3 : time $t = t_0 - 300$ ms, BFR onset, BFR onset + 50 ms, BFR end, time $t = t_0 + 1000$ ms, respectively; QS, APA, OPA, CPA: quiet standing, “anticipatory”, “on-line” and “corrective” postural adjustment time-windows, respectively.

stance from BIP to UNI might elicit, in homologous muscles of the dominant and non-dominant leg, asymmetrical adaptive EMG responses. During APAs, results showed that, for both legs, changing stance did not elicit any EMG changes in any of the postural muscles investigated. Results further showed that the onset time of postural muscle activation did not change with stance and leg dominance. In contrast, during OPAs, an early increase in the excitation level of the *semitendinosus* for the dominant leg (which occurred 40 ms after the onset of OPA) and a late increase in the excitation level of the *soleus* for the non-

dominant leg (which occurred 160 ms after the onset of OPA) could be detected. During CPAs, an increase in the excitation level of *soleus*, *tibialis anterior* and *semitendinosus* was detected in the non-dominant leg whereas, in the dominant leg, no change in the excitation level for any postural muscle recorded was observed. The amplitude and the timing of postural adjustments associated with an upper limb task are known to be dependent on the focal movement performance [5,6,10]. However, in the present study, the between-leg differences could not be ascribed to a different focal performance, since the maximal velocity of the grasp-bar [8]

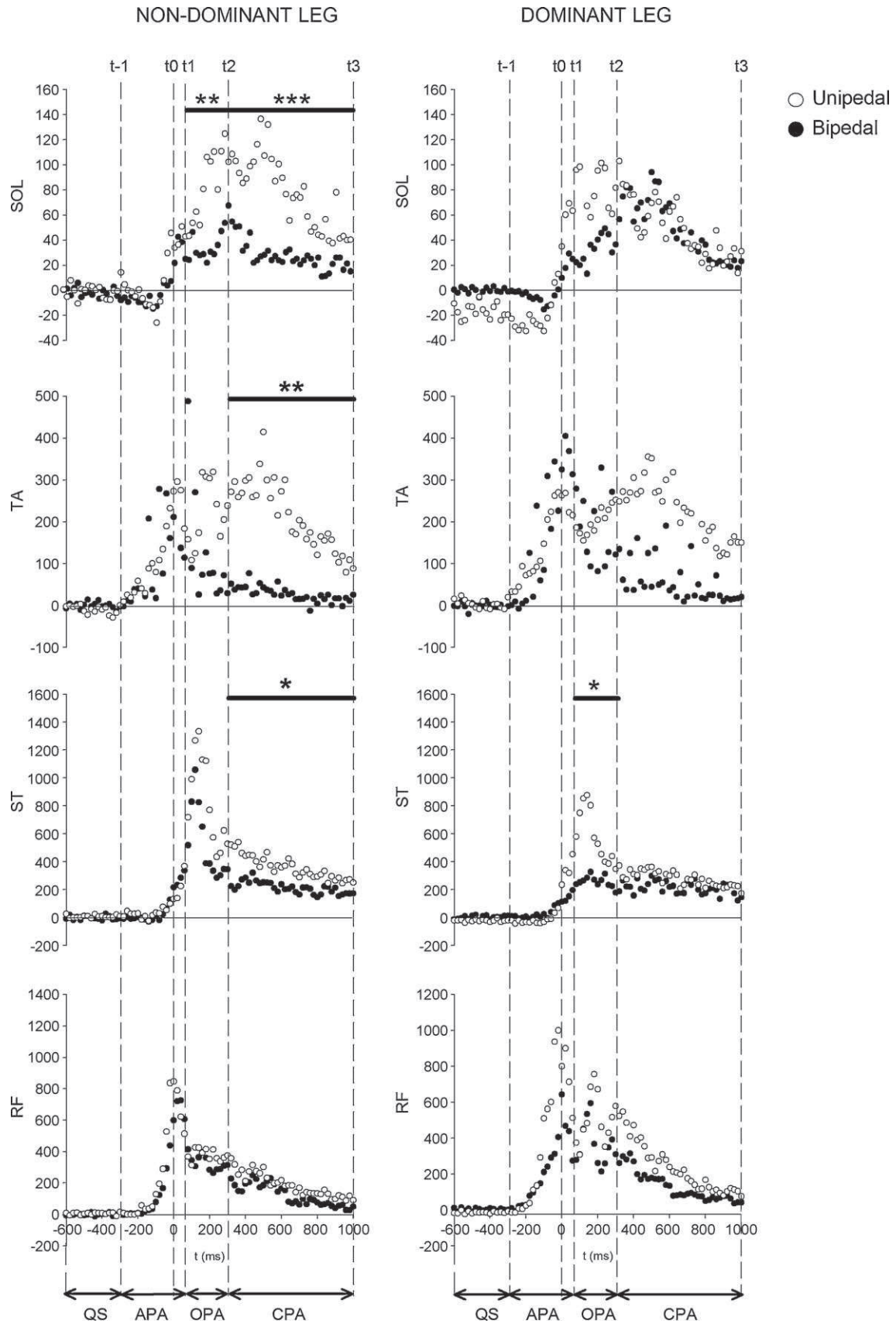


Fig. 2. Comparison of the integrated EMG activity (iEMG) in the postural muscles plotted per 20-ms epochs between the unipedal (empty circles) and bipedal (full circles) stance conditions, in the dominant (right panels) and the non-dominant leg (left panels). SOL, TA, ST, RF: *soleus, tibialis anterior, semitendinosus, rectus femoris*, respectively. For vertical lines and time-windows, see legends of Fig. 1. Each point represents the mean value of all subjects together. Values reported are normalized EMG values (see Section 2). These traces are synchronized on t0. Horizontal thick lines indicate the time-windows (APA, OPA or CPA) where statistical difference between the unipedal and bipedal stance conditions was detected, as revealed with the ANOVAs analysis. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ and *** $P < 0.001$.

and the duration of the focal movement remained unchanged between the experimental conditions.

These results allowed us to specify two important characteristics of postural adjustments. First, changing stance from BIP to UNI elicited, in both legs, adaptive EMG changes in the form of an increased excitation level in some postural muscles of the lower limbs. This result was expected since it had previously been reported [8] that the perturbation to postural equilibrium elicited along the direction of the motor task was lower in the two UNI conditions than in BIP, thus suggesting the existence of a tighter muscular control of equilibrium under these unstable conditions. The current results further showed that the EMG increase did not extend to all the postural muscles investigated and occurred either during OPAs and/or CPAs – depending on the leg to be considered – but not during APAs. That it did not occur during APAs was not expected since it had previously been reported [8] that APA duration was longer in both UNI conditions than in BIP (with no difference between the two UNI conditions). As suggested by the authors, this longer APA duration was necessary to reach the same level of anticipatory inertia forces as in BIP. Nevertheless, this latter study was solely based on kinetics recordings obtained with a force-plate, i.e. no EMG recording was provided. It thus seems that the early onset of the “kinetics” APAs under the two UNI conditions is due to the activation of postural muscles other than those recorded here. The trunk muscles, which are known to be anticipatory during the current motor task [7], might be possible candidates. Thus, the current results complete these previous studies [7,8] and show that the tighter control of equilibrium in the two unstable UNI conditions does not only involve adaptive lengthening of APA duration, but also adaptive increasing activity of postural muscles during OPAs and/or CPAs. This latter result should be taken into consideration in studies investigating the adaptability of the postural adjustments under changing biomechanical or physiological constraints, most of which focused exclusively on the muscle activity during the sole APA time-window.

Second, our results showed that both spatial and temporal components of the adaptive EMG changes differed between the dominant and the non-dominant leg, thus revealing the existence of asymmetry in the adaptive postural response. This result thus adds further evidence to the concept of side dominance in the postural component of apparently symmetrical motor tasks [19]. Moreover, this result suggests that different strategies for equilibrium maintenance were elicited in both legs, with an early enhanced control on the hip joint musculature for the dominant leg (as revealed by the early increase in the excitation level of the *semitendinosus* in UNI_D), and a late enhanced control on both hip and ankle joint musculature for the non-dominant leg (as revealed by the late increase in the excitation level of the *soleus*, *semitendinosus* and *tibialis anterior* in UNI_{ND}). If we refer to the well-known hip and ankle strategies [22], it follows that the postural system seems to favour, at least for the current motor task, an early hip strategy in the dominant leg, while a combination of late hip and ankle strategy is favoured in the non-dominant leg. Our results thus suggest that postural muscles needed to be more activated in UNI_{ND} than in UNI_D to maintain postural equilibrium. This statement should, however, be with taken with caution since deep muscles were not recorded. Now, it can be assumed that the behaviour of the recorded muscles, which are all *primum movens* for their mechanical joint actions, is representative of the behaviour of deeper muscles. This assumption is inherent to the concept of “equivalent muscle” [23] according to which a group of muscles ensuring the same action at a joint might be reduced to a single muscle whose mechanical action is representative.

The question of the efficacy of these two postural strategies might be raised. As stated before, previous results [8] showed that

the perturbation to equilibrium elicited by the BFR was similar in UNI_D and UNI_{ND}, as well as the maximal velocity of the grasp-bar and the duration of the voluntary movement. Thus, it seems that a greater postural muscle excitation was required to reach a similar motor outcome in UNI_{ND} as compared to UNI_D. So, the present study extends previous results of the literature [8] by showing that the postural strategy used in each leg is equally efficient to counter the disturbing effect of the BFR, but that it is less “economical” in the non-dominant leg than in the dominant leg. Our results thus contrast with a previous study in the literature [20] which reported that, during walking in normal adults, a larger neural drive to the plantar flexors on the dominant side is generated. The authors further showed that the kinematics of leg joints was not different between the dominant and the non-dominant sides. The authors thus concluded that, during walking, the dominant side generates more energy than the non-dominant side. Hence, this latter study, along with the current results, suggests that the manifestation of leg dominance on the postural EMG activity is task-dependant.

In conclusion, by changing stance from BIP to UNI, the existence of asymmetrical adaptive responses to symmetrical upper limb task could be revealed. Postural asymmetry was detected during OPAs and CPAs, but not during APAs. These results may have relevant implications in clinical investigations where postural asymmetry is generally considered as reflecting postural impairment. The current results suggest that there is a need to differentiate between asymmetry due to postural impairment and asymmetry due to normal postural dominance.

Acknowledgments

The authors thank Dr. Raisbeck G. and Dr. Yiou F. for the corrections of English.

Conflict of interest

We the undersigned declare that no financial conflict of interest exists with any commercial entity whose products are described, reviewed, evaluated or compared in the manuscript.

References

- [1] Belenkii VE, Gurfinkel VS, Paltsev EI. On elements of control of voluntary movements. *Biofizika* 1967;12:135–41.
- [2] Cordo PJ, Nashner LM. Properties of postural adjustments associated with rapid arm movements. *J Neurophysiol* 1982;47:287–302.
- [3] Bouisset S, Zattara M. Biomechanical study of the programming of anticipatory postural adjustments associated with voluntary movement. *J Biomech* 1987;20:735–42.
- [4] Massion J. Movement, posture and equilibrium: interaction and coordination. *Prog Neurobiol* 1992;38:35–6.
- [5] Bouisset S. Relationship between postural support and intentional movement: biomechanical approach. *Arch Int Physiol Biochim Biophys* 1991;99:A77–92.
- [6] Yiou E, Hamaoui A, Le Bozec S. Influence of base of support size on arm pointing performance and associated anticipatory postural adjustments. *Neurosci Lett* 2007;423:29–34.
- [7] Yiou E, Heugas AM, Mezaour M, Le Bozec S. Effect of lower limb muscle fatigue induced by high-level isometric contractions on postural maintenance and postural adjustments associated with bilateral forward-reach task. *Gait Posture* 2009;29:97–101.
- [8] Yiou E, Mezaour M, Le Bozec S. Anticipatory postural adjustments and focal performance during bilateral forward-reach task under different stance conditions. *Motor Control* 2009;13:142–60.
- [9] Aruin A, Forrest WR, Latash ML. Anticipatory postural adjustments in conditions of postural instability. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1998;109:350–9.
- [10] Le Bozec S, Bouisset S. Does postural chain mobility influence muscular control in sitting ramp pushes? *Exp Brain Res* 2004;158:427–37.
- [11] Vuillerme N, Nougier V, Teasdale N. Effects of lower limbs muscular fatigue on anticipatory postural adjustments during arm motions in humans. *J Sports Med Phys Fitness* 2002;42:289–94.
- [12] Morris SL, Allison GT. Effects of abdominal muscle fatigue on anticipatory postural adjustments associated with arm raising. *Gait Posture* 2006;24:342–8.
- [13] Strang AJ, Berg WP. Fatigue-induced adaptive changes of anticipatory postural adjustments. *Exp Brain Res* 2007;178:49–61.

- [14] Strang AJ, Choi HJ, Berg WP. The effect of exhausting aerobic exercise on the timing of anticipatory postural adjustments. *J Sports Med Phys Fitness* 2008;48:9–16.
- [15] Le Bozec S, Bouisset S. Do bimanual isometric push efforts in humans stop as a consequence of postural muscle exhaustion? *Neurosci Lett* 2004;356:61–5.
- [16] Aruin A, Mayka M, Shiratori T. Could a motor action that has no direct relation to expected perturbation be associated with anticipatory postural adjustments in humans? *Neurosci Lett* 2003;341:21–4.
- [17] Slipjjer H, Latash M. The effects of instability and additional hand support on anticipatory postural adjustments in leg, trunk, and arm muscles during standing. *Exp Brain Res* 2000;135:81–93.
- [18] Fujiwara K, Toyama H, Kunita K. Anticipatory activation of postural muscles associated with bilateral arm flexion in subjects with different quiet standing positions. *Gait Posture* 2003;17:254–63.
- [19] Gilleard W, Crosbie J, Smith R. Rising to stand from a chair: symmetry, and frontal and transverse plane kinematics and kinetics. *Gait Posture* 2008;27:8–15.
- [20] Ounpuu S, Winter D. Bilateral electromyographical analysis of the lower limbs during walking in normal adults. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1989;72:429–38.
- [21] Hoffman M, Schrader J, Applegate T, Koceja D. Unilateral postural control of the functionally dominant and nondominant extremities of healthy subjects. *J Athl Training* 1998;33:319–22.
- [22] Horak FB, Nashner LM. Central programming of postural movements: adaptation to altered support surface configurations. *J Neurophysiol* 1986;55:1369–81.
- [23] Bouisset S, Lestienne F, Maton B. The stability of synergy in agonists during the execution of a simple voluntary movement. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1977;42:543–51.

L'EXÉCUTION D'UNE TÂCHE MOTRICE MOBILISANT SYMÉTRIQUEMENT LES MEMBRES SUPÉRIEURS INDUIT-ELLE DES AJUSTEMENTS POSTURAUX SYMÉTRIQUES?

INTRODUCTION

Depuis les travaux pionniers de Belenkii et al. (1967), il est connu que le mouvement volontaire est précédé, accompagné et suivi de phénomènes dynamiques et électromyographiques (EMG) qui surviennent dans l'ensemble des segments corporels posturaux. Ces phénomènes posturaux correspondent respectivement aux ajustements posturaux "anticipateurs" (APA), "en-ligne" (OPA) et "correcteurs" (CPA) (Belenkii et al., 1967; Le Bozec et al., 2008). Il est généralement admis que le rôle fonctionnel de ces ajustements posturaux (AP) est de s'opposer à la perturbation de la posture et de l'équilibre induite par le mouvement focal. Une des caractéristiques importantes de ces AP est leur adaptabilité aux contraintes biomécaniques et physiologiques

¹1. Laboratoire Contrôle Moteur et Perception EA 4042 UFR STAPS, Université Paris-Sud 11, 91440 Orsay Cedex. E-mail: malha.mezaour@u-psud.fr

appliquées au système postural, e.g. la réduction de la taille de la base de support (Yiou et al., 2007; Yiou et al., 2009b; Aruin et al., 1998), la réduction de la surface de contact aux appuis (Yiou et al., 2009b; Aruin et al., 1998; Le Bozec and Bouisset, 2004a) ou encore la fatigue des muscles posturaux (Yiou et al., 2009a; Vuillerme et al., 2002; Morris and Allison; 2006; Strang and Berg, 2007; Strang et al., 2008; Le Bozec and Bouisset, 2004b). Dans la littérature, les études portant sur l'analyse des propriétés adaptatives des AP utilisent, dans leur grande majorité, des paradigmes expérimentaux mobilisant les membres supérieurs de façon symétrique (e.g. extension/flexion des épaules ou des coudes, poussée isométrique bilatérale d'une barre, etc.). Dans ces études, l'analyse de l'activité électrique des muscles posturaux ne porte généralement que sur un seul hémicorps, le droit ou le dominant. Aussi, l'hypothèse de la symétrie de la réponse musculaire posturale induite par des contraintes biomécaniques et/ou physiologiques est implicite. Or, la littérature atteste de la latéralisation des AP au cours de tâches motrices apparemment symétriques telles que "se lever pour se tenir debout" (Gilleard et al., 2008) ou encore lors de la locomotion établie (Ounpuu and Winter, 1989). Par ailleurs, les résultats d'une étude récente (Yiou et al., 2009b) ont mis en évidence que la durée et l'amplitude des APA associés à l'exécution d'une tâche motrice mobilisant symétriquement les membres supérieurs (tâche de poussée bimanuelle d'une barre horizontale), étaient équivalentes lorsque les sujets se tenaient debout en appui unipodal (UNI) sur la jambe dominante ou sur la jambe non dominante. Dans cette étude, la durée des APA correspondait au délai entre le début de la variation des tracés mécaniques obtenus au moyen d'une plate-forme de force et le début du mouvement volontaire, t_0 ; l'amplitude correspondait à l'accélération maximale du centre de gravité à l'instant t_0 . Comparée à la condition bipodale (BIP), l'amplitude des APA était équivalente et la durée des APA était deux fois plus importante. Cette augmentation de la durée des APA permettait aux sujets de développer des forces inertielles anticipatrices comparables en condition BIP et UNI. Ces résultats suggéraient donc l'existence d'une réponse musculaire posturale adaptée au changement des conditions d'appui. Les caractéristiques de cette réponse musculaire posturale n'étaient cependant pas quantifiées.

Aussi, l'objectif de cette étude est de tester l'hypothèse selon laquelle la réponse musculaire posturale induite par le changement des conditions d'appui de BIP à UNI est asymétrique et, plus spécifiquement, qu'elle dépend de la dominance des membres inférieurs. Des sujets jeunes et bien portants ont exécuté des séries de tâches de poussée bilatérale d'une barre horizontale vers une cible dans les trois conditions d'appui

suivantes : appui bipodal et appui unipodal sur la jambe dominante et sur la jambe non dominante. Les caractéristiques *spatiales* et *temporelles* de la réponse musculaire posturale au changement d'appui ont été déterminées pour chaque jambe considérée isolément. Plus précisément, les muscles des membres inférieurs dont l'activité change avec les conditions d'appui, ainsi que les intervalles temporels (APA, OPA et/ou CPA) durant lesquels ces changements surviennent, ont été identifiés. L'asymétrie de la réponse musculaire posturale sera conclue si les caractéristiques *spatiales* et/ou *temporelles* de la réponse musculaire posturale induites par le changement d'appui changent en fonction de la dominance des membres inférieurs.

METHODES

SUJETS

Dix sujets sains, tous de sexe masculin, ont donné leur consentement pour participer à cette étude (âge moyen : 26 ± 6 ans ; masse moyenne : 71 ± 9 kg et taille moyenne : 174 ± 7 cm). Cette expérimentation a reçu la permission du comité d'éthique local.

PROCÉDURE EXPÉRIMENTALE

La tâche consiste à déplacer une barre horizontale de 2 kg avec les deux mains, à vitesse maximale et le plus symétriquement possible, vers une cible située en face du sujet dans le plan parasagittal (tâche de poussée symétrique ; cf. figure 1). La cible est une barre de bois flexible verticale (2 m de hauteur ; 5 cm de largeur ; 0,5 cm d'épaisseur) sur laquelle est positionnée, au niveau des épaules, une marque horizontale de 5 cm de largeur. Les sujets doivent positionner le centre de la barre de poussée sur cette marque. Dix essais sont réalisés dans les trois conditions d'appui suivantes: 1/ appui unipodal sur la jambe dominante (UNI_D), 2/ appui unipodal sur la jambe non dominante (UNI_{ND}) et 3/ appui bipodal (BIP). Des tests classiques de dominance des membres inférieurs (cf. Yiou et al., 2009b; Hoffman et al., 1998) sont préalablement effectués. En condition BIP, les sujets se tiennent debout, pieds nus avec le poids du corps uniformément réparti sur les deux jambes. En condition UNI_D et UNI_{ND}, l'orteil du pied suspendu est placé contre la malléole du pied d'appui.

Insérer ici la figure 1

ENREGISTREMENTS

L'activité électrique des soléaires (SOL), tibialis antérieur (TA), semitendineux (ST), rectus femoris (RF) et deltoïde antérieur (DA) est enregistrée bilatéralement au moyen d'électrodes de surface (Biometrics Ltd ; impédance : 10^{15} Ohms ; distance inter-électrodes : 2 cm). Les signaux myo-électriques sont amplifiés à la source (*1000) et échantillonnés à une fréquence de 1 kHz. Un accéléromètre tri-axial (ENTRAN, $\pm 5g$) est placé au centre de la barre à déplacer. Les signaux accélérométriques sont échantillonnés à une fréquence de 250 Hz.

TRAITEMENTS DES SIGNAUX ET VARIABLES EXPERIMENTALES

Pour chaque jambe et chaque essai, le signal EMG est redressé, puis intégré par intervalles de 20 ms sur une fenêtre temporelle allant de -1000 ms avant le début du mouvement volontaire (t_0) à t_0+1000 ms. Cette fenêtre temporelle inclue les APA (période comprise entre t_0-300 ms et t_0+50 ms), les OPA (période comprise entre t_0+50 ms et la fin du mouvement volontaire) et les CPA (période comprise entre la fin du mouvement volontaire et t_0+1000 ms). Cette fenêtre temporelle inclue également la phase de maintien postural statique (période allant de t_0-1000 ms à t_0-300 ms). Pour chaque essai, la valeur moyenne de l'activité EMG intégrée (iEMG) par intervalles de 20 ms est calculée sur une période comprise entre t_0-1000 ms et t_0-500 ms. Cette valeur moyenne (iEMG_{QS}) est représentative du niveau d'activité musculaire au cours du maintien postural statique sur un intervalle de 20 ms. Cette valeur est systématiquement retirée de chacune des valeurs d'iEMG obtenues sur la fenêtre temporelle complète (fenêtre comprise entre t_0-1000 ms et t_0+1000 ms). Les valeurs d'activité iEMG ainsi obtenues sont ensuite normalisées par rapport à la valeur d'iEMG_{QS} calculée en condition UNI. Une normalisation effectuée par rapport à la valeur d'iEMG_{QS} calculée en condition BIP n'aurait pas donnée de résultats différents.

La vitesse de la barre est obtenue par simple intégration du signal accélérométrique. La performance focale est estimée au moyen des indices suivants : vitesse maximale antéropostérieure (AP) de la barre de poussée et durée du mouvement focal, correspondant au délai entre t_0 et l'instant où la vitesse AP s'annule (fin du mouvement volontaire). La symétrie du mouvement focal est évaluée au moyen de la vitesse

médiolatérale de la barre (V_{ML}). Le mouvement focal est considéré comme strictement symétrique si $V_{ML} = 0$.

STATISTIQUES

Pour chaque jambe, une ANOVA à mesures répétées est réalisée sur les variables iEMG avec la condition d'appui (UNI vs BIP) et le temps (fenêtres temporelles de 20 ms) comme facteurs intra-sujets. En cas de différence significative ($P < 0,05$), le test *post hoc* de Tukey est utilisé.

RESULTATS

L'analyse visuelle des figures 2 et 3 montre que le décours temporel des tracés EMG des muscles posturaux est globalement similaire en condition UNI et BIP, pour la jambe dominante et la jambe non dominante. La tâche motrice entraîne une activité EMG phasique qui débute systématiquement avant t_0 ; autrement dit, la tâche de poussée symétrique génère la production d'APA.

Insérer ici la figure 2

L'analyse statistique montre qu'il n'y a pas d'effet significatif de la condition d'appui (UNI vs BIP) sur le niveau d'activité des muscles posturaux de la jambe dominante et de la jambe non dominante au cours des APA (avec $P > 0,05$ pour chaque muscle). En revanche, au cours des OPA, l'analyse statistique révèle un effet significatif de la condition d'appui sur le niveau d'activité du ST de la jambe dominante ($F[1,9] = 6,97$; $P < 0,05$; Fig. 3). Les tests *post hoc* montrent que, pour ce muscle et cette jambe, chacune des valeurs d'iEMG est significativement plus élevée en condition UNI_D qu'en condition BIP sur une période temporelle allant de $t_0 + 80$ ms à $t_0 + 140$ ms (avec $0,029 < P < 0,047$). En revanche, il n'y a aucun effet significatif de la condition d'appui sur le niveau d'activité des autres muscles posturaux (SOL, TA, RF).

Pour la jambe non dominante, l'analyse statistique révèle un effet très significatif de la condition d'appui sur le niveau d'activité du SOL au cours des OPA ($F[1,9] = 11,87$; $P < 0,01$). Les tests *post hoc* montrent que, pour ce muscle et cette jambe, chacune des valeurs d'iEMG est significativement plus élevée en condition UNI_{ND} qu'en condition BIP sur une période temporelle allant de $t_0 + 200$ ms à $t_0 + 240$ ms (avec $0,005 < P < 0,008$). En revanche, il n'y a aucun effet significatif de la

condition d'appui sur le niveau d'activité des autres muscles posturaux (ST, TA, RF).

Au cours des CPA, l'analyse statistique révèle un effet respectivement significatif, très significatif et hautement significatif de la condition d'appui sur le niveau d'activité du ST ($F[1,9] = 8,19$; $P < 0,05$), du TA ($F[1,9] = 18,87$; $P < 0,01$) et du SOL ($F[1,9] = 29,79$; $P < 0,001$) de la jambe non dominante. Les tests *post hoc* montrent que chacune des valeurs d'iEMG est significativement plus élevée en condition UNI_{ND} qu'en condition BIP sur une période temporelle allant de $t_0 + 320$ ms à $t_0 + 360$ ms pour le ST (avec $0,00006 < P < 0,0002$), de $t_0 + 400$ ms à $t_0 + 760$ ms pour le TA (avec $0,016 < P < 0,019$), et de $t_0 + 460$ ms à $t_0 + 600$ ms pour le SOL (avec $0,01 < P < 0,035$). En revanche, il n'y a aucun effet significatif de la condition d'appui sur le niveau d'activité des muscles posturaux de la jambe dominante au cours des CPA.

Insérer ici la figure 3

Finalement, aucun effet significatif de la condition d'appui sur la vitesse AP maximale de la barre et sur la durée du mouvement n'est observé. Les différences d'amplitude et de timing d'activation des muscles posturaux entre les deux membres inférieurs ne peuvent donc être attribuées à une différence de performance focale. Par ailleurs, la vitesse AP maximale de la barre (3,8 m/s, moyenne toutes conditions confondues) est environ 20 fois plus élevée que la vitesse maximale médiolatérale (0,18 m/s). Le mouvement focal de poussée peut donc être considéré comme symétrique.

DISCUSSION

Cette étude se proposait de tester l'hypothèse selon laquelle la réponse musculaire posturale induite par le changement des conditions d'appui de BIP à UNI est asymétrique et, plus spécifiquement, qu'elle dépend de la dominance des membres inférieurs. Les résultats ont montré que, pour les deux jambes, la modification des conditions d'appui n'entraînait aucun changement significatif du niveau d'activité anticipateur des muscles posturaux enregistrés. En revanche, au cours des OPA, une augmentation *précoce* du niveau d'activité du ST de la jambe dominante (survenant 40 ms après le début des OPA) et une augmentation *tardive* du niveau d'activité du SOL de la jambe non dominante (survenant 160 ms après le début des OPA) était observée. Au cours des CPA, une augmentation du

niveau d'activité du SOL, du TA et du ST de la jambe non dominante était détectée. En revanche, aucune modification du niveau d'activité de ces mêmes muscles n'était observée pour la jambe dominante.

CONTRÔLE DE L'ÉQUILIBRE EN CONDITION UNIPODALE VS BIPODALE

Nos résultats montrent que le changement des conditions d'appui entraîne, au niveau de chaque membre inférieur, une élévation significative du niveau d'activité du système musculaire postural. Ce résultat était attendu puisque, lors d'une étude précédente (Yiou et al., 2009b), nous avons montré que la perturbation de l'équilibre postural associée à l'exécution de la poussée symétrique (estimée en termes d'accélération maximale du centre de gravité [CoG] et de déplacement maximal du centre des pressions [CoP] au cours du mouvement), était significativement plus faible en condition UNI qu'en condition BIP, alors que la performance focale restait identique. Nous avons suggéré que ce résultat témoignait de l'existence d'un contrôle de l'équilibre plus « étroit » en situation de stabilité posturale précaire.

Nos résultats montrent également que l'augmentation du niveau d'activité du système musculaire postural survient, selon la jambe considérée, au cours des OPA et/ou au cours des CPA. L'absence de modification du niveau d'activité des muscles posturaux au cours des APA n'était pas un résultat attendu puisque nous avons précédemment montré que la durée des APA associés à la tâche de poussée symétrique était significativement plus longue en condition UNI (UNI_D et UNI_{ND}) qu'en condition BIP (Yiou et al., 2009b). Cet allongement de la durée des APA en condition UNI était nécessaire pour générer un niveau de force inertielle anticipatrice équivalent à la condition BIP et, par là même, pour atteindre une contre-perturbation posturale anticipatrice équivalente. Compte tenu de ces derniers résultats, nous nous attendions donc à ce que le niveau d'activation des muscles posturaux soit supérieur en condition UNI qu'en condition BIP au tout début de la phase anticipatrice ; ce qui n'était pas le cas. Toutefois, il est à noter que cette dernière étude ne se basait que sur des enregistrements cinétiques obtenus au moyen d'une plate-forme de force ; aucun enregistrement EMG n'était réalisé. Il est donc probable que l'augmentation de la durée des APA « cinétique » en condition UNI soit due à une activation précoce de muscles posturaux autres que ceux enregistrés dans la présente étude. Les muscles du tronc, dont l'activation est connue pour

être anticipatrice au cours de la tâche de poussée symétrique (Yiou et al., 2009a), pourraient être candidats à cette augmentation de durée.

Les résultats de la présente étude complètent ceux de nos deux études précédentes (Yiou et al., 2009ab). En particulier, ils montrent que le contrôle de l'équilibre en condition posturale instable (UNI_D et UNI_{ND}) n'implique pas uniquement un allongement de la durée des APAs, mais implique également une augmentation du niveau d'activité du système musculaire postural, et ce, au cours des OPA et/ou des CPA. Ces résultats devraient être pris en considération dans les études portant sur l'adaptabilité des AP aux contraintes biomécaniques ou physiologiques imposées au système postural, lesquelles ne portent généralement que sur l'analyse de la phase anticipatrice.

ASYMÉTRIE DE LA RÉPONSE MUSCULAIRE POSTURALE AU CHANGEMENT D'APPUI

Nos résultats montrent également que les caractéristiques spatiales et temporelles de la réponse musculaire posturale au changement d'appui diffèrent selon la jambe considérée. Cette réponse musculaire est donc asymétrique. Plus spécifiquement, nos résultats mettent en évidence un effet de la dominance des membres inférieurs sur la stratégie de contrôle de l'équilibre :

- un contrôle « précoce » de la musculature de la hanche pour la jambe dominante, mis en évidence par l'augmentation significative du niveau d'activité du ST au tout début des OPA;
- un contrôle « tardif » de la musculature de la hanche *et* de la cheville pour la jambe non dominante, mis en évidence par l'augmentation significative du niveau d'activité du ST, du SOL et du TA vers la fin des OPA ou au cours des CPA.

Si nous nous référons aux stratégies posturales bien connues de « cheville » et de « hanche » (Horak et Nashner, 1986), il semblerait que le système postural favorise - du moins pour la tâche motrice de poussée symétrique utilisée dans notre étude - une stratégie « précoce » de hanche pour la jambe dominante, et une combinaison de stratégie « tardive » de hanche *et* de cheville pour la jambe non dominante. Le maintien de l'équilibre nécessiterait donc un niveau d'activation du système musculaire postural plus important en condition UNI_{ND} qu'en condition UNI_D.

La question de l'efficacité de ces deux types de stratégie posturale se pose. Les résultats de l'étude de Yiou et al. (2009b), combinés à ceux de

la présente étude, révèlent que la perturbation de l'équilibre postural induite par la tâche de poussée symétrique (évaluée par l'accélération maximale du CoG et le déplacement maximal du CoP), de même que la vitesse AP maximale et la durée du mouvement focal, ne sont pas significativement différentes en condition UNI_D et UNI_{ND}. Il semblerait donc qu'un niveau d'activation plus important du système musculaire postural soit nécessaire pour atteindre une contre-perturbation posturale et une performance focale équivalentes en condition UNI_D et UNI_{ND}. Autrement dit, nos résultats suggèrent que les stratégies musculaires développées au niveau de la jambe dominante et de la jambe non dominante sont également efficaces pour contrebalancer l'effet perturbateur du mouvement focal et assurer une performance focale optimale ; la stratégie musculaire développée par la jambe non dominante (combinaison des stratégies de hanche et de cheville) serait cependant moins « économique », en terme énergétique, que celle développée par la jambe dominante (stratégie de hanche uniquement).

Ces derniers résultats contrastent avec ceux de Ounpuu et Winter (1989) obtenus lors de la marche établie chez l'adulte sain. Ces auteurs ont montré que le niveau d'activation des fléchisseurs plantaires de la jambe dominante était plus élevé que celui de la jambe non dominante, alors que la cinématique articulaire restait équivalente. Les auteurs en ont conclu que l'hémicorps dominant générait plus d'énergie que l'hémicorps non dominant. Pris ensemble, nos résultats et ceux de la littérature suggèrent donc que la manifestation de la dominance des membres inférieurs sur le contrôle postural dépend de la tâche motrice considérée.

CONCLUSION

Nos résultats mettent en évidence que la réponse adaptative posturale induite par un changement d'appui est asymétrique. Cette asymétrie posturale est détectée au cours de fenêtres temporelles typiques des OPA et des CPA, mais pas au cours des APA. Ces résultats pourraient avoir des implications dans les études cliniques où l'asymétrie posturale est généralement considérée comme le reflet d'une pathologie posturale sous-jacente. En particulier, nos résultats suggèrent qu'il est nécessaire de distinguer l'asymétrie posturale pathologique, de l'asymétrie liée à la dominance posturale naturelle.

BIBLIOGRAPHIE

- A. Aruin, W.R. Forrest, M.L. Latash. Anticipatory postural adjustments in conditions of postural instability. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 109, 350-359, 1998.
- V.E. Belenkii, V.S. Gurfinkel, E.I. Paltsev. On elements of control of voluntary movements. *Biofizika*, 12, 135-141, 1967.
- W. Gilleard, J. Crosbie, R. Smith. Rising to stand from a chair : Symmetry, and frontal and transverse plane kinematics and kinetics. *Gait Posture*, 27, 8-15, 2008.
- M. Hoffman, J. Schrader, T. Applegate, D Koceja. Unilateral Postural Control of the Functionally Dominant and Nondominant Extremities of Healthy Subjects. *J Athl Train.*, 33, 319–322, 1998.
- F.B. Horak, L.M. Nashner. Central programming of postural movements: adaptation to altered support surface configurations. *J Neurophysiol.*, 55, 1369-1381, 1986.
- S. Le Bozec, S. Bouisset. Does postural chain mobility influence muscular control in sitting ramp pushes? *Exp Brain Res.*, 158, 427-437, 2004a.
- S. Le Bozec, S. Bouisset. Do bimanual isometric push efforts in humans stop as a consequence of postural muscle exhaustion? *Neurosci Lett.*, 356, 61-65, 2004b.
- S. Le Bozec, S. Bouisset, C. Ribreau. Postural control in isometric ramp pushes: the role of Consecutive Postural Adjustments (CPAs). *Neurosci Lett.*, 448(3), 250-254, 2008.
- S.L Morris, G.T. Allison. Effects of abdominal muscle fatigue on anticipatory postural adjustments associated with arm raising. *Gait Posture*, 24, 342-348, 2006.
- S. Ounpuu, D. Winter. Bilateral electromyographical analysis of the lower limbs during walking in normal adults. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 72, 429-438, 1989.

- A.J. Strang, W.P. Berg. Fatigue-induced adaptive changes of anticipatory postural adjustments. *Exp Brain Res.*, 178, 49-61, 2007.
- A.J. Strang, H.J. Choi, W.P. Berg. The effect of exhausting aerobic exercise on the timing of anticipatory postural adjustments. *J Sports Med Phys Fitness*, 48, 9-16, 2008.
- E. Yiou, A. Hamaoui, S. Le Bozec. Influence of base of support size on arm pointing performance and associated anticipatory postural adjustments. *Neurosci Lett.*, 423, 29-34, 2007.
- E. Yiou, A.M. Heugas, M. Mezaour, S. Le Bozec. Effect of lower limb muscle fatigue induced by high-level isometric contractions on postural maintenance and postural adjustments associated with bilateral forward-reach task. *Gait Posture*, 29, 97-101, 2009a.
- E. Yiou, M. Mezaour, S. Le Bozec. Anticipatory postural adjustments and focal performance during bilateral forward-reach task under different stance conditions. *Motor Control (In Press)*, 2009b.
- N. Vuillerme, V. Nougier, N. Teasdale. Effects of lower limbs muscular fatigue on anticipatory postural adjustments during arm motions in humans. *J Sports Med Phys Fitness*, 42, 289-294, 2002.

Légendes

Figure 1. Représentation schématique de la tâche de poussée symétrique en condition bipodale et unipodale.

Figure 2. Décours temporel des tracés EMG et accélération antéropostérieure de la barre de poussée (A_{GB}) en condition unipodale (traits pointillés) et bipodale (traits pleins). SOL, TA, ST, RF, DA : respectivement soléaire, tibialis antérieur, semitendineux, rectus fémoris et deltoïde antérieur. Ces tracés sont obtenus au cours d'un essai représentatif. Graphiques de droite: jambe dominante ; graphiques de gauche: jambe non dominante. Les tracés sont synchronisés par rapport au début du mouvement volontaire ($t_0 = 0$). $t_{-1} = t_0 - 300$ ms ; $t_1 = t_0 + 50$ ms ; t_2 : fin du mouvement volontaire ; $t_3 = t_0 + 1000$ ms. QS, APA, OPA, CPA : respectivement phase de maintien postural statique, ajustements posturaux « anticipateurs », « en-ligne » et « correcteurs ».

Figure 3. Comparaison du niveau d'activation des muscles posturaux par intervalle de 20 ms en condition unipodale (cercles vides) et bipodale (cercles pleins). SOL, TA, ST, RF, DA : respectivement soléaire, tibialis antérieur, semitendineux, rectus fémoris et deltoïde antérieur. Graphiques de droite: jambe dominante ; graphiques de gauche : jambe non dominante. Chaque cercle représente le niveau d'activation musculaire moyen (tous sujets confondus) calculé sur un intervalle de 20 ms. Ces tracés sont synchronisés par rapport à t_0 . Les traits horizontaux épais indiquent les fenêtres temporelles où une différence significative entre les conditions d'appui (UNI vs BIP) est détectée par l'ANOVA. *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$; ***: $P < 0.001$. QS, APA, OPA, CPA : respectivement phase de maintien postural statique, ajustements posturaux « anticipateurs », « en-ligne » et « correcteurs ».

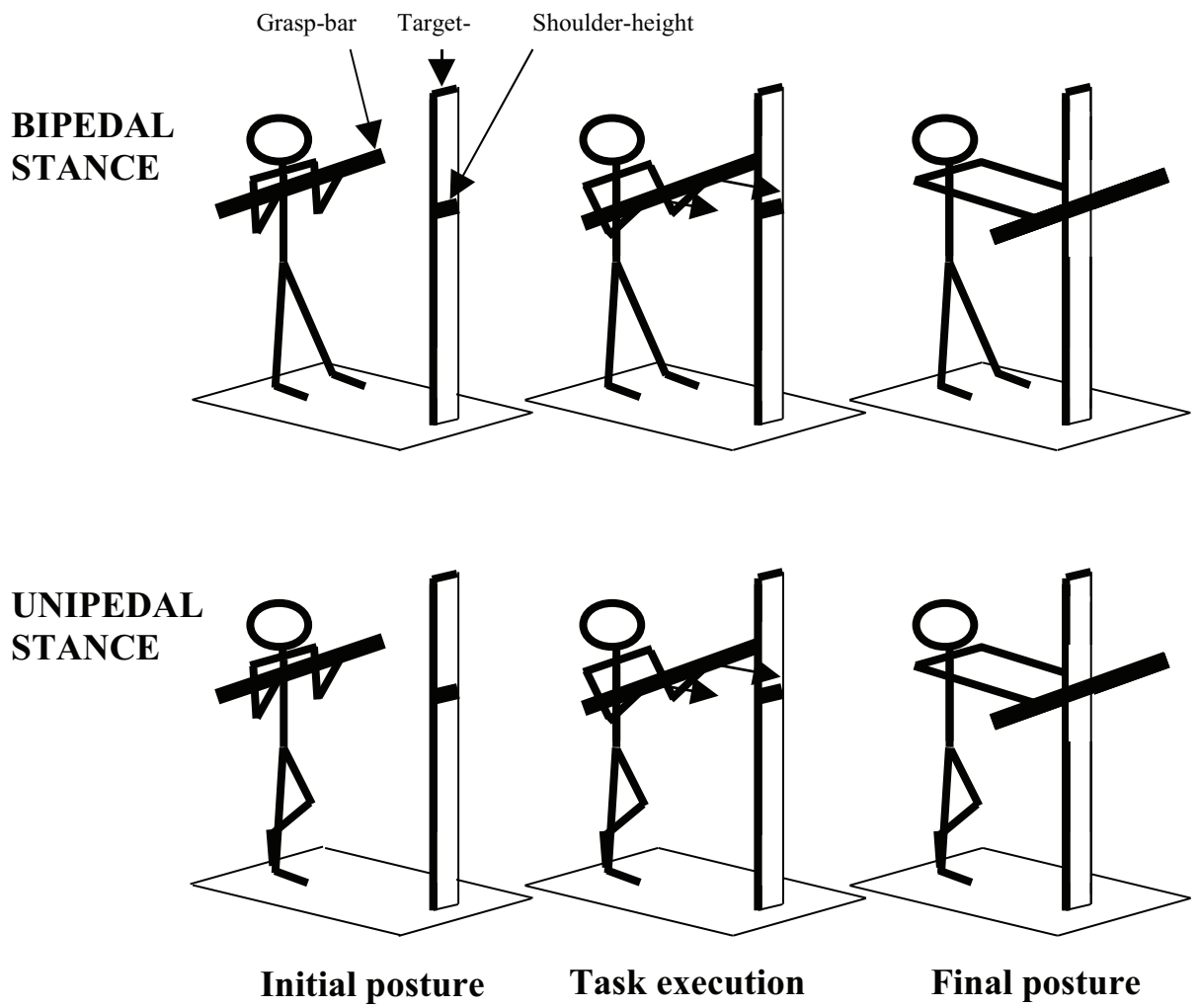


Figure 1

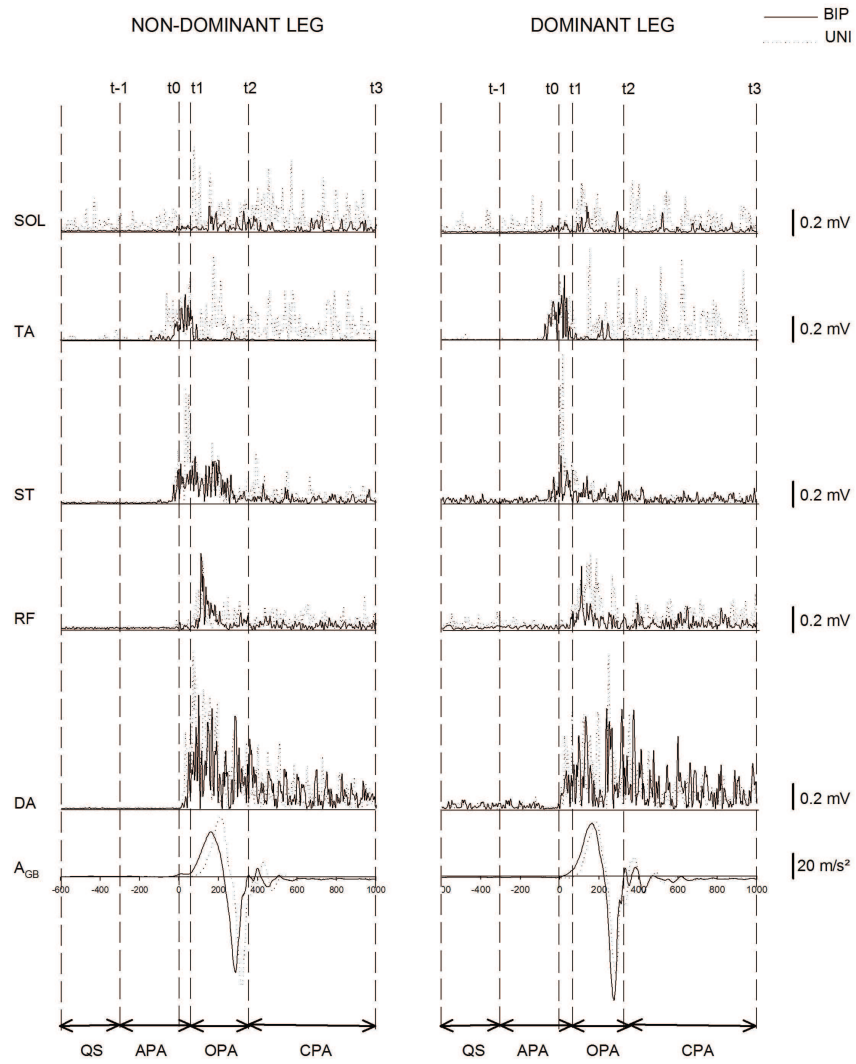


Figure 2

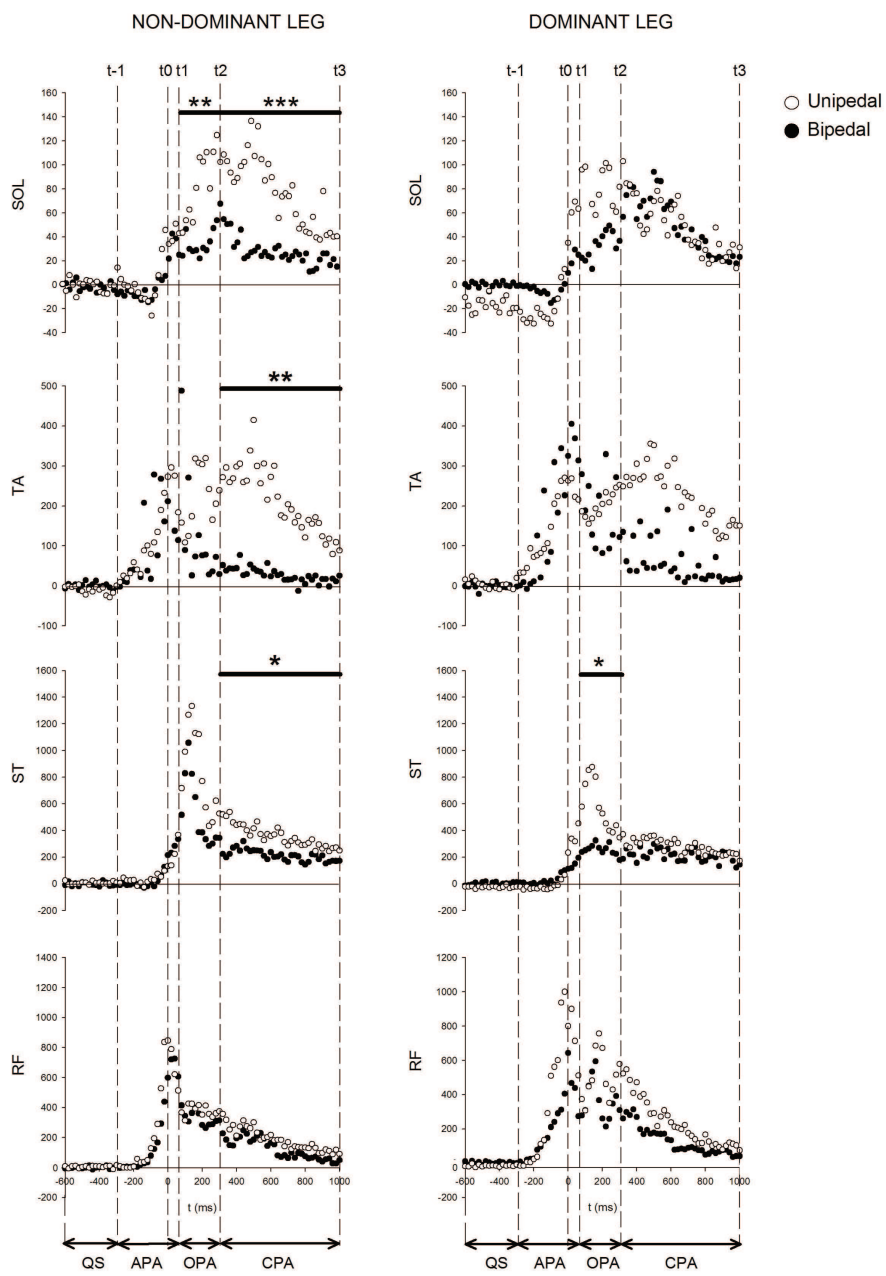


Figure 3

Effect of lower limb muscle fatigue on anticipatory postural adjustments associated with bilateral-forward reach in the unipedal dominant and non-dominant stance

M. Mezaour · E. Yiou · S. Le Bozec

Accepted: 26 July 2010
© Springer-Verlag 2010

Abstract Voluntary arm movements are preceded by dynamical and electromyographical (EMG) phenomena in “postural segments” (i.e. body segments not directly involved in the voluntary movement) called “anticipatory postural adjustments” (APA). The present study examined how the central nervous system organizes APA under fatigued state of postural musculature elicited by series of high-level isometric contractions (HIC), i.e. corresponding to 60% of maximal voluntary contraction. Subjects ($N = 14$) purposely performed series of bilateral-forward reach task (BFR) under unipedal stance (dominant and non-dominant) *before* (“no fatigue” condition, NF) and *after* (“fatigue” condition, F) a procedure designed to obtain major fatigue in hamstrings. Centre-of-gravity acceleration, centre-of-pressure displacement, and electrical activity of trunk and leg muscles were recorded and quantified within a time-window typical of APA. Results showed that there was no significant effect of fatigue on the level of muscle excitation and APA onset in any of the postural muscles recorded. Similarly, no change in APA onset could be detected from the biomechanical traces. In contrast, results showed that the amplitude of anticipatory centre-of-pressure displacement and centre-of-gravity acceleration reached lower value in F than in NF. Similar results were obtained whether dominant or non-dominant leg was considered. The changes in biomechanical APA features could not be ascribed to a different focal

movement performance (maximal BFR velocity and acceleration) between F and NF. These results suggest that, when fatigue is induced by HIC, the capacity of the central nervous system to adapt APA programming to the fatigued state of the postural muscle system might be altered.

Keywords Anticipatory postural adjustments · Fatigue · Electromyography · Biomechanics · Human

Introduction

Since the pioneer work of Belenkii et al. (1967), it is known that rapid voluntary arm movements are preceded by dynamical and electromyographical (EMG) phenomena in the body segments composing the “postural chain” (Bouisset and Zattara 1987; Cordo and Nashner 1982; Massion 1992; Yiou et al. 2007). These phenomena are termed “anticipatory postural adjustments” (APA). According to Bouisset and Zattara (1987), APA “tend to create inertial forces which, when the times come, will counterbalance the perturbation to postural equilibrium due to the forthcoming intentional movement”. This perturbation originates from the internal forces and torques elicited by the voluntary movement which are transmitted through the whole-body to the support surface, where ground reaction forces are produced (Bouisset 1991; Bouisset and Do 2008; Bouisset and Zattara 1987). The need to counter *in advance* this perturbation might stem from the existence of electromechanical delay between the onset of postural muscle activation and the onset of the counter-perturbing inertial forces generated in the postural chain. This delay ranged from 80 to 100 ms, depending on the muscle (Schenau et al. 1995). Thanks to this anticipatory activation of postural muscles, the postural counter-perturbation

Communicated by Jaap van Dieen.

M. Mezaour · E. Yiou (✉) · S. Le Bozec
Laboratory CIAMS (Complexité, Innovation, Activités Motrices et Sportives), Team RIME (Risque, Intervention, Mouvement, Equilibre), UFR STAPS, University of Paris-Sud,
91440 Orsay Cedex, France
e-mail: e.yiou@libertysurf.fr

could be effective at the beginning of the voluntary arm movement, i.e. at the beginning of the perturbation. In case subjects are not able to develop sufficient APA—because of pathology (e.g. Parkinson’s disease), ageing or postural constraints (e.g. when the base of support is reduced)—postural equilibrium might then be endangered unless subjects reduce the focal movement performance (in terms of maximal velocity, acceleration, or force) and/or increase the intensity of the postural adjustments occurring *during* or *following* the voluntary movement (see Bouisset 1991; Bouisset and Do 2008 for exhaustive reviews on the concept of postural adjustment).

The question how the central nervous system (CNS) organizes APA in order to take into account the internal perturbation induced by postural muscle fatigue (hereafter referred to as “fatigue”) has been addressed in several recent studies (e.g. Kanekar et al. 2008; Morris and Allison 2006; Strang and Berg 2007; Vuillerme et al. 2002). In these studies, subjects performed a series of rapid discrete motor tasks involving one or both arms from bipedal stance, *before* and *after* a fatiguing procedure designed to obtain fatigue in the postural musculature (generally in the upper leg [hamstrings] and/or the trunk muscles). The fatiguing procedure typically consisted of a series of low- to moderate-level isometric contractions—i.e. isometric contractions ranging from 7% of maximal voluntary isometric contraction (MIC) to 50% MIC—that were performed until exhaustion. As an alternative procedure, exhausting aerobic exercise was used by Strang et al. (2008) to fatigue the whole postural musculature. These studies repeatedly reported that, under such experimental conditions, the level of muscle excitation was drastically decreased in the fatigued state as compared to the normal state and that APA onset occurred earlier, which was responsible for a longer APA duration. Because the amplitude of the motor outcome (as measured with the anticipatory displacement of the centre-of-pressure) remained unchanged with fatigue (Kanekar et al. 2008; Strang and Berg 2007), this longer APA duration was thought to reflect adaptive change to the reduced capability of force production in the postural muscle system (e.g. Kanekar et al. 2008; Morris and Allison 2006; Strang and Berg 2007; Strang et al. 2008; Vuillerme et al. 2002).

In contrast with these latter studies, Yiou et al. (2009a) reported that, following fatigue of the dorsal part of leg muscles induced by series of high-level IC (60% MIC), neither the level of excitation of the fatigued muscles (hamstrings) APA onset nor postural joint kinematics changed. In this study, the motor task was to displace forward a 2 kg bar (grasp-bar) with both arms at a maximal velocity towards a target from bipedal stance (bilateral forward-reach, BFR). To explain this discrepancy with the literature, it was proposed that the effects of fatigue on

APA might be dependant on the adequacy between the motor units fatigued during the fatiguing procedure and those motor units recruited during the APA. This interpretation was based on the well-known “size principle” (Henneman et al. 1965), according to which slow and fatigue-resistant motor units (i.e. motor units of type I, MU_I) are recruited before fast, more fatigable motor units (i.e. motor units of type II, MU_{II}). In this hypothesis, those motor units that were fatigued by the high-level IC (MU_{II}) were not those predominantly recruited during the APA (MU_I) because the force level required in the postural musculature to counterbalance the destabilizing effect of the BFR was too weak. Consequently, no adaptive EMG change of APA was required following the fatiguing procedure to ensure an equivalent motor outcome.

The results of this latter study further raised the question how the CNS would organize the anticipatory electrical activity in the fatigued postural muscles if the force level required in these muscles to counterbalance the destabilizing effect of the BFR was much elevated. In such condition, the fatigued muscular fibres might then partly match with those used during the APA and, consequently, adaptive EMG changes in the fatigued postural muscles would then be required unless biomechanical features of APA (in terms of anticipatory centre-of-pressure displacement and whole-body centre of gravity acceleration) would be altered. The goal of the present study was to answer this question.

To increase the force level required in the postural musculature (in particular in the hamstrings) to counterbalance the destabilizing effect of the BFR, the subjects stood upright on one single leg (unipedal stance) rather than on both legs. Previous studies (Mezaour et al. 2009; Yiou et al. 2009b) indeed showed that the CNS compensated for the lack of leg muscles available to counter the destabilizing effect of the BFR by increasing the level of activation in the muscles of the single stance leg (particularly in the *semitendinosus* and the *tibialis anterior*). The mass of the grasp-bar to be displaced forward was also purposely doubled as compared to our previous study (4 vs. 2 kg). Besides, previous results showed that the postural response to the change in the biomechanical constraints (changing stance from bipedal to unipedal) might slightly differ according to leg dominance (Mezaour et al. 2009; Yiou et al. 2009b). So, the possibility that the postural response to fatigue (taken as a physiological constraint) might differ according to leg dominance was envisaged. Bias in the results would thus be avoided.

The three following hypotheses were contrasted. First, the biomechanical features of APA remain equivalent in the fatigue (F) and no fatigue (NF) conditions because adaptive EMG changes of APA similar to those reported in the literature (i.e. reduced level of EMG activity along with

lengthened APA duration in the fatigued postural muscles; Kanekar et al. 2008; Morris and Allison 2006; Strang and Berg 2007; Strang et al. 2008; Vuillerme et al. 2002) are elicited. Second, the CNS adapts the focal movement performance to the lower capacity of the postural muscle system to counter the destabilizing effect of the BFR. In this hypothesis, the maximal acceleration and/or velocity of the grasp-bar is reduced in the fatigued muscular state. The eventual changes of EMG and/or biomechanical features of APA might then be ascribed to this decrease in the focal movement performance. Third, the capacity of the CNS to generate adaptive EMG changes is impaired when fatigue is specifically induced by a series of high-level isometric contractions. In this hypothesis, the anticipatory EMG activity in postural muscles remains unchanged in the fatigued muscular state (as in our previous study). But, because the force a fatigued muscle can produce is less than a fresh muscle for the same level of excitation (Edwards and Lippold 1953), the anticipatory postural counter-perturbation will consequently be less efficient.

Methods

Subjects

Two experiments were carried out. Fourteen subjects (9 male/6 female; 25 ± 6 years; 68 ± 12 kg; 173 ± 10 cm) participated in the main experiment. Ten subjects participated (6 male/4 female; 24 ± 4 years; 71 ± 11 kg; 174 ± 11 cm) in the complementary experiment, seven of whom were involved in the main experiment. For these 7 subjects, a delay of at least 2 weeks between the two experiments was imposed to allow total recuperation of fatigue. Both experiments were approved by the local ethics committee and conducted in accordance with the Declaration of Helsinki.

Experimental task and conditions

In the main experiment, subjects stood upright and barefooted on one leg and grasped a bar (“grasp-bar”, 4 kg) at shoulder level. The task was to displace this grasp-bar forward at maximal velocity towards a target (“bilateral forward-reach”, BFR) and to keep the arms outstretched for approximately 3 s in the final posture (see the Fig. 1 in the study of Yiou et al. 2009b). The target was a vertical bar placed at arm’s length with a mark at shoulder level. Subjects had to hit this mark with the grasp-bar. Each BFR was performed following a tone delivered 2–5 s after subjects were instructed to remain as still as possible. Ten BFR were performed under each of the following conditions: under the “no fatigue” condition (NF), the BFR was

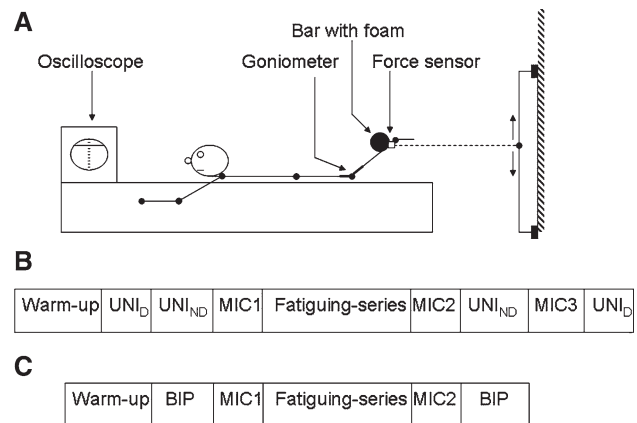


Fig. 1 Experimental set up used during the fatiguing procedure (a), and order of the series in the main experiment (b) and the complementary experiments (c). UNI_D, UNI_{ND}, BIP: standing on the dominant leg, non-dominant leg and both leg, respectively. MIC maximal voluntary isometric contraction. MIC was evaluated three times in b and two times in c

performed in a normal muscular state; under the “fatigue” condition (F), the BFR was performed after a fatiguing procedure designed to obtain major fatigue in the dorsal leg muscles. In the F and NF conditions, subjects stood unilaterally either on the dominant leg (unilateral dominant stance, UNI_D) or on the non-dominant leg (unilateral non-dominant stance, UNI_{ND} stance). Each subject therefore performed four experimental conditions. To normalize the initial posture, the big toe of the free foot had to be in contact with the malleolus of the stance foot, and the gaze was directed forward towards the target. The experimenters checked before each trial that the correct posture was adopted. The leg that was first tested (dominant or non-dominant) in the F and NF condition was randomly varied across each subject to avoid rank effects. Adequate tests were conducted to determine leg dominance (cf. Hoffman et al. 1998). One blank trial was provided in the NF condition in order to ensure that subjects understood the experimental consigns (not recorded). A 15-s rest-time was imposed between trials to avoid arm fatigue.

The complementary experiment was carried out in the same conditions as the main experiment, except that the subjects stood upright on both legs (bipedal stance), and that the mass of the grasp-bar to be displaced was only 2 kg. Body-weight had to be evenly distributed between the two legs with the feet shoulder-width apart. Body-weight distribution was checked on-line and off-line with the mediolateral centre-of-pressure position in the initial posture. EMG activity in trunk, hip, knee and ankle muscles, along with angular motion at these joints, had previously been provided and compared between the F and NF conditions in this stance condition (Yiou et al. 2009a). So, this complementary experiment was carried out to

complete this previous set of “local” postural measures by comparing the anticipatory centre-of-gravity and centre-of-pressure dynamics (corresponding to “global” postural measures) between the F and NF conditions.

Fatiguing procedure

The same fatiguing procedure was used in the main and the complementary experiment. Subjects laid prone on a customized apparatus designed to fatigue the dorsal part of upper leg muscles (Fig. 1a). These muscles were targeted to fatigue for the following reasons: (i) they are activated before the onset of voluntary arm movement, i.e. they yield APA (e.g. Bouisset 1991; Kanekar et al. 2008; Vuillerme et al. 2002; Yiou et al. 2009a); (ii) their activity might be modified under fatigued state (Kanekar et al. 2008; Vuillerme et al. 2002); (iii) they have predominant role in anticipatory centre-of-pressure motion (Shiratori and Latash 2000). Before the fatiguing procedure, subjects warmed up for 10 min on an ergocycle at slow speed, then performed three successive isometric knee flexions at a low force level against an aluminium bar (Fig. 1a). During these isometric contractions, the knees were flexed 120° (180° corresponded to full knee extension). Subjects were required to exert the level of isometric contraction just necessary to maintain in place the aluminium bar behind their feet. This level of isometric contraction corresponded to approximately 30% of the maximal voluntary isometric contraction (MIC). This percentage was quantified following MIC evaluation (see below). The knee angle was monitored on-line with an electrogoniometer (Penny and Gilles; ± 1 deg precision) placed at the right knee. The MIC to be exerted with knees flexed 120° was then evaluated for the first time (MIC1). MIC1 corresponded to the highest isometric force that could be exerted in three successive 3-s trials with one minute rest in-between. Then, series of 30-s isometric contractions at 60% MIC1 (“fatiguing-series”), immediately followed by 30-s rest, were repeated until the required fatigue level was obtained. MIC was then re-evaluated (MIC2). Following MIC2, subjects immediately performed the BFR series. The decrease of force between MIC2 and MIC1 was considered as an indicator of fatigue. Subjects could visualize the force level they exerted during the isometric contractions on the screen of an oscilloscope (Fig. 1a). Fatigue occurred when subjects could not maintain the targeted force for 15 consecutive seconds.

During the fatiguing procedure, subjects were strongly encouraged by the experimenters to maintain the targeted force. The delay between the end of the fatiguing procedure and the first BFR of the F condition, as well as the duration of each series of BFR, was less than 30 s. In addition, MIC was evaluated for a third time (MIC3)

between the UNI_D and UNI_{ND} stance of the F condition (main experiment). With these precautions, we ensured that subjects did not recover from fatigue in the F condition.

During the isometric contractions, the force was exerted at the feet level against a light aluminium bar that was wrapped up in foam to avoid painful sensations (Fig. 1a). The force exerted by each leg was measured with a sensor (Celtron; ± 1 Newton precision) screwed on the aluminium bar just behind the feet position in the lying posture. Both sensors were attached on a light iron cable that was fixed on a movable bar that could be displaced vertically by the experimenter. This bar could thus be adjusted according to the lower leg length of each subject in the lying posture. It was positioned so that the iron cable was parallel to the floor.

A brief view of the fatiguing procedure is provided in Fig. 1b, c.

Electromyography

During the fatiguing procedure and the BFR series, the electrical activity of postural (*semitendinosus*: muscle targeted to fatigue; *soleus*; *erector spinae* at L3) and focal muscles (*deltoidus anterior*, *primum movens* of focal movement) was recorded with surface bipolar electrodes (Biometrics, Ltd) which remained in the same place during the entire experiment. As the EMG from these muscles had previously been recorded and analysed in the bipedal stance (Yiou et al. 2009a), the EMG activity was only recorded in the main experiment (unipedal stance). Visual rise of *deltoidus anterior* EMG activity was referred to as “zero-time”, t_0 . The postural muscles from the dominant and the non-dominant leg were recorded. Only those postural muscles on the dorsal aspect of the body were recorded. These postural muscles were chosen because all were activated during the fatiguing-series (the *semitendinosus* was the most intensively activated) and could therefore all be fatigued. In addition, because subjects were lying on the stomach and upper legs during the fatiguing-procedure (see the Fig. 1a), any electrodes placed on the ventral aspect of the body would have been displaced and/or compressed during the series of isometric contractions, which would have affected the EMG signal. So, ventral postural muscles were not recorded.

The EMG signal was pre-amplified at the source ($\times 1,000$) and band-pass filtered (15–450 Hz cut-off frequencies) prior to being sampled (1,000 Hz). EMG signal of individual trials in the BFR series was rectified and integrated during successive 20-ms periods ranging from $t_0 - 1,000$ ms to $t_0 - 300$ ms (time-window 1), and from $t_0 - 300$ ms to $t_0 + 50$ ms (time-window 2). During the time-window 1, subjects stood in quiet standing posture. So, the integrated EMG value (iEMG) was representative

of the background postural activity. The time-window 2 was typical of APA (Mezaour et al. 2009). Visual analysis of EMG traces showed that the onset rise/depression of postural muscle activity from the background level occurred during this time-window. This time-window was extended to $t_0 + 50$ ms because no reflexive effect from the voluntary movement was expected until this time (Massion 1992). This method of integration per 20-ms periods let us approximate whether and when electrical inputs to postural muscles might change under fatigue (Bonnetblanc et al. 2004; Mezaour et al. 2009; Yiou et al. 2009a). For each trial and each muscle, the background activity was removed from the iEMG obtained during each 20-ms period of the $[-1,000 \text{ ms}/+50 \text{ ms}]$ time-window. The background activity was obtained by averaging iEMG values of the successive 20-ms periods of the time-window 1. To normalize the iEMG values, each iEMG obtained during the $[-1,000 \text{ ms}/+50 \text{ ms}]$ time-window was then divided by the background iEMG. Similar method of iEMG normalization was carried out in previous studies (Mezaour et al. 2009; Yiou et al. 2009a). In addition, the onset time of EMG bursts for the *semitendinosus* muscle was determined when the EMG voltage was deviated two standard deviations from the background activity.

Postural dynamics and focal performance

During the BFR series, the ground reaction forces and moments were recorded with a large force plate (120×60 cm, 6012-15-4000, Bertec Corp, Columbus, OH, USA). In the present study, only the postural dynamics along the antero-posterior axis (main axis of the focal movement perturbation) was considered. Instantaneous antero-posterior centre-of-gravity acceleration was computed as the ratio [antero-posterior ground reaction forces/subject's mass (+2 kg or +4 kg, depending on the experimental conditions)] following Newton's laws. Instantaneous antero-posterior centre-of-pressure displacement (xP) was computed using the formulas: $xP = My/Rz$, where My is the moments along the mediolateral direction and Rz is the vertical ground reaction force. A mono-axial accelerometer (ENTRAN, ± 5 g) with the active axis directed along the antero-posterior direction was screwed at the middle of the grasp-bar. The biomechanical variables included are as follows:

- duration of the APA, corresponding to the time delay between the onset variation of the xP trace (t_{-1}) and the onset of the *deltoidus anterior* muscle activity (t_0). t_{-1} was determined when the xP trace exceeded two standard deviations from the background activity;
- amplitude of the APA, corresponding to the centre-of-gravity acceleration and centre-of-pressure displacement

values at t_0 . The former value represents the level of anticipatory counter-perturbing inertial forces in the postural system (Bouisset and Zattara 1987). This postural counter-perturbation is generated by the anticipatory centre-of-pressure displacement (Brenière et al. 1987);

- maximal velocity and maximal acceleration of the grasp-bar, corresponding to the focal performance. The velocity of the grasp-bar was obtained with single integration of the signal delivered by the accelerometer. In addition, the time-delay between the onset rise of the grasp-bar acceleration trace and the maximal grasp-bar acceleration and velocity was quantified.

Recordings from the force plate and the accelerometer were sampled at 500 Hz.

Statistics

For each leg considered separately, repeated-measure ANOVAs were conducted on the iEMG variables with condition (F vs. NF) and time (20 ms periods of the $[-1,000 \text{ ms}/+50 \text{ ms}]$ time-window) as intra-subject factors. The time-windows 1 and 2 were considered separately. EMG analysis was conducted in the main experiment only (EMG analysis was previously carried out in similar conditions as in the complementary experiment [Yiou et al. 2009a]). In both main and complementary experiments, repeated-measure ANOVAs were conducted on biomechanical variables with conditions (F vs. NF) as intra-subject factor. The same procedure was used to assess difference across MIC1 and MIC2. In the UNI_D and UNI_{ND} stance, leg dominance was additionally considered as intra-subject factor. Level of statistical significance was $P < 0.05$. Tukey post hoc test and Bonferroni correction were used when necessary.

Results

Fatigue indicator

Statistical analysis showed that the force exerted by the knee flexors during the maximal isometric contraction (MIC) decreased significantly following the fatiguing procedure, both in the main experiment (MIC1 = 127 ± 36 kg vs. MIC2 = 73 ± 19 kg; $F[1,13] = 107.67$, $P < 0.0001$) and in the complementary experiment (MIC1 = 140 ± 34 kg vs. MIC2 = 81 ± 16 kg; $F[1,11] = 81.45$, $P < 0.0001$). Fatigue therefore actually occurred.

Biomechanical and EMG profiles

The time-course of the EMG and biomechanical traces were globally similar in the F and NF conditions, whatever the initial stance (UNI_D, UNI_{ND} or bipedal stance).

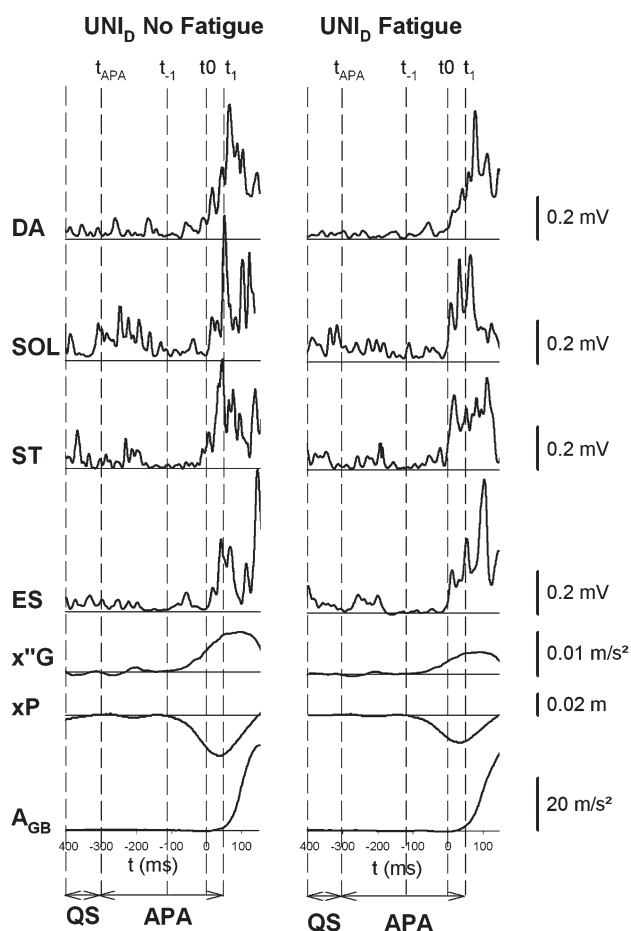


Fig. 2 Biomechanical and EMG profiles in the F and NF conditions (one subject in the UNI_D stance). *DA, SOL, ST, ES*: deltoideus anterior, soleus, semitendinosus, erector spinae, respectively. *x''G, xP, A_{GB}*: antero-posterior centre-of-gravity acceleration, centre-of-pressure displacement, grasp-bar acceleration, respectively. *t_{APA}, t₋₁, t₀, t₊₁*: onset of APA time-window, onset of xP trace variation, onset of DA muscle activity, end of APA time-window, respectively. These traces are synchronized on *t₀*. *QS, APA*: quiet standing, anticipatory postural adjustments, respectively

Therefore, only the traces obtained in the UNI_D stance were reported in the Fig. 2. Visual analysis of the biomechanical traces showed that the BFR elicited anticipatory postural dynamics, which included backward centre-of-pressure displacement concomitant with forward centre-of-gravity acceleration. This anticipatory postural dynamics was preceded and accompanied by anticipatory activation and deactivation of the postural muscles recorded.

Comparison of APA EMG features

In the main experiment, statistical analysis revealed that there was no significant effect of fatigue on the level of muscle excitation in the *erector spinae*, *semitendinosus* and *soleus* in any 20-ms period of the quiet standing and APA-related time-window (Fig. 3). Similarly, there was no

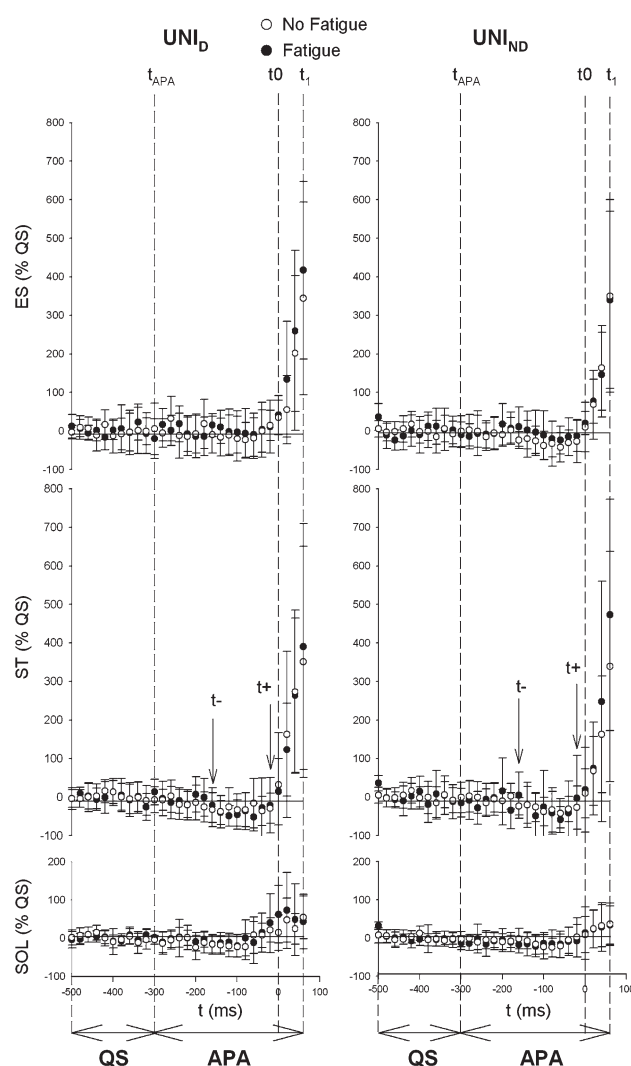


Fig. 3 Comparison of the integrated EMG activity in the postural muscles plotted per 20 ms periods during quiet standing and APA time-windows in the UNI_D/UNI_{ND} stance of the F (filled circles) and NF (open circles) conditions. *Right panels* non-dominant leg; *left panels* dominant leg. *SOL, ST, ES*: soleus, semitendinosus, erector spinae, respectively. *t_{APA}, t₋₁, t₀, t₊₁*: onset of APA time-window, onset of xP trace variation, onset of *deltoideus anterior* muscle activity, end of APA time-window, respectively. *t₊, t₋*: onset of ST inhibition, onset of ST activation, respectively. Each point represents the mean value \pm 1 SD of all subjects together ($n = 14$). Values reported are normalized EMG values (see “Methods”). These traces are synchronized on *t₀*. *QS, APA*: quiet standing, anticipatory postural adjustments, respectively. Note that there was no significant difference between the F and NF condition in the UNI_D and UNI_{ND} stance

significant effect of fatigue on the onset time of the anticipatory *semitendinosus* inhibition and activation, which occurred 197 ± 61 ms and 32 ± 23 ms before *t₀*, respectively.

Comparison of APA biomechanical features

In the main experiment, statistical analysis revealed that there was a significant effect of fatigue both on the

anticipatory backward centre-of-pressure displacement ($F[3,13] = 6.02, P = 0.028$) and on the anticipatory forward centre-of-gravity acceleration ($F[3,13] = 11.79, P = 0.004$; Fig. 4). Specifically, post hoc tests showed that the anticipatory backward centre-of-pressure displacement was lower (in absolute value) in the F than in the NF condition, in the UNI_D ($P = 0.009$) and the UNI_{ND} stance ($P = 0.002$). Similarly, the anticipatory forward centre-of-gravity acceleration was lower in the F than in the NF condition, in the UNI_D ($P = 0.021$) and the UNI_{ND} stance ($P = 0.010$). In contrast, there was no effect of leg dominance nor fatigue \times leg dominance interaction on these

two variables. Also, there was no effect of fatigue and leg dominance on the duration of the APA. In the complementary experiment, statistical analysis revealed that there was no effect of fatigue on anticipatory backward centre-of-pressure displacement, anticipatory forward centre-of-gravity acceleration and APA duration.

Comparison of focal movement performance

In both the main and the complementary experiments, statistical analysis revealed that there was no effect of fatigue on the maximal velocity and on the maximal acceleration of the grasp-bar (Fig. 5). In addition, there was no effect of leg dominance on these two variables in the main experiment. Similar findings were found when the time-delays between the onset rise of the grasp-bar acceleration trace and the maximal grasp-bar acceleration and velocity were compared between the F and NF conditions. The above-reported changes in the biomechanical APA features could therefore not be ascribed to a difference in the focal movement performance.

Discussion

The present study examined how the CNS organizes the APA under fatigue state of postural muscles elicited by series of high-level isometric contractions. In the main experiment, subjects purposely performed series of BFR under unipedal stance (dominant and non-dominant) before and after a procedure designed to obtain major fatigue in the hamstrings. The efficacy of the fatiguing procedure was attested with the significant 43% force decrease from MIC1 to MIC2 in the main and in the complementary experiment.

The fatiguing series of high-level isometric contractions did not induce adaptive EMG changes of APA

The result that, in the main experiment (unipedal stance), neither the amplitude nor the timing of the anticipatory electrical activity of the postural muscles changed with fatigue is in line with the study of Yiou et al. (2009a). This previous study used a similar fatiguing procedure as in the present study (series of fatiguing high-level isometric contractions), but the details of the experimental task differed. Namely, the weight of the grasp-bar to displace was lighter and stance was bipedal. This previous study also showed that the angular motion of trunk, hip, knee and ankle joint (as detected with electrogoniometers) remained unchanged in the fatigued muscular state. The result of the complementary experiment that the anticipatory postural dynamics (in terms of anticipatory centre-of-pressure displacement and centre-of-gravity acceleration) neither

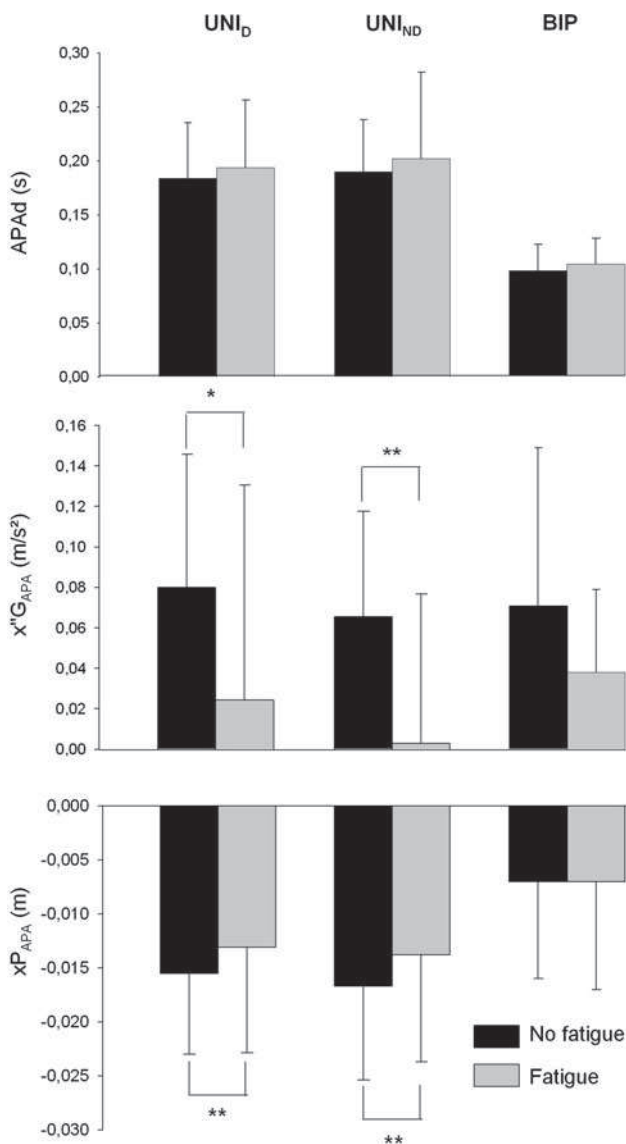
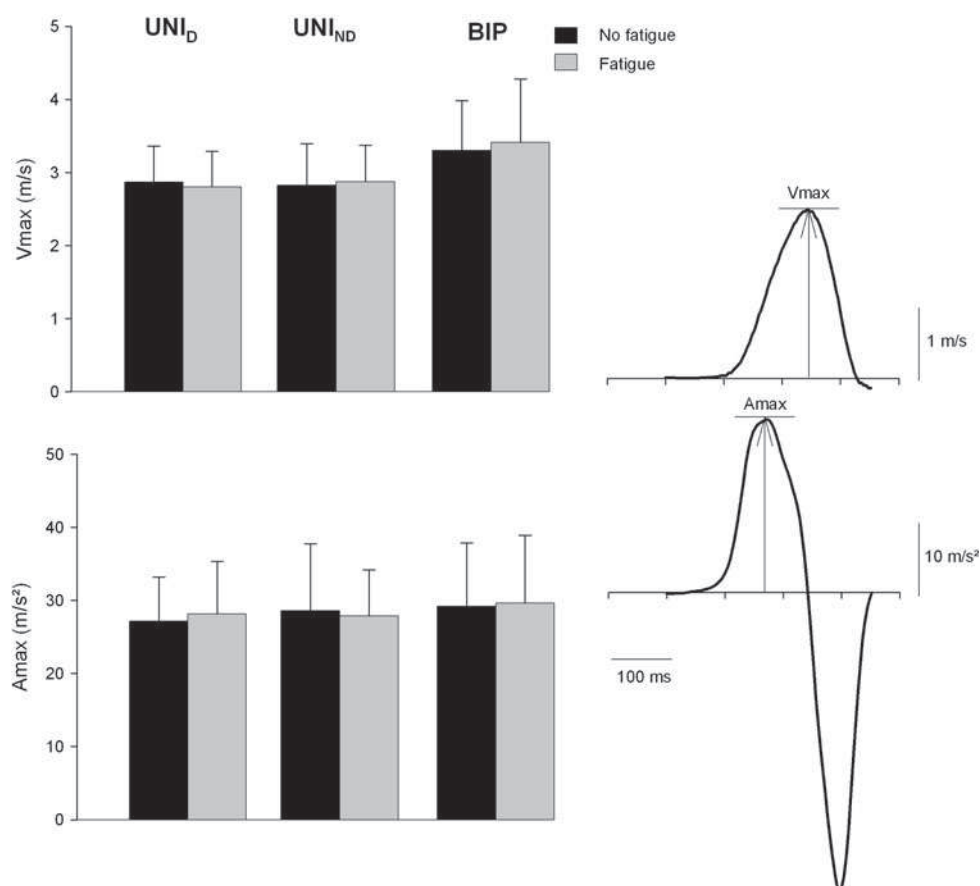


Fig. 4 Comparison of the anticipatory postural dynamics between the F and NF conditions, in the BIP stance and the UNI_D/UNI_{ND} stance. Values are mean \pm 1 SD (all subjects together). APAd, $x''G_{APA}$, xP_{APA} : duration of APA, anticipatory centre-of-gravity acceleration and anticipatory centre-of-pressure displacement, respectively. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

Fig. 5 Comparison of the focal movement performance between the F and NF conditions, in the BIP stance and the UNI_D/UNI_{ND} stance. Values are mean \pm 1 SD (all subjects together). V_{\max} , A_{\max} : maximal velocity and acceleration of the grasp-bar, respectively. Note that there was no statistical difference across the conditions. Typical time-courses of grasp-bar velocity and acceleration trace are shown on the right side (similar traces are obtained in the different conditions)



changed with fatigue, further confirms that the motor outcome was not altered by the fatiguing procedure when subjects stand on both legs. This latter finding could *a priori* be surprising since it is known that the mechanical efficiency of muscular fibres is reduced under fatigued state (Duchateau and Hainaut 1985) and that they need a greater excitation level to develop the same force level as intact fibres (Edwards and Lippold 1953). So, because the anticipatory postural muscle activity remained unchanged in the fatigued muscular state, attenuation of the anticipatory motor outcome might have been expected when subjects stand on both legs. Such expectation might be reinforced by the fact that, during symmetrical forward-oriented upper limb tasks (such as the one used in the present experiment), the anticipatory postural counter-perturbation is known to be mostly induced by the action of the proximal postural muscle crossing the hip joint (Shiratori and Latash 2000), like the hamstrings which were the muscles targeted to fatigue. To explain that such attenuation of the anticipatory motor outcome did not occur, Yiou et al. (2009a) previously argued that those motor units that were fatigued by the series of high-level isometric contractions (fast, fatigable motor units) were probably not those predominantly recruited during the APA (slow and fatigue-resistant motor units), because the force

level required in the postural musculature to counter the destabilizing effect of the BFR was too weak. Consequently, no adaptive EMG change of APA was required following the fatiguing procedure to ensure an equivalent motor outcome.

In marked contrast with the previous results of Yiou et al. (2009a), results of the main experiment showed that the anticipatory postural dynamics was drastically reduced in the fatigued muscular state. Similar result was obtained whether subjects stood on the dominant or on the non-dominant leg, with no significant interaction between leg dominance and fatigue. This discrepancy might originate from different sources. It is possible that, in the main experiment, those fatigued motor units in the *semitendinosus* had matched—at least in part—with those motor units recruited during the APA. As stated in “Introduction”, this matching was looked forward by increasing experimentally the force level required in the postural musculature to counterbalance the destabilizing effect of the BFR. However, this sole factor might very likely not totally account for the reduced anticipatory postural dynamics highlighted in the F condition. Results indeed showed that, for each stance condition, the onset of the anticipatory postural dynamics occurred much earlier than the onset rise of the *semitendinosus*. The anticipatory

postural dynamics was therefore not initiated by the activation of this postural muscle. Now, as shown in the literature (e.g. Bouisset 1991; Bouisset and Do 2008 for reviews), the anticipatory postural dynamics during symmetrical upper limb tasks does not result from the activation of one single group of postural muscles acting at one single joint. In contrast, it involves complex patterns of postural muscle activation/deactivation, with antagonistic proximal and upper leg muscles contributing to the antero-posterior component of the counter-perturbation, and with distal (ankle) musculature contributing to the rotational and mediolateral components of the counter-perturbation (Shiratori and Latash 2000). These two latter components were shown to be negligible as compared to the antero-posterior component (Yiou et al. 2009b). So, it could be proposed that the fatigue of the *semitendinosus* (and of the hamstrings group) may have participated to the reduced anticipatory postural dynamics in the F condition, i.e. it may not totally account for the biomechanical data. Postural muscles other than the ones recorded in the present study (e.g. the muscles on the ventral aspect of the body or deep muscles), and not targeted to fatigue, may have changed their anticipatory level of excitation in the F condition. Now, with the present fatiguing protocol and the present methodology using only surface EMG on the dorsal aspect of the body, these postural muscles could not be recorded.

The present results thus extend the previous study of Yiou et al. (2009a) by showing that, even in condition where the fatigued motor units of the *semitendinosus* seem to match—at least in part—with those motor units used during the APA, the electrical activity of the *semitendinosus* (and of the *soleus* and *erector spinae*) remains unchanged. It therefore seems that the CNS did not take into account the fatigued state of the postural muscle system to adapt the anticipatory EMG activity or the focal movement performance (results indeed showed that the maximal velocity/acceleration of the grasp-bar did not change with fatigue). Globally taken, these results thus discard the first and the second hypotheses stated in “Introduction”, and are in favour of the third hypothesis. The consequent alteration of the anticipatory postural dynamics might then possibly be compensated by adaptive postural adjustments occurring *during* and/or *following* the voluntary movement. If one considers that the development of APA represents the most economical solution implemented by the CNS to counter the postural perturbation elicited by the voluntary movement (Bouisset 1991; Bouisset and Do 2008), such compensative postural strategy might then be considered as less optimal than the original one. Further research on this point will be investigated in a separate paper.

The capacity to induce adaptive changes of APA might possibly depend on the level of the fatiguing isometric contractions

The results of the present study, along with the results of the previous study of Yiou et al. (2009a), markedly contrast with previous results in the literature which reported a significant decrease in the anticipatory excitation level (Kanekar et al. 2008; Morris and Allison 2006; Strang and Berg 2007; Vuillerme et al. 2002) along with an earlier APA onset (Kanekar et al. 2008; Strang and Berg 2007; Strang et al. 2008; Vuillerme et al. 2002) in the fatigued muscles. Now, the method used in the present study to detect APA onset from the EMG traces was very similar to that used in the literature, which seems to discard methodological bias. The result that each iEMG value plotted per 20 ms periods remained equivalent in the F and NF conditions throughout the whole APA time-window further supports that the APA onset did not change with fatigue. If it did, a difference in muscle excitation between the F and NF conditions should have been detected at the onset of the APA time-window, which did not occur. Moreover, the result that the duration of the APA as recorded with the centre-of-pressure displacement trace did not change between the F and NF conditions seems to discard the possibility that other muscles than those recorded had an earlier APA onset when fatigue occurred. Finally, similar findings were obtained whether subjects stood on the dominant or non-dominant leg.

In the literature, earlier APA onset has been thought to reflect adaptation of the CNS to the reduced capability of force production in the fatigued postural muscles. This interpretation was based on the assumption that a critical level of inertial force must be developed by the postural muscle system before the focal movement might be initiated (Cordo and Nashner 1982; Strang and Berg 2007; Yiou et al. 2009b; Zattara and Bouisset 1986). These anticipatory inertial forces serve to counter in advance the destabilizing effect induced by the focal movement (Bouisset 1991; Bouisset and Zattara 1987). So, it was assumed in these studies that the fatigued postural muscles needed more time to attain an equivalent anticipatory force level than the non-fatigued muscles. In support, an earlier anticipatory EMG response in the fatigued hamstrings, along with an equivalent level of inertial forces, had previously been reported during bilateral arm raising movements made from bipedal stance (e.g. Kanekar et al. 2008). Therefore, the discrepancy with the literature might not be ascribed to the experimental task or to the muscle targeted to fatigue. It may probably neither be ascribed to the sole difference in the stance conditions (unipedal vs. bipedal stance) since, as stated above, similar results were previously obtained when subjects stood in the bipedal stance

(Yiou et al. 2009a). So, we propose that this discrepancy might, at least partly, originates from the different level of isometric contractions used to elicit fatigue in the present and in our previous study (Yiou et al. 2009a) (high-level isometric contractions), and in the studies of the literature (low- to medium-level isometric contractions). In other words, the capacity of the CNS to properly adapt the APA programming to the reduced muscular efficiency induced by fatigue would depend on the intensity of the fatiguing isometric contractions. Specifically, this capacity might be maintained in so far as the muscular fatigue is induced by series of low- to medium-level isometric contractions. But, if fatigue is induced by series of high-level isometric contraction, this capacity of adaptation might then be affected, with the consequent alteration of the motor outcome.

How might the intensity of the fatiguing isometric contractions influence the postural control mechanisms?

It is well known that the postural control mechanisms rely on proprioceptive (and exteroceptive) information sources (e.g. Gurfinkel et al. 1988; Ruget et al. 2008) and that alteration of these sources, due to changes in the chemical milieu of the contracting muscle, occurs during fatiguing. More precisely, the accumulation of intramuscular metabolites has been shown to alter the firing of many afferents arising from the contracting muscle, including muscle spindles (see Taylor et al. 2000 for review). Previous studies have shown that the sensitivity of muscle spindles was impaired by prolonged exercise, possibly directly under the influence of metabolic and/or thermal changes (e.g. Bongiovanni and Hagbarth 1990; Fukami 1988; Zhang and Rymer 2001), or via an increased inflow from chemosensitive group III and IV afferents onto the gamma-motoneurons projecting to muscle spindles (e.g. Ljubisavljević and Anastasijević 1996; Pedersen et al. 1998). This increased inflow has been ascribed to metabolic products liberated and/or accumulated in the muscle tissue. Besides, it is known that the accumulation of metabolites (in particular the accumulation of hydrogen ion associated with lactate production) within the fatigued muscle depends on the intensity of the muscle contraction (Wilmore and Costill 1999). Hence, during series of fatiguing low-level isometric contractions, the intramuscular lactate and hydrogen ion production is relatively low because only slow oxidative muscular fibres are involved. During series of fatiguing high-level isometric contractions, the production and accumulation of these metabolites is much elevated because fast glycolytic muscular fibres become additionally involved. As a consequence of these differences in metabolite concentrations, the alteration of

the proprioceptive information sources used to control posture and equilibrium might scale with the intensity of the fatiguing isometric contractions, i.e. it might be greater in the fatigued muscular state induced by series of high-level isometric contractions than by low- and medium-level isometric contractions. This greater deterioration of the proprioceptive information sources might possibly have altered the capacity of adaptation of the postural control mechanisms to fatigue.

Conclusion

The present results suggest that, following fatiguing series of high-level isometric contractions, the capacity of the CNS to adapt the APA programming to the reduced muscular efficiency would be altered. Subjects might then possibly more strongly rely on postural adjustments occurring *during* and/or *following* the voluntary movement to maintain postural stability. These results markedly contrast with the previous studies in the literature which reported adaptive anticipatory changes in the electrical activity of the fatigued postural (and in particular an earlier APA onset), along with an equivalent motor outcome. This discrepancy with the literature might possibly be ascribed to the different intensity of isometric contractions used to elicit fatigue in the postural muscle system, with low- to medium-level isometric contractions generating lower perturbation of the proprioceptive information sources used to control posture and equilibrium than high-level isometric contractions. This effect might be exacerbated when subjects stood on one single leg. Altogether, these results thus suggest that the effects of fatigue on APA depend upon the motor task to be performed and upon the way in which fatigue is induced.

References

- Belenkii VE, Gurfinkel VS, Paltsev EI (1967) On elements of control of voluntary movements. *Biofizika* 12:135–141
- Bongiovanni LG, Hagbarth KE (1990) Tonic vibration reflexes elicited during fatigue from maximal voluntary contractions in man. *J Physiol* 423:1–14
- Bonnetblanc F, Martin O, Teasdale N (2004) Pointing to a target from an upright standing position: anticipatory postural adjustments are modulated by the size of the target in humans. *Neurosci Lett* 358:181–184
- Bouisset S (1991) Relationship between postural support and intentional movement: biomechanical approach. *Arch Int Physiol Biochim Biophys* 99:A77–A92
- Bouisset S, Do MC (2008) Posture, dynamic stability, and voluntary movement. *Clin Neurophysiol* 38:345–362
- Bouisset S, Zattara M (1987) Biomechanical study of the programming of anticipatory postural adjustments associated with voluntary movement. *J Biomech* 20:735–742

- Brenière Y, Do MC, Bouisset S (1987) Are dynamic phenomena prior to stepping essential to walking? *J Mot Behav* 19:62–76
- Cordo PJ, Nashner LM (1982) Properties of postural adjustments associated with rapid arm movements. *J Neurophysiol* 47:287–302
- Duchateau J, Hainaut K (1985) Electrical and mechanical failures during sustained and intermittent contractions in humans. *J Appl Physiol* 58:942–947
- Edwards RG, Lippold OCJ (1953) The relation between force and integrated electrical activity in fatigued muscle. *J Physiol* 132:677–681
- Fukami Y (1988) The effects of NH₃ and CO₂ on the sensory ending of mammalian muscle spindles: intracellular pH as a possible mechanism. *Brain Res* 463:140–143
- Gurfinkel VS, Levik YuS, Popov KE, Smertanin BN, Shlikov VYu (1988) Body scheme in the control of postural activity. In: Gurfinkel VS, Loffe ME, Massion J, Roll JP (eds) *Stance and motion, facts and concepts*. Plenum Press, New York, pp 185–193
- Henneman E, Somjen G, Carpenter DO (1965) Functional significance of cell size in spinal motoneurons. *J Neurophysiol* 28:560–580
- Hoffman M, Schrader J, Applegate T, Koceja D (1998) Unilateral postural control of the functionally dominant and nondominant extremities of healthy subjects. *J Athl Train* 33:319–322
- Kanekar N, Santos MJ, Aruin AS (2008) Anticipatory postural control following fatigue of postural and focal muscles. *Clin Neurophysiol* 119:2304–2313
- Ljubisavljević M, Anastasijević R (1996) Fusimotor system in muscle fatigue. *J Peripher Nerv Syst* 1:83–96
- Massion J (1992) Movement, posture and equilibrium: interaction and coordination. *Prog Neurobiol* 38:35–36
- Mezaour M, Yiou E, Le Bozec S (2009) Does symmetrical upper limb task involve symmetrical postural adjustments? *Gait Posture* 30:239–244
- Morris SL, Allison GT (2006) Effects of abdominal muscle fatigue on anticipatory postural adjustments associated with arm raising. *Gait Posture* 24:342–348
- Pedersen J, Ljubisavljevic M, Bergenheim M, Johansson H (1998) Alterations in information transmission in ensembles of primary muscle spindle afferents after muscle fatigue in heteronymous muscle. *Neuroscience* 84:953–959
- Ruget H, Blouin J, Teasdale N, Mouchnino L (2008) Can prepared anticipatory postural adjustments be updated by proprioception? *Neuroscience* 155:640–648
- Schenau GJVI, Dorssers WM, Welter TG, Beelen A, de Groot G, Jacobs R (1995) The control of monoarticular muscles in multijoint leg extensions in man. *J Physiol* 484(Pt 1):247–254
- Shiratori T, Latash M (2000) The roles of proximal and distal muscles in anticipatory postural adjustments under asymmetrical perturbations and during standing on rollerskates. *Clin Neurophysiol* 111:613–623
- Strang AJ, Berg WP (2007) Fatigue-induced adaptive changes of anticipatory postural adjustments. *Exp Brain Res* 178:49–61
- Strang AJ, Choi HJ, Berg WP (2008) The effect of exhausting aerobic exercise on the timing of anticipatory postural adjustments. *J Sports Med Phys Fit* 48:9–16
- Taylor JL, Butler JE, Gandevia SC (2000) Changes in muscle afferents, motoneurons and motor drive during muscle fatigue. *Eur J Appl Physiol* 83:106–115
- Vuillerme N, Nougier V, Teasdale N (2002) Effects of lower limbs muscular fatigue on anticipatory postural adjustments during arm motions in humans. *J Sports Med Phys Fit* 42:289–294
- Wilmore JH, Costill DL (1999) *Physiology of sport and exercise*. Human Kinetics, Champaign, IL
- Yiou E, Hamaoui A, Le Bozec S (2007) Influence of base of support size on arm pointing performance and associated anticipatory postural adjustments. *Neurosci Lett* 423:29–34
- Yiou E, Heugas AM, Mezaour M, Le Bozec S (2009a) Effect of lower limb muscle fatigue induced by high-level isometric contractions on postural maintenance and postural adjustments associated with bilateral forward-reach task. *Gait Posture* 29:97–101
- Yiou E, Mezaour M, Le Bozec S (2009b) Anticipatory postural adjustments and focal performance during bilateral forward-reach task under different stance conditions. *Mot Control* 13:142–160
- Zattara M, Bouisset S (1986) Chronometric analysis of the posturokinetic programming of voluntary movement. *J Mot Behav* 18:215–223
- Zhang LQ, Rymer WZ (2001) Reflex and intrinsic changes induced by fatigue of human elbow extensor muscles. *J Neurophysiol* 86:1086–1094

RESUME

L'objectif général de ce travail de thèse était d'examiner, chez le sujet jeune et bien portant, l'adaptabilité des commandes motrices posturale et focale associées à une tâche de poussée bilatérale dynamique lorsque la capacité posturo-cinétique est spécifiquement contrainte par trois types de facteurs : i) le changement d'appui de bipodal à unipodal (1^{ère} expérimentation), ii) la dominance posturale (appui unipodal sur la jambe dominante ou sur la jambe non dominante ; 2^{ème} expérimentation), et iii) la fatigue posturale (3^{ème} et 4^{ème} expérimentation). Les résultats de la 1^{ère} expérimentation ont montré que le système nerveux central augmentait la durée des ajustements posturaux anticipateurs (APA) en condition unipodale de façon à maintenir un niveau de forces inertielles équivalent à celui obtenu en condition bipodale, et donc à maintenir un niveau de contre-perturbation anticipatrice équivalent. Il en résultait une performance focale (vitesse maximale) optimale. Les résultats de cette expérimentation, basée sur une analyse des caractéristiques biomécaniques des APA, ont également montré que ce type de stratégie adaptative caractérisée par un allongement de la durée des APA ne dépendait pas de la dominance posturale. En revanche, l'analyse électromyographique (2^{ème} expérimentation) a révélé que la réponse adaptative des muscles posturaux au changement d'appui (de bipodal à unipodal) était asymétrique, i.e. que le niveau d'activation des muscles posturaux nécessaire à assurer une contre-perturbation posturale et une performance focale optimales était plus élevé lorsque les sujets se tenaient en appui unipodal sur la jambe non dominante que sur la jambe dominante. La capacité d'adaptation au changement d'appui serait donc meilleure dans cette dernière situation car plus « économique » en terme énergétique. Enfin, les résultats de la 3^{ème} et de la 4^{ème} expérimentation suggèrent que cette capacité d'adaptation est altérée suite à la répétition intensive de séries de contractions isométriques de haute intensité. Dans ces conditions de fatigue, l'amplitude des APA était en effet drastiquement réduite comparativement à la condition « non fatigue ». L'ensemble de ces résultats contribue à une meilleure connaissance des capacités d'adaptation des commandes motrices posturales et focales associées à l'exécution du mouvement volontaire.

MOTS-CLEFS : Ajustements Posturaux, Mouvement Volontaire, Fatigue, Dominance Posturale, Contrôle Moteur

ABSTRACT

The overall objective of this thesis was to examine, in young and healthy participants, the adaptability of the postural and focal motor commands associated with dynamic bilateral forward reach task (BFR) when the postural-kinetic capacity is constrained by three types of factors: i) the change of support from unipodal to bipodal (1st experiment), ii) the postural dominance (unilateral foot support on the dominant or non-dominant leg, 2nd experiment), and iii) postural fatigue (3rd and 4th experiments). The results of the first experiment showed that the central nervous system increased the duration of anticipatory postural adjustments (APA) in the unipodal condition to maintain a level of inertial forces equivalent to that achieved in the bipodal condition and thus maintain a constant level counter-perturbation. Consequently, the focal performance (maximal BFR velocity) remained optimal. The results of this experiment, based on a biomechanical analysis of APA, have also shown that this type of adaptive strategy characterized by a longer APA duration did not depend on postural dominance. However, the electromyographical analysis (2nd experiment) revealed that the adaptive response of the postural muscles to the support change (from unipodal to bipodal) was asymmetrical, i.e. the level of activation of postural muscles required to reach an equivalent level of anticipatory postural counter-perturbation and focal performance was higher when subjects stood on the non-dominant leg than on the dominant leg. This result suggests that the ability to adapt to change in support is better in that later situation because it is most "economical" in terms of energy expending. Finally, the results of the third and fourth experiments suggest that this adaptability is altered after series of fatiguing high-intensity isometric contractions. Under these conditions of fatigue, the amplitude of the APA was indeed drastically reduced compared to the condition "no fatigue". Altogether, these results contribute to a better understanding of the adaptability of postural and focal motor commands associated with the execution of voluntary movement.

KEY WORDS: Postural Adjustment, Intentional Movement, Fatigue, Postural Dominance, Motor Control